

## 蜡梅科植物的分支分析

李 烨, 李秉滔

(华南农业大学林学院, 广东 广州 510642)

**摘要:** 蜡梅科是一个仅有 4 属, 10 种的小科, 将蜡梅科的生物信息数字化, 利用徐克学的和谐性分析程序, 剔除了不合理的性状安排, 判别关系含糊的性状极性, 利用最大同步法, 最小平行演化法及最大离散量分支分类法, 对由性状再分析后获得的数值矩阵进行运算, 推导分支图, 明确各属之间的发生、发展和演化的关系。结果表明: 椅子树亚科 (Idiospermoideae) 的椅子树属 (*Idiospermum* Blake) 在整个蜡梅科 (Calycanthaceae) 的演化水平中是最高的, 它的进化性状最多, 同时它与蜡梅亚科 (Calycanthoideae) 的其它三个属很早就按照各自的方向平行演化了, 蜡梅亚科的蜡梅属 (*Chimonanthus* Lindley) 表现的属性最原始, 它是从蜡梅科的祖先中分离出的最早类群, 随后夏蜡梅属 (*Sinocalycanthus* Cheng & S.Y.Chang) 与美国蜡梅属 (*Calycanthus* L.) 从蜡梅科祖先中相继分离出来, 这两个属的亲缘关系最近, 拥有许多共同的性状。

**关键词:** 蜡梅科; 分支分析

**中图分类号:** Q959.747.209

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1005-3395(2000)04-0275-07

## CLADISTIC ANALYSIS OF CALYCANTHACEAE

Li Ye, Li Ping-tao

(College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** Calycanthaceae is a small family with 4 genera and 10 species. In the present paper, a cladistic analysis is made using the methods of Maximal Same Steps, Minimal Parallel Evolution and Synthetic Maximal Diversity Method developed by Xu. According to the cladistic analysis, it is suggested that *Chimonanthus* may be an earliest branch from pre-Calycanthaceae, which almost retains all primitive characters of the ancestor, while *Sinocalycanthus* is closely related to *Calycanthus*. Both *Sinocalycanthus* and *Calycanthus* are of transit genera from primitive to advanced taxa in the Calycanthaceae, and *Idiospermum* is the most advanced in the family.

**Key words:** Calycanthaceae; Cladistics

蜡梅科是樟目演化过程中的一个独立支系, 为第三纪孑遗植物, 共有 4 属, 10 种。该科最早是 J. Lindey 于 1819 年根据林奈 (Linnaeus) 发表的美国蜡梅属 *Calycanthus* L. 而建立的。J. Lindey 认为 *Calycanthus praecox* L. 应从美国蜡梅属分出成立一个新属蜡梅属 *Chimonanthus* Lindey。1964 年, 郑万钧和章绍尧<sup>[1]</sup>发表了新种夏蜡梅 *Sinocalycanthus chinensis* Cheng et S. Y.

Chang, 并据此成立了一个新属夏蜡梅属; 1972年, Blake<sup>[2]</sup>将原来 Diels 发表的 *Calycanthus australiensis* Diels 改建新属 *Idiospermum* S. T. Blake 和新科 Idiospermaceae, 并将椅子树种名组合为 *Idiospermum australiense* (Diels) Blake, 但由于椅子树染色体数 ( $2n=22$ ) 与蜡梅科的其它种是一致的, Chant<sup>[3]</sup>, Takhtajan<sup>[4]</sup>, Thorn<sup>[5]</sup> 和 Dahlgren<sup>[6]</sup> 等均认为它应该属于蜡梅科。对蜡梅科的分类, 前人已做了大量的工作, 其中 K. A. Nicely<sup>[7]</sup> 对蜡梅科植物的分类、形态学、孢粉学、解剖学、地理学等方面做了大量研究。按照生物系统学观点, 生物类群应是由同一祖先所衍生, 且包括它所产生的所有后代, 其亲缘关系也必须是先后有序的 (李岗<sup>[8]</sup>, 周明镇<sup>[9]</sup>, Hennig<sup>[10]</sup>), 其中只有近裔共祖的相似类型才能有效地确定生物间的亲缘关系, 并建立彼此间有序的进化关系。分支系统学就是以近裔共性为基本原则来对生物的系统进行分析的。本文依据分支系统学的原理和方法, 对蜡梅科的系统发育进行探讨。

## 1 性状分析

### 1.1 单系类群的确认

进行分支分析的类群必须是一个单系类群, 否则将是无意义的, 而蜡梅科是一支具有独特形态特征的自然类群, 这些特征主要有: 叶对生, 单叶, 托叶缺; 花两性, 辐射状对称, 先叶出现; 果托和假果杯形, 果实为聚合瘦果, 包裹在坛状或钟状的花托里, 每个瘦果有种子 1 颗, 具少量胚乳或无胚乳; 胚大, 子叶叶状, 席卷, 染色体数  $2n=22$ , 这些性状非常明显的有别于其它科的性状, 由此可以表明它们是由同一祖先所衍生下来的生物类群, 无疑也是一个单系类群。

### 1.2 分支单位和性状选择

蜡梅科有四个属, 其中蜡梅属和夏蜡梅属特产于中国温带地区, 美国蜡梅属特产于美国东南部及加里福尼亚州; 椅子树属主要分布于澳大利亚的昆士兰地区, 前三个属属于蜡梅亚科 (Calycanthoideae), 后一个属属于椅子树亚科 (Idiospermoideae), 由于它们的特征差别较大, 且在演化上具有重要的意义, 因此将它们列为本文的基本分类单位。

对蜡梅科的形态特征进行全面的分析比较后, 选择下列 22 个性状作为分支系统研究的基础, 各属选取性状祖征为 0, 衍征为 1。

1. 常绿多/落叶少(0), 常绿少/落叶多(1)
2. 芽无鳞片, 隐藏在叶柄的基部(0), 芽具覆瓦状鳞片(1)
3. 叶腋处不多于一个芽(0), 叶腋处除了一个明显的主芽外, 还叠生 1-2 个副芽(1)
4. 表皮毛疏(0), 表皮毛密被(1)
5. 网结曲行羽状脉(0), 环结曲行羽状脉(1)
6. 叶表皮气孔具单层外拱盖(0), 叶表皮气孔具双层外拱盖(1)
7. 花被片螺旋状排列在杯状花托上(0), 花被片既有螺旋状又有对生状排列在杯状花托上(1)
8. 花着生在杯状花托的边缘(0), 花着生于整个花托上(1)
9. 雄蕊无花丝、片状, 伸长的花药紧贴于背面(0), 雄蕊有花丝和四个侧背排列的花药(1)
10. 心皮多数, 柱头有柄(0), 心皮少数, 柱头无柄(1)
11. 花部无“食体”(蜜腺)(0), 花部有“食体”(1)
12. 花有香味(0), 花无香味(1)

13. 花颜色鲜艳(0), 花不鲜艳(1)
14. 花被片多(0), 花被片少(1)
15. 花腋生(0), 花顶生(1)
16. 花粉舟形, 椭圆形, 具瘤状/穴状纹饰(0), 花粉圆球形, 具穴状纹饰(1)
17. 果实有毒(0), 果实无毒或毒性较小(1)
18. 种子具2个子叶(0), 种子具3-4个子叶(1)
19. 种子小, 较轻(0), 种子重, 达80-160 g/粒(1)
20. 子叶出土、半出土(0), 子叶留土(1)
21. 半环孔材, 导管呈树状或火焰状, 松散的傍管薄壁组织, 导管中有螺旋状加厚和环管管胞(0), 散孔材, 稠密的离管薄壁组织, 导管中无螺旋状加厚和环管管胞(1)
22. 微管束在进入花被片基部之前, 中痕及花托上部的微管束通过横向的微管束联系(0), 没有联系(1)

蜡梅科的基本分类单位(OUT)及其选取性状的衍征和祖征如表1所示。

表1 蜡梅科植物性状特征

Table 1 Characters from genera of Calycanthaceae

基本分类单位 OTU	性状代号 Character number																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
OTU1 蜡梅属 <i>Chimonanthus</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
OTU2 夏蜡梅属 <i>Sinocalycanthus</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0
OTU3 美国蜡梅属 <i>Calycanthus</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
OTU4 椅子树属 <i>Idiospermum</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1

0为祖征, 1为衍征。0 and 1 represent ancestor character and derived character, respectively.

### 1.3 性状的极性分析

#### 1.3.1 生活型

落叶或常绿: 我们认为落叶和常绿性状只应该是随环境变化而产生的性状, 其中落叶能更好地适应变化了的恶劣的环境条件, 因此在性状上更为进化, 所以我们将常绿的性状定为祖征, 落叶定为衍征。

子叶出土或留土: 夏蜡梅属、美国蜡梅属的子叶出土, 指在萌发时, 苗轴首先从莲座状子叶中产生; 蜡梅属的子叶出土或半出土, 指因下胚轴很短, 子叶不露出土面或稍露出土面; 椅子树属的子叶为留土型, 因该属有肥大的子叶, 留土的子叶能为萌发的种子提供大量的营养成分, 使种子萌发率较高, 因此我们认为子叶留土为衍征, 而子叶出土或半出土为祖征。

#### 1.3.2 植物特征

##### 1.3.2.1 芽

芽具覆瓦状鳞片能使芽的发育免受外界的不良影响, 因此可以说更为进化。我们将芽具

覆瓦状鳞片定为衍征,其它隐藏于叶柄基部的芽定为祖征。蜡梅亚科的三个属(蜡梅属、美国蜡梅属及夏蜡梅属)的叶腋处除了有一个明显的主芽外,还叠生1-2个副芽;椅子树亚科的椅子树属的叶腋处仅有一个芽。芽多说明这种植物的萌发力更强,性状上也更进化,因此,将其定为衍征,而一个芽为祖征。

#### 1.3.2.2 叶

叶被毛状况:蜡梅科植物的叶表面大部分被有表皮毛,以加强表皮的保护作用,可相对地防止生物侵害,削弱强光的影响,控制蒸腾,对植物的生活有利。美国蜡梅属的表皮毛基部细胞很多,在植物叶片所占的面积往往较大,因而起的作用更大,所以将其定为衍征,其余的定为祖征。

叶脉状况:椅子树属的脉为网结曲行羽状脉。据我们观察,蜡梅属亦为网结曲行羽状脉,而夏蜡梅属及美国蜡梅属为环结曲行羽状脉;浅间一男<sup>[1]</sup>认为“网状脉单叶是双子叶植物叶的基本形态,其他各种形态均可由此演变而来”。我们据此推断网结曲行羽状脉为祖征,而环结曲行羽状脉为衍征。

叶表皮气孔状况:美国蜡梅属的气孔外有双层外拱盖<sup>[2]</sup>,而蜡梅属、椅子树属和夏蜡梅属均是单层外拱盖。由于双层外拱盖能更好地控制蒸腾和加强表皮的保护作用,它比单层外拱盖更进化一些,故将具双层外拱盖定为衍征,单层外拱盖定为祖征。

#### 1.3.2.3 花

花着生方式:椅子树属基部花被片的排列是对生的,1对、2对或3对,其上的花被片则螺旋状排列在杯状的花托上;美国蜡梅属中所有的花被片都是螺旋状排列,在花托的较低部分松散排列,较高的部分则聚集在花托边缘附近。蜡梅属中,基部附属物是一对芽鳞,在这之上是螺旋状排列的花被片。夏蜡梅属的花被片亦螺旋状排列在杯状的花托上。花被片螺旋状排列在杯状的花托上,在植物演化史上是属于比较原始的类型,因此定其为祖征,而对生的花被片则属于进化的性状,定其为衍征。蜡梅属、美国蜡梅属及夏蜡梅属的花被片均着生在杯状花托的边缘,而椅子树属的花被片则着生在整個花托上,能使花更好地接受日照条件,因此更为进化。我们将此性状定义为衍征,而将花被片着生于杯状花托的边缘定义为祖征。蜡梅属和椅子树属的花腋生,而夏蜡梅属和美国蜡梅属的花顶生,顶生花能够接受更多的光照条件,因此发育得较好,所以将其定为衍征,将腋生花定为祖征。

花的特征:夏蜡梅属无“食体”(蜜腺),无香味,白色,花被片12-14;蜡梅属无“食体”,有香味,白色或黄白色,具紫色条纹,花被片15-27;美国蜡梅属有“食体”,有香味,紫红褐色,花被片15-30;椅子树属无“食体”,有香味,深紫色,花被片30-40。除美国蜡梅属中的西美蜡梅(*Calycanthus occidentalis* Hook et Arn.)及美国蜡梅(*C. floridus* Linn.)的里层花被片、雄蕊、退化雄蕊的顶部都有传粉甲虫赖以生存的白色、多汁、腺状膨大的“食体”<sup>[7]</sup>外,其余各属均无。我们认为有“食体”应该是适应当地生活条件的能引诱昆虫来传粉的一种特征。它有利于繁衍后代,是传粉机制较为完善的反映,因此比较进化,将其定为衍征,无“食体”定为祖征。从有利于昆虫传粉的角度来讲,有香味,颜色艳丽都可以更好地吸引昆虫,因此是比较进化的性状,定为衍征,而白色、无香味定为祖征。

雄蕊: 椅子树属的雄蕊比较原始, 无花丝, 片状, 伸长的花药室紧贴于背面, 将此性状定为祖征; 蜡梅亚科的雄蕊相对进化, 有花丝和四个侧背排列的花药室, 性状比较进化, 定义为衍征。

雌蕊: 蜡梅亚科中的蜡梅属、美国蜡梅属和夏蜡梅属的心皮都是多数, 花柱丝状, 具一个下延的柱头面; 椅子树属通常仅具一个心皮, 被认为是具多数心皮的古老类型的减化, 同时椅子树属有一个发育很好的无柄柱头, 因此将仅具一个心皮的性状定为衍征, 多数心皮的性状定为祖征。

花粉: 根据李林初<sup>[13]</sup>、张若惠<sup>[14]</sup>等人对蜡梅亚科三个属的花粉研究, 得知夏蜡梅属的花粉为舟形-长椭圆形或舟形-椭圆形, 异极, 两侧对称, 首远极槽萌发孔, 外壁雕纹疣状-皱波状, 具少数小穴。西美蜡梅和美国蜡梅的花粉都是扁长椭圆形或扁椭圆形, 等极, 双辐射对称, 双槽萌发孔位于赤道, 分离, 外壁多少光滑, 具多数小穴。蜡梅属的花粉大部分为蠕虫状或瘤状纹饰, 仅西南蜡梅 *Chimonanthus campanulatus* R. H. Chang & C. S. Ding 为穴状纹饰, 花粉舟形或长球形, 极面观为椭圆形或近圆形。椅子树属的花粉具双槽, 等极, 双辐射对称, 球形-扁球形, 具覆盖层, 光滑的单花粉<sup>[2]</sup>。从整个形状看, 这四个属的花粉非常相似, 均双槽, 由于花粉的属性比较保守, 不易受环境影响而产生变异, 因此我们同意 Thorne<sup>[5]</sup>和 Dahlgren<sup>[6]</sup>的意见, 将这四个属置于同一个科中。

关于花粉的外壁雕纹, 一般认为光滑花粉代表了原始被子植物的基本类型, 在毛茛类的复合群中, 有些分类单位已经进化到具小穴和小沟的花粉; 在另一些单位中, 已进化到粗糙的, 具疣的花纹。而蠕虫状的花粉明显是由具小沟、具疣、具穿孔以及具不规则覆盖层穿孔的花粉产生。此外, 对称式样、形态亦反映出花粉性状的演化趋势, 花粉的形状是舟形→纵长形(单槽)→球形-扁球形(具槽)→球形-圆球形。从以上分析可知, 夏蜡梅属和美国蜡梅属花粉均属于扁长椭圆形, 远极槽花粉, 异极。Datta 等<sup>[15]</sup>认为原始的双子叶和单子叶植物的花粉的进化起始于远极槽花粉, 后者可能是被子植物里最原始的类型。因此夏蜡梅的花粉可以认为是原始类型。我们将舟形花粉、长椭圆形、具瘤状/穴状纹饰花粉定义为祖征, 圆球形、穴状纹饰花粉定义为衍征。

#### 1.3.2.4 果实

在蜡梅科的四个属中, 只有椅子树属的果实毒性大, 其它三个属的果实毒性小或无毒。从植物自身传播角度来讲, 有毒的植物传播范围有限, 不能依靠动物进行传播, 所以将其性状定为祖征, 不具毒性或毒性较少定义为衍征。

#### 1.3.2.5 种子

椅子树属的种子较重, 达 80-160 g/粒, 而蜡梅科其它三个属的种子较轻。较重的种子含有较多的养料, 能够提供较充分的营养供种子萌发时使用, 因此, 在性状上我们认为它是衍征, 轻种子是祖征。蜡梅亚科中的蜡梅属、美国蜡梅属及夏蜡梅属的种子仅具两枚子叶, 椅子树属具 3-4 枚厚肉质螺旋状排列的子叶, 由于子叶具有丰富的养料, 有利于植物的萌发及以后的生长发育, 所以将 3-4 枚子叶定义为衍征, 2 枚子叶定义为祖征。

#### 1.3.2.6 木材的解剖结构

蜡梅亚科和椅子树亚科在木材的解剖结构上有几个明显的差异, 据 Wilson<sup>[16,17]</sup>报道, 蜡梅亚科

具3—4枚肥厚子叶,为植物萌发提供大量的营养物质;还具有比较先进的微管系统,如散孔材;稠密的离管薄壁组织;在微管进入花被片基部之前,中痕及花托上部的皮层微管束没有联系等特征。这都说明了椅子树属的进化性,因此这个属在整个蜡梅科的演化水平中是最高的。

#### 参考文献:

- [1] 郑万钧,章绍尧. 蜡梅科植物的新属—夏蜡梅属 [J]. 植物分类学报, 1964, 9(2):135—136.
- [2] Blake S T. *Idiospermum* (Idiospermaceae), a new genus and family for *Calycanthus floridus* [Z]. Ph. D. dissertation. Contrib Queensland Herb, 1972, 12:1—37.
- [3] Chant S R. Calycanthaceae [A]. In: Heywood V H. Flowering Plants of the World [M]. New York: Oxford University Press, 1978.
- [4] Takhtajan A. Diversity and Classification of Flowering Plants [M]. New York: Columbia Univ. Press, 1996.
- [5] Thorn R F. Proposed new realignments in the angiosperms [J]. Nord J Bot, 1983, 3(1):102.
- [6] Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics [J]. Nord J Bot, 1983, 3(1):143.
- [7] Nicely K A. A monographic study of the Calycanthaceae [J]. Castanea, 1965, 30:38—39.
- [8] 李岗. 分支系统学评述 [J]. 植物分类学报, 1993, 31:80—99.
- [9] 周明镇, 译编. 分支系统学译文集 [C]. 北京: 科学出版社, 1983, 1—208.
- [10] Hennig W. Phylogenetic Systematics [M]. Urbana Chicago London: University of Illinois Press, 1966, 1—263.
- [11] 浅间一男. 祖谷纲, 珊林, 译. 被子植物的起源 [M]. 北京: 海洋出版社, 1988, 1—220.
- [12] 李焯, 李秉滔. 蜡梅科植物的叶表皮特征及其在分类上的意义 [J]. 热带亚热带植物学报, 1997, 7(3):202—206.
- [13] 李林初. 夏蜡梅属花粉形态的研究 [J]. 植物研究, 1990, 10(1):93—98.
- [14] 张若蕙, 张金谈, 郝海平. 蜡梅科的花粉形态及其系统位置的探讨 [J]. 浙江林学院学报, 1989, 6(1):1—8.
- [15] Datta K, Chanda S. Pollen morphology of a few members of the order Laurales (sensu Takhtajan 1969) with reference to taxonomy and phylogeny [J]. Trans Bose Res Inst, 1980, 43(3):73—79.
- [16] Wilson C L. *Idiospermum australiense* (Idiospermaceae)— Aspects of vegetative anatomy [J]. Amer J Bot, 1979, 66(3): 280—289.
- [17] Wilson C L. Floral anatomy of *Idiospermum australiense* (Idiospermaceae) [J]. Amer J Bot, 1976, 63:987—996.
- [18] 徐克学. 数量分类学 [M]. 北京: 科学出版社, 1994.