斑龙芋属植物的系统发育分析

李爱花, 王仲朗*, 管开云

(中国科学院 昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘 要: 运用分支分类分析方法对斑龙芋属及其近缘属进行系统发育分析, 以 4 个属的 15 个种作为 15 个分支分类单位, 选择菖蒲科的菖蒲作为外类群, 从斑龙芋属植物特征中选取了 14 个性状作为建立数据矩阵的基本资料, 并以外类群比较和通行的形态演化规律, 及核型演化规律为依据对这些性状进行极化, 采用改进的最大同步法和最小平行法进行分类运算, 按照最简约的原则, 运用演化长度较短的最大同步法谱系分支图, 作为讨论的基础, 讨论了斑龙芋属及其近缘属的系统关系。

关键词: 斑龙芋属; 分支分类; 系统发育分析

中图分类号: Q949.7 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2006)03-0223-04

* Phylogenetic analysis of the genus *Sauromatum*

LI Ai-hua, WANG Zhong-lang*, GUAN Kai-yun

(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China)

Abstract: Cladistic analysis was conducted on all three species in the genus *Sauromatum* Schott and twelve species in its close-relative genera as fifteen cladistic taxonomic units(CTUs). *Acorus calamus* L. in family Acorusaceae was selected as out-group. Forteen charaters of *Sauromaum* Schott were selected. Two principles, namely out-group comparison and generally acceptable rules of morphological evolution, were used for polarison of these selected characters. The data matrix from fifteen in-group species and characters were analyzed with the improved maximal same step method and minimal parallel evolutionary method. A parsimonious cladogram was then constructed by the improved maximal same step method with shorter evolutionary step and used as the basis for analysis of the systematic relationship of *Sauromatum* Schott and its relative genera.

Key words: *Sauromatum* Schott; cladistic analysis; phylogenetic analysis

斑龙芋属(*Sauromatum*)是天南星科(Araceae)中较进化、但种类很少的一个属。Mayo 等(1997)认为该属仅有 2 种, 即斑龙芋(*S. venosum*)和短柄斑龙芋(*S. brevipes*), 这两个种分别于 1832 年和 1893 年发表。王仲朗等(1999)在滇西发现了本属的一新种, 即高黎贡山斑龙芋(*S. gaoligongense* Z. L. Wang et H. Li), 本种区别于其他两种的显著特征为无斑点的叶柄下部具有 3~5 枚珠芽及附属器显著具柄。近年来, 对于本属的系统位置问题引起不少学者的关注。Petersen(1989, 1994)根据某些种染色体数目的相似性, 认为本属与天南星属(*Arisaema*)近缘, 主张与天南星属并列于 Arisaemateae 族下。从本属新近发表的新种高黎贡山斑龙芋来看, 斑龙芋属与半夏属(*Pinellia*)具有亲缘关系。Hetterscheid 等(2000)根据花序结构的相似性又将斑龙芋属回归到犁头尖属(*Typhonium*)内。作者认为在没有进行更详细、多方面的综合研究前, 仅从细胞学或形态学的相似性就把斑龙芋属归并到犁头尖属是不够充分的。本文选择了斑龙芋属及其近缘属犁头尖属、半夏属和天南星属共 15 个种, 对其进

* 收稿日期: 2005-01-17 修回日期: 2005-07-29

基金项目: 云南省科学基金项目(2001C0010Z)资助[Supported by Science Foundation of Yunnan Province(2001C0010Z)]

作者简介: 李爱花(1980-), 女, 山东潍坊人, 硕士研究生, 植物学专业, 主要从事植物系统学研究。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: wang@mail.kib.ac.cn)

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

行分支分类学分析, 试图建立分支系统树, 从而判断斑龙芋属的系统位置。

1 材料

选择斑龙芋属 3 个种, 犁头尖属 9 个种, 半夏属和天南星属各 1 种共 15 个分支分类单位(cladistic taxonomic units, 简写 CTUs), 见表 1。

表 1 15 个分支分类单位
Table 1 15 cladistic taxonomic units (CTUs)

编号 No.	种名 Species
1	高黎贡山斑龙芋 *Sauromatum gaoligongense* Z. L. Wang et H. Li
2	短柄斑龙芋 *S. venosum* (Aiton) Kunth
3	斑龙芋 *S. brevipes* (J. D. Hooker) N. E. Brown
4	犁头尖 *Typhonium blumei* Nicolson & Sivadasan
5	金平犁头尖 *T. jinpingense* Z. L. Wang, H. Li & F. H. Bian
6	单籽犁头尖 *T. calcicolum* C. Y. Wu ex H. Li *et al*.
7	昆明犁头尖 *T. kunmingense* H. Li
8	西南犁头尖 *T. omeiense* H. Li
9	鞭檐犁头尖 *T. flagelliforme* (Lodd.) Blumei
10	马蹄犁头尖 *T. trilobatum* (L.) Schott
11	独角莲 *T. giganteum* Engl.
12	金慈姑 *T. roxburgii* Schott
13	岩生南星 *Arisaema saxatile* Buchet
14	虎掌 *Pinellia pedatisecta* Schott
15	雪里见 *A. rhizomatum* C. E. C. Fischer

2 方法

2.1 外类群选择

天南星科是在热带森林地区水域中孕育起来的一个大家庭, 系统发育过程中, 形成了适应于陆地不同生态条件的新生类群(李恒, 1986)。现独立为菖蒲科(Acoraceae)的菖蒲属(*Acorus*)(Grayum, 1987), 原为天南星科最原始的属, 该科为水生或湿生常绿草本, 具匍匐根状茎, 单叶全缘, 花两性, 雄蕊 6, 子房 2~ 3 室, 每室胚珠多数。斑龙芋属是天南星族的一个仅有 3 个种的小属, 本属是旱季休眠具块茎植物, 花叶不同时, 适于干湿交替的气候环境。选择菖蒲科的菖蒲(*A. calamus*)作为外类群。

2.2 性状状态的分布及其分析

通过查阅标本及观察活植物, 对斑龙芋属及 3 个近缘属植物的形态及解剖学特征进行分析, 从中选取与系统发育关系密切的 13 个性状供分析; 另选取染色体核型作为第 14 个分析性状。这些性状都是二歧的, 即具祖征(plesiomorphic)和衍征(apomorphic)两种状态, 都是以植物形态演化、核型演化的一般规律为原则, 并通过与外类群比较确定。

习性: 一般认为植物具常绿叶是对湿热气候条件以及连续生长特点的适应, 而落叶的习性是由常绿的习性演变形成的(Takhtajian, 1980)。斑龙芋属、犁头尖属、半夏属及天南星属绝大多数种都是落叶习性, 而菖蒲属具常绿叶, 据大多数学者承认的演化原则, 确定常绿叶为祖征状态。

表 2 14 个分支分析性状: 祖征置于前, 衍征列于后
Table 2 14 characters used in the cladistic analysis: The plesiomorphic status is placed at first and apomorphic status placed at second, third and fourth

编号 No.	性状 Characters (CTUs)	演化次序 Evolutional order
1	生活习性	常绿– 落叶
2	地下茎形态	根状– 根状或块状– 块状
3	叶裂片数	1– 3~ ∞
4	不定芽(珠芽)	无– 有
5	佛焰苞管部融合否	否– 融合
6	肉穗花序单性两性	两性– 两性或单性– 单性
7	附属器有无柄	有– 缺
8	附属器形态	圆柱形或线形, 直立– 伸长, 之字形上升或下垂– 萎缩或消失
9	中性花有无	有– 缺
10	最低的中性花形状	线状– 锥状或棒状– 头状– 匙状
11	雄蕊上的中性花有无	退化雄蕊多数, 丝状– 少数, 钻状– 消失
12	雄蕊(花药)数目	3~ 5– 2~ 1
13	胚珠数目	4~ 9– 1~ 3– 1
14	染色体核型	1A – 2A – 2B– 3B

地下茎形态: 天南星属具条状根茎的种类比具球形块茎的种类原始(Hara, 1971)。菖蒲属植物具匍匐状根状茎, 而斑龙芋属植物具球形块茎, 故根状茎为祖征状态。

叶裂片数: 古植物学资料已证实原始被子植物的叶是单叶全缘。它们出现在早阿尔拜时期, 叶片分裂类型的叶出现在阿尔拜时期。斑龙芋属植物的叶片为鸟足状分裂。菖蒲的叶为单叶全缘, 故单叶全缘为祖征, 叶分裂类型为衍征。

不定芽是某些植物在长期的物种进化中, 为适应自然环境而形成的保护自我、繁衍后代的特殊器官。因而, 不定芽是一种进化性状。

佛焰苞融合否: 佛焰苞是一种叶的特化, 天南星科较原始的种具有叶状佛焰苞。因而融合的佛焰苞是一种较卷曲的佛焰苞更进化的性状。

肉穗花序单性两性即雌雄异株, 同株。按植物

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

演化规律, 认为雌雄同株为原始性状, 而异株为进化性状, 故肉穗花序两性为原始性状, 为祖征。

附属器是肉穗花序的延长, 是不具花的花序轴。天南星科的附属器各式各样, 有的高度特化, 直立或之字形上升, 或丝状下垂, 基部有柄或无柄, 个别的完全消失(李恒, 1980)。我们认为, 附属器仅保持花序轴形式的种较为原始(Hara, 1971), 为祖征。

中性花为退化雄蕊, 退化雄蕊由多到少, 由长到短, 最后完全消失, 因而认为具多数丝状中性花为祖征, 匙状中性花为最进化的。雄花序上具中性花为原始性状, 故为祖征。较原始被子植物的雌雄蕊为多数, 因而雄蕊数目少为进化性状, 确定雄蕊数目 3 ~ 5 为祖征, 2~ 1 为进化性状。较原始的植物的繁殖策略为产多数的种子, 以保证能够繁衍下去; 较进化种仅产生少数种子即可保证能够繁衍下去。而菖蒲的子房每室胚珠多数, 斑龙芋属植物的每室胚珠数为 2 个。故确定胚珠多数为祖征。

染色体核型: 所选研究对象的染色体核型大部分已有报道(卞福花等, 2001, 2002), 另有 4 个种(*T. kunmingense*, *A. saxatile*, *P. pedatisecta*, *A. rhizomatum*)的核型作者尚未发表, 没有核型报道的种(*T. omeiense*, *S. brevipes*)按数据缺失处理。据李懋学等(1991)染色体核型中 1A 为最对称核型, 4C 为最不对称的核型类型。而 Stebbins(1950)认为植物界核型演化的基本趋势是由对称向不对称发展, 系统演化上较古老或原始的植物, 大多具较对称的核型, 不对称的核型则常见于衍生或进化较高的植物。本研究对象的核型演化顺序应为 1A-2A-2B-3B。

表 **3**　数据矩阵, **0** 表示祖征; **1, 2, 3** 表示衍征, \ 表示数据缺失, 性状同表 **2**

Table 3　Data Matrix. 0= Plesiomorphic, 1, 2 or 3= Apomorphic, \= absent data. The characters are listed in Table 2

序号 No.	种名 Species	特征 Characters													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	*S. gaoligongense*	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	3
2	*S. venosum*	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2
3	*S. brevipes*	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	/
4	*T. blumei*	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	3
5	*T. jinpingense*	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	2	3
6	*T. calcicolum*	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	2
7	*T. kunmingense*	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2
8	*T. omeiense*	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	/
9	*T. flagelliforme*	1	1	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	1	3
10	*T. trilobatum*	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	2
11	*T. giganteum*	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1
12	*T. roxburgii*	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2
13	*A. saxatile*	1	1	1	0	0	2	1	1	0	2	1	0	1	0
14	*P. pedatisecta*	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	2	1
15	*A. rhizomatum*	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	2

2. 3 分支分类分析

据上述分析确定性状演化次序, 并对性状按演化次序编码, 祖征编码为 0, 衍证编码为 1, 如衍征包括不同的状态, 可以连续编号, 所有性状进行编码后作出原始数据矩阵(表 3)然后应用改进的最大同步法(孙红祥等, 1994)和最小平行法(徐克学, 1993)进行分支分类分析, 得到两个分支图。按照最简约原则, 确定选用演化长度较短的最大同步法的谱系分支图作为本文分析结果(图 1)。

3　结果与讨论

据改进的最大同步法和最小平行法运算得两个分支系统树, 其中最大同步法的分支演化长度最短(L= 52), 可得到最简约的分支树(图 1)。

从图 1 可以看出, 15 个种中, 天南星属的雪里见为最原始的种。雪里见为常绿草本, 具有根状茎, 这都是较原始的特征。

独角莲、金慈姑是继雪里见之后分化出来的, 其经过的进化步数最少。这是犁头尖属较原始的两个种。马蹄犁头尖与西南犁头尖也是较早分化出来的两个种, 两个种间的关系也较近。

斑龙芋属的高黎贡山斑龙芋、短柄斑龙芋、斑龙芋三个种聚到一起, 说明三个种的亲缘关系是很近的。这三个种都具有佛焰苞管部融合这一特征, 而其他种均不融合。除了这一个特征外, 与犁头尖属

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的昆明犁头尖、单籽犁头尖特征很相似,这在分支图中也有体现。作者认为斑龙芋属与犁头尖属关系较近,也许应该合并到犁头尖属内单独作为其中的一个组,或是与昆明犁头尖、单籽犁头尖及其它种共同组成一组。

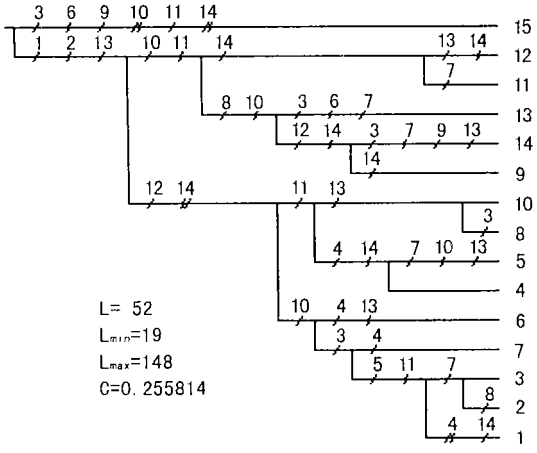

图 1 斑龙芋属及近缘属的谱系分支图

Fig. 1 The cladogram of genus *Sauromatum* Schott and its relative genera

一个短截线表示一个演化步,在旁的数字表示发生演化的性状编号。

One short transversal means one evolutional step, the number beside it means the number of evolutive character.

L= 52; Lmin= 19; Lmax= 148; C= 0.255814.

犁头尖属的鞭檐犁头尖与半夏属的虎掌及天南星属的岩生南星聚到一起,且与半夏属的虎掌亲缘关系较近,三个不同属的属间差异不大,甚至要小于犁头尖属内的差异。因而,犁头尖属也许为"并非同一来源的几个小类群的组合",其整个属的完整性值得质疑。这与 Susanne(2002)的分子研究结论一致。因而,犁头尖属的内部分组及与天南星族的其他属间的关系有待进一步研究。

参考文献:

李 恒. 1980. 喜玛拉雅——横断山脉是天南星属的分布中心和分化中心——兼论天南星属的起源和扩散[J]. 云南植物研究, **2**(4): 402- 416.

李 恒. 1986. 天南星科的生态地理和起源[J]. 云南植物研究, **8**(4): 363- 381.

李懋学, 张教方. 1991. 植物染色体研究技术[M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社: 171.

孙红祥等. 1994. 分支分类方法——最大同步法的改进[J]. 生物数学学报, **9**(3): 105- 108.

Bian FH(卞福花), Wang ZL(王仲朗), Li H(李 恒), *et al*. 2001. Karyotypic studies on two species in the genus *Sauromatum*(Araceae)(天南星科斑龙芋属植物的核型研究)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), **23**(4): 473- 478.

Bian FH(卞福花), Wang ZL(王仲朗), Li H(李 恒), *et al*. 2002. Karyotypical studies of six species in the genus *Typhonium*(Araceae)(六种犁头尖属植物(天南星科)的核型研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), **22**(2): 147- 153.

Grayum MH. 1987. A summary of evidence and arguments supporting the removal of *Acorus* from the Araceae[J]. *Taxon*, **36**(4): 723- 729.

Hara H. 1971. A revision of the eastern Himalayan species of the genus *Arisaema*[J]. *The Flora of Eastern Himalayaned*, (2): 321- 354.

Hetterscheid W, Boyce PC. 2000. A reclassification of *Sauromatum* Schott and new species of *Typhonium* Schott(Araceae)[J]. *Aroideana*, **23**: 48- 55.

Mayo SJ, Bogner J, Boyce PC. 1997. The Genera of Araceae[M]. Belgium: Printed in the European Union by Continental Printing: 270- 340.

Petersen G. 1989. Cytology and systematics of Araceae[J]. *Nord J Bot*, **9**: 119- 166.

Petersen G. 1994. Chromosome numbers of the genera of Araceae[J]. *Aroideana*, **6**: 37- 46.

Stebbins GL. 1950. Variation and Evolution in Plants[M]. New York: Columbia University Press.

Susanne SR. 2002. Phylogeny of *Pistia* and its 16 closest generic relatives among Aroideae[J]. *Botany*, Section **12**: 124.

Takhtajian A. 1980. Outline of the classification of flowering plant(Magnoliaphyta)[J]. *Bot Rev*, **46**(2): 225- 359.

Wang ZL(王仲朗), Li H(李 恒). 1999. *Sauromatum gaoligongense*(Araceae), A new species from gaoligong mountains (高黎贡山斑龙芋(天南星科))[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), Suppl. XI: 61- 64.

Xu KX(徐克学). 1993. An algorithm for cladistics——Metlrod of minimal parallel evolution(分支分类的一种计算方法——最小平行进化法)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **31**(6): 578- 58.

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net