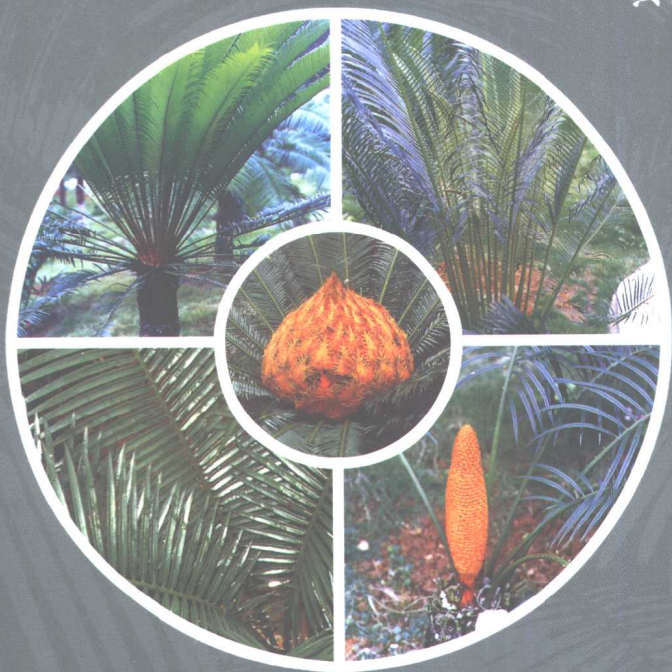




中国苏铁科植物的系统 分类与演化研究

黄玉源 ● 著



气象出版社

高等院校博士论文

中国苏铁科植物的系统分类 与演化研究

黄玉源 著

气象出版社

图书在版编目(CIP)数据

中国苏铁科植物的系统分类与演化研究/黄玉源著. 北京:气象出版社,
2001.10

ISBN 7-5029-3256-9

I. 中… II. 黄… III. ①苏铁科-分类-中国 ②苏铁科-演化-研究-中国
N. Q949.62

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 068304 号

中国苏铁科植物的系统分类与演化研究

黄玉源 著

责任编辑:纪乃晋 终审:黄润恒

气象出版社出版

(北京市海淀区中关村南大街 46 号 邮政编码:100081)

北京市增富印刷有限责任公司印刷

* * *

新华书店总店北京发行所发行 全国各地新华书店经销

开本:850×1168 1/32 印张:7.5 字数:193 千字

2001 年 10 月第一版 2001 年 10 月第一次印刷

印数:450 册

ISBN 7-5029-3256-9/Q · 0010

定价:28.00 元

序

苏铁植物的化石最早见于晚二叠纪,到了三叠纪在古热带地区及华南地台获得盛极一时的发展,成为华南地台成煤的主要植被。现在湖南杨梅山、粤北的曲仁、江西的安源及云南一平浪等煤矿,都以苏铁植物为成煤的主要来源。白垩纪以后苏铁植物开始衰退,一些残存种类散布于边远和人类足迹罕至的山区,未能受到应有的注意,在1978年出版的中国植物志第七卷仅记载了国产苏铁7个种,分散在四川至台湾一线以南各省。改革开放以来,由于生产和经济的发展,出现了社会对园林建设及观赏植物的高度时尚和爱好,而由于苏铁植物在美学和科学上的高度价值,受到了园艺花卉专家的重视,便深入到边远山区,发掘出了许多新种。在十几年的时间里,使国产苏铁增到23种^①,并经有关各方扩种成林,蔚为大观。苏铁植物“搜集运动”,受到了国内各学术研究机构的重视,进一步深入到云南、贵州、广西及广东的山区,掀起了高涨的苏铁热。本书在上述的苏铁“搜集运动”基础上,开展了中国苏铁植物的全面整理和研究,在分类方面,使中国苏铁达40种之多,它们集中于中国南部各省,尤以广西最多,多达17种,其次为云南,亦有12种。作者这些研究结果是根据苏铁植物的营养器官及大小孢子的生殖器官的构造特征,进行了较全面和深入的探讨,找出苏铁植物的系统进化和发展,苏铁植物的起源和地点及时代而得出的结论,它在很大程度上丰富了苏铁植物在分类学、系统学、区系学和生态学等方面的知识,为进一步开展苏铁生物学研究开辟了一个新的途径。

苏铁植物广布于古热带各地,尤其集中于华南地区,这不是偶然

^① 见《中国苏铁》,1996年广东科技出版社刊印

的。而是由于华南的地质历史古老和稳定,在这些地区长期孕育并保存了苏铁植物。当前在川西南部的攀枝花仍保存了大片的苏铁群落,近来在广西的田东县又发现了更大面积的野生苏铁林。它反映在三叠纪时华南苏铁森林的历史景观。另一方面,分布于广西、贵州及云南地区的苏铁植物当中,大多数是局限于石灰岩地带而保存下来,这可能是由于富钙的石灰岩山地或喜钙的苏铁有利于苏铁的保存和发展及分化。

苏铁是在三叠纪就获得了发展,并遍布于古热带和华南地台,经历了两亿多年仍在现代华南地区继续获得新生,这可能是除了上述几个因素之外,还存在着苏铁种群在遗传方面的某些因素,或某些种群复壮的因素,这是植物系统发育和遗传方面非常特殊的例子。有待于今后继续探讨。本书付梓之际,特就已见提出苏铁植物研究的前景就教于苏铁植物研究的同行。

张宏达于中山大学

2001年6月30日

摘 要

本研究对中国所分布和长期引种栽培的苏铁植物共 40 个种, 2 个变型进行了细致的系统分类和演化方面的研究。

首先, 应用解剖学、孢粉学、胚胎学和形态学等方法对各个种之间的性状差异、演化关系及其与环境的相互关系等方面进行了深入细致的研究。

其中, 发现外种皮中均具明显的似初生增厚分生组织的带状结构; 且发现在外种皮的组织中具有双木维管束及周木维管束, 发现了苏铁科植物根具较丰富的次生皮层等新的结构形式; 在对比材料鳞秕泽米铁的羽片中发现了导管, 这些在苏铁植物方面过去均未见有报道。

经过大量的实验结果分析、查阅标本和野外调查, 结合古植物学、比较形态学、演化植物学和分类学等理论进行分析, 认为苏铁科原始的类型为羽叶呈二歧状分叉的种类, 其中最原始的又是羽叶呈三回二歧状分叉的种类, 从这个羽叶类型逐渐演化出一回二歧状分叉的羽叶类型, 再演化出羽叶为单羽状的类型; 而单羽状叶的类群中, 又以大孢子叶侧裂片具三回、二回及一回二歧状分叉数量多的种类为最原始, 而侧裂片二歧状分叉数量少的为较进化, 侧裂片无二歧分叉的如拳叶苏铁类为最进化的种类。

结合解剖结构、花粉形态、胚胎学特征等方面的许多性状, 对各个种的分类学问题进行了细致的研究; 同时对与托叶铁科和泽米铁科的关系等方面也进行了一些分析。

提出了新的分类系统。对 42 个种及变型的形态特征进行了修订, 并且从形态学特征上进一步对种的分类问题进行了讨论。发表了 4 个新种。

在地理分布方面,结合古地理、古苏铁植物化石的情况及现代中国苏铁科植物的多样性及苏铁科植物的演化过程等方面分析,认为中国的西南地区为苏铁科植物的分布中心,也是起源中心。现代苏铁科植物的起源时间大约在三叠纪。

同时,在苏铁科植物的散布途径和路线方面进行了分析。

对中国苏铁植物的多样性及其形成机制进行了研究,指出,地形复杂、各环境因子变化复杂、生境类型多且差异大,是促成苏铁植物多样性的主要因素。

关键词:苏铁科;苏铁属;系统分类;演化;结构;地理分布;起源

目 录

序

摘 要	(1)
1 前 言	(1)
1.1 苏铁科的研究简史	(1)
1.2 本研究的目的	(8)
2 解剖学研究 with 分类及演化	(11)
2.1 羽片的结构 with 分类及演化	(12)
2.1.1 材料和方法	(12)
2.1.2 结果	(14)
2.1.3 讨论	(43)
2.1.3.1 羽片结构 with 分类	(43)
2.1.3.2 羽片结构 with 演化	(49)
2.2 根的结构 with 演化	(56)
2.2.1 材料和方法	(57)
2.2.2 结果	(57)
2.2.3 讨论	(60)
2.3 大孢子叶的结构 with 演化	(62)
2.3.1 材料和方法	(62)
2.3.2 结果	(62)
2.3.3 讨论	(64)
2.4 种子、胚珠的结构 with 分类及演化	(67)
2.4.1 材料和方法	(67)
2.4.2 结果	(68)
2.4.3 讨论	(71)

3	孢粉学研究及分类及演化	(74)
3.1	材料和方法	(74)
3.2	结果	(74)
3.3	讨论	(76)
4	胚胎学研究及分类	(79)
4.1	材料和方法	(79)
4.2	结果	(80)
4.3	讨论	(82)
5	分类系统的研究	(84)
5.1	对过去分类系统的分析	(84)
5.2	新的分类系统	(94)
6	形态特征与分类	(115)
7	苏铁科的区系地理	(172)
7.1	现代分布中心	(172)
7.2	起源	(173)
7.2.1	起源地点	(173)
7.2.2	起源时间	(175)
7.3	苏铁科植物的散布	(175)
8	中国苏铁科植物的多样性及形成机制	(178)
8.1	多样性的表现	(178)
8.2	多样性形成的机制	(179)
	参考文献	(182)
	英文摘要	(197)
	附录:图版及说明	(200)
	后记	(229)

1 前 言

苏铁类植物有 3 个科,即苏铁科(Cycadaceae)、托叶铁科(Stangeriaceae)、和泽米铁科(Zamiaceae)。由于其起源早,且曾在古生代后期至中生代一度成为主要的植物类群,对地球的环境具有着较大的影响,对上述时期的动植物生存环境及其类群的演化等方面也具有重要的影响。对新生代各时期的环境、植被类型的形成及变化等也具有相当的作用。现在,这类“活化石”植物所具有的种类比远古时期已明显减少,但由于其对外部不利环境具有的较强的适应能力及不断地演化,以致还有相当多的种类能顽强地生存和繁衍至今,由于其对古地理、古植物学、古气候、种子植物乃至维管植物的系统演化过程及生态学等方面的研究、对现代植被类型的形成过程以及在园林、医药、食品等多方面都具有着重要的意义,因此,被国际上誉为“植物界的大熊猫”。国际保护自然与自然资源联合会(IUCN)已成立苏铁专家组,苏铁植物已被列入《濒危野生动植物物种国际贸易公约》(CITES)附录 I 中,我国也成立了苏铁协会,并且将中国境内的所有苏铁植物列为一级保护植物。

1.1 苏铁科的研究简史

苏铁属(*Cycas*)是林奈于 1753 年以拳叶苏铁(*Cycas circinalis* L.)创立的,并且于 1763 年建立了泽米铁属(*Zamia*);1807 年, Richard 以苏铁属创立了苏铁科,将当时已知的所有苏铁植物种类均归于此科中; Lehmann 于 1834 年建立了非洲铁属(*Encephalartos*);1837 年 Reichenbach 以泽米铁属和非洲铁属建立泽米铁科,从此现存的苏铁目植物已被划分为两个科;1842 年, Miquel 建立了大苏铁属(*Macrozamia*),1843 年 Lindley 建立了双子

铁属(*Dion*),后由 Miquel 于 1846 年改写为 *Dioon*。Brongniart 于 1846 年建立角果铁属(*Ceratozamia*);Moore 于 1853 年创立了托叶铁属,也称蕨铁属(*Stangeria*);Regel 于 1857 年创立了鳞叶铁属(*Lepidozamia*);J. Hooker 于 1863 年代其父 Hooker 创立了波温铁属(*Bowenia*);De Candolle 于 1868 年建立了小苏铁属(*Microcycas*),至此,苏铁目中已具有两个科,共 10 个属。

虽然 Reichenbach 在 19 世纪就已创立了泽米铁科,但却未能很普遍地受到重视。一些植物分类学家仍习惯于将所有苏铁类植物归入一个科来处理,如:De Candolle(1868)、Miquel(1861,1869);1926 年皮格(R. Pilger)将苏铁科分为 5 个亚科;1932 年 Schuster 将苏铁类分为 2 个亚科,即苏铁亚科(Subfamily Cycadoideae)和泽米铁亚科(Subfamily Zamioideae),但也有相当一部分学者赞同 Reichenbach 的分类系统,如 Johnson 等,而且 Johnson 还于 1959 年从泽米铁科中,根据托叶铁属的植物形态与该科中其他属有很明显差异,而将其独立出来,建立了托叶铁科。将现存的苏铁类分成了 3 个科,即苏铁科、托叶铁科(蕨铁科)和泽米铁科。同时,Johnson 还建立了一个完整的苏铁分类系统(Johnson 1959);近年来,史蒂文森(Dennis Wm Stevenson)开展了现存苏铁植物的分支分类研究,1990 年,他对苏铁植物的形态学、植物化学等 30 个性状进行了分析;1992 年他又补充了 22 个性状共 52 个性状进行谱系分支分析,进一步确认了 Johnson 把苏铁类分成 3 个科的观点;他将三个科归入 2 个亚目,新建立了苏铁亚目(Suborder Cycadineae)和泽米铁亚目(Suborder Zamineae)及托叶铁亚科(Subfamily Stangerioideae)、波温铁亚科(Subfamily Bowenioideae)、非洲铁亚科(Subfamily Encephalartoideae)、泽米铁亚科(Subfamily Zamioideae)。同时,成立了第十一个属,即哥伦比亚属(*Chigua*)。在 Johnson 和 Stevenson 的分类系统中,其共同之处即苏铁科内仅含苏铁属一个属,且苏铁科均排于最前面,托叶铁科居于第二,泽米铁科排于最后。即认为前者

的性状为原始,后者的为进化。但在托叶铁科及泽米铁科内各属的系统排列顺序则有较大的不同。

Stevenson 的苏铁分类系统,由于能结合形态学、植物化学等较多方面的性状指标,进行较全面的分析,因而比以往的分类系统更为自然和更具有合理性。所以已得到世界上大多数学者的普遍承认,我国的许多植物学家也赞成这一分类系统,如陈家瑞(1995)等。因此,现在所提及的苏铁科(Family Cycadaceae),仅指内含苏铁属一个属概念的科,不含 Genus *Stangeria*、Genus *Dioon*、Genus *Encephalartos* 和 Genus *Zamia* 等其它的属。为区别于过去老的苏铁科概念,常在苏铁科文字后注明:(狭义的)或(广义的)文字以免混淆。作者也赞同 Johnson 和 Stevenson 的分类系统,将现在苏铁类分为三个科的处理,因为,托叶铁科和泽米铁科的植物仅从植株外形分析,如叶的形态,大小孢子叶球及孢子叶的形态及胚珠数目与形态等相互间及与苏铁科植物都相差很大,在内部结构上更是相差甚远。

苏铁科(指狭义的,后均同)中,仅有的苏铁属,现已知近 90 个种,相对于苏铁目其他属的种数,为一个很大的属,广布于世界的亚洲、大洋洲和非洲等地,是跨三大洲分布的属,这是苏铁类其他各属较难以相比的。也是目前所知唯一的分布达几个洲的苏铁植物的属(K. Hill, 1996b),又是被世界公认在苏铁类植物中最为原始的属(陈家瑞 1995)。所以,对这个属(科)的研究意义重大,对于探讨整个苏铁植物的系统演化关系和现存苏铁植物的起源及迁移特点,与环境的适应机制等方面具有着十分重要的意义。

因此,苏铁科苏铁属倍受各国学者的关注,开展了较多的研究。自林奈(1753)建立了苏铁属以来,陆续记述了许多种类,如 J. D. Hooker(1890)记述了 5 个种,De. Candolle(1868)记述了 13 个种,3 个变种,5 个存疑种,2 个裸名的种。将 2 个种归到 *Encephalartos Caffer* Miq 和 *Macrozamia Preissi*。

R. Pilger(1926)在专著中记述了 14 个种;J. Schuster(1932)记

述了 8 个种, 30 余个亚种、变种与变型。由于 Schuster 将种分得较大, 其它皆为亚种等种下分类等级, 所以较多的学者提出不同意见, Chamberlain(1935)认为不止 8 个种, 也许是其两倍还要多。Croff(1930)、李惠林(1963)、Sporne(1965)、Pancho(1983)等统计有 15 个种; Bailey(1926、1949)、Steward(1958)等统计有 16 种; Willis(1951)统计有 16 种, 1966 统计为 20 个种; Pant 和 Mehra(1962)在《裸子植物苏铁属研究》一书中列出了 17 个种, 并且提出苏铁属的分类非常混乱, 标准不一, 种内变异幅度等特征及标准应认真研究。虽然如此, 但 Schuster 的大多数种下等级的种类还是被接受其存在, 只是多数种类被后来的学者提升了分类等级而已。如 Stevenson 等(1990)按 Schuster(1932)的处理收录了 17 个种, 而在 1993 年则废弃了 Schuster 的分种处理, 即种下分类级别较多的做法, 统计为 33 种。同时对苏铁的分属状况也表示了如 Pant 等的类似看法。Jones(1993)在其《世界苏铁》一书中, 收录了 39 种, 但对许多存疑的种与异名也未作任何处理。

我国学者在过去一直按 Pigler(1926)为分类处理方法, 陈嵘(1937)统计为 16 种, 且认为我国有 4 种野生苏铁。以后, 其他一些学者的研究均大致与此相同, 如崔友文(1953)、刘业经(1971)统计为 15 种; 侯宽昭等(1956)、郑勉(1959)、裴鉴(1959)也统计为 16 种, 且认为我国有 4 种; 《北京植物志》(1962)、陈焕镛等(1964)也认为有 16 种, 但认为我国有 7 种。傅书遐、郑万钧、傅立国与陈家瑞(1975、1978), 在编写的《中国植物志》第七卷(裸子植物)时, 认为有 17 种, 中国有 7 个野生种和一个栽培种。在我国的一些地方植物志中, 如《云南植物志》、《贵州植物志》、《广西植物志》、《福建植物志》、《山西植物志》、《江西植物志》、《四川植物志》、《秦岭植物志》、《安徽植物志》、《江苏植物志》、《广东植物志》、以及《中国树木志》和一些研究文献, 如陈植(1984)、贺士元(1984)、孙可群、张应麟(1985)、徐永椿(1988)、宋朝枢等(1989)、张朝芳、章绍尧(1992)等均记录在 17 至

20 种之内,且统计中国产的种类在 8~11 种的范围内。

由于近几十年来,世界各地陆续有新种发表,主要在中国、澳大利亚和越南等地较为明显。在中国的情况主要是:周林、杨思源、傅立国、程树志(1981)同时发表了攀枝花苏铁(*C. panzhihuaensis* L. Zhou et S. Y. Yang)及把关河苏铁(*C. baguanheensis* L. K. Fu et S. Z. Cheng);蓝开敏、邹荣福(1983)发表了贵州苏铁(*C. guizhouensis* K. M. Lan et R. F. Zou);沈中桴、K. Hill、邹稚华和陈家瑞(1994)联合发表了台东苏铁(*C. taidungensis* C. F. Shen et al);韦发南(1994)发表了锈毛苏铁(*C. ferruginea* F. N. Wei);同年,陈家瑞等发表了多歧苏铁(*C. multipinnata* C. J. Chen et S. Y. Yang),杨思源、杨四林发表了红河苏铁(*Cycas hongheensis* S. Y. Yang et S. L. Yang);管中天、陶国达(1995)发表了滇南苏铁(*C. diannanensis* Z. T. Guan et G. D. Tao);王定跃、邓朝义(1995)发表了叉孢苏铁(*C. segmentifida* D. Y. Wang et C. Y. Deng);于同年王定跃又发表了叉叶类苏铁的两新种(王定跃 1995);张宏达、钟业聪(1995)发表了十万大山苏铁(*C. shiwandashanica* H. D. Chang et Y. C. Zhong)。因此,至 1994 年召开首届中国苏铁植物研讨会时,我国学者大致了解到各国新增加的苏铁科种类,在《植物学通报》1995. 12 卷专辑中已正式统计为 46 种;在管中天等(1996)编著的《中国苏铁植物》也统计为 46 种;由于后来又陆续发表了较多的新种,所以,在王发祥、梁惠波、陈谭清和王定跃主编的《中国苏铁》一书中已统计在世界范围内有 67 种,(列出 79 个种名,其中含一些被归并的种),国内自然分布为 22 种;至作者进行本研究时,已知有约 85 种(含亚种等种下等级),我国自然分布的已达 38 种。

在苏铁科的系统学方面,国内外学者也有较细致的研究,Pilger(1926)将苏铁属分成两大类,下分 2 个部分;Schuster(1932)建立了拳叶苏铁组、暹罗苏铁组和苏铁组,下设亚组;Smitinand(1971)建立了拳叶苏铁组和叉叶苏铁组,下设亚组;Dehgan(1987)建立了拳叶

苏铁亚属和苏铁属,下设组和亚组;K. Hill(1993)建立了拳叶苏铁组、苏铁组、暹罗苏铁组和叉叶苏铁组,下设亚组,系;王定跃(1996)建立了攀枝花苏铁亚属和拳叶苏铁亚属,下设组、亚组和系。

在区系研究方面,过去的研究主要在讨论整个植物区系问题时,将苏铁植物的分布等情况与其它裸子植物和被子植物一起进行叙述的。例如许多关于区系的专著和文献,如吴征镒,王荷生(1983);王荷生(1992)等专著;而关于苏铁科植物专门的区系研究文献还很少。近年,管中天在《中国苏铁植物》一书中,对于中国境内的几种苏铁植物的分布区,部分群落的种类组成成分及一些种与古苏铁的关系、演化等问题展开了探讨。张宏达等在《植物学通报》1995.12 卷上发表了关于苏铁属植物的区系分析;Stevenson(1993)对苏铁目各科植物在世界的分布作了统计;K. Hill(1996b)对苏铁属植物的分布区作了描述;T. Walters 等(1994)对中国苏铁植物的分布特点作了探讨。

近十多年来,我国学者还对中国苏铁植物积极开展多方面的研究。如周丽江、管中天(1985)开展了攀枝花苏铁(*C. panzhihuaensis*)群落学研究;杨涤清、朱燮桴(1985)开展了攀枝花苏铁染色体核型研究;周雪琼等(1989)对苏铁(*Cycas revoluta*)叶做了 5s rRNA 的一级结构的分析;陈训、巫华美(1990)对贵州苏铁(*C. guizhouensis*)做了染色体核型分析;屈良鹄等(1991)测定了苏铁的 26s rRNA 5' 端保守区序列,并且对苏铁在种子植物进化中的位置问题进行了讨论;陈家瑞等(1993)开展了苏铁种子蛋白的研究;普红等(1993)、王玉忠等(1995)均开展了十余种苏铁植物的叶表皮结构的研究;唐亚等(1995)对中国苏铁植物部分种的花粉形态进行了研究;李平等、吴先军等、何永华等均在 1995 年报道了各自对攀枝花苏铁的营养器官形态与解剖学、生殖生物学和生物学特性、树干解剖与生长模式的研究结果;王乾等(1997)开展了攀枝花苏铁传粉生物学方面的研究;在管中天等编著的《中国苏铁植物》和王发祥等编著的《中国苏铁》中,报道了新开展对一部分苏铁种类的叶结构、花粉形态、染色体核型、同

工酶等方面的研究;此外,杨开泰(1995)、钟业聪等(1995)、周丽双等(1995)、胡文新(1995)及《中国苏铁植物》和《中国苏铁》两部著作的作者等均报道了较多对我国苏铁植物的引种、繁殖、育种、栽培和资源保护等多方面的研究内容。

在国外,关于苏铁科植物生物学性状等方面的研究也逐渐有较多的报道。R. Pilger(1926)做了拳叶苏铁(*C. circinalis*)种子纵切面外形和胚形态方面的描述;J. Schuster(1932)做了刺叶苏铁(*C. rumphii*)种子纵切面的外观研究;Foster(1939, 1940)对苏铁(*C. revoluta*)的苗端结构及发育进行了专门研究;Chamberlain(1935)对篦齿苏铁(*C. pectinata*)、奥苏铁(*C. media*)的茎结构作过描述;Sanford Atwood(1936)做了苏铁根的研究;Sax、Beal(1934), Storey(1968)、Khoshoo(1961, 1969),日诘雅博、田中隆庄(1979)分别对拳叶苏铁、光果苏铁(*C. thouarsii*)、苏铁、奥苏铁、刺叶苏铁、韦德苏铁(*C. wadei*)进行了染色体的核型分析;Shetty B等(1967),对*C. beddomei*进行了核型分析;Joyce Bork(1990)对拳叶苏铁的茎作了结构与发育关系的研究;Teresa Terraras(1991)做了形成层在茎中的起源与活动方面的研究;B. Dehgan等(1983)做了拳叶苏铁、奥苏铁、刺叶苏铁、*C. normanbyana*、台湾苏铁(*C. taiwaniana*)、光果苏铁、韦德苏铁几个种的种子形态解剖学与散布、演化及传播方面的研究;Karl J. Niklas等(1984)做了空气动力学与部分种的花粉粒在大孢子叶球中的传播方式与有性生殖的特性方面的研究;P. Lindblad等(1986)对苏铁和*Zamia Skinneri*的谷氨酰胺在蓝细菌作用下合成方面进行了探讨;在根的研究方面还有较多侧重于珊瑚根的形成及结构和藻菌种类及作用方式等方面的研究(Pant等1962, Sharma 1980, Coulter等1910, Chamberlain 1935, Caiola 1990);Sharma(1980)对苏铁的维管束进行了部分结构的详细描述;S. L. Yang、W. Weerow(1996)做了篦齿苏铁、拳叶苏铁、暹罗苏铁(*C. siamensis*)、单羽苏铁(*C. simplisipinna*)、红河苏铁(*C.*

hongheensis)、越南篦齿苏铁(*C. pectinata* var. *elonga*)等种类的同功酶方面的分析; K. Hill (1994) 做了 *C. scratchleyana* 和 *C. campestris* 的种子纵切面的外观分析和 *C. papuana*、*C. schumanniana* 和 *C. campestris* 羽片结构与分类关系的研究; 于同年, 对刺叶苏铁、*C. scratchleyana*、*C. apoa* 等 6 种分布于澳大利亚及西太平洋岛屿的种类进行了羽片结构的分类学研究; 又于 1996 年做了 *C. media*、*subsp. ensata* 等 19 种分布于澳大利亚的拳叶苏铁亚属种类的羽片结构与分类关系的研究; Stevenson (1981) 做了苏铁目 3 个科在叶的卷叠式、物候期和毛状体的性状和特点方面的观察; 另外, Wolfe 等 (1989)、Caputo 等 (1994)、Troitsky 等 (1991)、Hiesel 等 (1994) 等分别对苏铁等部分种类进行了分子生物学分析。

Wodehouse (1935) 用光镜观察了 *C. chamberlainii* 和拳叶苏铁的花粉形态; Erdeman (1957)、Cullvag (1966)、Audran 等 (1976, 1978) 均研究了苏铁、Dehgan 等 (1988) 观察了拳叶苏铁、Ueno (1960) 研究了台湾苏铁 (*C. taiwaniana* = *C. taidungensis*) 的花粉形态及结构。

在胚胎学方面关于苏铁科植物的报道很少, 仅 Treub (1884)、Ikeno (1886, 1898)、Coulter (1910)、Swamy (1948)、Singh (1978) 等先后对苏铁和拳叶苏铁等很少的几个种进行过胚胎学研究。

上述各时期对苏铁科植物的研究, 尤其是本世纪以来的许多最新的研究成果, 对于加深对苏铁植物的形态特征、个体发育、部分种的内部结构、生长习性以及分布特点等方面的认识, 对于进一步探讨其分类、系统演化关系以及繁殖和保护等方面具有重大的意义和起到了积极的推动作用。

1.2 本研究的目的

虽然各国学者在近 100 年来陆续对苏铁科植物开展了多方面的研究, 但关于其系统发育, 分类和演化等方面还存在许多亟待解决的