

棉族自然史

(锦葵科, 棉族)

MIANZU ZIRAN SHI

[美] P. A. 弗里克塞尔 著

刘毓湘 乔海清 王淑民 李秀兰 译

0.72

科学出版社

The Natural History of The Cotton Tribe

[美] Paul A. Fryxell

Texas A & M University Press

棉 族 自 然 史

(锦葵科, 棉族)

[美] P.A. 弗里克塞尔 著

刘毓湘 乔海清 王淑民 李秀兰 译

责任编辑: 华应熊

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路 450 号)

新华书店上海发行所发行 上海市印刷三厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 8.75 字数 190,000

1986年12月第1版 1986年12月第1次印刷

印数: 1—900

统一书号: 16119·901 定价: 1.80元

译者的话

本书作者Paul A. Fryxell是美国当代著名的棉花分类学家。本书阐述的棉族的分类与演化传播，是以进化的观点把遗传学、生态学和分类学贯穿起来，强调系统发育，强调自然条件的影响与人工选择的巨大作用，因此将书名定为《棉族自然史》。作者把棉族分为8个属，一一进行分析。对棉花分类进化上的疑难问题，亦作了合理的评述，并提出自己的看法。在研究方法上，作者既重视分析，更重视综合，认为对有关的各学科只有进行综合研究，才能加深认识，得出创造性的见解。可以说这是把学术研究的真谛一语道破，也是作者匠心所在。作者总结了廿余年的研究成果，旁证博引，汇为专集，这在棉花分类研究上也是超越前人的。我们认为这是一本好书，特翻译出来，以饷读者。

书中的学名，特别是棉属以外其他各属的学名，绝大部分为中国科学院昆明植物研究所冯国楣先生协助译定，在此一并致谢。

由于译者水平有限，书中难免有不妥和疏漏之处，敬希读者批评指正。

译者

1984年8月

目 录

绪 言	
第一章	历史背景..... 8
第二章	分类学.....21
第三章	比较形态学..... 133
第四章	棉族起源及其传播..... 163
第五章	传播方面的生态局限性..... 185
第六章	人类的影响..... 195
第七章	染色体组型..... 215
第八章	进化..... 223
第九章	原始特性与进化特性..... 250
第十章	总的看法..... 262

绪 言

先研究某种特殊类群，总是没错的。有了这样的信念，并经过熟思之后，我就研究起家养鸽来了。

——Charles Darwin

弗莱克赛尔博士，你研究锦葵属植物是早有打算的。

——S. R. Hill, 1972。

支持专题研究工作

“先有鸡，还是先有蛋？”这是哲学界提出的问题。在植物分类学界也存在同样的问题：“植物区系研究和专题研究，何者更重要些？”一个较高的分类单位，譬如属或科所包括的一切物种，是专题研究的对象。反之，一个特定区域，例如自然地理区、政权辖区或生态生境内所有的物种，则是植物区系研究的对象。问题的答案当然是：谁也不比谁更重要，或者说，它们是相辅相成的。

但分类学家毕竟是活人，他们的观点有时不免偏颇。他们对问题的回答与其活动倾向有关，有的强调植物区系著作，有的强调专题研究。我对从事植物区系研究者的重要著作，毫无诋毁之意，因我自己偶尔也作点这类工作。但我对取材广泛的专题研究的真正重要性，愿说一句公道话，这样说也有点为本书辩护的意思在内。

分类学的内容分为两个方面，一是分类，二是鉴定。这

两种工作既有区别，又是互相补充的。分类是研究一个生物类群，并使之系统化。换句话说，就是设计一个分类系统表，或创立一条分类原则，以便对一个类群及其成员有更全面的了解。在目前来说，这种分类法是关于生物学信息贮存和检索的最好方法。于是就有了不少按等级排列的大小分类单位的名称。一个类群在专题研究范围内可按分类学来定义，在植物区系内可按地理位置来定义。这两种研究途径对研究一般分类系统，即为“世界植物”创立分类系统的植物学家来说，是一回事。

鉴定工作就是将一定的植物标本纳入现有的分类系统，也就是对新植物进行鉴定和命名。植物区系的建立必然是鉴定工作多于分类工作。至少，这在实践中是如此。反之，专题研究的基本任务则是进行分类，虽然也必须考虑一些鉴定问题。全面的专题研究应包括检索表，以使用以对分类单位进行鉴定。但我的看法是：重点应有所不同。

系统命名法是分类学的第三方面工作。它对前两项工作只起着支持的作用，所以也可叫作辅助工作。系统命名法，就其本身来说，无多大意义。但因分类和鉴定需要有一稳定、准确而实用的命名法，于是它才具有重要性。经过推断和整理，它具有法典的准确性和复杂性。就此而言，它也许是有意义的，但其重要性还在于它所起的辅助作用，即可作为传播植物信息的必要工具，特别是关于植物分类和鉴定工作的信息。

那么，我又为什么强调专题研究的重要性呢？部分原因，毫无疑义，那只是个人兴趣所在。对此，只要加以直截了当的声明和承认，无需多作辩解。但还有比这更深刻的理由。我认为，生物界或生物界的一部分，只有放在系统发育的范

围内来看，它的分类才具有一定意义。对任何研究课题，抛开历史，都无法透彻地理解。有些分类学家指出，下列论断是极感头痛的：（1）除有化石记录可引用的极少数事例外，系统发育学只能作到推测，而其推测常是以相对的间接证据为依据的；（2）分类学“不必”以系统发育学为依据，碰到自成系统的准则，只要能够达成一定目的，就可以将它作为依据。这些论断我是知道的，现在就对它们一一加以讨论。

第一个论断只是说：“不能全部占有，便什么也不要”，我认为这种论断是软弱无力的。当然，要想确有把握地弄清多不胜数的植物类群的实际系统发育史，那是永难办到的。但根据推断，弄清一大部分，则是可能的。再者，由此得到的知识，与广泛的植物学问题常有重大的联系。况且，能够加以证实的实例是少有的，系统发育学所作的一些推断已证明是正确的（例如，Mangelsdorf 曾推断玉米的原始祖先，后来在Tehuacan 发现）。这样，对于推断所用的准则和方法也就有了信心了。

第二个论断在一定范围内是十分正确的。分类学是一门着重调查研究的学问，其范围比生物学应用要广泛得多。物体、概念、事件和人物等的分类，是人类所有活动的一个组成部分。的确可以说，分类的能力是人类活动的一个基本属性。正象人们经常指出的那样，一类事物，不管是机器用的一箱螺钉，空军的一个飞行分队，或诗人作的一本诗集，都可按照分类的目的进行多种多样的分类，而且都是同样正确的。的确，植物分类和其它事物分类一样，也不外乎是这种情形。

不过，这里争论之点不在于在植物分类中什么是“可以”做的，而在于做了些什么以及做的理由。凡主张分类系统可不

必（的确不必）以系统发育学为理论基础的人，似乎有点默认鉴定工作是分类系统的唯一目的或主要目的。他们认为分类是否正确，只能按其有否达到此目的实用价值来判断，这种主张是文不对题的。实用并非分类的目的，而只是一种附带起到的作用，虽然是难能可贵的作用。分类的主要目的，不是使其具有实用的性质，而是使其具有“客观自然性”。实用不可能是分类的特性，它是“描述手段”（检索表、描述文或插图等等）的一种特性。分类如能达到“自然性”这一基本目的，它为附带作用的取得也就创造了有利条件。但这是一项独立的任务，需要多种专门的才能方能完成。

我认为分类的目的较之单一的鉴定工作更为深广，一定要对植物有全面的理解，完成的分类可成为有效的信息储存系统。要做到全面理解，必须懂得植物的发展史，即使是久远的模糊的历史也是需要的。植物分类学要达到自然分类的基本目的，必须以系统发育学为基础。

据说，在植物地理研究上只要选取适当的例证，就能证明你想要证明的东西。为了对付这样的批评，必须以全样本为依据，不能以选取的样本为依据，也就是说，在植物地理研究上，必须采取专题研究的途径。我为专题研究进行辩护的根据是：这类研究具有能解决系统发育和植物地理问题的较大能力。和植物区系研究相比，分类是专题研究的固有特性，更多地强调分类工作，我的辩护就站得住脚了。强调分类工作，对我来说，是更大的难题，因它含有更多的创造性成分和概念创新。要在这些方面做得面面俱到，则每一项专题研究必须具有广泛的基础。《美国棉属》一书对重大问题钻研得不够深入，对整个棉属认识得也很不透彻。甚至《南美棉族》一书，在全面的概括上也有误解之处。研究工作最好扩大到

世界范围，分类类群则越大越好，这就是本书的目的。

支持自然史研究

本书的叙述虽以分类为骨架，但它的目的要比单一的分类系统广。不言而喻，系统发育是重点考虑的因素。但“自然史”一语的含义更为广泛，其目的是想从更广阔的方面来研究这个课题。

植物进化是生物学调查研究的一个领域，在这个领域内，有三种专业研究有相互交叉或重叠的地方：(1)内部进化机制的研究(遗传学)，(2)进化生物外部互作的研究(生态学)，(3)进化产物系统关系的研究(分类学)。这个领域我决定把它叫作“自然史”，它也正是本书的名称。我认为把生物学的三个方面割裂开来进行研究，困难极大。叫作自然史，既能反映各个侧面，又有统一的主题。

我认为，对于棉族最值得进行认真的研究，其理由是多方面的。最明显的理由也许是，含有模式种的棉属具有压倒一切的经济重要性，研究结果，对于栽培种积累了大量的备用知识，对于野生近缘种也积累了不少知识。就分类等级较高的棉族来说，固有的自然性不仅使棉族便于研究，而且它预示的前景是：显著成果的获得是有可能的。它的世界性分布和起源的古老，更突出了这一前景。棉族内不仅包括进化顺利的属和残遗属，也包括栽培成功的种和残遗种，这就增加了研究工作的兴趣(Fryxell, 1962)。

在进化过程和进化模式的研究中，较常用的折衷研究途径是从认真研究过的多种生物(如果蝇属，吉莉草属和小麦属等)汲取例证，这些生物因是非模式的，故常被认真研究(如月见草属)。专题研究途径是此种研究途径的一种补充。

专题研究对象是全样本，而不是选取的样本，是对在研究过的类群中发现的进化模式求得一个不偏不倚的看法。

Constance (1964)说得好，“植物分类学是无止境的综合研究”，这话抓住了分类学研究方法的实质，也反映了自然史分类问题的特点。但自然史的内容比单纯分类学还要广一点。它包括进化史、协同进化关系、群落生态学以及分布机制、生殖生物学和生境适应性等有关的各种因素。在这些领域内所用的研究方法，分析的多于综合的。人们还记得 Smith (1969)的话：“分类学和对现实的认识及评价”，这话反映了眼界开阔的看法。我喜欢按照现实的“直觉”来思考自然史问题，很想掌握现实生物界“已有的实物”。因此，在研究中，分析的途径和综合途径都是需要的。

描述生物学在科学研究和人类希望中占有真正重要的地位。这门学问并不象在林奈时代适应、在现代不适应的那些目光短浅的专家和离奇古怪的业余爱好者在灰蒙蒙的尘雾中看到的错觉形象。奇怪的是，有许多对试验设备熟悉而对生物体不熟悉的现代生物学家，似乎竟相信描述生物学真是这样的。其实，描述生物学的研究实是当务之急，在世界人口压力增大、使生物界加速毁灭的情况下，需要进行此项研究更是迫不及待的。它的目标是通晓不包括人类在内的“实存”生物界的全貌 (Forsberg, 1972; Evans, 1973)。这是一项远大的目标，还有许多工作有待研究者去完成。既然作了这种工作，我宁愿采取 Smith (1969)“放眼于世界的乐观主义者”的看法，而不愿采取 Raven 等人 (1971)悲观主义者的观点。纵然这种乐观主义只能在几个生物类群中得到较好的证明，我也是乐于干的。

总之，本书试图把一个特定的生物类群，即棉族，放在

进化史、植物地理分布、生态范围、棉花与人类互作等范围内来研究，简言之，也就是放在自然史的范围来研究。

(译者：乔海清 校者：刘毓湘)

第一章 历史背景

我们并不认为棉属(*Gossypium*)是这样困难的一个属,象一般人想象的那样。我们在北欧要对它进行很好的研究,确实难办,但是居住在热带或亚热带国家而具有一般才能的植物学家,是不难从事研究整理而取得成果的。

Berthold Seemann, 1866

(对Parlatore 专论的评述)

对于一些象棉花和小麦这样最重要的作物,已有一系列专论表明,栽培植物的起源问题是比De Candolle和他们时代的植物学家所想象的要大得多的一个难题。他们原认为已完成相当好的工作,还需要一系列的专门论著,才能写出一个纲要来。

Edgar Anderson, 1969

棉族(tribe Gossypieae)是锦葵科 (Malvaceae) 内一个十分明确的分类单位,然而,棉族作为自然而统一的分类单位被确认,是有一段缓慢的发展过程的。锦葵科植物可分为两个类群:一类是具裂果的,如蜀葵属 (*Althaea*) 和 *Pavonia* 属,另一类是具蒴果的,如木槿属 (*Hibiscus*) 和棉属 (*Gossypium*)。后者由 Reichenbach 在1828年划分为独立的族,基本上为后来所有研究者一致承认。Reichenbach提出的概念,是把今天公认的两个独立的族,木槿族 (Hibisceae) 和棉族 (Gossypieae) 合并在一起的,而两族之间的区别是经过一段

逐步发展过程才明确起来的。

Alefeld (1861)是首先认识棉族并进行描述的。描述时他强调两个性状：胚的形态(比锦葵科其他属种的形态更为复杂)和植株各器官尤其是子叶上出现的明显斑点。这些斑点现在通称为“棉酚腺体”，并具有特殊的形态和化学成分。现在已知棉酚只在棉族中存在。

Alefeld的棉族概念反映他有卓识远见，因为他的同时代人和后继者都难以理解他的概念。Bentham和Hooker在巨著《植物的属(Genera Plantarum)》中，把木槿族分成两个系列，一个是以木槿属(*Hibiscus*)为中心，另一个是以棉属(*Gossypium*)为中心。然而，他们不用Alefeld所描述的性状作为类群的区别标志，而用花柱分枝长度和种子形态作为区分的标志。这样，前一性状至多只能作为佐证，而后一性状只能部分地反映胚结构的潜在差异。结果是他们低估了棉族的自然特性，而未能在“族”这一分类等级上来认识棉族。但他们的见解具有相当影响，使后来的多数工作者继承了他们的看法。

Dumont(1887)与众不同，他不仅承认“棉酚腺体”分类的价值，还增加了足以反映棉族特性的木材解剖学的独特性状。Watson对子叶中产生棉酚腺体所具有的分类价值也是承认的，但只是顺便提到而已。Ulbrich(1914)和后来的J.B. Hutchinson (1947a)提出了一个与棉属有关而与狭义木槿族有别的自然类群的较含蓄的概念。Reeves (1936)还增加了解剖学的性状，尤其是关于种皮的性状，这就进一步论证了棉族的独特性质。

但是，尽管有这样的发展背景，以及以后若干年出现的加强Alefeld概念的一些看法，但大多数植物学家仍保持Bentham和Hooker的观点，认为木槿族(Hibisceae)可能有两个

分化不充分的“系列”，因而应只是一个单型的族(例如 Schumann 和 Gürke, 1891~1892; Kearney, 1951; J. Hutchinson, 1967; Edlin, 1935; J. B. Hutchinson, 1947a; Corner, 1976)。这是权威们投下的长大阴影。Alefeld 是著名的，但Bentham和Hooker则更加著名。

然而，Alefeld的概念重新复活了，我也汇集了后来发表的与棉族界限确定和性状描述有关的资料(Fryxell, 1968a)。这样的综合处理产生了棉族的现代论述，也就是本书的理论依据。

棉族包括 8 个属，在第二章中加以列举和描述，关于历史背景的其余材料，将在各属的分论中加以探讨。

棉 属(*Gossypium*)

棉属是林奈 (Linnaeus) 确定的，是棉族中第一个被描述的属。林奈所定的属原有三个种，后来又增加二个种(Fryxell, 1968b)。Swartz (1790) 首先把这些种 (species) 作为一个类群看待，此后以至今天又新描述了不少个种，从而造成名称上的一阵混乱(根据Fryxell 1976年的著作，共有名称675个)，这就反映了棉属的高度变异，其中一些种经过长期栽培，产生了显著变化。

十九世纪中叶，意大利植物学家 Parlatore和Todaro(图 1, 略)首先发表了有关棉属的专题论述 (Parlatore, 1866; Todaro, 1863~1864, 1877)，这是对棉属分类进行的首次、认真的研究。大约在那时，棉花作为农作物引入意大利，这是他们注意研究棉属的根本原因。然而，在研究地位上承认意大利人的优先，不能不提及von Rohr(1791~1793)早年发表的著作。这部著作是以他于1780年在丹麦所属的西印度群

岛的棉花研究为依据的。von Rohr在圣克罗伊斯(St.Croix)岛最早广泛地收集种植棉属活体材料，他的书记载了棉株性状观察的结果。棉株的分类几乎是完全根据种子和纤维这些重要的农艺性状进行的。虽然他对棉花有深刻的认识，但他的描述太笼统，在分类学上意义不大，而且他用的仅仅是土名。Rafinesque接着提供了正在被人遗忘的林奈双名法(Fryxell, 1969a)，但是他的描述仅仅是从von Rohr处借来的，而且他对棉花的理解也太差。因此，von Rohr和Rafinesque的论著无论是单独来说或合起来说，都不能构成一部棉属的分类专论。分类专论的优先地位应属于Parlatore和Todaro。

Parlatore的论述相当简略，虽然涉及的范围广泛，见解精辟，但是基本上还是棉属历史和文献评述的性质。反之，Todaro对棉属的研究具有独创性，表现出有洞察力和彻底性。他从世界各地搜集了棉属大量的材料，并在Palermo地方的皇家植物园对活体材料进行了研究。他对棉属发表的一些论著，到1877年写成棉属专论，达到登峰造极的地步(见Fryxell和Smith, 1972)。这是一部十分成熟的论著，也是棉属分类学上第一个主要里程碑。

其次是Angelo Aliotta(1903)的博士论文，对增进棉属分类的理解作出了卓著的贡献。他扩大了意大利人研究棉属的垄断地位。Aliotta在某些方面仅仅是在Parlatore和Todaro著作中添加了新的内容。他的著作特点是对文献编辑的重要性有清晰的理解，他的观察与解释不仅以文献来源为依据，而且还审慎地以实际的室藏标本为依据(常常是Todaro研究过的同样标本)。

然而，Aliotta的工作很快地被研究棉属分类学的第二个里程碑所掩蔽，这个里程碑就是Watt爵士(1907)的大作

《世界野生棉和栽培棉》。Watt(图2,略)是英国籍的植物学家,在印度居住了多年。他在那里获得了棉花的第一手材料,后来对此项研究还一直保持着兴趣。在稍早一些时候(1893),他编著了著名的《印度经济物产词典(Dictionary of the Economic Products of India)》。他的棉花专著是一部有关棉花史和植物学资料的珍贵宝库,其中很多材料,包括模式标本的照片和其他重要的图片,都是从其他来源不易得到的。因此,他对棉属分类的过时概念,尽管已属“历史陈迹”,但他的著作长久以来,仍是人们必备的参考读物。

现在来谈谈苏联农业植物学家G. S. Zaitzev(图3,略)。我认为,他在棉属分类史上应占有荣誉地位。从历史观点看,棉属分类的论著应分为两大类:一类是以Zaitzev的重要观点为依据的论著;一类是以前植物学家的论著或对Zaitzev的著作不理解、不认可的论著。Zaitzev 1928年发表的经典论文《论棉属的分类(A Contribution to the Classification of the Genus *Gossypium* L.)》是我们对棉属分类认识的分水岭。

Zaitzev的注意力只限于研究产生纤维的棉花(指栽培的或可能栽培的棉花)。他对棉花的生态学、植物地理学和细胞学进行了广泛的考察,认为棉花可分成两大类:即旧世界棉和新世界棉。旧世界棉是二倍体($2n=26$)棉,新世界棉是四倍体($2n=52$)棉。它们的种间杂交不只是困难的,即使能产生杂种也是完全不育的。在Zaitzev的论文发表以前,植物学家如Todaro和Watt忙于观察栽培种千差万别的变异,并忙于描述、命名和分类,以致未能清晰地洞察这一基本关系。这样评价并非对Todaro或Watt求全责备,因为他们的工作受着时代的限制,但这却增添了Zaitzev的光辉,因为他超越了前人的思想境界。

其次，Zaitzev注意到将这两大类群的每一类群再分成两个亚类——新世界棉分成中美洲亚类和南美洲亚类，旧世界棉分成非洲棉亚类和印度支那(或亚洲)亚类。这样他便把千差万别的有纤维棉花分成4个主要亚类，每个亚类都具有完整的形态与地理分布。这种见解在分类学上真是大胆的创举，后来的研究工作也证明他精辟的见解是正确的。

Zaitzev的见解是以Vavilov的起源中心和同源系列遗传学的概念为依据的。因此，他具备了Vavilov的学说和发展中的细胞遗传学知识的有利条件，而这正是前人所缺乏的。他并没有将他1918年的论文写成分类学专论，而只作为一种手段来阐明他的概念。在论文的开头一段中说，他打算将来发表一部棉属的专论，但其宿愿始终未能实现。他的遗愿只好让别人在他的论文的基础上来完成。他于1929年1月17日逝世，终年只有41岁。这是植物界的重大损失(Vavilov, 1929)。

Zaitzev的4个棉花“类群”，只是当作“类型”的“群体”来看待。此外，他再未说过别的什么(根据分类学的意义)。据我推测，在那时他是有意不作出分类学的论断，以便使他简要的精辟见解不致逊色，或者是等他以后的专著来阐明。差不多在20年之后，J. B. Hutchinson (现在的Joseph Hutchinson爵士，图4，略)发现了Zaitzev的天才，并继承了他的思路，将棉属的4个类群最后归纳成4个单一的种。Hutchinson的论述(Hutchinson, 1947b)至今仍受到普遍重视和广泛流传。

Zaitzev因过早地突然逝世，始终未能发表他原想撰写的棉属分类学专著。然而，他的得意门生F. M. Mauer却在1954年发表了这样一部专论(受到Varuntsyan的批评, 1958)。这部著作和Hutchinson的著作一样，也是依Zaitzev的概念为依据的。这样，Zaitzev发表棉属分类的专著的愿望，终于