

珍珠菜属系统发育关系的初步研究

郝刚, 胡启明

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘要: 本文运用形态学性状对珍珠菜属 (*Lysimachia*) 进行系统发育分析。内类群包括珍珠菜属 29 个代表种以及珍珠菜族其它单种、寡种属; 仙客来属 (*Cyclamen*) 被选作外类群。最简约性分析表明, 珍珠菜属并不构成一自然分类群; 在其严格一致化树的二歧分支中, 异花珍珠菜 (*L. crispidens*) 单独构成一支, 其它所有内类群构成一支。香草亚属 (subgen. *Idiophyton*)、木黄连花亚属 (subgen. *Lysimachiopsis*) 以及珍珠菜亚属 (subgen. *Palladia*) 均表现为单系群, 而黄连花亚属 (subgen. *Lysimachia*) 则为一异形的并系群。球尾花亚属 (subgen. *Naumburgia*) 仍“内藏”于珍珠菜属的主体之中, 而喉鳞花亚属 (subgen. *Seleucia*) 则偏离出来而与七瓣莲属 (*Trientalis*) 构成姐妹群。如何准确地界定珍珠菜属和进行属下分类群的划分, 还需进一步研究。

关键词: 珍珠菜属; 形态学; 系统发育

中图分类号: Q949.773.2 文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2001)02-0093-08

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS IN *LYSIMACHIA* (PRIMULACEAE): A CLADISTIC ANALYSIS

HAO Gang, HU Chi-ming

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Based on morphological data, a phylogenetic analysis was performed to study the circumscription and infrageneric classification of the genus *Lysimachia*. Parsimony analysis showed that *Lysimachia* was paraphyletic, with *L. crispidens* as the sister group to all the other samplings, including those small genera of the tribe Lysimachieae. The monophylies of subgen. *Idiophyton*, subgen. *Lysimachiopsis* and subgen. *Palladia* were supported, while subgen. *Lysimachia* was found to be paraphyletic. The subgen. *Naumburgia*, whose status being controversial, was nested within the main *Lysimachia* group. Subgen. *Seleucia*, however, was deviated and grouped with *Trientalis*. It is noted that in this study most morphological characters are homoplasious and hence only some internal clades receive moderate bootstrap support. Further studies, especially DNA sequencing approaches, are needed before an unambiguous phylogeny is achieved for the genus.

Key words: *Lysimachia*; Morphology; Phylogenetic relationships

收稿日期: 2000-10-25

基金项目: 国家自然科学基金 (39970053) 资助

珍珠菜属 *Lysimachia* 约有180种, 是报春花科中的第二大属, 我国约有132种, 近80%为特有种。我国西南部地区是本属植物的现代分布中心和多样化中心。在地理分布上, 珍珠菜属是一个典型的特有成份很高的世界广布属, 即就整个属的分布范围而言是广布的, 而属下的各亚属、组和大部分种类则具有明显的地域性。现今珍珠菜属的属下分类是基于Handel-Mazzetti^[1]提出的系统。他的系统首次以花部的构造, 特别是雄蕊群的特征为依据, 同时结合其它特征, 将全属分为5个亚属。陈封怀、胡启明^[2]在全面整理中国产珍珠菜属时对此系统进行了修订, 主要体现在对香草亚属 subgen. *Idiophyton* 的概念作了修正和扩大, 将短茎组 sect. *Rosulatae* 自木黄连花亚属 subgen. *Lysimachiopsis* 移入黄连花亚属 subgen. *Lysimachia*, 以及将异花珍珠菜 *L. crispidens* 自珍珠菜亚属 subgen. *Palladia* 分出而成一独立的亚属。

像珍珠菜这样一个大属, 属的界定和属下分类系统的划分显得尤为重要。有的分类学家倾向于把其中的一些特殊的成份如球尾花 *L. thyrsoflora* (花通常6-7基数) 提升为属的地位^[3]; 有的分类学家又建议把珍珠菜族一些单种、寡种属如海乳草属 *Glaux*、三瓣花属 *Pelletiera*、七瓣莲属 *Trientalis*、琉璃繁缕属 *Anagallis* 等包括在珍珠菜属之内, 因它们的一些鉴别特征多为自有衍征^[4-6]。

本研究试图应用形态学性状对珍珠菜属进行系统发育分析。这将有助于了解本类群性状的演化, 修订现存的分类系统, 并为形态学与分子性状的比较与结合分析提供数据。

1 材料和方法

1.1 内类群和外类群

珍珠菜属29种被选作本研究的内类群, 它们代表本属属下各主要分类群^[2]。珍珠菜族其它单种和寡种属如海乳草属、三瓣花属、七瓣莲属、琉璃繁缕属等也包括进来一起分析。Källersjö等^[6]应用三种叶绿体DNA基因序列研究报春花目科间的亲缘关系, 发现珍珠菜族、仙客来族与紫金牛科(杜茎山属 *Maesa* 除外) 构成姐妹群, 而与报春花科其它各族关系反较疏远, 这对传统的概念提出了挑战, 揭示了报春花科在被子植物中的系统位置、与紫金牛等科的亲缘关系以及科和属的界定都有许多问题需进一步深入研究。但是珍珠菜族在报春花科中最为原始且构成一单系群, 这一点认识则是一致的。在本研究中, 仙客来属 *Cyclamen* 的仙客来 *C. persicum* 被选作外类群。

1.2 性状

性状的选取主要基于对IBSC、BM、K、E等标本馆腊叶标本的整理和解剖, 辅以广泛的文献检索以及野外、温室观察。以下是本分支分析所取性状:

- 1) 生长习性: 亚灌木(0), 草本(1)
- 2) 植物体: 无毛(0), 被多细胞毛(1)
- 3) 地下茎: 粗短(0), 长而瘦弱(1), 无(2)
- 4) 球状块茎: 无(0), 有(1)
- 5) 茎: 基部土木质(0), 草质(1)
- 6) 茎: 直立(0), 基部近直立, 上部伸长(1), 匍匐(2)
- 7) 叶: 互生或螺旋状着生(0), 对生或轮生(1)

- 8) 叶缘: 全缘(0), 具齿(1)
- 9) 叶: 无基生叶(0), 有基生和茎生叶(1), 只有基生叶(2)
- 10) 叶: 在茎上均匀排列(0), 多少聚集于茎上半部, 下部退化成鳞片状或甚少(1)
- 11) 叶: 纸质或近革质(0), 肉质(1)
- 12) 植物体: 无腺点或腺条(0), 具腺点或腺条(1)
- 13) 裂生分泌腔: 无(0), 有(1)
- 14) 花: 花或花序生于有正常叶的茎或枝上(0), 花生于无叶的花葶端(1)
- 15) 花序: 花单出或双出腋生(0), 花排成伞形或近头状花序(1), 花排成总状或圆锥花序(2)
- 16) 花序: 侧生或腋生(0), 顶生(1)
- 17) 苞片: 叶状(0), 钻形(1), 无苞片(2)
- 18) 花梗: 长于花冠(0), 短于花冠(1)
- 19) 花: 同型(0), 花柱、雄蕊具长短两型(1)
- 20) 花被: 5基数(0), 6-7、偶有8基数(1)
- 21) 花萼: 分裂近达基部(0), 下部1/3-1/2合生(1)
- 22) 花冠: 正常(0), 退化, 远较花萼短(1), 全部退化(2)
- 23) 花冠裂片: 与萼片同数(0), 少于萼片(1)
- 24) 花冠: 长于花萼(0), 等长或短于花萼(1)
- 25) 花冠裂片: 不反卷(0), 剧烈反卷(1)
- 26) 花冠: 辐状(0), 阔钟状(1), 狭钟状(2)
- 27) 花冠: 白色(0), 红色(1), 黄色(2)
- 28) 花被: 在花芽中旋转状排列(0), 在花芽中重席卷状排列(1)
- 29) 花冠: 近分离(0), 分裂达中部以下(1), 分裂不超过中部(2)
- 30) 退化雄蕊: 无(0), 有(1)
- 31) 雄蕊: 内藏(0), 或多或少伸出花冠外(1)
- 32) 雄蕊数: 5-7, 与花萼裂片同数(0), 3, 少于花萼裂片(1)
- 33) 花丝: 无毛(0), 被毛(1)
- 34) 花丝: 下部合生成极短的环, 几全部与花冠基部合生(0), 下部合生成宽环或窄筒, 仅基部贴生于花冠筒底部(1), 花丝分离, 贴生于花冠筒中上部或冠裂片基部(2)
- 35) 花丝: 分离部分短于花药(0), 分离部分长于花药(1)
- 36) 花药: 长 > 2.5 mm, 多少呈三角形, 基部较宽(0), 长 < 2.5 mm, 线形或长圆形, 基部与上部宽度近相等(1)
- 37) 花药: 基着(0), 近基着(1), 中着(2)
- 38) 花药: 顶孔开裂(0), 纵裂(1)
- 39) 花粉粒: 三孔沟(0), 四孔沟(1)
- 40) 花粉粒: 亚长球形 ($P/E < 1.33 \mu m$) (0), 长球形 ($P/E > 1.33 \mu m$) (1)
- 41) 花粉粒: 极面轮廓圆形(0), 极面轮廓三角形(1), 四方形(2)

1.3 系统发育分析

运用 PAUP3.1.1 软件^[7]对表 1 的数据矩阵进行最简约性分析。性状状态包括二态和多态, 均被当作无序 (unordered) 处理。通过启发式搜索获得同等最简约性树, 并进一步运算其严格一致化树。最简约性分析的信息通过一致性系数 (CI)^[8]和保留性系数 (RI)^[9]来估价。最简约性树中出现的各单系群的可信度通过 Bootstrap 分析^[10]、采取 100 次重抽样自检来检验。

2 结果

通过对数据矩阵 (表 1) 的运算产生 16 个同等最简约性树, 其中之一显示于图 1, 树长 114, 一致性系数 (CI) 0.41, 保留性系数 (RI) 0.72。这些分支树之间的主要区别体现在球尾花 *L. thysiflora* (球尾花亚属 subgen. *Naumburgia*) 和珍珠菜亚属的六个种组成的这一支与黄连花亚属大部分种类 (不包括假过路黄 *L. peduncularis* 和香港过路黄 *L. alpestris*) 的相对位置。

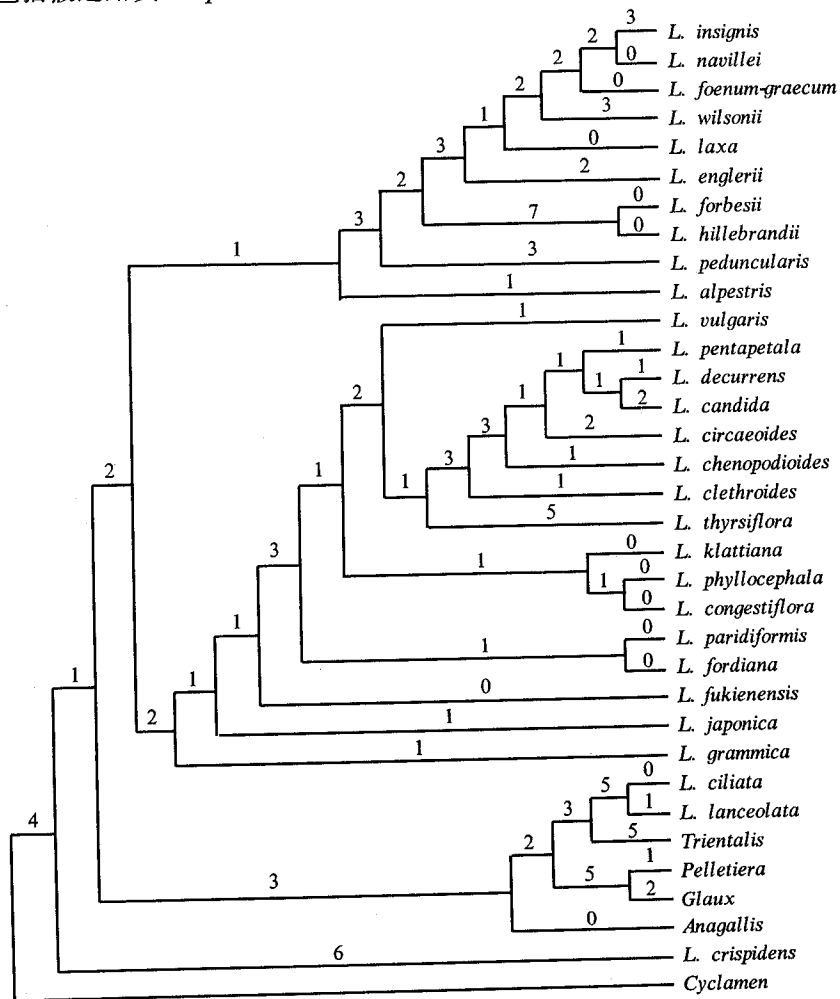


图 1 珍珠菜属分支分析产生的 16 个最简约性树中的一个
 Fig. 1 One of 16 most parsimonious trees of *Lysimachia*
 线条上的数字表示枝长 Numbers above branches show branch lengths

16个同等最简约性树的严格一致化树(图2)呈两歧分支:异花珍珠菜(异花珍珠菜亚属 subgen. *Heterostylandra*)单独构成一支;另一支含其它所有内类群,包括珍珠菜族那些单种、寡种属。后一支又进一步分为三支:第一支为香草亚属、木黄连花亚属以及黄连花亚属的两个种(假过路黄和香港过路黄);第二支包含珍珠菜亚属以及黄连花亚属的大部分种,这一支具较差的分辨率;第三支主要包含珍珠菜族那些单种、寡种属,其中喉鳞花亚属 subgen. *Seleucia* 与七瓣莲属构成姐妹群。值得注意的是,除了几处内部分支外,此严格一致化树的各主要分支均得不到 Bootstrap 分析的高度支持。

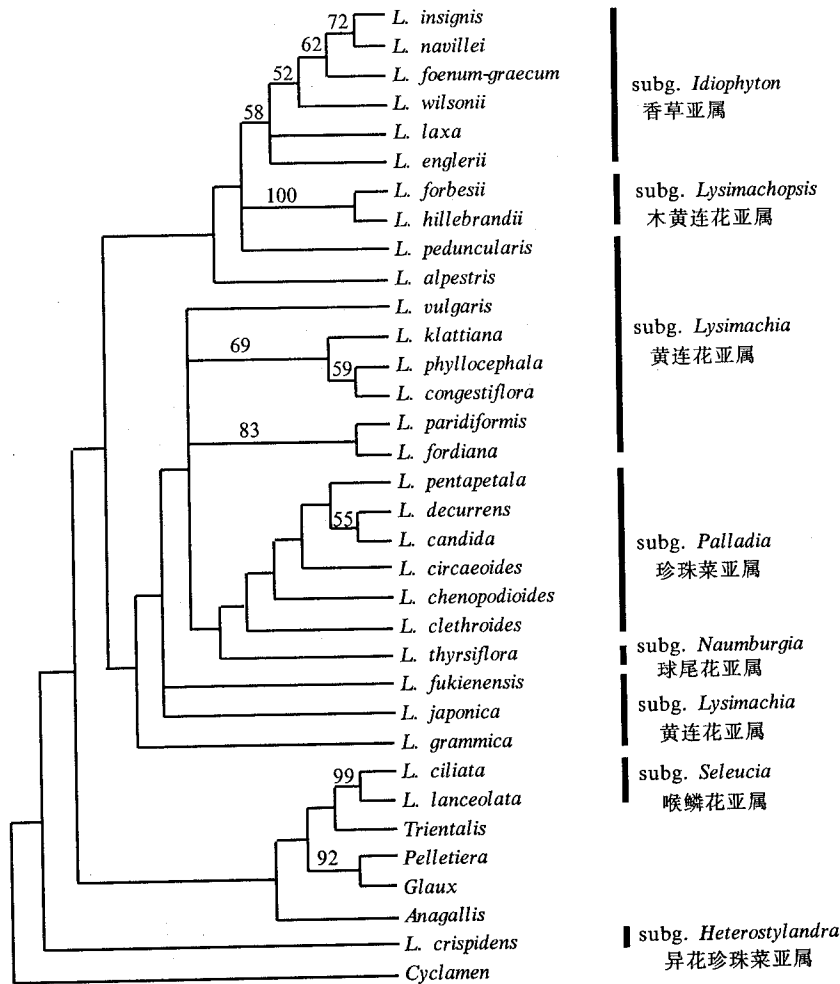


图2 分支分析产生的16个最简约性树的严格一致化树

Fig. 2 Strict consensus tree of 16 most parsimonious trees

线条上的数字表示100次重抽样自检率(Bootstrap)值。属下分类系统依据陈封怀、胡启明(1979)
Numbers above lines represent bootstrap values in 100 replicates. Infrageneric classification follows Chen and Hu (1979)

3 讨论

3.1 珍珠菜属的界定

珍珠菜属是报春花科中最原始、分布最广的一属,其分布区几与科的相重叠。Anderbaerg和Stähl^[4]认为珍珠菜属是一异形的属,并很可能为一并系群。在珍珠菜族其它属中,琉璃繁缕属蒴果盖裂,七瓣莲属花通常7基数,海乳草属和三瓣花属的花冠不存在或退化;这些都可看作为自有衍征,它们其它的鉴别特征大体是在珍珠菜属的范围之内的。另一方面,球尾花亚属的花基数为6-9,故也有学者主张将其独立为属^[9]。因此对珍珠菜属的界定和范围进行修订是很有必要的,而这必须建立在运用多种数据的坚实的系统发育分析的基础上。

如本文的分支分析所示(图2),异花珍珠菜单独构成一支,成为其它所有内类群的姐妹群,表现出了不同的演化趋向。从形态特征来看,这是本属中很特殊的一个种,叶莲座状丛生,茎花葶状,花冠筒部比裂片长,花丝下部连合成环,并开始出现两型花。Handel-Mazzetti^[1]将其置于珍珠菜亚属中,陈封怀、胡启明^[2]将其提升为一独立的亚属。但是否应进一步提升到属的地位,也是值得考虑的。

*L. ciliata*和*L. lanceolata*所在的喉鳞花亚属共5种,以花冠喉部具与裂片互生的小鳞片状突起为特征,为一自然的单系群,均为北美洲特有^[10]。在图2中,它们因一个共有衍征(花粉粒极面轮廓三角形)和一个同塑性状(花冠呈辐状)而与琉璃繁缕属组成一单系群,但Bootstrap的支持度很低(<50%)。

除去异花珍珠菜亚属和喉鳞花亚属,珍珠菜族的一些单种、寡种属基本上和珍珠菜属的主体部分构成不同的分支。如何界定珍珠菜属还需要新的数据和研究。

3.2 属下亚属的划分与亲缘关系

香草亚属在Handel-Mazzetti^[1]的系统中只包括三叶香草*L. insignis*一种。陈封怀、胡启明^[2]将短丝组自过路黄亚属分开,移入香草亚属。它们都具有一些重要的原始形状,如茎常带木质,花药大、基着、直立、孔裂等。本文的分支分析支持这样的处理,如图2所示,修订后的香草亚属六种构成一单系群,虽然其内部组之间的关系在严格一致化树上并没有完全解决。

木黄连花亚属是地理分布上十分隔离的类群,共约16种,均为夏威夷群岛特有^[12]。和其它大部分珍珠菜属植物不同,此亚属种类具有亚灌木习性,花粉粒四孔沟^[13],花6-9基数,花冠红色。诸特征表明此亚属为一孤立的类群,为单系起源,可能和原始香草亚属的种类如多枝香草*L. laxa*有最近的亲缘^[12,14]。在本文的分支分析中,木黄连花亚属的两个种构成一支,与香草亚属以及黄连花亚属的假过路黄一起构成三歧分支。

珍珠菜亚属为演化程度较高的、相对同形的一群,本研究所取的此亚属六个种组成一支,并进一步与球尾花亚属构成姐妹群(图2)。本研究表明,黄连花亚属为一异形的类群,并不构成单系群。其多数种类构成一支,而珍珠菜亚属和球尾花亚属“隐藏”于其中;它的一些特殊成分,如假过路黄、香港过路黄等却偏离这一支,而与香草亚属以及木黄连花亚属组合在一起。黄连花亚属在珍珠菜属中种类最多,分布最广,分化也最大。其性状变异范围与本属其它亚属都有着不同程度的重叠。如何准确地进行属下亚属和组的划分,还需进一步的研究。

3.3 形态学性状与系统发育分析

在把形态学性状尤其是营养器官性状应用于系统发育重建时,常常会遇到一些困难,因形态学性状易受环境压力的影响而发生平行演化或趋同现象。在本研究中,我们试图尽量选取那些“定性”的而非“定量”的性状,但是分支分析的结果表明,本研究所取形态学性状多数是同塑性性状;较低的一致性系数(CI,体现同塑性状的水平)也体现出了这一点。由于性状之间的冲突,只有少数分支得到 Bootstrap 分析的支持。因此,有必要从多方面的途径取得数据。我们目前正在进行本类群的 DNA 测序工作。通过形态学性状与分子生物学性状的结合,可能会更好地理解本类群的系统发育关系。

参考文献:

- [1] Handel-Mazzetti H. A revision of the Chinese species of *Lysimachia* [J]. Notes RBG Edinb, 1928, 77:51-122.
- [2] 陈封怀, 胡启明. 中国珍珠菜属植物的分类与分布 [J]. 植物分类学报, 1979, 17(4):21-53.
- [3] Nowicke J W, Skvarla J H. Pollen morphology and the relationship of the Plumbaginaceae, Polygonaceae and the Primulaceae [J]. Smithsonian Contrib Bot, 1977, 37:1-64.
- [4] Anderberg A A, Ståhl B. Phylogenetic interrelationships in the order Primulales, with special emphasis on the family circumscriptions [J]. Can J Bot, 1995, 73:1699-1730.
- [5] Anderberg A A, Ståhl B, Källersjö M. Phylogenetic relationships in the Primulales inferred from *rbcl* sequence data [J]. Pl Syst Evol, 1998, 211:93-102.
- [6] Källersjö M, Bergqvist G, Anderberg A A. Generic realignment in primuloid families of the Ericales s.l.: a phylogenetic analysis based on DNA sequences from three chloroplast genes and morphology [J]. Amer J Bot, 2000, 87:1325-1341.
- [7] Swofford D. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, IL, 1993.
- [8] Kluge A G, Farris J S. Quantitative phyletics and the evolution of anurans [J]. Syst Zool, 1969, 18:1-32.
- [9] Farris J S. The retention index and homoplasy excess [J]. Syst Zool, 1989, 38:406-407.
- [10] Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap [J]. Evolution, 1985, 39:783-791.
- [11] Ray J D. The genus *Lysimachia* in the New World [J]. Ill Biol Monogr, 1956, 24(3-4).
- [12] Marr K L, Bohm B A. A taxonomic revision of the endemic Hawaiian *Lysimachia* (Primulaceae) including three new species [J]. Pacific Science, 1997, 51(3):254-287.
- [13] Bennell A P, Hu C M. The pollen morphology and taxonomy of *Lysimachia* [J]. Notes RBG Edinb, 1983, 40:425-458.
- [14] Marr K L, Bohm B A. Allozyme variation in endemic Hawaiian *Lysimachia* (Primulaceae) [J]. Syst Bot, 1999, 24:545-557.