

中国紫金牛属的分支分类学研究

王军^{1,2}, 夏念和^{2*}

(1. 中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 农业部热带作物生物学与遗传资源利用重点实验室, 海口 571101; 2. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650)

摘要: 为了解中国紫金牛属(*Ardisia*)植物的系统发育关系, 基于 42 个形态学性状, 运用分支分析方法对中国广义报春花科(Primulaceae s.l.)紫金牛属 90 个分类群的系统发育关系进行了分析。采用最简约性分析得到了 100 个同等简约树。50% 多数规则一致树的分支结构与以前建立的紫金牛亚属划分系统基本一致。外类群酸藤子属(*Embelia*)、铁仔属(*Myrsine*)、密花树属(*Rapanea*)聚在分支树的最基部, 紫金牛属为一单系类群。形态分支树的一致性指数和保持性指数和各分支内部支持率均较低, 只在种与变种或亚种之间获得较高的支持率。腋序亚属(subg. *Akosmos*)、短序亚属(subg. *Pimelandra*)、顶序亚属(subg. *Acrardisia*)、高木亚属(subg. *Tinus*)处于分支树较为基部的位, 在紫金牛属中较为原始; 圆齿亚属(subg. *Crispardisia*)和锯齿亚属(subg. *Bladhia*)共同组成一大支, 二者亲缘关系紧密, 为该属中最为进化的类群。这些结果对紫金牛属的分类修订提供了依据。

关键词: 紫金牛属; 报春花科; 分支分类学; 中国

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.06.009

Cladistics of the Genus *Ardisia* in China

WANG Jun^{1,2}, XIA Nian-he^{2*}

(1. Institute of Tropical Biosciences and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Tropical Crops, Ministry of Agriculture, Haikou 571101, China; 2. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Ninety taxa of the genus *Ardisia* (Primulaceae s.l.) was cladistically analyzed based on 42 morphological characters. One hundred equally most parsimonious trees were generated from parsimonious analysis. Fifty percent majority rule consensus tree of those trees is basically consistent with the tribal classifications of Walker and Chen. However, the Consistency Index, Retention Index and the bootstrap values are all very low except the bootstrap values between species and varieties or species and subspecies. The out-group members of genus *Embelia*, *Myrsine*, *Rapanea* are all clustered into a most basal clade, genus *Ardisia* is a monophyletic group. The subgenus *Tinus*, *Akosmos*, *Pimelandra* and *Acrardisia* are in the basal clades of *Ardisia*, and they are the relatively primitive taxa in *Ardisia*. The subgenus *Crispardisia* and *Bladhia* compose a big clade. They are very close related groups in phylogeny and the evolutionary taxa in *Ardisia*. In order to provide the basis for taxonomic revision, the phylogenetic relationship within the genus was discussed.

Key words: *Ardisia* Swartz; Primulaceae; Cladistics; China

传统分类学认为紫金牛属(*Ardisia* Swartz)隶属于紫金牛科(Myrsinaceae)紫金牛亚科(Myrsinoideae Pax)^[1-5], 而在 APG III^[6]中, 该属被放在广义的报春

花科(Primulaceae s.l.)。该属全世界约有 400 ~ 500 种, 主要分布于热带美洲, 亚洲东南部, 澳大利亚, 太平洋诸岛及非洲。我国有 65 种 1 亚种^[7], 主要分

收稿日期: 2012-12-17

接受日期: 2013-09-02

基金项目: 海南省重大科技项目子课题热带生物种质与基因资源研究项目(ZDZX2013023-1)资助

作者简介: 王军(1980~), 男, 博士, 助理研究员, 主要从事药用植物资源学、植物系统学、植物分类学等方面研究。E-mail: wanghuanlong@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nhxia@scbg.ac.cn

布于长江流域以南热带、亚热带地区。

紫金牛属是由 Swartz 于 1788 年建立^[8]。Mez^[2]首次对该属植物做了全面的整理,在他的专著中共收录 235 种,并根据花序、花部结构、柱头、果实及叶缘等主要性状将紫金牛属划分为 14 亚属(Subgenus),其中 5 亚属分布于美洲,另 9 亚属分布于亚洲、马来西亚、澳大利亚以及太平洋岛屿。后来的学者大都沿用了这一分类方案:Stone^[9]根据胚珠轮数及其在胎座上的排列、叶缘、腺点、花序类型及着生状态、萼片、柱头等主要性状将在马来群岛分布的紫金牛属植物分为 9 亚属;Walker^[3]在对东亚紫金牛科植物修订时根据萼片、花序、腺点、叶缘等性状将紫金牛属划分为 5 组(Section);陈介^[4]基本沿用了 Walker 的划分,但将其发表的 *Embelia aberrans* Walker 进行了重新组合^[10],放入紫金牛属短序组(sect. *Pimelandra*),该组中国分布仅 1 种:狗骨头[*Ardisia aberrans* (Walker) C. Y. Wu et C. Chen],至此中国共有紫金牛属 6 组;Yang 和 Dwyer^[11]根据苞片(Hypsophylls)、叶缘锯齿类型、毛被、叶柄、萼片、胚珠轮数及排列等性状进一步将锯齿亚属(subg. *Bladhia*)划分为 2 组和 5 亚组(Subsection)并成立华紫金牛亚属(subg. *Chinensia*);张巧玲^[12]根据植株高度、是否具匍匐根茎性状进一步将圆齿组(sect. *Crispardisia*)划分为 2 亚组。

紫金牛是原紫金牛科第一大属,广布于世界热带、亚热带地区,由于地域限制使得标本采集及查阅甚为不便,因而造成了许多异名的发表,虽然先后有很多学者进行了多次修订^[1-4,7,9-14],但该属属下分类群诸多种类仍存在较大争议。

本研究借助紫金牛属现有的分类单位作为分类和种系发生的基础,结合解剖学和形态学等方面的相关性状,采用分支分析的方法以揭示紫金牛属植物在长期适应环境的过程中形成的各分类群间物种的差异及各分类群之间和内部的亲缘关系;试图对中国紫金牛属植物种系发生过程予以系统的、定量的描述,以期达到在紫金牛属植物分类中建立一个接近自然的分类系统;运用分支分类学的原理和方法对紫金牛属进行系统发育分析,探讨该类群的性状演化,为修订现存分类系统提供资料。

1 材料和方法

1.1 内类群选择

按照陈介^[4]对中国紫金牛属的分类方案,属

内 6 亚属(中国植物志用组的概念)都被包含在这次分支分析内,即高木亚属(subg. *Tinus*);顶序亚属(subg. *Acrardisia*);腋序亚属(subg. *Akosmos*);短序亚属(subg. *Pimelandra*);圆齿亚属(subg. *Crispardisia*);锯齿亚属(subg. *Bladhia*),并参考杨远波等^[11]的处理将华紫金牛亚属(subg. *Chinensia*)也包括在内。

本研究以种、变种或亚种作为进化单元,采用狭义种的概念选取 90 个分类群(75 种 14 变种和 1 亚种)(表 1)。类群的命名主要参考《中国植物志》第 58 卷^[4]和《Flora of China》Vol. 15^[7]。

1.2 外类群选择

对于外类群的选择应该遵循的原则:不同的外类群在形态上有明显的距离,选择多个外类群不应是分类学关系十分密切的分类单元。酸藤子属(*Embelia*)与紫金牛属在形态上甚为接近,除前者为藤本、花序多为总状外并无太大差异,另外选择与紫金牛属处于同一亚科(subfam. *Myrsinoideae*)中的铁仔属(*Myrsine*)和密花树属(*Rapanea*)作为外类群。因此,本研究选取酸藤子属 4 种[酸藤子(*E. laeta*)、多脉酸藤子(*E. oblongifolia*)、当归藤(*E. parviflora*)、平叶酸藤子(*E. undulata*)]分别代表该属 3 个不同的组(sect. *Choripetalum*, sect. *Heterembelia*, sect. *Micrembelia*),以及密花树(*R. nerifolia*)和针齿铁仔(*M. semiserrata*)共 6 种作为外类群(表 1)。

1.3 性状的选取及编码

本研究选取了常用于紫金牛属属下分类群的 42 个形态解剖学性状进行系统发育分析。多数性状来源于野外观察测量、标本馆腊叶标本的观察和测量、新鲜材料及腊叶标本解剖学实验,少数性状来源于原始描述和文献,性状编码见表 2。形态学性状存在巨大的环境饰变,同一种类在不同的生境中存在不同的生态型,因此在选取性状时,尽量选取定性的而非定量的性状。

多态性状均为无序性状,在无序性状中,任何两个状态间的距离相等,例如 0~1 和 0~2 间的距离均为 1。代表性状的数字没有进化的含义,即 0 并不比 1 更原始^[15]。外类群与内类群统一编码,形成数据矩阵,某些未知或不详的特征用“?”形式处理,性状矩阵见表 3。

表1 材料来源及凭证标本

Table 1 Taxa and vouchers for species sampled

编号 No.	亚属 Subgenus	植物 Species	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
1	顶序亚属 <i>Acrardisia</i>	弯梗紫金牛 <i>Ardisia retroflexa</i>	海南白沙 Baisha, Hainan	刘心祈 26302
2	腋序亚属 <i>Akosmos</i>	保亭紫金牛 <i>A. baotingensis</i>	海南吊罗山 Diaoluoshan, Hainan	王军 200791
3		凹脉紫金牛 <i>A. brunnescens</i>	广西弄岗 Longgang, Guangxi	王军 2007167
4		折梗紫金牛 <i>A. curvula</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	蔡克华 528
5		密鳞紫金牛 <i>A. densilepidotula</i>	海南吊罗山 Diaoluoshan, Hainan	王军 200787
6		圆果罗伞 <i>A. depressa</i>	广西龙州 Longzhou, Guangxi	王军 2007169
7		剑叶紫金牛 <i>A. ensifolia</i>	广西凌云 Lingyun, Guangxi	王军 2007210
8		灰色紫金牛 <i>A. fordii</i>	广东鼎湖山 Dinghushan, Guangdong	王军 200845
9		小花紫金牛 <i>A. graciliflora</i>	广西龙州 Longzhou, Guangxi	陈少卿 12562
10		矮紫金牛 <i>A. humilis</i>	广东广州 Guangzhou, Guangdong	王军 2007300
11		柳叶紫金牛 <i>A. hypargyrea</i>	云南西畴 Xichou, Yunnan	王军 200644
12		南紫金牛 <i>A. nerifolia</i>	广西巴马 Bama, Guangxi	李荫昆 P01085
13		星毛紫金牛 <i>A. nigropilosa</i>	地点不详 Unknown	中苏队 2627
14		铜盆花 <i>A. obtusa</i>	广东广州 Guangzhou, Guangdong	王军 200855
15		厚叶铜盆花 <i>A. obtusa</i> subsp. <i>pachyphylla</i>	海南五指山 Wuzhishan, Hainan	Katsumata 6680
16		细孔紫金牛 <i>A. porifera</i>	海南昌江 Changjiang, Hainan	郑希龙 822
17		罗伞树 <i>A. quinquegona</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007125
18		多枝紫金牛 <i>A. sieboldii</i>	台湾台北 Taibei, Taiwan	Boufford & al. 25020
19		细柄罗伞 <i>A. tenera</i>	云南勐仑 Menglun, Yunnan	王军 2007239
20		南方紫金牛 <i>A. thyrsoiflora</i>	云南勐海 Menghai, Yunnan	王启无 77369
21	越南紫金牛 <i>A. waitakii</i>	云南勐仑 Menglun, Yunnan	王军 2007236	
22	滇紫金牛 <i>A. yunnanensis</i>	贵州罗甸 Luodian, Guizhou	黔南队 511	
23	锯齿亚属 <i>Bladhia</i>	粗茎紫金牛 <i>A. dasyrhizomatica</i>	云南勐仑 Menglun, Yunnan	王军 2007212
24		月月红 <i>A. faberi</i>	广西大苗山 Damiaoshan, Guangxi	陈德昭 745
25		短柄月月红 <i>A. faberi</i> var. <i>oblanceifolia</i>	海南保亭 Baoting, Hainan	侯宽昭 73739
26		走马胎 <i>A. gigantifolia</i>	广西金秀 Jinxiu, Guangxi	王军 2007156
27		紫金牛 <i>A. japonica</i>	湖南莽山 Mangshan, Hunan	陈沂章 2007298
28		心叶紫金牛 <i>A. maclurei</i>	海南五指山 Wuzhishan, Hainan	王军 200758
29		轮叶紫金牛 <i>A. ordinata</i>	海南乐东 Ledong, Hainan	陈沂章 2007294
30		束花紫金牛 <i>A. perpendicularis</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan	王军 2007258
31		斜脉紫金牛 <i>A. perpendicularis</i> var. <i>balansana</i>	云南西畴 Xichou, Yunnan	王军 200620
32		长穗紫金牛 <i>A. pingbienensis</i>	云南勐仑 Menglun, Yunnan	王军 2007255
33		毛脉紫金牛 <i>A. pubivenula</i>	海南保亭 Baoting, Hainan	王军 200795
34		紫脉紫金牛 <i>A. purpureovillosa</i>	云南西畴 Xichou, Yunnan	王军 200628
35		九节龙 <i>A. pusilla</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007111
36		短柄紫金牛 <i>A. ramondiiformis</i>	越南 Vietnam	中越考察队 1768
37		卷边紫金牛 <i>A. replicata</i>	云南富宁 Funing, Yunnan	王启无 89674
38		梯脉紫金牛 <i>A. scalarinervis</i>	云南勐仑 Menglun, Yunnan	王军 2007233
39	伏毛紫金牛 <i>A. silvestris</i> var. <i>appressa</i>	海南保亭 Baoting, Hainan	王军 200770	
40	华紫金牛亚属 <i>Chinensia</i>	五花紫金牛 <i>A. argenticaulis</i>	广东鼎湖山 Dinghushan, Guangdong	王军 200848
41		小紫金牛 <i>A. chinensis</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007107
42	圆齿亚属 <i>Crispardisia</i>	细罗伞 <i>A. affinis</i>	广东广州 Guangzhou, Guangdong	王军 2007297
43		显脉紫金牛 <i>A. alutacea</i>	云南马关 Maguan, Yunnan	武全安 8512
44		少年红 <i>A. alyxiifolia</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 200601
45		九管血 <i>A. brevicaulis</i>	广东乳源 Ruyuan, Guangdong	王军 834
46		肉茎紫金牛 <i>A. carnosicaulis</i>	广西龙州 Longzhou, Guangxi	李树刚 200488
47		尾叶紫金牛 <i>A. caudata</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan	王军 2007261
48		散花紫金牛 <i>A. conspersa</i>	云南勐海 Menghai, Yunnan	王军 2007241

续表(Continued)

编号 No.	亚属 Subgenus	植物 Species	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
49	圆齿亚属 <i>Crispardisia</i>	腺齿紫金牛 <i>A. cornudentata</i>	台湾屏东 Pingdong, Taiwan	郑元春 1550
50		伞形紫金牛 <i>A. corymbifera</i>	云南西畴 Xichou, Yunnan	王军 200623
51		块根紫金牛 <i>A. corymbifera</i> var. <i>tuberifera</i>	广西大新 Daxin, Guangxi	仲崇信 A61309
52		粗脉紫金牛 <i>A. crassinervosa</i>	海南昌江 Changjiang, Hainan	刘心祈 2961
53		朱砂根 <i>A. crenata</i>	广西马山 Mashan, Guangxi	王军 2007146
54		红凉伞 <i>A. crenata</i> var. <i>bicolor</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007121
55		百两金 <i>A. crispa</i>	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	王军 200713
56		大叶百两金 <i>A. crispa</i> var. <i>amplifolia</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan	王军 2007247
57		细柄百两金 <i>A. crispa</i> var. <i>dielsii</i>	云南广南 Guangnan, Yunnan	武全安 9742
58		郎伞木 <i>A. elegans</i>	广东阳山 Yangshan, Guangdong	邓良 1688
59		狭叶紫金牛 <i>A. filiformis</i>	广西上思 Shangsi, Guangxi	王军 2007161
60		大罗伞树 <i>A. hanceana</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007296
61		河口紫金牛 <i>A. hokouensis</i>	云南富宁 Funing, Yunnan	王启无 89096
62		防城紫金牛 <i>A. kwangtungensis</i>	广西东兴 Dongxin, Guangxi	曾怀德 26628
63		岭南紫金牛 <i>A. linangensis</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007119
64		山血丹 <i>A. lindleyana</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 200604
65		窄叶山血丹 <i>A. lindleyana</i> var. <i>angustifolia</i>	广东恩平 Enping, Guangdong	陈炳辉 1885
66		珍珠伞 <i>A. maculosa</i>	云南西畴 Xichou, Yunnan	王军 200618
67		黄叶珍珠伞 <i>A. maculosa</i> var. <i>symplocifolia</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	宣淑洁 610078
68		麻栗坡紫金牛 <i>A. malipoensis</i>	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	冯国楣 22781
69		虎舌红 <i>A. mamillata</i>	广东乳源 Ruyuan, Guangdong	王军 835
70		白花紫金牛 <i>A. merrillii</i>	越南 Vietnam	曾怀德 28985
71		多脉紫金牛 <i>A. nervosa</i>	海南感恩 Gan'en, Hainan	梁向日 63247
72		榄色紫金牛 <i>A. olivacea</i>	广西那坡 Napo, Guangxi	高锡朋 56023
73		光萼紫金牛 <i>A. omissa</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007113
74		短矮紫金牛 <i>A. pedalis</i>	印度 India	曾怀德 29228
75		花脉紫金牛 <i>A. perreticulata</i>	广东信宜 Xinyi, Guangdong	高锡朋 51432
76		纽子果 <i>A. polysticta</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan	王军 2007253
77		莲座紫金牛 <i>A. primulifolia</i>	广东乐昌 Lechang, Guangdong	王军 2007115
78		假百两金 <i>A. pseudocrispa</i>	广西龙州 Longzhou, Guangxi	陈少卿 13406
79		瑞丽紫金牛 <i>A. shweliensis</i>	云南永德 Yongde, Yunnan	刘恩德 5758
80		狭萼紫金牛 <i>A. stenosepala</i>	-	中国植物志
81		长毛紫金牛 <i>A. verbascifolia</i>	云南河口 Hekou, Yunnan	王军 2007263
82		雪下红 <i>A. villosa</i>	广西上思 Shangsi, Guangxi	王军 2007160
83		毛叶雪下红 <i>A. villosa</i> var. <i>ambovestita</i>	海南定安 Ding'an, Hainan	左景烈、陈念劬 44210
84		狭叶雪下红 <i>A. villosa</i> var. <i>oblanceolata</i>	海南陵水 Lingshui, Hainan	左景烈、陈念劬 43786
85		锦花紫金牛 <i>A. violacea</i>	台湾台北 Taibei, Taiwan	Suzuki 11697
86		长叶纽子果 <i>A. virens</i> var. <i>annamensis</i>	广西隆林 Longlin, Guangxi	张肇骞 13236
87	短序亚属 <i>Pimelandra</i>	狗骨头 <i>A. aberrans</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan	毛品一 03387
88	高木亚属 <i>Tinus</i>	东方紫金牛 <i>A. elliptica</i>	广东广州 Guangzhou, Guangdong	王军 2007301
89		小乔木紫金牛 <i>A. garrettii</i>	贵州罗甸 Luodian, Guizhou	黔南队 723
90		酸苔菜 <i>A. solanacea</i>	云南勐仑 Menglun, Yunnan	王军 2007234
91	—	酸藤子 <i>Embelia laeta</i>	广西上思 Shangsi, Guangxi	王军 2007155
92	—	多脉酸藤子 <i>E. oblongifolia</i>	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	王军 20071
93	—	当归藤 <i>E. parviflora</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan	王军 2007251
94	—	平叶酸藤子 <i>E. undulata</i>	广西凭祥 Pingxiang, Guangxi	王军 2007190
95	—	密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	云南勐海 Menghai, Yunnan	王军 2007243
96	—	针齿铁仔 <i>Myrsine semiserrata</i>	云南勐仑 Menglun, Yunnan	王军 2007230

—: 外类群。

—: Out group.

表2 形态性状及编码

Table 2 Morphological characters and code

序号 No.	部位 Part	性状 Character	编码 Code
1		习性 Habit	小乔木 (0); 灌木 (1); 亚灌木 (2); 攀援灌木或藤本 (3)
2	茎 Stem		无匍匐的根茎或茎 (0); 具匍匐的根茎或茎 (1)
3	叶柄 Petiole	长度 Length	≤ 0.5 cm (0); 0.5 ~ 1 cm (1); 1 ~ 2 cm (2); ≥ 2 cm (3)
4	叶片 Leaf	背面 Abaxially	无毛或鳞片 (0); 被毛 (1); 被鳞片 (2)
5		着生 Situation	互生 (0); 簇生于枝顶 (1); 近轮生 (2); 对生 (3)
6		最大长度 Maximum length	≥ 16 cm (0); 8 ~ 16 cm (1); ≤ 8 cm (2)
7		叶质 Texture	革质 (0); 纸质或坚纸质 (1); 膜质 (2)
8		叶缘 Margin	全缘或近全缘 (0); 圆齿或皱波状齿 (1); 啮蚀状齿 (2); 粗锯齿 (3)
9		叶缘小瘤 Marginal nodules	无 (0); 有 (1)
10		侧脉数目 Lateral veins number	≥ 25 对 (0); 18 ~ 25 对 (1); 11 ~ 17 对 (2); ≤ 10 对 (3)
11		边缘脉 Marginal vein	无 (0); 不明显 (1); 明显 (2)
12	花序 Inflorescence	位置 Position	顶生 (0); 侧生 (1); 腋生 (2)
13	花枝 Flowering branch	侧生 Lateral	无 (0); 有 (1)
14		类型 Type	聚伞花序 (0); 总状花序 (1); 圆锥花序 (2); 伞房花序 (3); 伞形花序或亚伞形花序 (4)
15		具叶情况 Leaf number	多数 (0); 1 ~ 3 片 (1); 无 (2)
16	花 Flower	性别 Sex	两性花 (0); 杂性 (1); 单性花 (2)
17	花冠 Corolla	裂片排列 Lobe arrangement	非螺旋状 (0); 螺旋状 (1)
18		花色 Color	紫色 (0); 红色 (1); 粉红色 (2); 淡黄色 (3); 白色 (4)
19	花梗 Pedicel	长度 Length	≤ 0.5 cm (0); 0.5 ~ 1 cm (1); 1 ~ 1.5 cm (2); ≥ 1.5 cm (3)
20	萼片 Sepal	排列 Arrangement	非右旋覆瓦状 (0); 右旋覆瓦状 (1); 强烈右旋覆瓦状 (2)
21		形状 Shape	广卵形至卵形 (0); 三角形至三角状卵形 (1); 披针形 (2)
22		长度 Length	≥ 2 mm (0); 1 ~ 2 mm (1); ≤ 1 mm (2)
23		腺点 Gland	无 (0); 稀疏 (1); 浓密 (2)
24		毛被 Indumentum	无毛 (0); 微柔毛 (1); 长柔毛或绒毛 (2)
25		边缘 Margin	无毛 (0); 具纤毛或缘毛 (1)
26	花瓣 Petal	腺点 Gland	无 (0); 有 (1)
27	雄蕊 Stamen	相对长度 Relative length	长于花瓣 (0); 与花瓣等长或近等长 (1); 短于花瓣 (2)
28		花丝 Filament	极短 (0); 稍短于花药 (1)
29	花药 Anther	形状 Shape	狭披针形 (0); 披针形 (1); 卵形 (2)
30		背部腺点 Back gland	无 (0); 不明显 (1); 浓密 (2)
31	雌蕊 Pistil	相对长度 Relative length	长于花瓣 (0); 与花瓣等长或近等长 (1); 短于花瓣 (2)
32		蕾期花柱 Style in bud	不伸出 (0); 伸出 (1)
33		柱头 Stigma	非点尖 (0); 点尖 (1)
34	子房 Ovary	形状 Shape	球形 (0); 卵珠形 (1); 瓶形 (2)
35		毛被 Indumentum	无毛 (0); 微柔毛 (1); 长硬毛 (2)
36	胚珠 Ovule	数目 Number	≥ 15 枚 (0); 10 ~ 15 枚 (1); 6 ~ 9 枚 (2); 3 ~ 5 枚 (3)
37		排列 Arrangement	三轮以上 (0); 两轮 (1); 单轮 (2)
38	果实 Fruit	毛被 Indumentum	无 (0); 有 (1)
39		颜色 Color	暗红色或黑色 (0); 紫色或紫红色 (1); 红色 (2)
40		形状 Shape	球形 (0); 扁球形 (1)
41		直径 Diameter	≥ 7 mm (0); 5 ~ 7 mm (1); ≤ 5 mm (2)
42		腺点 Gland	无腺点 (0); 稀疏 (1); 浓密 (2)

1.4 分支分析

运用 PAUP 4.0b10^[6] 软件对表 3 的数据矩阵进行最简约性分析, 性状状态包括二态和多态, 均被当做无序(Unordered)处理。采用启发式(Heuristic)搜索策略, 1000 次随机序列加入, TBR 枝长交换, 每步只保存 10 个树。对分支可靠性评价使用 Bootstrap 分析, 1000 次重复抽样, 100 次随机序列加入, 每步保存一个树。

2 结果和分析

对基于形态性状的矩阵进行了简约性分析, 得到了 100 个同等简约树。这些树的步长均为 669 步。一致性指数 $CI = 0.1256$, 保持性指数 $RI = 0.5940$, 由这些指标可以看出, 一是数据的分辨率较低, 表现为同等简约树的数目较多。二是 consistency 指数较低, 说明所用形态性状中非同源性状较多, 这会在一定程度上影响系统发育重建的可靠性和准确性。

基于 100 个同等简约树的 50% 多数规则一致树(图 1), 从树的拓扑结构来看, 外类群酸藤子属、铁仔属、密花树属聚为一支(Clade A), 紫金牛属所有种类聚为一支(Clade B), 并取得了一定的支持率(68%), 为一较为自然的分类群。

在紫金牛属内, 腋序亚属[除剑叶紫金牛(*Ardisia ensifolia*)]、短序亚属、顶序亚属、华紫金牛亚属、高木亚属中的种类共同组成了一大支(Clade C), 并处于分支树除外类群外最基部的位; 圆齿亚属和锯齿亚属共同组成一大支(Clade D), 锯齿亚属聚为两支(Clade G 和 Clade H), 分别位于分支树次基部的位; 圆齿亚属所有种类(包括剑叶紫金牛)聚为一支(Clade I), 为一单系类群, 它们处于分支树最核心的位。

圆齿亚属由分支 J 和分支 K 组成, 前者处于圆齿亚属最为基部的位。值得注意的是其中的长毛紫金牛(*A. verbascifolia*)、虎舌红(*A. mamillata*)、雪下红(*A. villosa*)、毛叶雪下红(*A. villosa* var. *ambovestita*)、狭叶雪下红(*A. villosa* var. *oblanceolata*)、莲座紫金牛(*A. primulifolia*)、光萼紫金牛(*A. omissa*) 7 个分类群, 它们是较为特别的一小群。在 Mez^[2] 的系统中, 长毛紫金牛、虎舌红、莲座紫金牛被归于锯齿亚属, 而 Pitard^[14] 将它们从锯齿亚属移至圆齿亚属(原为组), 并强调圆齿亚属最重要的特征为叶具边缘腺点。陈介^[4] 将上述长毛紫金牛等 6 个分类群归入

圆齿亚属(原为组), 并强调圆齿亚属叶具各式圆齿或锯齿, 齿尖或齿间具边缘腺点, 花序通常生于侧生特殊花枝顶端, 而锯齿亚属叶具啮蚀状锯齿, 无边缘腺点, 花序腋生或侧生。光萼紫金牛是由胡启明^[17] 发表, 并归在圆齿亚属。此次分支分析支持将上述 7 个分类群归在圆齿亚属, 但它们又与锯齿亚属有非常紧密的亲缘关系, 其共同的衍征为亚灌木, 叶两面都具有长柔毛或糙伏毛, 具匍匐的根茎, 不同之处在于叶缘是否有锯齿或圆齿和有叶缘小瘤, 因而长毛紫金牛等 7 个分类群可能是锯齿亚属和圆齿亚属间的过渡类群。剑叶紫金牛曾在 Walker^[3] 的系统中被归在圆齿亚属, 而在陈介^[4] 的系统中被归入腋序亚属, 其主要特征有: 叶缘具圆齿和边缘小瘤、亚伞形花序, 此次分支分析的结果也支持 Walker^[3] 的处理, 归在圆齿亚属较为合理, 这也与作者的分子系统分析初步结果一致。

华紫金牛亚属中的五花紫金牛(*A. argenticaulis*) 和小紫金牛(*A. chinensis*) 一直以来是为颇有争议的种类, 按 Walker^[3] 和陈介^[4] 的划分, 此两种皆在锯齿亚属(原为锯齿组 section *Bladhia*) 内, 而杨远波等^[11] 为了调和与锯齿亚属的矛盾, 重新设立了新的华紫金牛亚属, 强调与锯齿亚属的区别在于叶缘全缘或具波状齿, 叶背具棕色盾状鳞片, 茎无苞片, 胚珠 5~7 枚, 1~2 轮, 但胡启明^[18] 在研究了小紫金牛的模式标本后将其归入 *A. cymosa* 并重新放回 Mez^[2] 的腋序亚属。杨远波^[11] 在发表五花紫金牛时强调其与小紫金牛的区别在于胚珠的轮数, 而王军等^[19] 的研究将五花紫金牛归入 *A. cymosa*, 并废除华紫金牛亚属, 此次分支分析的结果为: 五花紫金牛和小紫金牛聚为一小支, 并获得了较高的支持率(94%), 它们又与腋序亚属的大部分种类聚为一支, 因而支持将五花紫金牛归并, 并废除华紫金牛亚属重新归入腋序亚属这一结果。

Mez^[2] 运用花柱在蕾期伸出或不伸出花瓣这一重要性状将短序亚属、腋序亚属与顶序亚属区分开来。Walker^[3] 根据萼片的形状、在花时排列、腺点、顶端形状将高木亚属与腋序亚属、顶序亚属区分开。顶序亚属中的弯梗紫金牛(*A. retroflexa*)、短序亚属的狗骨头(*A. aberrans*)、与腋序亚属中的所有种类(包括五花紫金牛和小紫金牛)聚为一支(Clade E)。高木亚属中的 3 种聚在了一起, 并获得了 61% 的支持率, 即东方紫金牛(*A. elliptica*)、小乔木紫金牛(*A. garrettii*)、酸苔菜(*A. solanacea*), 其中



图 1 基于形态学性状,运用 PAUP 4.0b10 最大简约性分析和启发式搜索得到 100 个同等简约树的 50% 规则一致树,步长为 669, $CI = 0.1256$, $HI = 0.8744$, $RI = 0.5940$, $RC = 0.0746$ 。分枝上面的数字为靴带值。
 Fig. 1 The 50% majority rule consensus tree (Tree length = 669, $CI = 0.1256$, $HI = 0.8744$, $RI = 0.5940$, $RC = 0.0746$) of 100 equally most parsimonious tree based on morphological characters on PAUP4.0b10 using Heuristic search strategy. The numbers above the branches are the bootstrap values.

后两者的支持率为 67%，并与腋序亚属中的越南紫金牛(*A. waitakii*)、矮紫金牛(*A. humilis*)、细孔紫金牛(*A. porifera*)组成的小支形成姐妹群。对矮紫金牛的系统位置，不同的分类学家观点不一：Mez^[2]和 Pitard^[14]将其归入高木亚属，而 Walker^[3]也倾向于将其归在高木亚属，但在其顶序亚属的检索表中也发现了该种，陈介^[4]则将其归入腋序亚属，矮紫金牛的主要特征为圆锥花序，萼片广卵形并在花期强烈右旋覆瓦状排列和具腺点等。细孔紫金牛由 Walker^[3]发表，并被归在腋序亚属，然而其对该种的描述与高木亚属的特征较为近似，萼片卵形，且具腺点。胡启明^[17]在发表越南紫金牛时强调该种萼片为广卵形并多少覆瓦状排列。分支分析结果从拓扑结构上支持将矮紫金牛、细孔紫金牛、越南紫金牛归入高木亚属，虽然分支支持率低于 50%，但与作者的分子系统树初步分析结果吻合，如果将这 3 种移至高木亚属将会解决高木亚属的单系问题。

此次分支分析，圆齿亚属中有 17 对种与种、变种或亚种聚在一起，并获得了一定的支持率，其中超过 90% 的有 6 对：(1) 五花紫金牛和小紫金牛(94%)；(2) 珍珠伞(*A. maculosa*)和黄叶珍珠伞(*A. maculosa* var. *symplocifolia*) (94%)；(3) 朱砂根(*A. crenata*)和红凉伞(*A. crenata* var. *bicolor*) (93%)；(4) 山血丹(*A. lindleyana*)、窄叶山血丹(*A. lindleyana* var. *angustifolia*) (99%)；(5) 月月红(*A. faberi*)、短柄月月红(*A. faberi* var. *oblanceifolia*) (98%)；(6) 束花紫金牛(*A. perpendicularis*)和斜脉紫金牛聚为一小支，支持率为 98%。

根据分支分析的结果，我们认为腋序亚属、短序亚属、顶序亚属、高木亚属是紫金牛属较为原始的类群，而锯齿亚属和圆齿亚属是进化的类群。一些性状的演化方向为：(1) 习性：小乔木 → 灌木 → 亚灌木；(2) 根茎：无匍匐的根茎 → 具匍匐的根茎；(3) 叶缘：全缘 → 啮蚀状锯齿或细锯齿 → 各式圆齿或波状齿；(4) 花序类型：聚伞花序 → 圆锥花序 → 伞房花序 → 伞形或亚伞形花序；(5) 萼片：广卵形 → 卵形 → 三角状卵形 → 披针形；(6) 胚珠的数目：多数 → 少数；(7) 胚珠在胎座上的排列：三轮及以上 → 两轮 → 一轮。推测圆齿亚属中的长毛紫金牛、虎舌红、雪下红、莲座紫金牛、光萼紫金牛可能是锯齿亚属和圆齿亚属间的过渡类群。

此次分析中，短序亚属(1 种)、顶序亚属(1 种)、高木亚属(3 种)的种类较少，它们都与腋序亚属的

关系紧密，关系很难界定，需待更多的分类群加入才能更好地理解它们的系统位置。另外，在系统分类中较为重要的性状如，花粉萌发孔形态、花粉外壁纹饰、种子表面纹饰等微观形态学性状未能加入，因相关的研究除圆齿亚属和锯齿亚属中的少量种类外，其它亚属尚未报道。因而，如何准确地进行属下亚属和组的划分有待进一步深入研究。

3 讨论

从分支树的拓扑结构来看，紫金牛属为一单系类群，并取得了一定的支持率(68%)；圆齿亚属也为一单系类群；锯齿亚属为非单系类群；短序亚属、顶序亚属夹杂在腋序亚属内，关系较为紧密；从一定程度上印证了前人的分类成果如：支持 Walker^[3]的处理将剑叶紫金牛重归圆齿亚属；将五花紫金牛和小紫金牛归并、废除华紫金牛亚属并重归腋序亚属。另外，有的分支分析的结果与作者分子系统学分析的初步结果也较为一致，如：锯齿亚属为非单系类群；将矮紫金牛、细孔紫金牛、越南紫金牛移至高木亚属将解决高木亚属的单系问题等。此次分支分析我们也找到了对与紫金牛属亚属间界定可靠的性状，如：花序类型、叶缘齿类型、叶缘小瘤、萼片在花期的排列、花柱在蕾期是否伸出花瓣等，然而整个分支树的分辨率和支持率均很低，分支树的几个指标中，CI 值仅为 0.1256，这说明所用形态性状中非同源性性状较多，在一定程度上影响了系统发育树的可靠性和准确性。由于进化本身是一个及其复杂的过程，性状的平行、趋同和镶嵌进化的结果使得不同性状分别支持不同的系统发育成为十分普遍的现象^[15]。在分析中，我们虽然选择了尽可能全面的性状，但很多性状在种间的一致性很低，部分性状，如叶质、萼片毛被、花色、果实颜色等等可能仅仅存在种内、种间或不同居群间的差异，而并非整个亚属的共同特征，这样的性状选择多了，便掩盖了能表现各亚属共同特征的性状，再者，有 8 个数量性状的选择，即叶柄长度、叶片最大长度、侧脉数目、花枝具叶情况、花梗长度、萼片长度、胚珠数目、果实直径，这些性状的选取可能是造成分支系统树可靠性低，关系混乱的原因。但是利用形态学中的要素想要避免上述的问题却非常困难。因此，有必要从多方面的途径取得更多微观方面的数据。目前作者正在整理发表本类群的分子数据，

通过形态分支分析和分子系统学分析相互印证,形态学性状与分子生物学性状的结合,可能会更好地探讨本类群的系统发育关系。

参考文献

- [1] Pax F. Myrsinaceae [M]// Engler A, Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien Vol. 4(1). Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann Press, 1889: 84–97.
- [2] Mez C. Myrsinaceae [M]// Engler A. Das Pflanzenreich, Vol. 9 (IV. 236). Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann Press, 1902: 1–137.
- [3] Walker E H. A revision of the eastern Asiatic Myrsinaceae [J]. Philip J Sci, 1940, 73(1/2): 1–258.
- [4] Chen C. Myrsinaceae [M]// Chen C. Flora Reipublicae Popularis Sinica, Tomus 58. Beijing: Science Press, 1979: 1–147.
陈介. 紫金牛科 [M]// 陈介. 中国植物志, 第58卷. 北京: 科学出版社, 1979: 1–147.
- [5] Takhtajan A L. Doi Song Thuc Vat [M]. Leningad, 1981, 5(2): 106–108.(in Russian)
- [6] The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III [J]. Bot J Linn Soc, 2009, 161(2): 105–121.
- [7] Chen C, Pipoly J J III. Myrsinaceae [M]// Wu Z Y, Raven P H. Flora of China, Vol. 15. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1996: 1–38.
- [8] Swartz M D. Nova Genera et Species Plantarum seu Prodrumus, Vol. 3 [M]. Swederi: Holmiae, Upsaliae, & Aboae, 1788: 1–48.
- [9] Stone B C. New and noteworthy Malaysian Myrsinaceae, I [J]. Malays For, 1982, 45(1): 101–121.
- [10] Yunnan Institute of Botany. *Ardisia* Swartz. [M]// Yunnan Institute of Botany. Flora of Yunnanica, Tomus 1. Beijing: Science Press, 1977: 332–361.
- 云南省植物研究所. 紫金牛属 [M]// 云南省植物研究所. 云南植物志, 第1卷. 北京: 科学出版社, 1977: 332–361.
- [11] Yang Y P, Dwyer J D. Taxonomy of subgenus *Bladhia* of *Ardisia* (Myrsinaceae) [J]. Taiwania, 1989, 34(2): 192–298.
- [12] Zhang Q L. Systematics of *Ardisia* sect. *Crispardisia* (Myrsinaceae) from China [D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2006: 1–111.
张巧玲. 中国紫金牛属圆齿组的系统学研究 [D]. 广州: 中国科学院华南植物园, 2006: 1–111.
- [13] Hu C M, Vidal J E. Towards a revision of the Myrsinaceae of Indochina (Continued) [J]. J Trop Subtrop Bot, 1997, 5(1): 1–17.
- [14] Pitard J. Myrsinaceae [M]// Lecomte H. Flore Générale de l'Indo-Chine, Vol. 3. 1930: 803–875.
- [15] Sang T, Hsu P S. A review of current theories and methods in Cladistics and a cladistic study of twelve *Lindera* species in eastern China [J]. Acta Phytotaxon Sin, 1996, 34(1): 12–28.
桑涛, 徐炳声. 分支系统学当前的理论和方法概述及华东地区山胡椒属十二种的分支系统学研究 [J]. 植物分类学报, 1996, 34(1): 12–28.
- [16] Swofford D L. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) 4.0 beta [CP]. M.A.: Sinauer Associates, Sunderland, 2001.
- [17] Hu C M. A new species of *Ardisia* from China [J]. J Trop Subtrop Bot, 1995, 3(4): 13–16.
胡启明. 中国紫金牛属一新种 [J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(4): 13–16.
- [18] Hu C M. New synonyms and combinations in Asiatic *Ardisia* (Myrsinaceae) [J]. Blumea, 1999, 44(2): 391–406.
- [19] Wang J, Xia N H. New synonym of Chinese *Ardisia* (Myrsinaceae), with critical notes on the status of the subgenus *Chinensia* [J]. J Trop Subtrop Bot, 2009, 17(1): 83–85.