



现代生物农业·植物保护

INVASION MECHANISMS

AND INTEGRATED MANAGEMENT OF *Flaveria bidentis*

黄顶菊入侵机制及综合治理

张国良 付卫东 郑 浩 等/著



科学出版社

黄顶菊入侵机制及综合治理

张国良 付卫东 郑浩等 著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书简要介绍了近十年来在我国开展的针对外来入侵植物黄顶菊的研究成果,包括生物学(第六章、第七章)、生态学(第五章、第八章、第九章)、植物化学(第十二章)等方面,并简要归纳了在这些研究基础之上建立起来的防治管理策略(第十章、第十一章)。此外,本书还对自黄顶菊发现以来的国外黄菊属部分研究进行了初步概述和简要讨论,包括系统学(第一章、第二章)、解剖生物学(第三章)和植物化学(第四章)等方面。

本书适合从事生物入侵、生物多样性、有害生物综合防治、植物生理、植物化学、细胞生物学,以及菊科研究等领域的科研人员、大专院校师生及农林部门技术人员使用参考。

图书在版编目(CIP)数据

黄顶菊入侵机制及综合治理/张国立等著. —北京:科学出版社, 2014.2

ISBN 978-7-03-038927-5

I. ①黄… II. ①张… III. ①杂草—侵入种—防治 IV. ①S451.1

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第248450号

责任编辑:李秀娟 王 静/责任校对:郭瑞芝

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2014年2月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2014年2月第一次印刷 印张:24 1/2

字数:566 000

定价:220.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《黄顶菊入侵机制及综合治理》著者名单

(按姓氏拼音排序)

- | | |
|------|----------------------------------|
| 曹向锋 | 南京农业大学植物保护学院, 南京, 210095 |
| 陈 艳 | 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京, 100081 |
| 迟胜起 | 青岛农业大学农学与植物保护学院, 青岛, 266109 |
| 付卫东 | 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京, 100081 |
| 耿世磊 | 华南农业大学生命科学学院, 广州, 510642 |
| 古 松 | 南开大学生命科学学院, 天津, 300071 |
| 韩 颖 | 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京, 100081 |
| 皇甫超河 | 农业部环境保护科研监测所, 天津, 300191 |
| 江 莎 | 南开大学生命科学学院, 天津, 300071 |
| 李瑞军 | 河北农业大学植物保护学院, 保定, 071000 |
| 李香菊 | 中国农业科学院植物保护研究所, 北京, 100193 |
| 刘凤权 | 南京农业大学植物保护学院, 南京, 210095 |
| 刘玉升 | 山东农业大学植物保护学院, 泰安, 271018 |
| 倪汉文 | 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京, 100193 |
| 任艳萍 | 南开大学生命科学学院, 天津, 300071 |
| 沈佐锐 | 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京, 100193 |
| 宋 振 | 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京, 100081 |
| 谭万忠 | 西南大学植物保护学院, 重庆, 400716 |
| 唐秀丽 | 西南大学植物保护学院, 重庆, 400716 |
| 王 蕾 | 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京, 100081 |
| 王保廷 | 河北省沧州市农牧局, 沧州, 061001 |
| 王秋霞 | 中国农业科学院植物保护研究所, 北京, 100193 |
| 王思芳 | 青岛农业大学农学与植物保护学院, 青岛, 266109 |
| 王艳春 | 青岛农业大学理学院与信息科学学院, 青岛, 266109 |

王忠辉	中国农业大学农学与生物技术学院，北京，100193
魏 芸	北京化工大学理学院，北京，100029
吴鸿斌	河北省农业环境保护监测站，石家庄，050021
谢倩倩	北京化工大学理学院，北京，100029
杨殿林	农业部环境保护科研监测所，天津，300191
张国良	中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所，北京，100081
张建华	北京市植物保护站，北京，100029
张瑞海	中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所，北京，100081
张衍雷	中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所，北京，100081
郑 浩	中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所，北京，100081
郑长英	青岛农业大学农学与植物保护学院，青岛，266109
郑书馨	南开大学生命科学学院，天津，300071
周 君	中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所，北京，100081

前 言

黄顶菊 [*Flaveria bidentis* (L.) Kuntze] 为新入侵我国的外来有害植物，在我国河北、天津等省（直辖市）蔓延危害，对我国粮食生产构成严重威胁。在国家公益性行业（农业）科研专项——“新外来入侵植物黄顶菊防控技术研究”项目的支持下，本项目组系统研究了黄顶菊入侵扩散机理、灾变机制，明确了黄顶菊传播扩散路径、入侵风险区域、种群发生规律；明确了黄顶菊种子萌发、光敏等特征，植株生长、开花、繁殖习性及耐盐、耐旱抗逆特性；分离、鉴定了黄顶菊主效化感物质，揭示了其时空动态变化规律。根据黄顶菊的入侵特点，制定了因地制宜、分区治理的防控策略，开发了黄顶菊实时监测网络平台、种子图像识别系统，建立了黄顶菊危害评估模型；构建了以化学防除为主体，以麦秸、薄膜覆盖为辅助措施的黄顶菊应急控制技术体系和以生物替代技术为主体，结合刈割、施肥等农艺辅助措施的生态修复技术体系，形成了一系列轻简便实用技术，广泛应用于我国对黄顶菊检疫、监测、应急控制和综合治理。

本书以国家公益性行业（农业）科研专项——“新外来入侵植物黄顶菊防控技术研究”成果为基础，同时系统分析总结了国内外有关黄菊属系统发育、光合特性和植物化学特性，为全面深入理解黄顶菊的入侵进化机制和科学有效防控黄顶菊的入侵危害提供技术支撑。

本书虽几易其稿，但书中难免有疏漏之处，恳请读者和同行批评指正。

作 者

2013 年 7 月 20 日于北京

目 录

前言

第一章 黄菊属植物分类.....	1
第一节 黄菊属植物分类研究历史	1
第二节 黄菊属植物的分类地位	6
第三节 黄菊属植物形态特征	10
参考文献	35
第二章 黄菊属系统发育与分子进化.....	40
第一节 黄菊属植物系统发育研究	40
第二节 黄菊属植物进化、扩散与植物地理	51
小结	59
参考文献	60
第三章 黄菊属植物解剖结构与光合作用类型.....	63
第一节 花环结构与 C ₄ 植物	63
第二节 黄菊属植物解剖结构与 CO ₂ 代谢的进化	66
参考文献	70
第四章 黄菊属植物化学概述.....	72
第一节 黄酮类	72
第二节 黄酮硫酸酯生物合成	78
第三节 噻吩类	81
第四节 其他类别物质	83
参考文献	94
第五章 黄顶菊发生与危害.....	97
第一节 黄顶菊发生与调查	97
第二节 黄顶菊传播与扩散	108
第三节 黄顶菊入侵经济危害	119
第四节 黄顶菊对土壤生态环境的影响	125
参考文献	136

第六章 黄顶菊解剖学特征	138
第一节 营养器官解剖特征	138
第二节 花的发育	142
第三节 黄顶菊生殖生物学	149
第四节 果实与种子	160
第五节 分泌结构及其他	161
参考文献	165
第七章 黄顶菊入侵生物学	166
第一节 种子的休眠与寿命	166
第二节 黄顶菊在我国生长发育周期	170
第三节 黄顶菊繁殖特性	180
参考文献	186
第八章 黄顶菊入侵生态学	187
第一节 光照对黄顶菊发育的影响	187
第二节 温度对黄顶菊发育的影响	193
第三节 水分对黄顶菊发育的影响	202
第四节 土壤物理性状对黄顶菊发育的影响	207
参考文献	211
第九章 黄顶菊入侵的化感机制	213
第一节 黄顶菊对农作物的化感效应	213
第二节 黄顶菊化感物质分离鉴定	223
参考文献	226
第十章 黄顶菊检疫与监测技术	228
第一节 形态特征检验检疫方法	228
第二节 分子生物学检验检疫方法	232
第三节 黄顶菊监测技术	240
第四节 黄顶菊发生预测模型的构建	242
第五节 黄顶菊发生监测预报网络平台构建	244
第六节 黄顶菊发生监测传感器网	250
第七节 黄顶菊在中国潜在适生区预测	253
参考文献	260
第十一章 黄顶菊的综合防控与治理	262
第一节 黄顶菊化学防治	262
第二节 黄顶菊替代控制	275

第三节 黄顶菊生物防治	287
参考文献	295
第十二章 黄顶菊综合利用技术研究	298
第一节 黄顶菊次生代谢物质	298
第二节 国内黄顶菊次生代谢物质研究	304
第三节 黄顶菊活性物质研究	313
参考文献	320
附录 I 黄顶菊的俗名或译名	323
附录 II McKown 等 (2005) 提取的黄菊属植物形态性状	325
附录 III 国外已报道的黄菊属植物染色体数	328
附录 IV 用于黄顶菊化学防治的药剂	331
一、药剂简介	331
二、药剂索引	342
索引	346
后记	377

第一章 黄菊属植物分类

第一节 黄菊属植物分类研究历史

黄菊属 (*Flaveria*) 由法国著名植物学家德·朱西厄^① (Antoine Laurent de Jussieu, 1748 ~ 1836 年) 于 1789 年初拟, *Flaveria* 取自拉丁文 *flavus*, 意为“黄色”或“金黄色”^②。德·朱西厄在描述中提到两种植物, 在《自然系统》(第 13 版) (*Systema Naturae*) 中, 它们分别被记载为“智利黄菊” (*F. chilensis*) 和“秘鲁黄菊” (*F. peruviana*) (Gmelin, 1791)。两者可以花序末端特征相区分, 前者为头状, 后者为穗状 (Jussieu, 1789)。

1. 从黄顶菊的发现到黄菊属的确立 (18 世纪)

事实上, 欧洲学者对黄菊属植物的描述和研究始于 18 世纪初。1708 年年初, 法国植物学家斐耶 (Louis Éconches Feuillée, 1660 ~ 1732 年) 神父在智利康塞普西翁城 (City of Concepción) 附近考察时, 注意到一种在当地被称为 *Contrahierba* 的植物。当地居民将这种植物用水煮沸, 用来制作黄色染料。斐耶将该植物称为 *Eupatorioides*, 并对其进行了描述, 另附图版一张 (图版 1.I), 以示植物的形态和在植物上发现的一种具有 11 “体节”的小虫 (Feuillée, 1725)。

德·朱西厄在对黄菊属植物的描述中提到了斐耶的发现 (Jussieu, 1789)。同年, 智利自然学家莫里纳 (Juan Ignacio Molina, 1740 ~ 1829 年) 出版了《智利地理自然与文明史》(*Saggio sulla Storia Naturale del Chili*), 在染料植物一节也提及一种被称为 *Contra-yerba*^③ 的植物。莫里纳将这种植物命名为“智利泽兰” (*Eupatorium chilense*), 并指出, 在花上总能见到一种有 11 “体节”的小虫^④ (Molina, 1789)。通过比较这些记载, 可以推断斐耶、莫里纳及德·朱西厄所指的智利植物为同一种。

1791 年, 西班牙植物学家卡瓦尼列斯 (Antonio José Cavanilles, 1745 ~ 1804 年) 在其著作中引用了斐耶的描述^⑤。卡瓦尼列斯的标本 (图版 1.II-C) 采集自秘鲁瓦努科 (Huánuco), 但他把这种植物命名为 *Milleria contrayerba* (Cavanilles, 1791)。

① 也译作尤苏 (陈艺林, 私人通信)。

② 在我国曾有观点认为, *Flaveria* 取自人名 *Flaver*, 但在历史文献中并无这一解释。

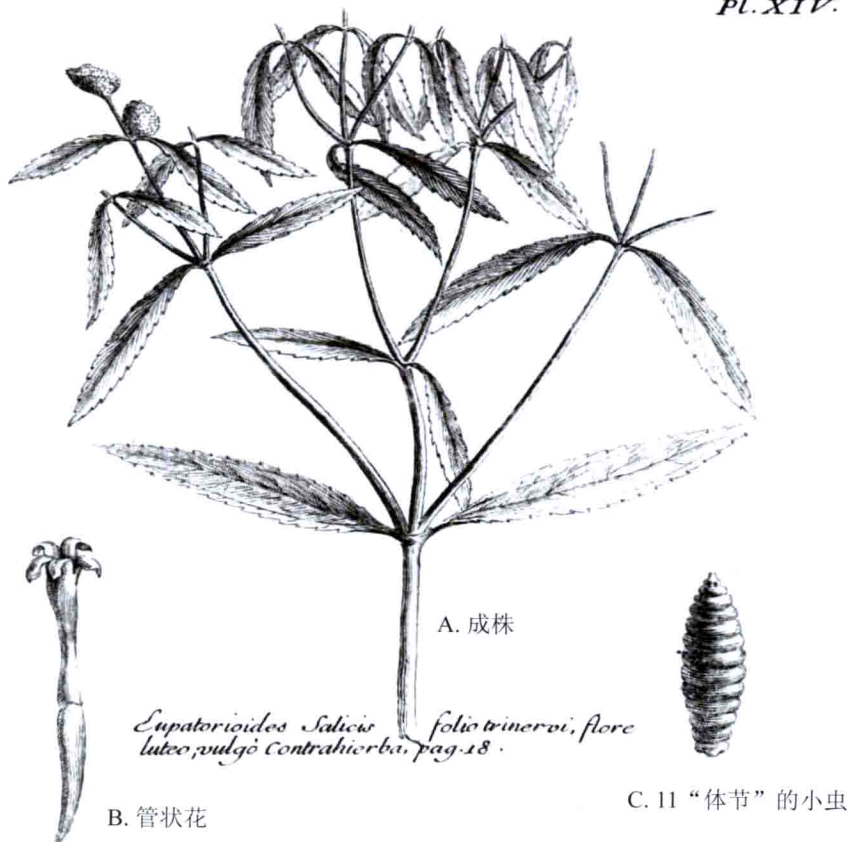
③ 西班牙语 *yerba* 意为草药, 该书 1809 年英译本译者对 *contra* 的脚注为 “This name implies, this it was considered as a antidote against poisoned arrows”, 意为“从字面上看, 这种植物被认为对箭上毒素有免疫之功效”; Cassini (1820) 列出的法文相关词条为 *Flavérie contre-poison*; 秘鲁另称其为 *contra erva do Peru*, 是为此意 (Austin, 2004)。

④ 英译为 “whose body is composed of eleven very distinct rings”。

⑤ Johnston (1903) 文中有关描述可理解为卡瓦尼列斯引用了斐耶的图版 (图版 1.I), 因而产生歧义。事实并非如此, 卡瓦尼列斯的图版 (图版 1.II-D) 是新绘制的。

图版 1.I 最早的黄顶菊图像——斐耶神父的 *Eupatorioides*

Pl. XIV.



图版取自 Feuillée (1725) 图版 14, 图中西文文字意为“图版 XIV : *Eupatorioides*。叶呈柳叶状, 三脉; 花黄色。俗名 *Contrahierba*。文见 18 页。”图片来源: Google Book, 原件藏于马德里康普顿斯大学 (Universidad Complutense de Madrid) 图书馆。

最早的黄顶菊图像

1708 年 1 ~ 2 月, 环游世界的斐耶神父在智利康塞普西翁城停留。在该市附近地区考察期间, 斐耶于该市东北 3 古里 (lieue, 在这一时期 1 法国古里 = 3.898km) 处发现一种在当地被称为 *Contrahierba* 的植物。斐耶在《物理、数学与植物学观察日记》(*Journal des Observations Physiques, Mathematiques et Botaniques*) 第 3 卷中对这种植物进行了详细描述。描述放在药用植物一节 (18 ~ 19 页), 并附图版一张 (pl. XIV)。作者将这种植物命名为 *Eupatorioides*, 从字面理解, 该植物应与泽兰相似。无独有偶, 莫里纳将其命名为“智利泽兰”(*Eupatorium chilense*) (Molina, 1789)。

斐耶在文中还提到, 在花中央常能发现红色的小虫。用显微镜观察, 可以发现这种小虫有 11 “体节”, 头尖, 眼 1 对, 黑色。此外, 作者还提到当地居民用这种植物提取黄色染料。

这是关于黄顶菊已知最早的描述, *contrayerba* 也在相当长的时期内作为黄顶菊的种加词, 为学界所熟知。

事实上, 在德·朱西厄两年前出版的著作里, *Milleria chiloensis* 已作为“智利黄菊”的异名被列出 (Jussieu, 1789)。由此可见, 这些植物学家认为上述植物的形态与米勒菊属 (*Milleria*) 植物相似。与此观点不同的是, 西班牙植物学家鲁伊斯 (Hipólito Ruiz, 1754 ~ 1816 年) 和帕冯 (José Antonio Pavón, 1754 ~ 1840 年) 认为, 卡瓦尼列斯所描述植物的一些特征与米勒菊属并不相符, 但是, 也没有接受黄菊属这一分类阶元。他们发现秘鲁人利用这种植物防避疮蛆^①, 于是依此意新拟一属, 即 *Vermifuga*, 并将这种植物命名为 *V. corymbosa* (图版 1.II-A) (Ruiz and Pavón, 1798; Sims, 1823)。

Vermifuga 属并未得到广泛认同, 但不可否认的是, 无论是斐耶 (1725 年)、莫里纳 (1789 年)、德·朱西厄 (1789 年)、卡瓦尼列斯 (1791 年), 还是鲁伊斯和帕冯 (1798 年), 他们所提到的植物为同一种, 即本书所讨论的外来入侵植物黄顶菊 (*F. bidenis*), 换言之, 黄顶菊最早由斐耶神父描述和记载, 是在 18 世纪唯一已知的黄菊属物种, 在随后对其讨论的过程中产生了不少异名 (详见第二节黄顶菊条目)。

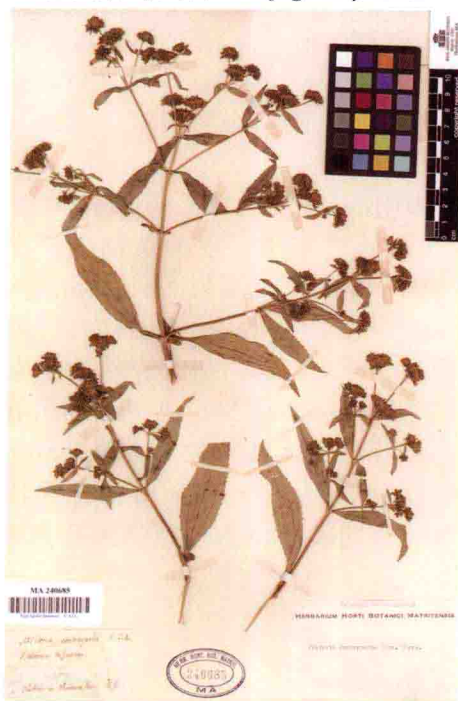
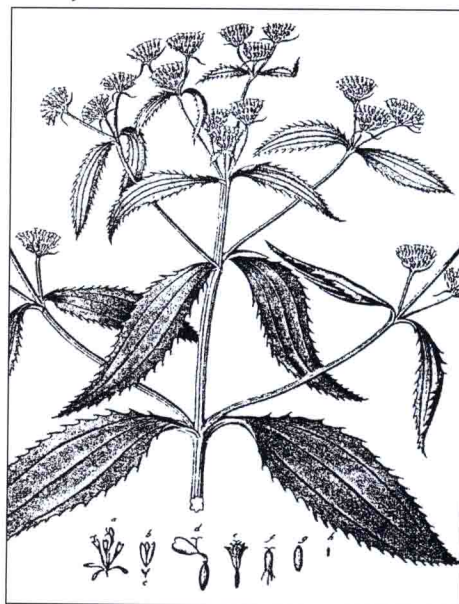
1800 年, 德国植物学家施普伦格尔 (Curt Polycarp Joachim Sprengel, 1766 ~ 1833 年) 对一种形态近似黄顶菊的植物标本进行鉴定, 并加以详尽的讨论。施普伦格尔的讨论就 *Milleria contrayerba* 展开, 其观点与鲁伊斯和帕冯相似, 认为这一标本并非米勒菊属植物, 由于也不认同黄菊属这一分类阶元, 继而另外新拟一属 *Brotera* (Sprengel, 1800b)。然而, 这一学名已与之前卡瓦尼列斯新拟的锦葵科 (Malvaceae) 植物 *Brotera* Cav. 构成重名 (Cavanilles, 1799)。除此之外, 施普伦格尔还提到 *Oedera trinervia*, 这是其在同年另一篇文献中命名的新种 (Sprengel, 1800a)。

德国植物学家韦尔登诺 (Carl Ludwig Willdenow, 1765 ~ 1812 年) 后来指出, 施普伦格尔所研究的标本实际上并非之前斐耶等发现的黄顶菊。在《植物种志 (第 4 版)》(*Species Plantarum*) 中, 韦尔登诺新拟 *Nauemburgia* 属, 将施普伦格尔描述的植物命名为 *N. trinervata* (Willdenow, 1804)。此外, 他还指出, 此物种也不同于卡瓦尼列斯描述的植物^②。后来, 西班牙植物学家拉加斯卡 (Mariano Lagasca, 1776~1839 年) 于 1816 年将其定名为 *F. repanda*, 直至 20 世纪中叶, 仍有文章使用该名。实际上, 上述施普伦格尔在 1800 年拟定的两个命名 (即 *Brotera contrayerba* 和 *Oedera trinervia*) 所依据的标本属同一物种, 这一物种即另一在全球范围内有分布的黄菊属入侵植物腋花黄菊 (*F. trinervia*)。

① Ruiz和Pavón (1798) 原文为 “Incolae cum sale muriatico hanc plantam contundunt et ulceribus putridis belluarum applicant ad vermes illic contentos enecandos”; Sims (1823) 引用为 “...use a decoction of the herb for destroying the worms that breed in sores, ...”; Johnston (1903) 的引用为 “...bruise the plants in a salt brine and apply to putrid ulcers to drive out worms.” 除 *contrayerba* 外, 文中还列举了在当地的其他俗名——Matagusanos 和 Chinapaya, 前者意为 “蛆虫杀手” [worm killer (Austin, 2004)]。

② 这一点澄清比较重要, 因为施普伦格尔的标本也采集自秘鲁瓦努科, 与卡瓦尼列斯的相同。此外, 韦尔登诺认同卡瓦尼列斯的观点, 即 *contrayerba* 为米勒菊属植物。

图版 1.II 历史上的黄顶菊图像

A. 鲁伊斯和帕冯的 *Vermifuga corymbosa*B. 《柯蒂斯植物学杂志》上刊登的 *Flaveria contrayerba* 铜版画C. 卡瓦尼列斯的 *Milleria contrayerba*D. 卡瓦尼列斯的 *Milleria contrayerba* 手绘图
图中 a. 头状花序（总苞片已剥开）；b. 总苞片；c. 小苞片；d. 舌状花；e. 管状花；f. 雄蕊；g. 瘦果放大；h. 瘦果实际大小

A. 模式标本，采集人：José Pavón（秘鲁利马，采集日期不详），现藏于西班牙巴塞罗那植物研究所（Institut Botànic de Barcelona, BC），馆藏条码 BC-872969，由标本馆提供并授权，在此特表感谢；B. 图片来源：Google Book，原载于 Sims (1823)，图片原件应为彩色，藏于美国哈佛大学；C. 模式标本，采集人：不详（秘鲁），现藏于西班牙马德里皇家植物园（Real Jardín Botánico, MA），馆藏条码 MA240685；D. 绘制人：不详，原载于 Cavanilles (1791)，图片来源：Dimitri 和 Orfila (1986)。

2. 黄菊属组成的变化 (19 世纪至 20 世纪初)

1807 年出版的《植物大纲》(*Synopsis Plantarum*) 收录黄菊属植物两种, 分别为 *F. contrayerba* 和 *F. angustifolia* (Persoon, 1807)。*F. contrayerba* 即黄顶菊, 约 100 年后出版的《智利植物志》(*Flora de Chile*) 仍采用这一拉丁学名 (Reiche, 1905); *F. angustifolia* 为狭叶黄菊, 标本采集自墨西哥, 最早由卡瓦尼列斯描述, 也曾列于米勒菊属之下 (Cavanilles, 1794)。在《植物大纲》中, 韦尔登诺新拟的 *Nauemburgia* 属没有得到认同, 腋花黄菊被列于 *Brotera* 属。

在 1810 年版《里斯百科全书》(*Rees's Cyclopædia*) 的黄菊属词条中, *Ethulia bidentis* 作为 *F. contrayerba* 的异名被提及。*E. bidentis* 由林奈命名, 命名人在《植物补编》(*Mantissa Plantarum*) 中对模式标本 (标本号: LINN 977.4, 图版 1.III-A) 进行了描述 (Linné, 1767) (图版 1.III-B ~ C), 并划归为都丽菊属 (*Ethulia*)。这一处理在黄菊属拟定之后出版的《自然系统 (第 13 版)》(Gmelin, 1791) 和《植物大纲》(Persoon, 1807) 中仍得以沿袭, *E. bidentis* 未在这些著作的黄菊属部分提及。事实上, 在这些文献中, 莫里纳的发现 (Molina, 1789) 也未得到深入的考证, 《自然系统 (第 13 版)》的泽兰属 (*Eupatorium*) 仍收录有由其命名实为黄顶菊的“智利泽兰”。

到 19 世纪 30 年代, 尽管黄菊属未包含已发现的所有 (按现代认定的) 该属植物, 但黄菊属作为一个分类阶元已被广泛认同。除上文提到的 3 种植物 (即黄顶菊、腋花黄菊及狭叶黄菊) 外, 当时已鉴定并命名的黄菊属植物还有 *F. linearis*, 即线叶黄菊。瑞士植物学家德·堪多 (Augustin Pyramus de Candolle, 1778 ~ 1841 年) 认定的黄菊属植物除黄顶菊 (*F. contrayerba*)、狭叶黄菊和线叶黄菊外, 还包括实际上是 *F. contrayerba* (异名) 的植物 *F. bonariensis*。德·堪多还认为德·朱西厄的“秘鲁黄菊”实际上是皮格菊属植物 *Piqueria artemisioides*, 即现在的秘鲁微腺亮泽兰 (*Ophryosporus peruvianus*)。此外, 拉加斯卡对腋花黄菊的命名 *F. repanda* 没有得到认同, 仍作为 *Brotera trinervata* 的异名, 列于黄菊属下 (de Candolle, 1836)。

1903 年, Johnston 对黄菊属植物分类进行了修订, 并认为这是继德·堪多 (de Candolle, 1836) 以来首次重要修订。在之前的半个多世纪里, 已陆续报道黄菊属新种 7 种^①, 加上作者新拟的 4 种^②, 此次修订共描述黄菊属植物 15 种。此外, 作者还回顾了黄菊属分类研究历史。Johnston 虽然将之前的 *trinervata* 划入黄菊属, 在异名列表中也提及 *F. trinervia*, 但采用的是拉加斯卡的命名 *F. repanda* (Johnston, 1903)。在这次修订中, 德·朱西厄的“智利黄菊” (*F. chilensis*) 得以恢复, 但文中没有出现 *Ethulia bidentis*, 这与之前近 100 年的例行相异, 似乎不合常理。实际上, 在此之前, Kuntze^③ 将自己在阿根廷科尔多瓦 (Córdoba) 等地采集的黄顶菊标本命名为 *F. bidentis*, 即认同了林奈 1767 年命名的 *E. bidentis* 实为黄顶菊 (Kuntze, 1898)。

① 即 *F. anomala*、*F. australasica*、*F. chloraefolia*、*F. ramosissima*、*F. robusta*、*F. vaginata*、*F. longifolia*。

② 即 *F. campestris*、*F. floridana*、*F. intermedia*、*F. palmeri*。

③ 即德国植物学家 Otto Carl Ernst Kuntze (1843~1907 年)。

在 1915 年出版的《北美植物志》(*North American Flora*) 相关卷中 (Rydberg, 1915), 收录的黄菊属植物共有 16 种, 其中对黄菊属植物的描述与 Johnston (1903) 有很多不同之处。在命名方面, Rydberg (1915) 将腋花黄菊的拉丁学名由 *F. repanda* 订正为 *F. trinervia*; 将 *F. longifolia* 订正为 *F. oppositifolia*, 即对叶黄菊; 并采用 *F. bidentis* 作为黄顶菊的拉丁学名; 将 Johnston 的 *F. linearis* var. *latifolia* 提升为种, 即 *F. latifolia*; 此外作者新描述命名 1 种, 即毛枝黄菊 (*F. pubescens*)。

3. 黄菊属系统学的定型与完善 (20 世纪末至 21 世纪初)

Powell (1978) 对黄菊属的系统修订以 Rydberg (1915) 的记载为基础, 具体为, 将 *F. latifolia* 修订为已命名的佛州黄菊 (*F. floridana*), 另新增 5 种^①, 共对 21 种黄菊属植物的标本信息、地理分布、形态学、染色体数进行了系统全面的描述。Powell (1978) 的报道还包括黄菊属属内种间杂交, 以及黄菊属与近缘属植物杂交的实验结果, 表明黄菊属植物在人工控制条件下不难杂交, 但不能产生稳定的品系, 因此, 在自然条件下种间杂交的可能性更是微乎其微。此外, 文中对黄菊属类黄酮物质硫酸酯化、花环结构 (Kranz Syndrome) 与 C_4 代谢及进化的关系进行了讨论, 并结合植物形态和杂交实验的结果, 就黄菊属植物的系统进化研究得出初步结论, 认为在系统进化过程中, C_4 代谢性状的获得是经过至少两次进化的结果。

Powell (1978) 的综述是分子进化研究兴起之前对黄菊属植物最全面的一次修订, 黄菊属植物分类的框架从此基本定型。自该文发表以来, 另描述 2 个新种, 分别为柯氏黄菊 (*F. kochiana*) (Turner, 1995) 和黄顶菊的近缘种狭叶黄顶菊 (*F. haumanii*) (Dimitri and Orfila, 1986, 1985)。最近的一次黄菊属植物系统学研究为 McKown 等 (2005) 对黄菊属植物 C_4 光合作用进化和系统发育的研究。该研究针对 23 种已知黄菊属植物中的 21 种, 采集其形态性状、ITS 序列、ETS 序列, 以及叶绿体 DNA *trnL-F* 间隔区序列信息, 分别构建系统发育树, 并在此基础上合并这些信息, 以期反映更全面的演进方向。该研究进一步确认 Powell (1978) 关于黄菊属植物光合作用进化趋势的初步结果, 同时指出, 黄菊属植物获得 C_4 代谢性状是经过至少三次进化的结果。

第二节 黄菊属植物的分类地位

德·朱西厄新拟黄菊属时, 没有采用林奈的分类系统, 而是按自己的体系, 将其置于复伞房科 (Corymbiferae)^② (Jussieu, 1789)。直至 19 世纪 30 年代之前, 林奈的分类系统仍被一些著作采用, 相应地, 黄菊属在体系中的分类地位为第 19 纲 (Classis XIX): 聚药雄蕊纲 (Syngenesia)、必要杂性科 (Ordo Polygamia necessaria)。

Cassini 将黄菊属置于新拟的向日葵族 (Heliantheae, Tribus Helianthées) 的下

^① 即 *F. brownii*、*F. cronquistii*、*F. mcdougallii*、*F. pringlei*、*F. sonorensis*。

^② 具体为双子叶植物 (Dicotyledones)、合瓣类 (Monopetalae)、第 10 纲 (Classis X): 花冠上位、花药合生 (Corolla epigina. Antherae connatae)、第 3 科 (Ordo III): 复伞房科、黄菊属。

一级分类阶元米勒菊组 (Millerieae, section Millérinées)^① (Cassini, 1829, 1820)。随后, Lessing^② (1832) 在《菊科植物分属大纲》(*Synopsis Generum Compositarum*) 中新拟黄菊亚族 (Subtrib. Flaverieae), 并将其置于千里光族 (Trib. Senecionideae)。这一完全不同于 Cassini 的分类系统, 在很大程度上得到德·堪多的传承 (de Candolle, 1836)。经过 Lessing 等的简化, 使得包括黄菊属在内的具有黄色舌状花的植物归入千里光族。尽管如此, 黄菊属划为黄菊亚族已经没有大的争议, 被后人所接受。

在这一时期, 一些现代黄菊属植物被划分到其他属, 这些属有的已成为黄菊属的异名, 有的延续至今, 在此不再赘述。

1873 年, Bentham^③ 等对菊科植物进行了重要的修订。从某种意义上, 他的系统更接近 Cassini (1821) 对菊科的处理。菊科被分为 13 个族, 黄菊亚族位于新拟的堆心菊族 (Trib. Helenioideae)^④ (Bentham, 1873a)。在随后直至现在的 100 多年里, 菊科分类系统基本沿袭 Bentham 的处理, 但对堆心菊族植物的界定和归属问题却一直存在争议, 这直接影响到对黄菊亚族分类地位的划分。

近半个世纪以来, 有不少学者认为, 堆心菊族作为一个分类阶元的依据不充分, 因而应以进化为原则, 将该族植物划分到其他族里。在现代系统进化研究飞速发展之前, 对于黄菊亚族植物的归属有两种观点。Turner 等 (1961)、Turner 和 Johnson (1961) 认为黄菊亚族应该划分于千里光族, 而 Cronquist (1977, 1955) 和 Robinson (1981) 等则认为应划入与堆心菊族最近的向日葵族^⑤。

Karis (1993) 根据形态特征对广义向日葵族植物和泽兰族 (Eupatorieae) 进行系统分析, 认同并重新界定了广义的堆心菊亚族 (Heleniae *sensu lato*)。根据这一划分, 黄菊属植物划入广义堆心菊亚族, 而该亚族仍为 Robinson (1981) 广义向日葵族的下一级分类阶元。而根据 rDNA ITS 信息进行的系统分析结果则显示, 黄菊亚族应归属广义的万寿菊族^⑥ (Tageteae *sensu lato*) (Baldwin et al., 2002), 但该族所划定的亚族和属都集合于 Karis (1993) 的广义堆心菊族内。

以上这些研究结果各异, 但都表明, 黄菊亚族与狭义的向日葵族 (Heliantheae *sensu stricto*) (Stuessy, 1977) 及狭义的堆心菊族 (Helenieae *sensu stricto*)^⑦ (Baldwin et al., 2002) 关系较远, 与万寿菊族关系很近。

新版《北美植物志》(*Flora of North America*, FNA) 采用的仍是 Robinson (1981)

① 法国植物学家 Henri Cassini (Alexandre Henri Gabriel de Cassini, 1781 ~ 1832 年) 将菊科植物分为 20 个族 (Tribus), 其有关菊科植物分类的开创性论文发表于 1816 ~ 1830 年出版的 *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, 对菊科族划分的内容见于第 20 卷 (Cassini, 1821), 黄菊属相关内容见于第 17 卷 (Cassini, 1820)。

② 即德国植物学家 Christian Friedrich Lessing (1809 ~ 1862 年)。根据明显的形态特征, 他将菊科简化为 8 个族 (Tribus)。

③ 即英国植物学家 George Bentham (1800 ~ 1884 年)。

④ 在此之前, Cassini (1829, 1821) 已将堆心菊组 (section Heleniées) 定为在其新拟的向日葵族下的 5 个“组”之一, 此处的“组”不同于现代植物分类学中介于属与系 (series) 之间的组 (section), 下同; Lessing (1832) 和德·堪多 (de Candolle, 1836) 拟定了堆心菊亚族 (Helenieae), 划分于千里光族下。

⑤ 对堆心菊族一些植物与向日葵族植物的区分仅取决于花托托苞 (片) (Palea) 的有无。Robinson 界定的向日葵族是广义的向日葵族 (Heliantheae *sensu lato*), 详见 Robinson (1981)。

⑥ 包括 (广义) 万寿菊亚族 (Pectidinae)、黄菊亚族、棒菊亚族 (Varillinae)、碱菊亚族 (Jaumeinae) 4 个亚族。其中, 组成万寿菊亚族的即传统意义的万寿菊族植物, 包括狭义万寿菊亚族 (Tagetinae) 和梳齿菊亚族 (Pectidinae) (Strother, 1977)。

⑦ 即广义的天人菊亚族 (Gaillardinae *sensu lato*) (Robinson, 1981)。

的界定办法, 将黄菊亚族^①划分子于广义的向日葵族。《中国植物志》(*Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, FRPS)采用的是恩格勒系统, 该系统对菊科的处理几乎与 Benthams 完全一致^②(Hoffmann, 1894)。但是, 在《中国植物志》编撰期间, 黄菊属植物尚未在我国发现, 堆心菊族部分仅记载有万寿菊属(*Tagetes*)和天人菊属(*Gaillardia*)两属, 且该族列于管状花亚科(*Carduoideae*)(林镕, 1979)。修订的《中国植物志》英文版(*Flora of China*, FOC)将黄菊属置于向日葵族(Chen et al., 2011), 而在我国曾广泛采用的哈钦松系统, 则将黄菊亚族置于万寿菊族(*Tageteae*)(中科院植物研究所, undated)。

本节作者认为, 在黄菊亚族的界定上, Karis (1993)与 Baldwin 等(2002)的观点并不矛盾, 两者对相关植物的划分都在 Robinson (1981)的广义向日葵族框架之内。Baldwin 等(2002)对黄菊亚族植物分类地位的处理已得到广大菊科植物分类学家的认同(Baldwin, 2009; Panero, 2007a)^③, 本节也采用这一结论, 具体如图 1.1 所示。



图 1.1 黄菊属所处分类地位

示近现代对黄菊属分类地位汇总, 及相互间因成员组成而构成的从属关系, 其中字体加黑的为已被广泛接受的分类阶元(Baldwin, 2009)

黄菊亚族在初拟时包括有黄菊属、*Nauemburgia* 和沼菊属^④(*Meyera*)(Lessing, 1832)。也曾有人提出广义的黄菊亚族(*Flaveriinae sensu lato*), 包括黄菊亚族在内的 4 个亚族的植物^⑤(Bremer, 1987)。但是, 广泛接受黄菊亚族植物仅包含三属, 即黄菊属、黄帚菊属(*Haploësthes*)和黄光菊属(*Sartwellia*)。黄菊亚族分类地位和所包含属的变化见表 1.1。

① 黄菊亚族一节作者之一为曾与 Billie Lee Turner Sr.、Tod F. Stuessy 等持相同观点的黄菊属植物分类权威植物学家 A. Michael Powell, 本节作者认为其已经接受将黄菊亚族置于广义向日葵族的观点。

② Hoffmann (1894)对堆心菊族(Heleniae)的划分有别于 Benthams (1873a, 1873b)的处理。后者将堆心菊族分为黄菊亚族(Flaverieae)、万寿菊亚族(Tagetineae)、碱菊亚族(Jaumeae)、金田菊亚族(Baerieae)、堆心菊亚族(Euhelenieae) 5 个亚族;而前者分为堆心菊亚族(Heleniae)、万寿菊亚族(Tagetininae)、碱菊亚族(Jauminiae)、纸花菊亚族(Riddellinae) 4 个亚族, 将黄菊属列于堆心菊亚族。

③ 实际上, Panero (2007b)并未完全接受 Baldwin 等(2002)对(广义)万寿菊亚族和棒菊亚族的界定(详见表 2.1 注 ⑤)。盘头菊亚族(Coulterellinae)和盐菊亚族(Clappinae)得以恢复, 后者不包括假盐菊属(*Pseudoclappia*), 而是与曾规入(广义)万寿菊亚族的其他 3 属被标记为未界定亚族地位(*genera unassigned to subtribe*)。因此, Panero (2007b)定义的广义万寿菊族由 6 个亚族和 4 种亚族地位不明的属组成。Panero (2007a, 2007b)所在文献的其他相关部分作者还包括在本节中提到的 B. D. Baldwin、K. O. Karis、H. Robinson、T. F. Stuessy 等, 他们是 20 世纪 70 年代末至今不同时期内对黄菊亚族地位进行界定的代表人物, 故本节作者认为他们也认同 J. L. Panero 的观点。

④ 现在被接受的学名为 *Enydra*。

⑤ 分别为黄菊亚族、棒菊亚族、盐菊亚族(Clappiinae)、碱菊亚族。Turner 和 Powell (1977)曾以植物染色体数为主要依据, 对黄帚菊属植物与以上黄菊亚族之外各族植物并非一类进行过讨论。