

# 莲科系统位置评述

索志立

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

**摘要:** 莲科含 1 属 1 种 2 亚种, 以具有最古老的有活力的种子而著称。形态学研究表明, 莲不仅具有双子叶植物特征, 而且又具有单子叶植物的某些性状。因此, 对研究被子植物(有花植物)的起源与演化以及单子叶植物的起源具有重要价值。被子植物(有花植物)的起源与辐射一直是植物学家关注的热点, 有关莲科的系统位置存在争议。该文对该科系统位置的研究历史与现状进行评述。

**关键词:** 莲科; 系统位置; 评述

**中图分类号:** Q949.7 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2007)01-0031-09

## A review on the phylogenetics of Nelumbonaceae

SUO Zhi-Li

(State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** The monotypic family Nelumbonaceae with 1 species, 2 subspecies, is famous for their oldest vigorous seeds. Morphological studies indicate that this family shares some characters of both dicotyledons and monocots, which implies their important value for study of the origin and early evolution of angiosperms (flowering plants) as well as the origin of monocots. The origin and radiation of angiosperms (flowering plants) have long been important issues attracting botanists. The systematic position of Nelumbonaceae has been disputed for a long time. This paper reviews the research history and recent advances related to this family.

**Key words:** Nelumbonaceae; phylogeny; review

莲科(Nelumbonaceae)为虫媒传粉的多年生水生草本植物(倪学明等, 1994; Hayes 等, 2000)。在全球约 26 万种(453 科)被子植物中, 莲科是一个小科(APG II, 2003; Soltis 等, 2004)。中国辽宁省普兰店泥炭层(古河床)中年龄为 1000 年以上的莲(*N. nucifera*)的种子, 萌发出土后产生健壮的植株, 是迄今具有活力并且被测定年代最古老的种子, 因此, 又被誉为“神莲”(sacred lotus)(Shen-Miller 等, 1995)。莲不仅具有双子叶植物性状, 而且又具有单子叶植物的某些特征(陈维培等, 1988, 1989, 1992; Esau 等, 1975;

Schneider 等, 1996; 孙德兰等, 1999; Titova 等, 1996)。因而, 引起全世界植物学家的格外关注(APG II, 2003; Soltis 等, 2004)。有关莲科的研究已有大量的积累。但由于引证的证据不同或对一些特征的理解差异, 人们对该科的系统位置得出截然不同的结论。被子植物的基部类群对于研究被子植物起源与早期进化具有重要意义(Zanis 等, 2002; 索志立, 2004, 2005a, b, c; 2006a, b)。为此, 本文在评述各家观点的基础上, 讨论存在的问题和解决方案。

收稿日期: 2005-10-12 修回日期: 2006-12-28

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(Kscx2-sw-108) [Supported by Knowledge Innovation Project of the Chinese Academy of Sciences (Kscx2-sw-108)]

作者简介: 索志立(1964-), 男, 内蒙古呼和浩特市人, 博士, 主要从事系统与进化植物学研究。

## 1 莲科系统位置研究的历史与现状

有关莲科的研究主要分两个方面。其一是莲科的科内分类,其二是莲科在被子植物中的系统发育位置。

### 1.1 莲科的科内分类研究

1.1.1 莲科及相关类群的分类界限 莲属(*Nelumbo*)由 Adanson (1763) 建立 (Barthlott 等, 1996)。 *Nelumbo* (Tourn.) Adans., Fam. Pl. 2: 76, 582. Jul-Aug 1763. 模式: *Nelumbo nucifera* Gaertn. (= *Nymphaea nelumbo* L.) (Greuter 等, 1993)。在历史上曾经先后提出多达 9 个属与莲属相关, 经常被放在一起进行比较和研究, 它们是水盾草属 (*Cabomba*)、莼菜属 (*Brasenia*)、萍蓬草属 (*Nuphar*)、合瓣莲属 (*Barclaya*)、*Ondinea* 属、睡莲属 (*Nymphaea*)、王莲属 (*Victoria*)、芡属 (*Euryale*) 以及金鱼藻属 (*Ceratophyllum*) (索志立, 2005b; 2006a, b)。“睡莲类”(water lilies) 是一种不严格的提法, 通常指上述 10 个属或其中的一部分属 (Li, 1955; Williamson 等, 1989; Les 等, 1991)。由于文献数量多、上述各个属的相关文献互相联系或涉及, 同样的分类界定用语的内涵可能因学者和时代 (如学术界的公众认识深度的时代局限性) 而有差别, 给读者带来很大不便甚至困惑。因此, 有必要介绍相关的类群分类界限常用语。文献中提到的“最广义睡莲目”(the broadest ordinal concept of Nymphaeales) 通常包含上述这 10 属 (Tamura, 1982)。“广义睡莲目”(Nymphaeales *sensu lato*) 的范围通常因学者的认识和文献发表年代而异, 有时包含上述 10 属, 有时仅包含其中 9 属 (不含莲属或金鱼藻属; 在 *Ondinea* 属于 1970 年发表之前或由于有关 *Ondinea* 属的数据不全而未被列为研究对象时, 包含莲属和金鱼藻属) (Hartog, 1970; Tamura, 1982; Ito, 1987)。“狭义睡莲目”(Nymphaeales *sensu stricto*) 通常仅包括其中 8 属 (不含莲属和金鱼藻属) (Les 等, 1999)。“广义睡莲科”(Nymphaeaceae *sensu lato*) 通常包含上述 10 属或其中 8 属 (不含莲属和金鱼藻属) (Moseley 等, 1993), 有时简称“睡莲科”(倪学明等, 1994; 韦平等, 1994), 有时由于取样困难等原因仅涉及其中几个属 (陆佩洪等, 1992; 韦平等, 1994; 刘艳铃等, 2005)。“狭义睡莲科”(Nymphaeaceae *sensu stricto*) 通常包含其中 6 个属 (不含莲

属、金鱼藻属、水盾草属和莼菜属) (Williamson 等, 1989)。“古草本类”(Paleoherbs) 通常指草本或半草本的木兰亚纲植物 (Magnoliids) (马兜铃科 Aristolochiaceae)、短蕊花科 Lactoridaceae、胡椒目 Piperales 和睡莲目) 以及部分单子叶植物 (Monocots) (Donoghue 等, 1989; Dolye 等, 1991; Endress, 1994)。“现存古草本的核心类群”(Core groups of extant paleoherbs) 通常指金鱼藻属、睡莲目、胡椒目和马兜铃目 Aristolochiales (Donoghue 等, 1989; Dolye 等, 1991; Endress, 1994)。“真双子叶植物”(eudicots) (Dolye 等, 1991) 指具有三沟/三沟孔及其衍生花粉的被子植物类群 (但是具有三沟花粉的八角科和五味子科不属于真双子叶植物), 也称为“三沟孔类”(the tricolpates) (Donoghue 等, 1989), 大约占被子植物多样性的 64% (Judd 等, 2004); 在分类学上, 指金缕梅亚纲 Hamamelididae、石竹亚纲 Caryophyllidae、五桠果亚纲 Dilleniidae、蔷薇亚纲 Rosidae 和菊亚纲 Asteridae 以及 Cronquist (1981) 分类系统中的木兰亚纲 Magniliidae 的毛茛目 (Judd 等, 2004; Kim 等, 2004)。在真双子叶植物演化支中, “早期趋异的或基部的真双子叶植物”为毛茛目 Ranunculales、山龙眼目 Proteales、清风藤科 Sabiaceae、昆栏树科 Trochodendraceae 和黄杨科 Buxaceae, 随后分出来的是支持率很高的“核心真双子叶植物 (Core eudicots) 演化支”或称“核心三沟类 (core tricolpates) 演化支”, 包括洋二仙目 Gunnerales、智利藤目 Berberidopsidales (智利藤科 Berberidopsidaceae/鳞枝树科 Aextoxicaceae)、檀香目 Santalales、五桠果科 Dilleniaceae、石竹亚纲、蔷薇亚纲、菊亚纲以及虎耳草目 Saxifragales (Judd 等, 2004; Kim 等, 2004)。山龙眼目含 3 科: 山龙眼科 Proteaceae、悬铃木科 Platanaceae 和莲科 (Kim 等, 2004)。

根据大量分子数据和非分子数据, 金鱼藻属已被处理为独立的金鱼藻科和金鱼藻目 (APG II, 2003; 索志立, 2005b)。最新研究显示, 睡莲科应是 6 个属 (萍蓬草属、合瓣莲属、*Ondinea* 属、睡莲属、王莲属和芡属) 构成的一个单系群 (索志立, 2006b); 水盾草科 (含水盾草属和莼菜属) (索志立, 2006a) 与睡莲科共同构成一个单系群, 这个单系群称为睡莲目 (APG II, 2003; Soltis 等, 2004)。睡莲目位于现存被子植物系统树的根部仅次于互叶梅科的最基部位置, 被称为 ANITA 类群的成员。这样的系统位置得到了分子数据的强烈支持 (APG II, 2003; Soltis 等, 2004; 索志立, 2004, 2005a, b, c,

2006a, b)。

根据大量分子数据和非分子数据, 莲属已经被从“睡莲类”中分出来, 其系统位置详细分析如下。

1.1.2 莲属内的分类与分布 莲科( $2n=16$ )为单属科, 以前一直认为, 莲属含 2 种: 莲分布于中国、俄罗斯、朝鲜、日本、印度、越南、亚洲南部、大洋洲和北美洲; 美洲黄莲 *N. lutea* 广泛分布于北美、西印度群岛以及中美洲 (Li, 1955; Simon, 1970)。Simon (1970) 利用美洲黄莲 (7 株) 和莲 (5 株) 的研究显示, 它们的比较血清学反应没有差异。Kanazawa 等 (1998) 利用 RFLPs (Restriction fragment length polymorphisms) 技术对莲属的 2 个种 (*Nelumbo nucifera* 和 *N. pentapetala* (= *N. lutea*)) 的线粒体 DNA 进行分析, 结果显示这 2 个种可以被区分开。黄秀强等 (1992) 对莲属进行核型分析、染色体组分析以及间期核银染后, 认为应该将美洲黄莲作为一个亚种处理, 提议定名为: *N. nucifera* ssp. *lutea*。Borsch 等 (1994) 根据地理分布、花色和雄蕊长度的差异, 提出莲分为 2 个亚种: *Nelumbo nucifera* ssp. *nucifera* 和 *N. nucifera* ssp. *lutea*。rbcL 序列分析支持这 2 个亚种之间的差异 (Les 等, 1991)。莲属的两个亚种间没有生殖隔离, 它们的近缘关系几乎没有争议 (倪学明等, 1994; 韦平等, 1994)。

## 1.2 关于莲科系统位置的研究

1.2.1 认为莲属与单子叶植物有关系的观点 睡莲科 (含莲属) 被认为是单子叶植物或单子叶植物的祖先, 主要依据是茎内维管束的散生排列以及存在一枚两裂的子叶, 如 *Nelumbo*、*Nymphaea* 和 *Nuphar* (Hains 等, 1975; Ito, 1982; Philomena 等, 1985)。孙德兰等 (1999) 认为, 莲的维管束没有形成层这一特征与单子叶植物相似。根据光学显微镜和扫描电子显微镜的观察结果, Titova 等 (1996) 认为莲具有 2 裂的单子叶, 是单子叶植物。

1.2.2 认为莲属是双子叶植物的观点 Mirbel (1809) 根据种子和胚的早期研究, 认为莲属是双子叶植物 (Hayes 等, 2000)。Gupta 等 (1967) 依据莲属具有双子叶的观察结果, 不赞成莲具有单子叶特征的观点 (Tillich, 1990)。Snigirevskaya (1992) 认为, 胚中的子叶的二型性表明, 莲属是双子叶植物。Ito (1982) 对睡莲科 (含莲属) 的胚和实生苗的形态特征研究后, 认为胚的两个大裂片与双子叶同源, 既不是裂开的一枚子叶, 也不是下胚轴的突起, 认为莲的胚和实生苗显示的是双子叶植物的性状。唐佩华等 (1989) 根据莲的子叶发育过程的光学和电子显微镜观察结果, 认为莲的子叶发育的

格局具有双子叶植物的共性。

1.2.3 认为莲属的系统位置介于原始双子叶植物与原始单子叶植物之间的观点 陈维培等 (1982) 根据莲的营养器官特征, 如主根不发达、根中具髓、星散状的维管束以及根状茎增粗的形式等, 认为莲属可能与原始的单子叶植物有一定亲缘关系, 应把莲目作为介于原始双子叶植物与原始单子叶植物之间的一个类群。严素珍 (1986) 根据莲胚胎发育中胚乳发育独特, 具有多核的反足细胞、有三沟花粉、没有外胚乳等特征, 认为莲与睡莲科的植物显著不同, 赞同莲应该被处理为独立的莲科并成立莲目的观点; 根据莲的主根不发育、具星散状维管束以及没有形成层等特征, 认为莲属与原始的单子叶植物有一定亲缘关系, 应把莲目作为介于原始双子叶植物与原始单子叶植物之间的一个类群。依据莲的子叶片下部愈合成筒状, 恰似单、双子叶植物的一种过渡形式; 莲的子叶脉迹为 6 束, 呈辐射状均匀地向外出入子叶, 并不像典型的双子叶植物 (子叶脉迹为 2 束, 向两侧分开进入子叶), 也不像典型的单子叶植物的子叶脉迹式样 (螺旋式分离进入子叶鞘), 孙克莲等 (2000) 同意陈维培等 (1982) 和严素珍 (1986) 的观点, 认为莲属是介于原始单、双子叶植物之间的一个类群。

1.2.4 莲属在发表时被放在马兜铃科内 Adanson (1763) 发表莲属时, 认为莲属与睡莲科差异很大, 将莲属置于马兜铃科 (Barthlott 等, 1996)。

1.2.5 认为莲属与木兰目有关系的观点 陈维培等 (1982) 认为, 在花部器官的形态方面, 莲属与木兰目可能有亲缘关系。

1.2.6 认为莲属隶于睡莲科的观点 Linnaeus (1753) 最早将莲描述为睡莲 (*Waterlily*) (*Nymphaea nelumbo*) (Barthlott 等, 1996)。Caspary (1891) 认为可将睡莲科分为水盾草亚科 (Cabomboideae)、睡莲亚科 (Nymphaeoidae) 和莲亚科 (Nelumboideae) (Li, 1955)。Arber (1920) 认为莲属是“睡莲类高度分化的属” (Gupta 等, 1977)。胡先骕 (1950)、恩格勒 (1964)、哈钦松 (1973) 和斯特宾斯 (1974) 认为莲属隶于睡莲科, 未提升到莲科的位置。

1.2.7 认为莲科是睡莲科的姐妹群的观点 Loconte 等 (1991) 根据 104 个形态性状对木兰亚纲 49 个类群的分支分析结果显示, 莲科与睡莲科是姐妹群。

1.2.8 认为莲科隶于睡莲目的观点 克郎奎斯特 (1988)、达赫格瑞 (1983)、高登伯格 (1986) 以及张宏达 (2004) 认为莲科隶于睡莲目。

1.2.9 支持设立莲科和莲目的观点 Dumortier (1829)

和 Lindley(1833)认为应将莲属提升为莲科(Li, 1955)。Li(1955)提议莲属应被置于其自己的目:莲目(Order Nelumboniales),他的建议后来被 Takhtajan (1980)和 Snigirevskaya(1964)接受。

Esau 等(1975)对叶的排列的研究结果也支持 Simon(1970)的血清学研究结果,认为与睡莲科的其它成员相比,莲属是一个独立的类群。Gupta 等(1977)对睡莲科各成员的形态和胚胎研究后,赞同 Li(1955)以及 Snigirevskaya(1964)等建立莲目的观点,其中包括单型科莲科(含莲属),将其余的 7 个属保留在睡莲科内。

Ito(1987)利用分支分类方法探讨睡莲目内部的系统发育关系,结果显示,在睡莲目中可分辨出三个单系群。第一群仅含有莲属(因具有三沟花粉和无胚乳等自体衍征而特化)。第二群包括睡莲属、芡属、王莲属、合瓣莲属和萍蓬草属,这里的第二群又称为睡莲类群(共有如下两个共同衍征:合生心皮雌蕊以及在带状维管束中存在不规则维管束)。第三群包括莼菜属、水盾草属和金鱼藻属,第三群又称为金鱼藻类群(由如下两个共同衍征定义:具有背生胎座和水中生长的茎)。

许多研究结果显示,莲属具有许多特殊性状,支持设立一个独立的科。根据莲科独特的芽鳞排列式样、独特的维管构造、特化的雌蕊结构以及花粉形态,莲科现在已被广泛接受(Ito, 1987; Kreunen 等, 1999)。

陈维培等(1982)根据莲的心皮和花托形态的独特性,认为莲属与睡莲科的各属有显著区别,赞同将莲独立为莲科,并成立莲目的观点。

Les 等(1991)对最广义睡莲目 10 个属中的 9 属(合瓣莲属、莼菜属、水盾草属、金鱼藻属、芡属、莲属、萍蓬草属、睡莲属以及王莲属)的 *rbcL* 基因序列(1183bp, 约为该基因序列全长的 85%)进行聚类分析。在简约分析找到的 4 个等同的最简约树中,金鱼藻属均位于木兰亚纲的基部,莲属位于次基部的孤立位置。

*rbcL* 序列分析结果表明,应该放弃 Tamura (1982)和 Cronquist(1988)等分类学家提出的最广义睡莲目方案,因为在睡莲目中加入金鱼藻属或莲属都会导致多系。如果迫使简约分析获得的拓扑结构创造一个含有金鱼藻属、莲属以及睡莲科其它各属的单系,需要在系统发育树中增加 9 个步长,将这 2 个属(金鱼藻属和莲属)与睡莲科的其它属区分开的分类长度需要增加 43 步。由此推断,真正的睡莲目是一个很确定的演化分支,应该包括 *Brasenia*、*Cabomba*、*Nuphar*、*Barclaya*、*Nymphaea*、*Euryale* 和 *Victoria*。他们认为这些属(连同 *Ondinea* 属)构成睡莲目。*rbcL* 基因的系统发育、

*rRNA* 基因的系统发育以及基于形态特征的分支分类分析,都否定了将莲科或金鱼藻科包含在睡莲目中的分类方案。表型分析显示,广义睡莲目含有睡莲目、莲目和金鱼藻目 3 个谱系,与 *rbcL* 序列分析结果中这些属之间缺乏近缘关系的结论一致。*rbcL* 序列分析结果显示,莲科和金鱼藻科是独立的科,在系统发育上与真正的睡莲目远缘。这种分类排序得到大多数现代分类方案的支持(Les 等, 1991)。

莲的三沟孔花粉完全不同于睡莲目大多数类群的单萌发孔花粉(Kreunen 等, 1999)。莲萌发过程中叶绿体光合特性的研究显示,叶绿体功能的发育经历了与其它高等植物不同的独特途径(唐崇钦等, 1993)。

Moseley 等(1993)利用睡莲科花部维管结构中筛选出的 12 个性状,对睡莲类 8 个属之间的系统发育关系进行分支分类分析,其结果以及其它数据(例如形态、生物化学及分子数据)对 8 个属的关系的分析结果显示,睡莲属与芡属、王莲属、萍蓬草属、*Ondinea* 属聚类为一大支,莼菜属和水盾草属聚类为另一大支,莲属独自构成一支,形成了睡莲科、水盾草科和莲科的三科格局。形态、生化、分子以及花部维管结构都支持莲科从睡莲目中分出来(Simon, 1970; Goleniewska-Furmanowa, 1970; Gibbs, 1974; Les 等, 1991)。

倪学明等(1994)讨论了 35 个衍征中 31 个特征的进化极性,利用分支分类法研究“广义睡莲科”9 属间的亲缘关系。结果显示,存在 3 个单系群,第 1 群仅含有莲属(莲科),第 2 群由 *Brasenia* 和 *Cabomba* 组成,称为水盾草科 Cabombaceae,第 3 群由 *Euryale*、*Victoria*、*Nymphaea*、*Ondinea*、*Barclaya* 和 *Nuphar* 组成,称为睡莲科。建议将睡莲科提升为睡莲目,下设 3 个科:莲科(含莲属)、水盾草科 Cabombaceae(含莼菜属和水盾草属)以及睡莲科(含萍蓬草属、合瓣莲属、*Ondinea* 属、睡莲属、王莲属和芡属)。

刘艳玲等(2005)以金鱼藻 *Ceratophyllum demersum* 为外类群,利用核 rDNA ITS 区序列分析睡莲类 8 属间的系统发育关系。结果显示,莲属作为一支首先分了出来,支持成立莲科和莲目的以往分类处理。

1.2.10 认为莲属与毛茛类有关系的观点 Bessey (1915)认为莲科隶于毛茛目。Barthlott 等(1996)利用扫描电子显微镜对莲属的叶表皮表面形态特征的观察以及角质层蜡质的化学成分分析结果显示,莲属如果不在低等金缕梅亚纲附近,则位于毛茛超目(Ranunculiflorae)附近。

1.2.11 认为莲属与悬铃木科(属)近缘的观点 Chase

等(1993)以及 Hoot 等(1999)利用形态和分子数据的分析结果显示,莲属是距离悬铃木属最近的真双子叶植物的一个孤立类群。对多基因大型数据集的整合分析,令人信服地将莲属置于真双子叶植物类群的中间(Soltis 等,1999;Mathews 等,2000)。Nandi 等(1998)的分支分类分析显示,在 *rbcL* 系统树中,莲科位于低等金缕梅亚纲(Lower hamamelids)的基部,与悬铃木科近缘(互为姐妹群)。*rbcL* 数据与非分子数据合并后获得的系统树中,莲科位于低等金缕梅亚纲的下部,与蛇菰科 Balanophoraceae、悬铃木科、毛茛亚纲、领春木科 Eupteleaceae 近缘,并共同构成一个演化支。Les 等(1999)利用较完整的形态和分子数据的分析结果显示,真双子叶植物的第一个演化支为领春木属或莲属。Qiu 等(2000)采用三个基因组的 5 个基因序列数据的分析显示,莲属位于真双子叶植物演化支的内部,与悬铃木属 *Platanus*、银桦属 *Grevillea* (山龙眼科 Proteaceae) 等类群近缘。Hayes 等(2000)根据莲的花发育特征的研究结果,认为有必要比较研究莲属与山龙眼属的花发育特征。

Zanis 等(2002)利用核基因、叶绿体基因以及线粒体基因(18S rDNA、26S rDNA、*mtSSU* rDNA、*phyA*、*phyC*、*cox1*、*rps2*、*atpA*、*matR*、*rbcL* 和 *atpB*) 的 DNA 序列数据的最简约分析显示,莲属与悬铃木属近缘。被子植物系统发育研究组(Angiosperm Phylogeny Group) (APG II, 2003) 将莲科置于山龙眼目 Proteales 内,与山龙眼科和悬铃木科近缘的位置。

### 1.2.12 认为莲属是古草本的较近缘类群的观点

Donoghue 等(1989)基于形态的系统发育分析显示,真双子叶植物包含 2 个演化支,其中毛茛亚纲+莲属演化支是古草本的较近缘类群(Judd 等,2004)。

1.2.13 认为莲属与昆栏树目和板凳果属是并系类群的观点 Mathews 等(2000)利用光敏色素重复基因(duplicate phytochrome genes) (*PHYA* 和 *PHYC*) 分析基部被子植物的系统发育关系。结果显示,在真双子叶类群中,在不考虑核心真双子叶植物(Core eudicots)的情况下,莲属、昆栏树目 Trochodendrales 和板凳果属 *Pachysandra* (黄杨科 Buxaceae) 为并系类群。

## 2 存在的问题与进一步解决的方案

利用光敏色素重复基因的研究结果显示,金粟兰属 *Chloranthus* 和莲属可能代表趋向分泌物闭合同心皮的反祖遗传,而且莲属的位置获得较高的支持

度。但在系统树中,莲属的位置距离 *Nymphaea* + Cabombaceae (睡莲目) 演化支相当远(Hoot 等,1999)。

多数基于分子性状的最新系统发育分析显示,莲属位于低等真双子叶植物的中间位置(Chase 等,1993;Nandi 等,1998;Qiu 等,2000)。然而,利用性状亲和性的分析又支持早先提出的莲属与睡莲目之间存在近缘关系(Meacham, 1994)。Kreunen 等(1999)对花粉和花药发育的研究结果,既不明显支持莲属与低等真双子叶植物(lower eudicots) (特别是悬铃木属) 的关系,也不明显支持与睡莲目的关系。具有两种阿朴啡类生物碱(aporphin alkaloids) 构成的管状蜡质晶体的特征与毛茛科相似(Barthlott 等,1996),莲属中的皮层维管束类似于毛茛目的 *Glaucidium* 属和 *Hydrastis* 属的皮层维管束(Ito, 1987)。莲属雄蕊的维管束是成束的(簇生的)(Ito, 1987),这种式样与雄蕊的次生增加有关。雌蕊特征为自有新征,心皮结构和柱头形态类似于小蘗科 Berberidaceae (Hayes 等,2000)。

在晚白垩世化石记录中发现了莲属的叶。莲属在被子植物多样化的早期阶段,这样的位置使其成为花发育的关键研究对象。虽然 Baillon (1871) 早在 100 多年前就描述了莲属花的总体形态,但在花发育方面的研究远远不够深入(Soltis 等,2004)。

莲属的心皮利用分泌液闭合,而不是生殖后融合。水盾草科、金鱼藻科和真双子叶植物类群的成员以及小蘗科 Berberidaceae 和罂粟科 Papaveraceae,也都利用分泌液闭合心皮。这样的性状,是 Mathews 等(1999)认为的祖先阶段的保留,还是逆转(反祖遗传),尚不能确定。关于莲属的花粉和花药发育的研究也证实莲属的系统位置位于这些古老被子植物的中间(Hayes 等,2000)。

尽管最新分子数据一致认为,莲属位于真双子叶植物的基部类群中间,然而,莲属与这些早期被子植物科的其它成员,如与悬铃木科和山龙眼科的近缘关系,并没有得到雌蕊特征的支持。莲属与真双子叶植物的其它成员在花发育方面的详细比较现阶段尚不可能做到,因为几乎没有关于该基部类群的发育方面的研究报道。然而,Douglas 等(1996)的研究显示,山龙眼科成员与莲属具有很不相同的花结构和发育式样(Hayes 等,2000)。

尽管最新分子研究显示,莲属是真双子叶植物的基部类群的成员,但是,花的发育和解剖特征几乎

表 1 莲科在各大被子植物分类系统中的位置比较  
Table 1 Comparison of the systematic position of the family Nelumbonaceae among important angiosperm classification systems

发表者 Author	发表年代 Year of publication	系统位置 Systematic position
柏施(C. E. Bessey)	1915	双子叶植物纲(Dicotyledoneae)轴花亚纲(Oppositifoliatae-Strobiloideae)离瓣多心皮超目(Strobiloideae-Apopetalae-Polycarpellatae)毛茛目
胡先骕(Hu Hsen-Hsu)	1950	双子叶植物纲原始花被亚纲(Archichlamydeae)毛茛目(Ranales)内设菟菜科(Cabombaceae)、金鱼藻科(Ceratophyllaceae)和睡莲科(Nymphaeaceae),以莲属的形式归于睡莲科内,未提升到莲科的位置
恩格勒(Adolf Engler)	1964	双子叶植物纲原始花被亚纲毛茛目下设睡莲亚目(Nymphaeinae)(包含睡莲科和金鱼藻科),以莲属的形式归于睡莲科内,未提升到莲科的位置
哈钦松(John Hutchinson)	1973	双子叶植物纲草本支(Herbaceae)毛茛目内设睡莲科、金鱼藻科和水盾草科,以莲属的形式被置于睡莲科内,未提升到莲科的位置
斯特宾斯(George Stebbins)	1974	双子叶植物纲睡莲目(Nymphaeales)(含金鱼藻科和睡莲科),以莲属的形式被置于睡莲科内,尚未提升到莲科的位置
达赫格瑞(Rolf Dahlgren)	1983	双子叶植物纲木兰超目(Magnoliana)的睡莲目
高登伯格(Aaron Goldberg)	1986	双子叶植物纲的睡莲目
克郎奎斯特(Arthur Cronquist)	1988	木兰纲(Magnoliopsida)木兰亚纲的睡莲目
塔赫他间(Armen Takhtajan)	1997	木兰纲莲亚纲(Nelumbonidae)莲超目(Nelumbonae)的莲目
索恩(Robert Thorne)	2000	毛茛亚纲(Subclass Ranunculidae)毛茛超目(Ranunculanae)的莲目(Nelumbonales)
吴征镒等	2003	木兰植物门的毛茛纲(Ranunculopsida Brongn.)莲亚纲的莲目
被子植物系统发育研究组 (Angiosperm Phylogeny Group)	2003	承认莲科具有独立的系统位置,位于真双子叶植物的山龙眼目
张宏达等	2004	显花植物亚门(Subdivision Phanerogamophytina)双子叶植物纲多心皮亚纲(Subclass Polycarpiidae)的睡莲目(Order Nymphaeaceae J. H. Schaffner)

不支持这样的位置(Hayes等,2000;APG II,2003;Zanis等,2002)。Hayes等(2000)的研究显示,莲属花的发育存在多轴对称,一些器官(花瓣)呈螺旋状着生,而一些器官(雄蕊和心皮)位于相同的轮内。正如Buzgo等(2000)和Tucker等(1996)描述的那样,这种花发育式样显示,莲科与基部被子植物之间存在系统发育上的近缘关系。古草本和真双子叶植物的一些成员中常见的通过分泌液来闭合心皮的方式,也支持这样的近缘关系。不具有位于花顶端的锥形残留突起,但具有独特的离生心皮雌蕊以及特别膨大的花托特征,将莲科与睡莲科区分开。将来,有必要比较其它基部被子植物及分子分析显示的近缘类群的发育式样,尽管它们的花明显小于莲属的花(Hayes等,2000)。

有研究结果显示,在被子植物中,总体上看囊状心皮原始,但是,分子和合并数据分析暗示,莲属和小蘗科的囊状心皮是次生的。分子数据使这些类群(以及呈现中间状态的领春木属)稳定地巢居于具有对折心皮的演化支内,暗示如果认同在形态系统树中莲属位于低等真双子叶植物的中间,则该性状可能会产生误导作用,导致真双子叶植物成为并系类群(Dolye

等,2000)。在山龙眼目(Proteales)中,莲属的花和雄蕊的发育显得十分异常,因为其它类群具有强烈简化的花(Hayes等,2000)。

综上所述,对莲科的形态性状的理解以及形态与分子分析结果的整合仍然是未来研究的难点和重点。据认为莲科为了适应水生生境产生了性状退化或趋同进化,这方面对其系统位置评价结果的影响还有待研究。虽然是面对同样的研究对象(莲科)(可以认为,在有人类科研活动记载约两百多年内,莲科的种没有发生进化上的明显变化),但是,关于莲科的系统位置的认识,仍然处于多种结论并存的有争议的局面(如上述各学派的不同观点以及表1),原因是莲科系统位置的研究同时也与被子植物各类群之间系统发育关系的重建密切相关。回顾莲科的研究历史,新的概念和新的技术设备的出现往往引发对莲科系统位置的新认识。随着研究成果的积累和时间的推移,植物分类学家和系统学家评价莲科系统位置所利用的证据在不断增多。在形态学、解剖学、植物化学、分子生物学、蛋白质学等多个领域、多个层面取得的大量数据需要认真总结、综合分析,形成学术界的共识,传播和普及。对已经提出被子植物分类系统的科学家

应该增加科研支持强度,以使更多的学者聚集到他们的周围,以他们各自学派独特的认识思路仔细整理和分析相关研究成果,促进其被子植物分类系统的不断修订。同时,在科研项目设置上,应该鼓励有潜力的科学家早日提出他们自己独具特色的新的被子植物分类系统。虽然还有不少物种有待详细描述,但是,科研人员带着问题选择植物类群进行研究以及多学科整合研究已经是科学发展的明显趋势(费里曼·戴森,1998)。被子植物分类系统是植物学其他相关学科的基础,成熟的被子植物分类系统能够使建立在其上的诸多植物相关学科的研究事半功倍,因此,应该增加在被子植物分类系统研究方面的科研投入比例。被子植物分类系统的研究涉及约 460 科近 26 万种有花植物,是一项巨大的工程。被子植物系统发育研究仍然是世纪难题。应该创造一种机制,使不同学派的学者之间优势互补,针对上述亟待澄清的问题,组织跨学科的重大项目,专门围绕与莲科系统位置相关的上述存在的问题进行综合研究与评价。

#### 参考文献:

- 张宏达,黄云晖,缪汝槐,等. 2004. 种子植物系统学[M]. 北京: 科学出版社:8-14
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants; APG II[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **141**:399-436
- Barthlott W, Neinhuis C, Jetter R, et al. 1996. Waterlily, poppy, or sycamore, on the systematic position of *Nelumbo*[J]. *Flora*, **191**: 169-174
- Bessey YCE. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants [M]. *Annals of Missouri Bot Garden*, **2**:109-164
- Borsch T, Barthlott W. 1994. Classification and distribution of the genus *Nelumbo* Adans. (Nelumbonaceae)[J]. *Beitrag zur Biologie der Pflanzen*, **68**:421-450
- Chase MW, Soltis DE, Olmstead RG, et al. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*[J]. *Ann Missouri Bot Garden*, **80**:528-580
- Chen WP(陈维培), Zhang SM(张四美). 1988. A study on ecological anatomy in *Nelumbo nucifera* Gaertn(莲的生态解剖学研究)[J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, **8**(3):277-282
- Chen WP(陈维培), Zhang SM(张四美). 1989. The structure, elongation and thickening of rhizome in *Nelumbo nucifera* Gaertn(莲的根茎构造、伸长与增粗)[J]. *Acta Bot Sin(植物学报)*, **31**(3): 191-197
- Chen WP(陈维培), Zhang SM(张四美). 1992. Comparative leaf anatomy of Nymphaeaceae(s. l.)(睡莲科的叶比较解剖)[J]. *Acta Phytotax Sin(植物分类学报)*, **30**(5):415-422
- Chen WP(陈维培), Zhang SM(张四美), Yan SZ(严素珍). 1982. Carpel development in *Nelumbo nucifera* (莲的心皮发育)[J]. *Acta Bot Sin(植物学报)*, **24**(2):186-190
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants[M]. New York: Columbia University Press:100-109
- Cronquist A. 1988. The evolution and classification of flowering plants[M]. 2nd edition. New York: The New York Botanical Garden:273,285,504
- Dahlgren RMT. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics[J]. *Nordic J Bot*, **3**(1):119-149
- Doyle JA, Endress PK. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: Comparison and combination with molecular data[J]. *Int J Plant Sci*, **161**(6 Suppl):121-153
- Dolye JA, Hotton CL. 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context[M]//Blackmore S, Barnes SH(eds). Pollen and spores. Oxford: Clarendon Press:169-195
- Donoghue MJ, Doyle JA. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae[M]//Crane P R, Blackmore S(eds). Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press:17-45
- Dyson F(费里曼·戴森). 1998. The Evolution of Science(科学的进化)[M]//Fabian AC(费比恩), 王鸣阳译. Evolution(剑桥年度主题讲座:进化). 2006. 北京: 华夏出版社:133-151
- Endress PK. 1994. Floral structure and evolution of primitive angiosperms; recent advances[J]. *Plant Sys Evol*, **192**:79-97
- Engler A. 1964. Syllabus der Pflanzenfamilien[M]. Band 2. Berlin: Gebruder Borntrager:143-145
- Esau K, Kosakai H. 1975. Leaf arrangement in *Nelumbo nucifera*: a re-examination of a unique phyllotaxy[J]. *Phytomorphology*, **25**: 100-112
- Gibbs RD. 1974. Chemotaxonomy of flowering plants[M]. Montreal: McGill-Queen's University Press:1 273
- Goldberg A. 1986. Classification, evolution and phylogeny of the families of dicotyledons[J]. *Smithsonian Contributions to Botany*, **58**:1-134
- Goleniewska-Furmanowa M. 1970. Comparative leaf anatomy and alkaloid content in the Nymphaeaceae[J]. *Monographiae Botanicae*, **31**:144-163.
- Greuter W, Brummitt RK, Farr E, et al. 1993. NCU-3 Names in Current Use for Extant Plant Genera[M]. Konigstein: Koeltz Scientific Books:164.
- Gupta SC, Ahluwalia R. 1977. The carpel of *Nelumbo nucifera*[J]. *Phytomorphology*, **27**:274-281
- Hains RW, Lye KA. 1975. Seedling of Nymphaeaceae[J]. *Bot J Linnean Society*, **70**:255-265.
- Hartog CD. 1970. *Ondinea*, a new genus of Nymphaeaceae[J]. *Blumea*, **18**:413-417.
- Hayes V, Schneider EL, Carquist S. 2000. Floral development of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae)[J]. *Int J Plant Sci*, **161**(6 Suppl):183-191
- Hoot SB, Magallón S, Crane PR. 1999. Phylogeny of basal eudicots based on three molecular data sets: *atpB*, *rbcL*, and 18S nuclear ribosomal DNA sequences[J]. *Ann Missouri Bot Garden*, **86**:1-32
- Hu HH(胡先骕). 1950. A polyphyletic system of classification of angiosperms(被子植物的一个多元的新分类系统)[J]. *Sci Record(Peking)(中国科学)*, **1**(1):243-253
- Huang XQ(黄秀强), Chen JY(陈俊愉), Huang GZ(黄国振). 1992. Preliminary studies on biosystematic relationship between the two *Nelumbo* species(莲属两个种亲缘关系的初步研究)[J]. *Acta Hort Sin(园艺学报)*, **19**(2):164-170
- Hutchinson J. 1973. The families of flowering plants[M]. 3rd edi-

- tion. London; Oxford University Press; 497—499
- Ito M. 1982. On the embryos and the seedlings of the Nymphaeaceae [J]. *Acta Phytotax Geobot*, **33**: 143—148
- Ito M. 1987. Phylogenetic systematics of the Nymphaeaceae [J]. *Bot Magazine (Tokyo)*, **100**: 17—35
- Judd WS, Olmstead RG. 2004. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships [J]. *American J Bot*, **91**(10): 1 627—1 644
- Kanazawa A, Watanabe S, Nakamoto T, et al. 1998. Phylogenetic relationships in the genus *Nelumbo* based on polymorphism and quantitative variations in mitochondrial DNA [J]. *Genes Genet Systematics*, **73**: 39—44
- Kim S, Soltis DE, Soltis PS, et al. 2004. Phylogenetic relationships among early-diverging eudicots based on four genes: were the eudicots ancestrally woody [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **31**: 16—30
- Kreunen SS, Osborn JM. 1999. Pollen and anther development in *Nelumbo* (Nelumbonaceae) [J]. *Am J Bot*, **86**(12): 1 662—1 676
- Les DH, Garvin DK, Wimpee CF. 1991. Molecular evolutionary history of ancient aquatic angiosperms [J]. *USA; Proceedings of the National Academy of Sciences*, **88**: 10 119—10 123
- Les DH, Schneider EL, Padgett DJ, et al. 1999. Phylogeny, classification and floral evolution of water lilies (Nymphaeaceae, Nymphaeales): A synthesis of non-molecular, *rbcl*, *matK*, and 18S rDNA data [J]. *Systematic Botany*, **24**(1): 28—46
- Li HL. 1955. Classification and phylogeny of Nymphaeaceae and allied families [J]. *Am Midland Nat*, **54**(1): 33—41
- Liu YL (刘艳玲), Xu LM (徐立铭), Ni XM (倪学明), et al. 2005. Phylogeny of the Nymphaeaceae inferred from ITS sequences (睡莲科的系统发育: 核糖体 DNA ITS 区序列证据) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **43**(1): 22—30
- Loconte H, Stevenson DW. 1991. Cladistics of the Magnoliidae [J]. *Cladistics*, **7**: 267—296
- Lu PH (陆佩洪), Chen WP (陈维培), Gao JJ (高建军), et al. 1992. A preliminary study on unweighted pair group arithmetic average of Nymphaeaceae (睡莲科植物类平均聚类的初步研究) [J]. *J Nanjing Normal Univ (Nat Sci)* (南京师大学报 (自然科学版)), **15**(2): 72—77
- Mathews S, Donoghue MJ. 2000. Basal angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochromes A and C [J]. *Int J Plant Sci*, **161**(6, Suppl): 41—55
- Meacham CA. 1994. Phylogenetic relationships at the basal radiation of angiosperms: further study by probability of character compatibility [J]. *Systematic Botany*, **19**(4): 506—522
- Moseley MF, Schneider EL, Williamson PS. 1993. Phylogenetic interpretations from selected floral vasculature characters in the Nymphaeaceae *sensu lato* [J]. *Aquatic Botany*, **44**: 325—342
- Nandi O I, Chase M W, Endress P K. 1998. A combined cladistic analysis of angiosperms using *rbcl* and non-molecular data sets [J]. *Ann Missouri Bot Garden*, **85**(1): 137—212
- Ni XM (倪学明), Yu B (於炳), Zhou YJ (周远捷), et al. 1994. Studies on the phylogenetic relationships among the Nymphaeaceae (睡莲科的属间关系研究) [J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), **12**(4): 311—320
- Philomena PA, Shah CK. 1985. Unusual germination and seedling development in two monocotyledonous dicotyledons [J]. *Proceedings of the Indian Academy of Sci*, **95**: 221—225
- Qiu YL, Lee J, Bermasconi-Quadroni F, et al. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes [J]. *Int J Plant Sci*, **161**(6 Suppl): 3—27
- Schneider EL, Cronquist S. 1996. Vessels in *Nelumbo* (Nelumbonaceae) [J]. *Am J Bot*, **83**(9): 1 101—1 106
- Shen-Miller J, Mudgett MB, Schopf JW, et al. 1995. Exceptional seed longevity and robust growth: ancient sacred lotus from China [J]. *Am J Bot*, **82**(11): 1 367—1 380
- Simon JP. 1970. Comparative serology of the order Nymphaeales I. Preliminary survey on the relationships of *Nelumbo* [J]. *Aliso*, **7**(2): 243—261
- Snigirevskaya NS. 1992. The leaf dimorphism and the cotyledon nature in *Nelumbo* (Nelumbonaceae) [J]. *Bot J*, **77**: 1—6
- Soltis PS, Soltis DE. 2004. The origin and diversification of angiosperms [J]. *Am J Bot*, **91**(10): 1 614—1 626
- Soltis PS, Soltis DE, Chase MW. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology [J]. *Nature*, **402**: 402—404
- Stebbins GL. 1974. Flowering Plants, Evolution Above the Species Level [M]. Cambridge, Massachusetts; Belknap Press of Harvard University Press; 399
- Sun DL (孙德兰), Han LJ (韩丽娟). 1999. Development of the vascular bundle and transfer cells in cotyledon of lotus (莲胚子叶中维管束的发育和传递细胞) [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), **19**(4): 694—698
- Sun KL (孙克莲), Wang M (汪矛), Cui YH (崔跃华). 2000. Studies on the primary vascular system of the seedling of *Nelumbo nucifera* (莲幼苗初生维管系统研究) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **22**(3): 286—290
- Suo ZL (索志立). 2004. Phylogeny of Amborellaceae: a review (互叶梅科系统位置评述) [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), **24**(12): 2 381—2 384
- Suo ZL (索志立). 2005a. Phylogeny of Trimeniaceae: a review (腺齿木科系统位置评述) [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **25**(1): 26—29
- Suo ZL (索志立). 2005b. Phylogenetic review of Ceratophyllaceae (金鱼藻科系统位置评述) [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), **25**(5): 1 058—1 063
- Suo ZL (索志立). 2005c. A review on the phylogenetics of Austrobaileyaaceae (木兰藤科系统位置评述) [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **22**(增刊): 146—156
- Suo ZL (索志立). 2006a. A review on the phylogenetics of Cabombaceae (水盾草科系统位置评述) [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **23**(1): 88—98
- Suo ZL (索志立). 2006b. A review on the phylogenetics of Nymphaeaceae (睡莲科系统位置评述) [J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), **24**(2): 173—182
- Takhtajan AL. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) [J]. *Bot Review*, **46**(3): 225—359
- Takhtajan AL. 1997. Diversity and classification of flowering plants [M]. New York; Columbia University Press; 10
- Tamura M. 1982. Relationship of *Barclaya* and classification of Nymphaeales [J]. *Acta Phytotax Geobot*, **33**: 336—345
- Tang CQ (唐崇钦), Li GQ (李国庆), Zuo BY (左宝玉), et al. 1993. Studies on photosynthetic characteristics of chloroplast from lotus during germination (莲萌发过程中叶绿体光合特性的研究) [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **35**(5): 349—355
- Tang PH (唐佩华), Sun DL (孙德兰), Zhao J (赵京), et al. 1989.



- Light and electron microscopic observation on the developing pattern of cotyledons of *Nelumbo nucifera* (莲子叶发育过程的光学和电子显微镜观察)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 31(10):750-756
- Thorne RF. 2000. The classification and geography of the flowering plants; dicotyledons of the class angiospermae[J]. *Bot Review*, 66(4):442-624
- Tillich HJ. 1990. Die Keimpflanzen der Nymphaeaceae-monocotyl oder dicotyl[J]. *Flora*, 184:169-176
- Titova GE, Batygina TB. 1996. Is the embryo of Nymphaealean plants (Nymphaeales s. l.) a dicotyledonous[J]. *Phytomorphology*, 46(2):171-190
- Wei PH (韦平和), Chen WP (陈维培), Chen RY (陈瑞阳). 1994. Study on the karyotype analysis of Nymphaeaceae and its taxonomic position (睡莲科的核型分析及其分类学位置的探讨)[J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 32(4):293-300
- Williamson PS, Moseley MF. 1989. Morphological studies of the Nymphaeaceae sensu lato. XVII. Floral anatomy of *Ondinea purpurea* subspecies *purpurea* (Nymphaeaceae)[J]. *Am J Bot*, 76(12):1779-1794
- Wu ZY (吴征镒), Lu AM (路安民), Tang YC (汤彦承), et al. 2003. The families and genera of angiosperms in China-A comprehensive analysis (中国被子植物科属综论)[M]. Beijing: Science Press:6-12, 36, 47-51
- Yan SZ (严素珍). 1986. The development of embryo and endosperm of *Nelumbo nucifera* Gaertn (莲胚与胚乳的发育)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 28(4):355-360
- Zanis MJ, Soltis DE, Soltis PS, et al. 2002. The root of the angiosperms revisited[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(10):6848-6853

( 上接第 120 页 Continue from page 120 )

- ciated with a special gene arrangement around a novel *atp9* gene[J]. *Mol Genet Genomics*, 269(6):723-731
- Gallagher LJ, Betz SK, Chase CD. 2002. Mitochondrial RNA editing truncates a chimeric open reading frame associated with S male-sterility in maize[J]. *Curr Genet*, 42(3):179-184
- Handa H, Nakajima K. 1992. Different organization and altered transcription of the mitochondrial *atp6* gene in the male-sterile cytoplasm of rapeseed (*Brassica napus* L.)[J]. *Curr Genet*, 21(2):153-159
- He S, Abad AR, Gelvin SB, et al. 1996. A cytoplasmic male sterility-associated mitochondrial protein causes pollen disruption in transgenic tobacco[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 93(21):11763-11768
- Heazlewood JL, Whelan J, Millar AH. 2003. The products of the mitochondrial *orf25* and *orfB* genes are FO components in the plant F1FO ATP synthase[J]. *FEBS Lett*, 540(1-3):201-205
- Hernould M, Mouras A, Litvak S, et al. 1992. RNA editing of the mitochondrial *atp9* transcript from tobacco[J]. *Nucleic Acids Res*, 20(7):1809
- Hernould M, Suharsono S, Litvak S, et al. 1993. Male-sterility induction in transgenic tobacco plants with an unedited *atp9* mitochondrial gene from wheat[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 90(6):2370-2374
- Hernould M, Suharsono S, Zabaleta E, et al. 1998. Impairment of tapetum and mitochondria in engineered male-sterile tobacco plants[J]. *Plant Mol Biol*, 36(4):499-508
- Howard W, Tang HV, Pring DR, et al. 1999. Nuclear genes from Tx CMS maintainer lines are unable to maintain *atp6* RNA editing in any anther cell-type in the sorghum bicolor A3 cytoplasm[J]. *Curr Genet*, 36(1-2):62-68
- Ji J (季静), Wang G (王罡), Series H, et al. 1998. Characterization of *atpA* loci of CMS mitochondrial genome in sunflower (向日葵细胞质雄性不育系线粒体基因组 *atpA* 位点的研究)[J]. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 25(4):367-374
- Kempken F, Howard W, Pring DR. 1998. Mutations at specific *atp6* codons which cause human mitochondrial diseases also lead to male sterility in a plant[J]. *FEBS Lett*, 441(2):159-160
- Kin T, Tsuda K, Asai K. 2002. Marginalized kernels for RNA sequence data analysis[J]. *Genome Informatics*, 13:112-122
- Landgren M, Zetterstrand M, Sundberg E, et al. 1996. Alloplasmic male-sterile *Brassica* lines containing *B. tournefortii* mitochondria express an ORF 3' of the *atp6* gene and a 32 kDa protein[J]. *Plant Mol Biol*, 32(5):879-890
- Li DD (李大东), Wang B (王斌). 1990. Gene cloning and relationship with cytoplasmic male sterility (水稻线粒体 *atpA* 基因的克隆及其与细胞质雄性不育的关系)[J]. *Hereditas* (遗传), 12(4):1-4
- Ling XY (凌杏元), Zhou PJ (周培疆), Zhu YG (朱英国). 2000. Progress of the studies on molecular mechanism of cytoplasmic male sterility (植物细胞质雄性不育分子机理研究进展)[J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 17(4):319-332
- Sabar M, Gagliardi D, Balk J, et al. 2003. ORFB is a subunit of F1F(O)-ATP synthase; insight into the basis of cytoplasmic male sterility in sunflower[J]. *EMBO Rep*, 4(4):381-386
- Zabaleta E, Mouras A, Hernould M, et al. 1996. Transgenic male-sterile plant induced by an unedited *atp9* gene is restored to fertility by inhibiting its expression with antisense RNA[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 93:11259-11263
- Zhang H, Liu CQ. 2002. RNA Studio, a full-featured object-oriented program for visualizing RNA secondary structures [J]. *Journal of Molecular Graphics and Modelling*, 5308:1-2
- Zorn J, Gan HH, Shiffeldrim N, et al. 2004. Structural motifs in ribosomal RNAs; Implications for RNA design and genomics[J]. *Biopolymers*, 73:340-347