

## 瓦形细胞在广义锦葵科中的分布 及其系统学意义

唐亚, 谢嘉穗, 高辉, 孙辉

(四川大学环境科学与工程系, 四川成都 610065)

**摘要:** 基于文献和作者的研究, 该文讨论了瓦形细胞的识别、类型、变异及在广义锦葵科中的分布及其系统学意义。瓦形细胞是一种特殊射线细胞, 呈不定的横列, 常分散在横卧细胞之间, 常无细胞内含物, 其宽度远比横卧细胞为小, 根据瓦形细胞与横卧细胞高度、宽度的相对大小, 分为榴莲型、中间型和翅子树型 3 种类型, 目前为止仅在广义锦葵科 9 个亚科中的 7 亚科 39 个现存属和 5 个化石属中发现, 榴莲型、翅子树型和中间型瓦形细胞分别在 22、20 和 5 个属中发现, 具有中间型的属同时具有榴莲型或/和翅子树型。仅翅子树型和中间型瓦形细胞在化石中发现, 榴莲型可能比翅子树型古老。瓦形细胞在广义锦葵科中的分布, 对研究一些类群的系统发育有意义。

**关键词:** 瓦形细胞; 类型; 分布; 系统学意义; 锦葵目

**中图分类号:** Q942 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)05-0441-06

## Tile cells: their occurrence and systematic implications in Malvaceae s. l.

TANG Ya, XIE Jia-sui, GAO Hui, SUN Hui

(Department of Environmental Sciences and Engineering, Sichuan University, Chengdu 610065, China)

**Abstract:** Based on literature and our own study, the identification, types, variation and systematic implications of tile cells in Malvaceae s. l. are discussed in the present paper. Tile cells are a special type of ray cells occurring in both extant plants and fossil wood of Malvaceae s. l. and are usually in indeterminate horizontal series and interspersed in procumbent cells. Tile cells differ from other ray cells in their shape, size, position in rays and usually absence of darkly stained contents. Based mainly on comparative height and width of tile cells and procumbent cells, three types of tile cells, *Durio* type, intermediate type and *Pterospermum* type, are recognized. Tile cells are found in 39 extant and 5 fossil genera in 6 of the 9 subfamilies of the Malvaceae s. l., with 12 genera in subfamily Grewioideae and 9 in Helicteroideae. The *Durio* type is found in 22, *Pterospermum* in 21, and intermediate in 5 extant genera. The genera with the intermediate type have also *Durio* and/or *Pterospermum* type and no single genus has only the intermediate type of tile cells. Only the *Pterospermum* and intermediate types of tile cells are found in fossils. The *Durio* type has not been reported yet. The *Pterospermum* type of tile cells is thought to be derived from the *Durio* type of tile cells. Occurrence and distribution of tile cells in Malvaceae s. l. is helpful to phylogenetic study of some taxa of the family.

**Key words:** tile cells; type; distribution; systematic implications; Malvales

收稿日期: 2005-01-26 修订日期: 2005-06-22

基金项目: 国家自然科学基金(30170074); 教育部振兴计划资助(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30170074; Promotion Program)。

作者简介: 唐亚(1963-), 男, 贵州盘县人, 博士, 教授, 主要从事植物学和生态学研究。

瓦形细胞(tile cell)是异型木射线中的一种特殊细胞,与木射线中的其它细胞区别明显,目前为止仅在被子植物锦葵目的核心成员科(即传统的木棉科 Bombacaceae、椴树科 Tiliaceae、梧桐科 Sterculiaceae 和锦葵科 Malvaceae 等 4 个科)或广义的锦葵科(Malvaceae, s. l.)几个亚科的现存类群和木材化石中发现(Chattaway, 1933; Metcalfe 等, 1950; Manchester 等, 1978; Manchester, 1979, 1980; Carlquist, 1988; 成俊卿等, 1980; Terada 等, 1998; 唐亚等, 2005)。本文讨论瓦形细胞的识别、类型、变异以及瓦形细胞在锦葵科中的分布、在锦葵科中的系统学意义等。

## 1 瓦形细胞及其类型和演化

瓦形细胞最早由 Moll 和 Janssonius 提出,指在一些植物次生木质部射线的径切面上看起来象“瓦块”一样的细胞,这些细胞无明显细胞内含物,直立或方形,与相邻横卧细胞近等高。Chattaway (1933)在对锦葵目木材解剖研究的基础上,系统地研究了瓦形细胞,提出了含义较广、被广为接受的定义。根据她的定义,瓦形细胞“是一种特化的直立细胞,无明显可见的细胞内含物,呈不定的水平系列,在径切面上明显比横卧细胞窄,分散在横卧细胞中”。瓦形细胞的高度有一个逐渐变化的系列,根据瓦形细胞的高度、宽度及其与横卧细胞的高度和宽度的相对大小,她将瓦形细胞的两个极端类型定为榴莲型(*Durio* type)和翅子树型(*Pterospermum* type),并指出在二者之间有过渡类型,但未给予正式的类型名称,最早提出的瓦形细胞属于榴莲型。但瓦形细胞是否应包含翅子树型则有不同看法。国际木材解剖学家协会(International Association for Wood Anatomists, IAWA)将瓦形细胞定义为“一种没有明显内含物的直立细胞,其高度与射线的横卧细胞近相等,以不确定的水平系列出现,常分散在横卧细胞中”(IAWA, 1964)。这一定义实际上仅包括 Chattaway(1933)所指的榴莲型,也就是最早提出的瓦形细胞的含义,但这一定义被认为过于狭义。根据对锦葵目化石和 125 属现存物种的研究,Manchester 等(1978)建议沿用 Chattaway 提出的定义,并得到 Carlquist(1988)和 IAWA (Wheeler 等, 1989)的赞同。IAWA 修订后的瓦形细胞定义为“一种无明显内含物、直立或稀方形的特殊射线细胞,通常分散在多条

射线的横卧细胞中,呈中间的水平系列出现”(Wheeler 等, 1989)。这一定义基本采用了 Chattaway 的瓦形细胞定义,不再强调瓦形细胞的高度。

榴莲型和翅子树型瓦形细胞区别明显。榴莲型瓦形细胞在横切面和径切面上很明显,而在弦切面上则不一定明显;瓦形细胞在弦切面上的宽度与横卧细胞近等大或稍小,差异不明显,区别主要为横卧细胞含染色较深的内含物,而瓦形细胞无明显内含物;瓦形细胞在径切面非常狭长,10~14 个细胞与 1 个横卧细胞等宽。具翅子树型瓦形细胞的射线由两种细胞组成,在三个切面上都可以区别;瓦形细胞在横切面上并不十分显著,但在弦切面上可以明显与横卧细胞区别:瓦形细胞大、多角形、无内含物,而横卧细胞小、具染色深的内含物、成簇出现;瓦形细胞和横卧细胞在径切面上的区别更为明显,后者高仅为前者的一半,但其宽度是前者的 4~6 倍,而且前者无内含物,易于与染色深的横卧细胞相区别。可见,对瓦形细胞的确定有高度、细胞内含物以及与横卧细胞的相对宽度三个指标;此外,瓦形细胞既出现在射线中间,也出现在射线边缘,据此与射线的直立细胞相区别。但后来的研究者主要关注前面两个指标,而没有强调瓦形细胞与横卧细胞的相对宽度及瓦形细胞的位置。Manchester 等(1978)和 Carlquist 等(1988)对瓦形细胞的划分主要侧重于其与横卧细胞的相对高度,榴莲型瓦形细胞与横卧细胞几等高,而翅子树型瓦形细胞为横卧细胞的两倍以上,中间型瓦形细胞仅比横卧细胞稍高。三种类型的瓦形细胞在横切面、弦切面和径切面上的形状和表现不同(图版 I)。

瓦形细胞在形状、大小和在射线中的位置等方面不同于射线直立细胞,但是否含可见内含物则有变化。根据我们对国产部分种类的研究和文献资料,在许多类群的瓦形细胞中观察到晶体,因此,无可见细胞内含物并不是瓦形细胞的典型特征,但目前为止在瓦形细胞中所观察到的内含物常常是透明的,与横卧细胞染色较深的内含物区别明显,仍然可以作为一个重要的特征加以应用(图版 I)。

虽然瓦形细胞与射线的其它细胞区别明显,除 Webber(1934)在对狭义锦葵科木材研究中提到翅子树型瓦形细胞与直立细胞相似以外,其他研究者都没有提到瓦形细胞与射线直立细胞的区别。根据我们对国产锦葵目一些类群的研究,对瓦形细胞的判定有时困难,需要综合应用上述四个指标才能确

定。如本文作者之一曾报道在田麻属 (*Corchoropsis*)、梅蓝属 (*Melhaniania*) 和平当树属 (*Paradombeya*) 中有瓦形细胞 (唐亚 1992a, b, 1993), 但经再次对原切片的检查, 应用上述 4 个指标进行辨认, 发现原来的观察有误。以前在田麻属中观察到的瓦形细胞应是单列射线的直立细胞, 而在梅蓝属和平当树属中, 与瓦形细胞相似的细胞在其出现的位置和无明显内含物特征上与瓦形细胞极为相似, 但其宽度与横卧细胞没有显著差异, 不应该作为瓦形细胞; 此外, 成俊卿等 (1980) 报道在假苹婆 (*Sterculia lanceolata*) 中有 3 种类型的瓦形细胞, 但其他研究者 (Chattaway, 1937; Metcalfe 等, 1950) 对该属多种木材的研究却没有发现, 这种苹婆是否具有瓦形细胞值得商榷。我们的研究还发现, 瓦形细胞的出现与射线类型密切相关。木材解剖学上通用的射线划分采用 Kribs 系统, 根据研究及对具瓦形细胞类群的木材解剖文献的分析, 瓦形细胞绝大多数出现在异型 II B 射线中, 很少在其它类型射线中出现。对射线类型的判断, 也将有助于瓦形细胞的判定。

瓦形细胞类型的划分有时也较困难。例如 *Triplochiton* 属瓦形细胞划为榴莲型、中间型和翅子树型 (Chattaway, 1933; Metcalfe 等, 1950; Manchester, 1979; Carlquist, 1988); *Guazuma* 属的瓦形细胞属于榴莲型或中间型 (Carlquist, 1988; Chattaway, 1933; Manchester 等, 1978); *Vinticina* 属的瓦形细胞 Kukachka 等 (1943) 归为翅子树型, 但 Carlquist (1988) 则认为属于榴莲型。榴莲型和中间型以及中间型和翅子树型有时难于划分易于理解, 但榴莲型和翅子树型的差别是明显的, 不同作者研究的种类可能不同。由此看来, 在划分瓦形细胞类型时, Chattaway (1933) 提出的瓦形细胞与横卧细胞相对宽度的指标应该加以应用。

不同类型的瓦形细胞, 即不同高度的瓦形细胞的起源时间似乎不同, 演化水平也有差异。具有不同类型瓦形细胞的类群, 其导管分子长度有显著差异。具有翅子树型瓦形细胞类群的导管分子平均长 300~400  $\mu\text{m}$ , 而具有榴莲型瓦形细胞类群的导管分子平均长 500~600  $\mu\text{m}$ , 二者差异显著 (Manchester 等, 1978)。一般认为, 较短的导管分子比较长的导管分子特化 (Metcalfe 等, 1950; Dickison, 1975)。因此, 翅子树型瓦形细胞要比榴莲型瓦形细胞更为特化, 这也得到化石证据的支持。

由于十分显著的识别特征, 具瓦形细胞的木材

化石在北美和日本始新世中期和早渐新世有发现, 至今已在 6 属 14 种发现 (Manchester, 1979, 1980; Terada 等, 1998), 其中 *Chattawayia*, *Pterospermoxylon*, *Triplochitioxylon*, *Wataria* 和 *Grewioxylon* 为化石属, 也在 1 个现存的梭罗树属的化石中发现。所有化石中的瓦形细胞都属于翅子树型或中间型, 还没有榴莲型瓦形细胞的报道 (Manchester 等, 1978; Manchester, 1979, 1980; Terada 等, 1998)。瓦形细胞在锦葵目中起源很早, 可能在白垩纪中期或晚期就已经发生, 而并不是一个最近的特化, 翅子树型瓦形细胞来自榴莲型瓦形细胞 (Manchester 等, 1978)。

## 2 瓦形细胞在锦葵目中的分布

瓦形细胞最早仅在传统梧桐科、木棉科和椴树科中发现, 后来也在锦葵科中发现, 除最近在广义锦葵目成员龙脑香科 (Dipterocarpaceae) 中发现 (Manchester, 2004) 外, 到目前为止还未在任何其它的植物类群中有过报道 (Chattaway, 1933; Metcalfe 等, 1950; Manchester 等, 1978; Manchester, 1979, 1980; Terada 等, 1998; Carlquist, 1988; Manchester, 2004; 唐亚等, 2005)。在广义锦葵科中, 瓦形细胞也仅在部分而非全部研究过的类群中出现, 确认的瓦形细胞在广义锦葵科 9 个亚科中 7 个亚科的 39 个属中出现 (表 1), 其中扁担杆亚科 12 个属、山芝麻亚科 8 个属、锦葵亚科 7 个属、刺果藤亚科 5 个属、非洲梧桐亚科 3 个属、木棉亚科 2 个属、椴树亚科 1 个属, 系统位置不定的 1 个属。Manchester (1980) 曾提到传统锦葵科有 10 个属具有翅子树型瓦形细胞, 但未列出具体的属, 未能计算在内。榴莲型瓦形细胞在 22 个属中出现, 翅子树型在 20 个属中出现 [Manchester 等 (1978) 提到在 30 个属中出现, 但没有列出具体的属], 而中间型仅在 5 个属中出现。在具有中间型的 5 个属中, 梭罗树属和 *Triplochiton* 属具有 3 种类型的瓦形细胞, 滇桐属和扁担杆属具有中间型和翅子树型瓦形细胞, 而 *Guazuma* 属则具有中间型和榴莲型瓦形细胞, 没有 1 个属仅具有中间型瓦形细胞。

## 3 瓦形细胞的系统学意义

锦葵目的范围在不同的系统中相差很大, 传统

分类系统包括 1~16 个科(唐亚,1990),最近基于分子生物学研究建立的锦葵目则包含 10 个科(Alverson 等,1998,1999)。在这些系统中,传统椴树科、梧桐科、木棉科和锦葵科是除 Hutchinson(1967)系统外其它系统都包括的科,是锦葵目的核心成员科(core families),它们之间的关系非常密切,目前为止的研究表明它们是一个非常自然的类群,有些属甚至族在不同的系统中被放在不同的科中。基于分支分析(Judd 等,1997)和分子生物学研究(Alverson 等,1998,1999;Bayer 等,1999)结果,这几个科

最近被合并成一个科,即广义的锦葵科(Malvaceae, s. l.)。

在锦葵目的组成上,传统上杜英科(Elaeocarpaceae)常作为椴树科成员或独立成科,与传统椴树科、梧桐科、木棉科和锦葵科等组成锦葵目(Cronquist,1981)。在这 5 个科中,瓦形细胞出现在除杜英科以外的 4 个科中,证实 Metcalfe 等(1950)从解剖学证据提出并得到分子生物学研究结果支持(Alverson 等,1998)的关于杜英科与其它 4 个科系统关系较远的结论。

表 1 瓦形细胞在广义锦葵科中的分布  
Table 1 Distribution of tile cells in Malvaceae s. l.

| 亚科 Subfamily                      | 榴莲型 <i>Durio</i> type                                                                                                                                             | 中间型 Intermediate type                         | 翅子树型 <i>Pterospermum</i> type                                                                                                     |
|-----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 刺果藤亚科 Byttnerioideae (5 个属)       | <i>Guazuma</i> , 鸛鹑麻属 ( <i>Kleinhovia</i> ), <i>Leptonychia</i> , <i>Scaophetalum</i>                                                                             | <i>Guazuma</i>                                | 马松子属 ( <i>Melochia</i> )                                                                                                          |
| 扁担杆亚科 Grewioideae (12 个属)         | 一担柴属 ( <i>Colona</i> ), <i>Desplatsia</i> , <i>Luehea</i> , <i>Lueheopsis</i> , 布渣叶属 ( <i>Microcos</i> ), <i>Mollia</i>                                           | 扁担杆属 ( <i>Grewia</i> )                        | <i>Duboscia</i> , 扁担杆属 ( <i>Grewia</i> ), <i>Sparmannia</i> , <i>Trichospermum</i> , 刺蒴麻属 ( <i>Triumfetta</i> ), <i>Vinticina</i> |
| Tilioideae(1 个属)                  | —                                                                                                                                                                 | 滇桐属 ( <i>Craigia</i> )                        | 滇桐属 ( <i>Craigia</i> )                                                                                                            |
| 山芝麻亚科 (Helicteroideae) (8 个属)     | 梭罗树属 ( <i>Reevesia</i> ), <i>Triplochiton</i> , <i>Boschia</i> , <i>Coelostegia</i> , <i>Cullenia</i> , 榴莲属 ( <i>Durio</i> ), <i>Neesia</i> , <i>Kostermannia</i> | 梭罗树属 ( <i>Reevesia</i> ), <i>Triplochiton</i> | 梭罗树属 ( <i>Reevesia</i> ), <i>Triplochiton</i>                                                                                     |
| 非洲梧桐亚科 Dombeyoideae (3 个属)        | 蚬木属 ( <i>Excentrodendron</i> )                                                                                                                                    | —                                             | 柄翅果属 ( <i>Burretiodendron</i> ), 翅子树属 ( <i>Pterospermum</i> )                                                                     |
| 木棉亚科 Bombacoideae(2 个属)           | <i>Quararibea</i>                                                                                                                                                 | —                                             | 轻木属 ( <i>Ochroma</i> )                                                                                                            |
| 锦葵亚科 Malvoideae(7 个属)             | 翅果麻属 ( <i>Kydia</i> )                                                                                                                                             | —                                             | <i>Hampea</i> , 木槿属 ( <i>Hibiscus</i> ), 悬铃花属 ( <i>Malva viscus</i> ), <i>Montezuma</i> , <i>Pavonia</i> , 梵天花属 ( <i>Urena</i> )  |
| 不定类群 <i>Incertae sedis</i> (1 个属) | <i>Mortoniendendron</i>                                                                                                                                           | —                                             | <i>Mortoniendendron</i>                                                                                                           |
| 总计 Total                          | 22                                                                                                                                                                | 5                                             | 20                                                                                                                                |

注:来源 Sources: Chattaway(1933); Webber(1934); Kukachka 等(1943); Manchester 等(1978); Carlquist(1988); 成俊卿等(1980); Terada 等(1998); 唐亚等(2005)。

在出现瓦形细胞的 4 个传统科中,锦葵科主要以翅子树型为主,除翅果麻属(*Kydia*)的瓦形细胞为榴莲型外,其余 6 个属均为翅子树型瓦形细胞;木棉科以榴莲型为主,在具有瓦形细胞的 8 个属中,7 个属的瓦形细胞为榴莲型,1 个属,即轻木属(*Ochroma*)的瓦形细胞为翅子树型;梧桐科除有 3 个属具有 2 种或 3 种类型的瓦形细胞外,3 个属具榴莲型,2 个属具翅子树型,从类型的分布来看,榴莲型在 6 个属中发现,翅子树型在 4 个属中发现,而中间型在 3 个属中发现;椴树科除扁担杆属(*Grewia*)和滇桐属(*Craigia*)具有翅子树型和中间型,*Mortoniendendron* 属具有榴莲型和翅子树型外,榴莲型瓦形细胞在 8 个属中发现,而翅子树型瓦形细胞在 9 个属中发现。如果承认榴莲型瓦形细胞较

为早出的推论,从瓦形细胞的分布上推测,锦葵目核心成员科的演化关系似为木棉科、梧桐科、椴树科和锦葵科,与锦葵目传统的科间演化关系及目前分子生物学研究结果都不一致,有必要进一步研究其系统发育。

在传统木棉科具瓦形细胞的 8 个属中,具榴莲型瓦形细胞的 7 个属除 *Quararibea* 属外,在传统分类系统和基于分子生物学资料的新分类系统中都是榴莲族(Durioneae)的核心成员(Edlin, 1935; Hutchinson, 1967; Nyffeler 等, 2000),是一个自然类群。这一类群一直作为传统木棉科成员,但最近的分子生物学研究发现其与传统梧桐科山芝麻族(Helicterae)的关系很近(Nyffeler 等, 2000)。而传统山芝麻族中仅在梭罗树属、鸛鹑麻属和 *Trip-*

*lochiton* 属中发现瓦形细胞。传统木棉科的轻木属 (*Ochroma*) 在不同系统中系统位置差异较大。在传统分类中 (Hutchinson, 1967), 具有瓦形细胞的属在椴树科主要为 *Grewieae*, *Sparmannieae*, *Desplatsieae* 和 *Lueheae* 等族的成员, 在梧桐科则主要属于 *Theobromaeae*, *Helictereae*, *Hermannieae* 和 *Mansoniaeae* 等 4 个族, 在锦葵科属于 *Kydieae* 和 *Ureneae* 等 2 个族。

在基于分子生物学研究结果建立的系统中 (Alverson 等, 1998, 1999; Bayer 等, 1999), 瓦形细胞出现在广义锦葵科 9 个亚科的 7 个亚科中, 仅在梧桐亚科 (*Sterculioideae*) 和 *Brownlowoideae* 亚科中未发现。

扁担杆亚科具瓦形细胞的 12 个属一直是传统椴树科成员, 在广义锦葵科中没有族的划分 (Bayer 等, 2003); 在山芝麻亚科中具瓦形细胞的 8 个属中, 具有 3 种类型的梭罗树属和 *Triplochiton* 属于山芝麻族 (*Helictereae*), 而其余 6 个属在 Bayer 等 (1999) 的研究中未能确定其系统位置, 但与传统木棉科成员关系较远, 与山芝麻族相近, 后来的研究发现进一步证实其属于山芝麻亚科 (Nyffeler 等, 2000), 属于榴莲族 (*Durieae*), 不同的族瓦形细胞类型不同; 非洲梧桐亚科中具瓦形细胞的 3 个属与该亚科其它成员 (包括传统的非洲梧桐族 *Dombeyaeae* 和火绳树族 *Eriolaeneae*) 在形态学上差异显著, 从目前的资料来看, 这 3 个属似可作为不同的族处理, 但尚需作进一步研究; 在锦葵亚科中, 具有榴莲型瓦形细胞的翅果麻属 (*Kydia*) 属于 *Kydieae* 族, 其余具翅子树型瓦形细胞的属于 *Hibisceae* 和 *Gossipieae* 族, 其中 *Hampea* 传统上作为木棉科成员, 但近年多作为锦葵科成员; 刺果藤亚科具瓦形细胞的 4 个属在分别属于 *Bytterieae*, *Theobromeae* 和 *Hermannieae*; 木棉亚科具瓦形细胞的 2 个属在不同系统中其系统位置相差很大; 椴树亚科仅包括椴树属 (*Tilia*) 和滇桐属, 滇桐属具 2 种类型瓦形细胞, 但椴树属没有瓦形细胞。上述表明, 瓦形细胞在锦葵科中可能是不同时期发生的, 其在锦葵目系统发育中的意义还值得进一步研究。

此外, 有趣的是, 在较早分子生物学研究中系统位置未定的几个类群 (Bayer 等, 1999), 即榴莲类 (*Durio* alliance)、*Lyptonichia*、*Glossostermon*、滇桐属、*Mortoniendron* 和 *Nesogordonia*, 仅 *Glossostermon* 和 *Nesogordonia* 没有瓦形细胞的报道, 其它

都具有瓦形细胞, 而且以榴莲型瓦形细胞为主。

致谢: 美国佛罗里达大学 Steven Manchester 博士同意本文图 1 的使用并惠赠部分文献; 美国哈佛大学 Dr. Li Jianhua 和美国 Smithsonian Institution 的 Dr. Robert Soreng 帮助查找部分资料。四川大学硕士研究生张立芸同志协助图 1 的绘制。

#### 参考文献:

- 成俊卿, 李源浙, 孙成志, 等. 1980. 中国热带及亚热带木材——识别、材性和利用 [M]. 北京: 科学出版社, 370—386.
- Alverson WS, Karol KG, Baum DA, et al. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from rbcL sequence data [J]. *Am J Bot*, **85**: 876—887.
- Alverson WS, Whitlock BA, Nyffeler R, et al. 1999. Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data [J]. *Am J Bot*, **86**: 1474—1486.
- Bayer C, Fay MF, Bruijn AY de, et al. 1999. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a recircumscribed order Malvales: a combined analysis of plastid *atpB* and rbcL DNA sequences [J]. *Bot J Linn Soc*, **129**: 267—303.
- Bayer C, Kubitzki K. 2003. Malvaceae. In Kubitzki K, Bayer C (eds). *The families and genera of vascular plants* [M]. vol. 5. Springer, Berlin, Germany, 225—311.
- Carlquist S. 1988. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledonous wood [M]. Springer Verlag, Heidelberg, Berlin, 174—215.
- Chattaway MM. 1933. Tile-cells in the rays of the Malvales [J]. *New Phyt*, **32**: 261—273.
- Chattaway MM. 1937. The wood anatomy of the family Sterculiaceae [J]. *Philos Trans Roy Soc*, **228**: 313—336.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants [M]. New York: Columbia University Press, 341—361.
- Dickison WC. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy [J]. *Ann Miss Bot Gard*, **62**: 590—620.
- Edlin HL. 1935. A critical revision of certain taxonomic groups of the Malvales [J]. Part II *New Phyt*, **34**: 122—143.
- Hutchinson J. 1967. The genera of the flowering plants [M]. Vol. II. Oxford: Clarendon Press, 468—567.
- IAWA. 1964. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy [M]. Konkordia, Winterthur.
- Judd WS, Manchester SR. 1997. Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological, anatomical, palynological and chemical characters [J]. *Brittonia*, **49**: 384—405.
- Kukachka BF, Rees LW. 1943. Systematic anatomy of the woods of the Tiliaceae [J]. *Uni Min Agr Exp Stat Tech Bull*, **158**: 1—70.
- Manchester SR. 1979. *Triplochitoxylon* (Sterculiaceae): a new genus of wood from the Eocene of Oregon and its bearing on xylem evolution in the extant genus *Triplochiton* [J]. *Am J Bot*, **66**: 699—708.

- Manchester SR. 1980. *Chattaway* (Sterculiaceae): A new genus of wood from the Eocene of Oregon and its implication for xylem evolution of the extant genus *Pterospermum* [J]. *Am J Bot*, **67**: 59—67.
- Manchester SR, Miller RB. 1978. Tile cells and their occurrence in malvacean fossil woods[J]. *IAWA Bulletin* 1978/2—3: 23—28.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons* [M]. Oxford: Clarendon Press, 223—266.
- Nyffeler R, Baum DA. 2000. Phylogenetic relationships of the durians (Bombacaceae-*Durioneae* or Malvaceae/Helicteriodeae/*Durioneae*) based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences[J]. *Plant Systematics and Evolution*, **224**: 55—82.
- Tang Y (唐亚). 1990. The systematic position of *Corchoropsis* Sieb. & Zucc. and *Paradombeya* Stapf, in relation to the delimitation between Tiliaceae and Sterculiaceae (田麻属和平当树属的系统位置兼论椴树科和梧桐科的界限) [D]. 中国科学院昆明植物研究所博士学位论文.
- Tang Y (唐亚). 1992a. A study of *Melhanian hamiltoniana* in relation to the systematic position of the genus (梧桐科梅蓝的研究兼论属的系统位置) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **14**: 13—20, 图版 2.
- Tang Ya. 1992b. The systematic position of *Corchoropsis* Sieb. et Zucc [J]. *Cathaya*, **4**: 131—150.
- Tang Ya. 1993. On the systematic position of *Paradombeya* Stapf [J]. *Acta Phytotax Sin*, **31** (4): 297—308, plus 3 plates.
- Tang Y (唐亚), Xie JS (谢嘉穗), Gao H (高辉). 2005. A study of wood anatomy of *Burretiodendron* Rehder and *Excentrodendron* H. T. Chang & R. H. Miao and its systematic implications (锦葵目蚬木属和柄翅果属的木材解剖学研究及其系统学意义) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **27**: 235—246.
- Terada K, Suzuki M. 1998. Revision of the so-called 'Reevesia' fossil woods from the Tertiary in Japan—a proposal of the new genus *Wataria* (Sterculiaceae) [J]. *Rev Palae Paly*, **103**: 235—251.
- Webber IE. 1934. Bearing of upright ray cells in the woods of *Hibiscus mutabilis* on usage of the term tile cell [J]. *Trop Woods*, **37**: 9—13.
- Wheeler EA, Baas P, Gasson PE, et al. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification [J]. *IAWA Bulletin*, **10**: 219—332.

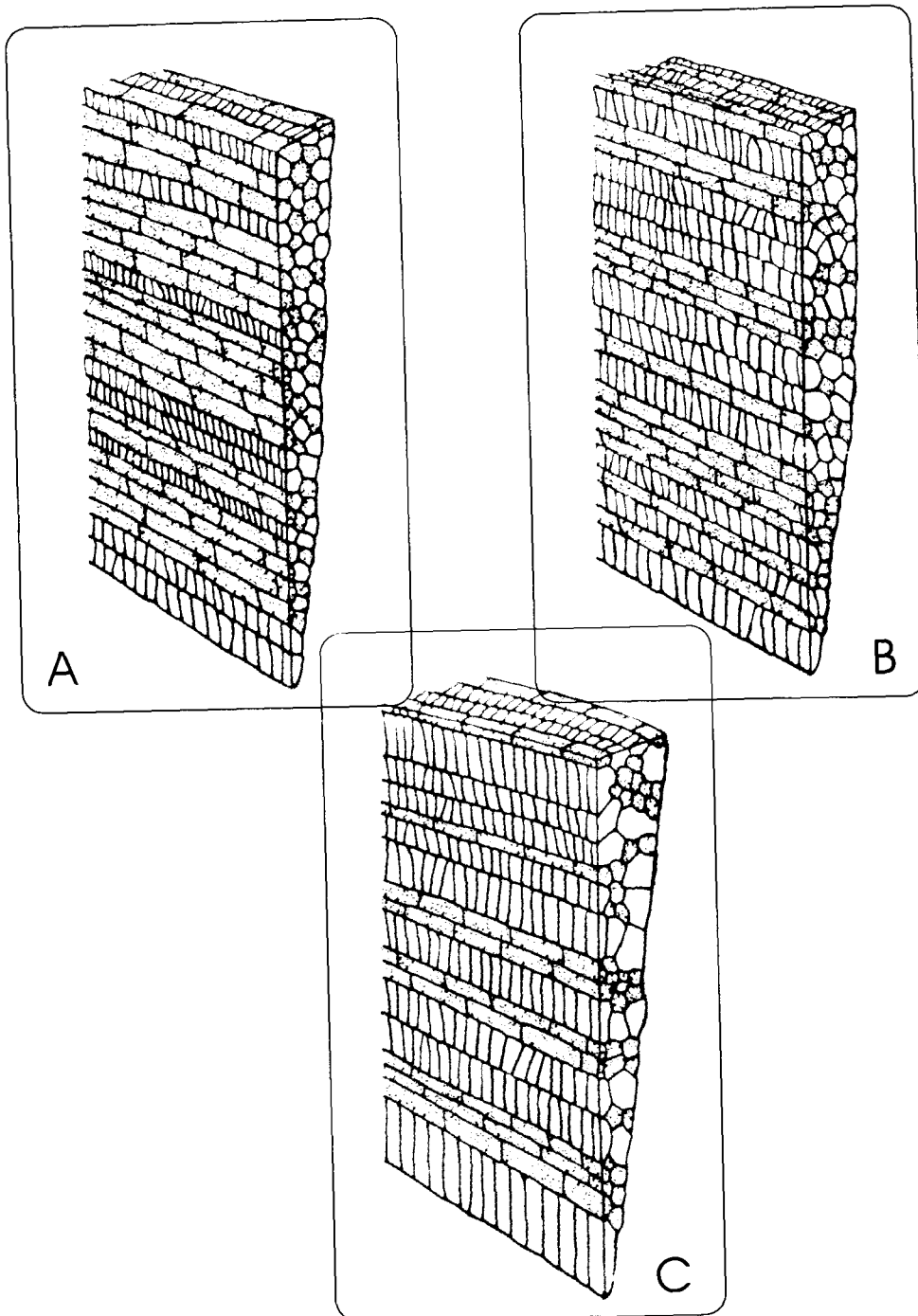
维普资讯 http://www.cqvip.com

(上接第 480 页 Continue from page 480)

- desert and tropical rain forest plant species in atmospheres with different CO<sub>2</sub> concentrations. (不同 CO<sub>2</sub> 浓度下某些海岸和热带雨林植物种类的完好叶片在不同 CO<sub>2</sub> 浓度下对强光的光合反应) [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **18**: 133—137.
- Jiang GM (蒋高明), Han XG (韩兴国), Lin Gh (林光辉). 1997. Response of plant growth to elevated CO<sub>2</sub>: A review on the chief methods and basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade (大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年模拟实验之主要手段及基本结论) [J]. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), **21** (6): 489—502.
- Johnston M, Grof CD. 1986. Sodium deficiency in the C<sub>4</sub> species *Amaranthus tricolor* is not completely alleviated by high CO<sub>2</sub> concentrations [J]. *Photosynthetica*, **4**: 476—479.
- Lawlor DW, Mitchell RAC. 1991. The effects of increasing CO<sub>2</sub> on crop photosynthesis and productivity: A review of field studies [J]. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 807—818.
- Li MR (李美茹), Wang YR (王以柔), Liu HX (刘鸿先), et al. 2001. The regulation of light intensity to antioxidative ability in leaves of four subtropical forest plant (四种亚热带森林种类在控制光强下叶片的抗氧化能力) [J]. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), **25** (4): 460—464.
- Lin WH (林伟宏). 1998. Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> (植物光合作用对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应) [J]. *Acta Eco Sin* (生态学报), **18** (5): 529—535.
- Liu JX (刘金祥), Mo SQ (莫穗秋). 2005. Response of photosynthetic physiological characteristics of *Wedelia trilobata* to the increasing photosynthetic active radiation (三裂叶蟛蜞菊光合生理特性对光合有效辐射的响应) [J]. *Grassland and Turf* (草原与草坪), (2): 27—30.
- Norby R J, O'Neill E G. 1991. Leaf area compensation and nutrient interactions in CO<sub>2</sub>-enriched seedling of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera*) [J]. *New Phytol*, **117**: 515—528.
- Ward J K, Strain B R. 1999. Elevated CO<sub>2</sub> studies: oast, present and future [J]. *Tree Physiol*, **19**: 211—220.
- Wei SL (魏胜林), Liu YH (刘业好), Qu HY (屈海泳), et al. 2001. Effects of high CO<sub>2</sub> concentration on physiological and biochemical processes in Lily (*Lilium dauricum*) (高 CO<sub>2</sub> 浓度对百合 (*Lilium dauricum*) 生理生化过程的影响) [J]. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), **25** (4): 410—413.
- Xiang WH (项文化), Qian DL (田大伦), Yan WD (闫文德), et al. 2004. Photosynthetic responses of *Quercus fobri* leaves to increase in CO<sub>2</sub> concentration and temperature (白栎光合特性对二氧化碳浓度增加和温度升高的响应) [J]. *J Zhejiang Forestry Coll* (浙江林学院学报), **21** (3): 247—253.
- Xu DQ (许大全). 1994. Responses of photosynthesis and related processes to long term high CO<sub>2</sub> concentration (光合作用及有关过程对长期 CO<sub>2</sub> 浓度的响应) [J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **30** (2): 81—87.
- Yan CR (严昌荣), Han XG (韩兴国), Chen LZ (陈灵芝). 2001. Water use efficiency of six woody species in relation to micro-environmental factors of different habitats (六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究) [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **21** (11): 1952—1956.
- Zhang LP (张利平), Wang XP (王新平), Liu LC (刘立超), et al. 1998. Study on gas exchange characteristics of main constructive plants *A. ordosica* and *C. korshinskii* in Shapotou Region (沙坡头主要建群植物油蒿和柠条的气体交换特征研究) [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **18** (2): 133—137.

唐 亚, 等: 瓦形细胞在广义锦葵科中的分布及其系统学意义  
TANG Ya, *et al.*: Tile cells: their occurrence and systematic implications  
in Malvaceae s. l.

图版 I  
Plate I



不同类型的瓦形细胞在横切面、弦切面和径切面上的形态  
Three different types of tile cells on transverse, tangential and radial sections, with procumbent cells densely dotted  
深色者为横卧细胞; A. 榴莲型; B. 中间型; C. 翅子树型。  
About  $\times 200$ . Slightly modified from Manchester & Miller(1978). Use with permission.  
A. *Durio* type; B. Intermediate type; C. *Pterospermum* type.