

342-256

3089(2)

木兰科植物的分支分析*

李捷

(中国科学院昆明植物研究所昆明 650204)

Q949.747.1

A

摘要 本文以形态学为依据,参考其它学科的研究成果,用分支分析的方法探讨了木兰科下系统的演化关系,并提出了一些设想和建议。在分支分析中,番荔枝科原始的紫玉盘属被选作外类群。主要根据外类群比较原则,化石原则和一般演化规律,确定了性状的祖征和衍征,共选取27个性状,采用PAUP 3.1.1和Henning 86 v.1.5分别在Macintosh和IBM微机上运行,以前者以启发法搜索,后者以BB命令运算,经严格一致化处理,得到一致化分支图,作为本文讨论的基础。主要结论如下:(1)鹅掌楸属是木兰科中较为特化的类群,此结论已为过去的系统研究及各分支学科所提供的证据所支持;(2)在木兰科中对顶生花类群与腋生花类群的划分是不自然的,木兰科中腋生的花其实质上仍为顶生;(3)应该摒弃大属观念,正如吴征镒教授等人认为:“...未能体现出本科较晚期的进化历程和它的进化层次,大属则过于笼统,看不出以形态—地理为主的进化脉路和扩散迁移路线”;(4)拟单性木兰是两性花向单性花的过渡类群;(5)南洋含笑属中的两个组:Sect. Elmerrilha和Sect. Pseudoaromadendron,后者看来是与木兰族的香木兰属有更密切的亲缘,前者才是刘玉壶, H.P. Nooteboom等人所认为的与含笑属有密切亲缘的南洋含笑属;(6)应加强对木兰属的系统学研究,特别是对Sect. Theorhodon, Sect. Maingola的研究,从分支分析的结果看Sect. Theorhodon应分立成属, Sect. Maingola与长蕊木兰属形成姊妹群;(7)木莲属应归于木兰属中;(8)南美盖裂木属与盖裂木属形成姊妹群;(9)华盖木属由于其骨突果腹缝开裂是一较原始类群。

关键词 木兰科, 分支分析, 分类学

A CLADISTIC ANALYSIS OF MAGNOLIACEAE

Li Jie

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

Abstract The present paper conducts cladistic analysis to evaluate the infrafamilial phylogenetic relationships of Magnoliaceae on an extensive literature review and study of the herbarium. In the cladistic analysis, the genus *Uvaria* of Annonaceae was chosen as an outgroup. The polarity of characters was determined mainly according to outgroup comparison, fossil evidence and generally accepted viewpoints of morphological evolution. Finally, a data matrix consisting of 31 terminal taxa and 27 characters was analyzed using PAUP 3.1.1 in Macintosh computer and Henning 86 in IBM computer, and 50 cladograms were generated, of which only the most parsimonious one was presented for discussion. The strict consensus cladogram shows that: (1) The genus

*国家自然科学基金及云南省科委应用基础研究基金资助项目

1996-11-20 收稿, 1997-01-15 接受发表

Liriodendron is the most advanced group in the family Magnoliaceae, which is supported by the past systematic studies and the evidences from other branches; (2) The division that is the terminal tribe Magnolieae and the axillary tribe Micheliae is unreasonable, in fact, the axillary flower is essentially terminal; (3) The viewpoint of lumpers should be abandoned, the reason for which was as Prof. Wu Zheng-yi said: "Bigger genera are too inclusive to reflect the evolutionary trends and the migratory routes mainly on the basis of morphogeographical studies"; (4) The genus *Parakmeria* should be regarded as a transitional group due to its functional unisexual flowers which is the transitional stage from the bisexual to unisexual ones; (5) The genus *Elmerrillia* is a polyphyletic group, which consists of two sections: the section *Elmerrillia* and section *Pseudoaromadendron*, and the latter is closely related to the genus *Aromadendron*, the former is closely related to genus *Michelia*, as Law and Nooteboom pointed out; (6) The systematics study of the genus *Magnolia* should be strengthened, especially to the section *Theorhoden* and section *Maingola*, and the section *Theorhodon* should be regarded as a distinct genus, the section *Maingola* is a sister group of the genus *Alcimandra*; (7) The genus *Manglietia* should be reduced to the genus *Magnolia* as a primitive group; (8) The genus *Dugandiodendron* is a sister group of the genus *Talauma*; (9) The genus *Manglietiastrum* is a more primitive group due to its ventrally dehiscent fruits.

Key words Magnoliaceae, Cladistic analysis

狭义木兰科 Magnoliaceae 是被子植物系统学研究中的一个关键类群。自 1964 年 J. Hutchinson 在其“有花植物属志”中确立以来,其科下系统始终是大家研究的一个热点。已故的大英博物馆植物学管理员 J. E. Dandy 博士,早在 1925 年在 Kew 园工作时就开始了他的木兰科研究工作,直到 1976 年 11 月去世。他可称得上是这个科的最高权威,他的研究工作始终保持着较高的水平,并于 1927 年,1964 年发表了他的关于木兰科的分类系统: J. E. Dandy 系统(1964);

木兰科 Magnoliaceae

1. 木兰族 Magnolieae: (1) 木莲属 *Manglietia*; (2) 木兰属 *Magnolia*; (3) 盖裂木属 *Talauma*; (4) 长蕊木兰属 *Alcimandra*; (5) 香木兰 *Aromadendron*; (6) 厚壁木属 *Pachylarnax*; (7) 单性木兰属 *Kmeria*; (8) 南洋含笑属 *Elmerrillia*; (9) 含笑属 *Michelia*; (10) 合果木属 *Paramichelia*; (11) 观光木属 *Tsoongiodendron*。
2. 鹅掌楸族 *Liriodendreae*: (12) 鹅掌楸属 *Liriodendron*。

在这个系统中,木兰科被分为两个族,在木兰族下包括 11 个属。

在此之后,中国学者刘玉壶在 J. E. Dandy 的基础上修改并增加了 3 个新发现的属,1984 年提出了一个分类系统,并于 1995、1996 年增加了长蕊木兰亚族。刘玉壶系统(1984、1995 及 1996 增订);

木兰科 Magnoliaceae

I. 木兰亚科 Magnolioideae

(一) 木兰族 Magnolieae

1. 木莲亚族 *Manglietiinae*: (1) 木莲属 *Manglietia*; (2) 华盖木属 *Manglietiastrum*; (3) 厚壁木属 *Pachylarnax*。
2. 木兰亚族 *Magnoliinae*: (4) 木兰属 *Magnolia*; (5) 香木兰属 *Aromadendron*; (6) 盖裂木属 *Talauma*; (7) 南美盖裂木属 *Dugandiodendron*; (8) 拟单性木兰属 *Parakmeria*; (9) 单性木兰属 *Kmeria*。

3. 长蕊木兰亚族 *Alcimandriinae*: (10) 长蕊木兰属 *Alcimandra*。

(二) 含笑族 *Michelieae*

4. 南洋含笑亚族 *Elmerrillinae*: (11) 南洋含笑属 *Elmerrillia*。

5. 含笑亚族 *Micheliinae*: (12) 含笑属 *Michelia*: (13) 合果木属 *Paramichelia*: (14) 观光木属 *Tsoongiodendron*。

II. 鹅掌楸亚科 *Liriodendroideae*: (15) 鹅掌楸属 *Liriodendron*。

在这个系统中, 木兰科分为 2 亚科, 2 族, 5 亚族, 共计 15 个属。

1985 年, 荷兰学者 Nootboom 在从事马来西亚植物志的修订工作时也提出了一个分类系统: Nootboom 系统(1985)

木兰科 *Magnoliaceae*

I. 木兰亚科 *Magnolioideae*:

(一) 木兰族 *Magnolieae*: (1) 木兰属 *Magnolia* (包括 *Alcimandra*, *Aromadendron*, *Dugandiodendron*, *Manglietiastrum*, *Parakmeria*, *Talauma*); (2) 木莲属 *Manglietia*: (3) 厚壁木属 *Pachylarnax*: (4) 单性木兰属 *Kmeria*。

(二) 含笑族 *Michelieae*: (5) 南洋含笑属 *Elmerrillia*: (6) 含笑属 *Michelia* (包括 *Paramichelia*, *Tsoongiodendron*)。

II. 鹅掌楸亚科 *Liriodendroideae*: (7) 鹅掌楸属 *Liriodendron*。

在这个系统中, 木兰科分为 2 亚科, 2 族, 7 个属, 他同意刘玉壶划分亚科和族的主张, 但对属作了较大的归并, 他把过去发表的 6 个属归入木兰属中 (华盖木属后来又放入木莲属内) (Chen *et al.*, 1993), 把合果木属和观光木属归入含笑属。

综上所述, 木兰科的分类系统存在以下问题: 木兰科除鹅掌楸属外, 其余各属形态相似, 形成自然的组合, 而木兰属种类多且分布广, 几乎概括了木兰科各属的共同特征, 重叠现象十分明显, 所以对分属问题意见不一; 同时, 在木兰科中, 除木莲, 木兰, 含笑和盖裂木等几个大属外, 其余均为少种属或寡种属, 这些属能否成立, 和它们在科下系统上的位置等问题, 由于各家对属的界限划分有分歧, 所以差异很大。本文通过仔细观察木兰科植物标本和广泛阅读有关文献, 对性状作了深入细致的分析, 在此基础上运用分支分析对该科科下系统进行探讨。

1 分支分析

1.1 性状分析

1.1.1 分析原则 分支分析需要对性状进行极性判别, 确定性状的祖征与衍征。在对性状进行分析时, 利用外类群比较原则(outgroup comparison), 化石原则, 同时还根据性状在整个被子植物中的演化趋势来判断性状的极性。

1.1.2 外类群的选择 自从有了自然分类以来, 木兰科一直公认为相对而言较原始或者是最原始的类群, 从当代影响较为广泛的 4 大被子植物分类系统中, 可以看到对其系统位置的处理存在分歧。

在 1980 年之前的 Takhtajan 系统中, 木兰亚纲 *Magnoliidae* 的第一目木兰目 *Magnoliales* 包含了 8 科, 木兰科位居首位, 特产斐济 Fiji 的 *Degeneriaceae* 居第 2 位, 无导管, 有与 *Degeneriaceae* 同样的未分化出花柱和柱头的心皮的 *Winteraceae* 排在第 8 位。在 1980 年, Takhtajan 赞同 Hallier, Parkin 和 Stebbins 关于原始被子植物是小乔木或灌木, 具中等大的花的观点, 将木兰科移到第 5 位, 将 *Winteraceae* 移到首位。在 1987 年, 他将上述的 8 科分为 4 目, 第一目的第一科为 *Degeneriaceae*, 木兰科位居第 3 位, 充实在 *Degeneriaceae* 和木兰科之间地理空隙的是 *Himantandraceae*, 这反映出木兰科与上面 2 科较为亲缘。

在 Cronquist 的系统中, 认为木兰科同时具有原始的和进化的特征, 而不能是任何其它科的祖先。在 1981 年, 遂将他原来是木兰目的第一科移到第 6 位, 将原来放在后面的 Winteraceae 和 Degeneriaceae 分别提到第一, 第二位, 并认为 Winteraceae, Degeneriaceae, Himantandraceae, 木兰科和番荔枝科 Annonaceae 有较近的亲缘关系。

在 Thorne(1992)的系统中, 认为 Winteraceae 原始, 将其作为单型亚目放在番荔枝目 Annonales 中的最前面, 而把木兰科置于番荔枝超目 Annoniflorae 的番荔枝目中, 亦即意味着木兰科与热带起源的番荔枝科最近, 甚或后者为其祖型。

在 Dahlgren(1980)的系统中, 认为番荔枝目是最原始的被子植物, 番荔枝科与木兰科处于相似进化水平或较为原始。

此外, Nooteboom(1993)在论及木兰科的亲缘关系时, 也指出木兰科与番荔枝科, Degeneriaceae 及 Himantandraceae 有很近的亲缘关系。Kessler(1993)在论及番荔枝科的亲缘关系时, 也认为与木兰科最为密切, 由于两科均为木本, 具 3 裂隙节, 全缘叶, 螺旋状着生的雄蕊, 分离的心皮和相同的花粉类型, 其分异处则是番荔枝科具嚼烂状的胚乳和无托叶的叶。

综上所述, 同时考虑到选取性状的方便可靠, 以中国有分布的番荔枝科作为分支分析的外类群。但番荔枝科又是一个含 120~150 属, 约 2000~3000 种的中等大科, 以其原始属作为外类群较为理想, 而根据 P. T. Kessler(1993)综合各个学科的有关文献所做的本科综述和所提出的新系统的设想, 以及陈伟球(1995)对本科所做的地理分布的分析, 都认为中国有分布的紫玉盘属 *Uvaria* 均处于科中演化的原始阶段, 所以在分支分析时选定紫玉盘属作为外类群进行性状的极性分析。

1.1.3 性状的分布及其分析

(1) 生活习性 紫玉盘属是一常绿类群。木兰科中的鹅掌楸属、木兰属 *Magnolia* 中的玉兰亚属 Subg. *Yulania* 和木兰亚属 Subg. *Magnolia* 中两个组 Sect. *Rytidospermum*, Sect. *Oyama* 是落叶类群。最近, 在中国江西宜春市洪江海拔 580 m 的混交林内发现了落叶性的木莲, 俞志雄(1994)据此落叶性, 建立了一个与木莲属 *Manglietia* 十分相近的新属——华木莲属 *Sinomanglietia*。其后, 郑庆衍(1995)对该新属做了全面分析, 认为除了落叶习性外, 均属于木莲属的范围, 仍然应将其置于木莲属内, 只是据此成立一个新组 Sect. *Decidua*。因此, 木莲属中的 Sect. *Decidua* 也是落叶类群。

Cronquist(1988)认为落叶习性是对气候条件的一种适应, Axelrod(1954), Hickey *et al*(1977)根据化石显示, 认为种子植物是逐步从热带地区向寒冷地区扩散的, 当今植物的众多生活习性是源于热带的常绿类群, 并且这个事件发生于晚白垩纪和早第三纪, 是多次发生的。这种落叶性的获得是对气候等生态因素的适应, 可以在鹅掌楸属上反映得尤为明显, 它具有很发达的托叶, 这托叶覆盖并且保护生长芽, 无其它鳞片, 这一对托叶在整个冬季包裹着幼芽且多少硬化了。因此, 不论是根据外类群比较原则, 还是根据普遍性原则, 皆认为常绿为祖征, 落叶为衍征。

(2) 叶缘 现在许多化石证据都支持这样一个结论: 在被子植物中单叶全缘是原始类型。根据 Hickey *et al*(1977)的工作, 所有 Albian 期以前的被子植物化石叶都是单叶, 并且绝大多数都是全缘的。在外类群紫玉盘属中, 叶也都是全缘的。在木兰科, 除鹅掌楸属叶形分裂独特, 顶端平截或微凹, 近基部具 1~2 对侧裂片外, 其它类群的叶都是全缘的。故认为全缘叶是祖征, 分裂叶是衍征。

(3) 叶的着生方式 在整个木兰科及外类群紫玉盘属中, 其叶散生于小枝上, 而只有木兰属中的厚朴组 *Magnolia* sect. *Rytidospermum* 的叶是集生于小枝顶端, 呈假轮生状, 所以在确定性状的极性时, 把叶集生于枝顶确定为衍征。

(4) 叶边缘硬化与否 叶边缘硬化增厚与否是作为区分盖裂木属中美洲分布的 Sect. *Talauma* 和亚洲分布的 Sect. *Blumiana* 的一个十分重要的特征, 亚洲分布的 Sect. *Blumiana* 其叶边缘厚而硬化, 且常常包含一条脉, 而 Sect. *Talauma* 和木兰科余下类群及外类群的叶边缘均不增厚硬化, 所以将叶边缘硬化增厚确定

为衍征。

(5) 幼叶在芽中的情况 鹅掌楸属的幼叶在芽中是下垂的, 而外类群和木兰科的其它类群中的幼叶在芽中是直立的, 故把幼叶在芽中下垂看为衍征, 把直立看为祖征。

(6) 托叶 木兰科的叶子具有一对托叶, 这对托叶在芽时是合生的以致于形成包裹幼叶的一个帽, 以这种方式最后发育的叶子的托叶包裹住顶芽, 随后纵向裂开, 脱落, 在小枝上留下一环状的痕迹, 托叶远离叶柄不与叶柄贴生或部分地与叶柄贴生, 当脱落时留下一明显的痕迹。

据 Dilcher *et al* (1984), 最早的具托叶的化石 *Liriophyllum populoides* 出现于美国 Colorado 的上 Albian 时期的地层中, 其在叶柄的基部明显地具有 1 cm 宽的翅, 认为其或许与现代的木兰科植物十分亲缘, 除此之外被子植物的早期化石没有留下托叶的痕迹。外类群紫玉盘缺失托叶, 这也是番荔枝科与木兰科的主要分异之一。

Cronquist (1988) 认为托叶起源于早期木兰亚纲 Magnoliidae 中某些类群的叶柄上的凸缘, 这个凸缘主要是用来保护顶芽, 在现代的鹅掌楸属中, 虽然托叶不与叶柄贴生了, 但仍然具有这个功能, 在随后的演化过程中, 托叶多少缩减或成为残刺, 保护顶芽的功能让位于芽鳞。根据这种观点, 我们推断托叶的演化顺序是: 叶柄上无托叶 → 叶柄上的凸缘 → 与叶柄贴生的托叶 → 与叶柄离生的托叶片 → 残留性的托叶。

托叶与叶柄离生的类群有: 华盖木属, 厚壁木属, 南美盖裂木属, 香木兰属, 拟单性木兰属, 长蕊木兰属, 南洋含笑和鹅掌楸属, 含笑属中 Sect. *Dichlamys*, Sect. *Anisochlamys* 以及木兰属中木兰亚属的两个组: Sect. *Theorhoden* 和 Sect. *Maingola*。

(7) 茎的分支方式 在木兰科中存在两种分支方式, 一种是以木兰族为主的合轴分支, 另一种是以含笑族为主的单轴分支。在外类群紫玉盘中, 其茎的分支方式为合轴分支, 根据外类群比较原则, 即认为合轴分支为祖征, 单轴分支为衍征。

(8) 花的着生位置 花的着生位置主要有两种, 一种是顶生花, 另一种是腋生花, 前者出现于木兰族, 后者出现于含笑族。

据 Dilcher *et al* (1984) 等化石证据来看, 在 Albian-Cenomanian 交界的地层中发现了大的顶生单花, 如 *Archaeanthus linnenbergeri*。外类群紫玉盘属为顶生花, 根据外类群比较原则和普遍性原则, 认为花顶生是祖征, 花腋生是衍征。

(9) 花的性别 我们已经注意到, 原始被子植物的花是两性花, 单性花源于两性花, 很显然这种演化趋势是为了限制并且最终防止自花受粉, 提高结实率。除了这两种极端类型外, 也存在一些中间过渡类型, 它们多少发育有两性花的某些部分, 但只具有单性功能。

这一演化序列可以在木兰科中看得尤为明显。木兰科中绝大多数类群是两性花, 只有单性木兰属的花是单性的, 而在拟单性木兰属中雄花与两性花异株, 即雄全异株 (androdioecious), 在邹家林等 (1993) 对峨眉拟单性木兰 *Parakmeria omeiensis* 所做的花粉萌发实验结果中雄花上的花粉能正常发育, 而两性花的花粉则几无萌发能力, 可以认为这种形态上的两性花实为功能性的单性花。

外类群紫玉盘属其花是两性, 结合以上论述, 认为两性花是祖征, 单性花是衍征。

(10) 花开放时期 木兰科中花开放时期共有 3 种情况, 一是花后于叶开放, 二是花叶同时开放, 三是花先于叶开放。木兰科的绝大多数类群以及外类群是属第一种情况, 而在木兰属的玉兰亚属 Subg. *Yulania* 内却存在后两种情况, Sect. *Tulipastrum* 的花与叶同时开放, Sect. *Yulania* 和 Sect. *Buergeria* 的花先于叶开放, 根据外类群比较原则和普遍性原则, 将第一种情况确定为祖征, 将二、三种情况确定为衍征。

(11) 花被片形状 很显然, 现在的大多数原始被子植物类群中, 花被片是同形。在木兰科中, 根据花被片异形这一衍生性状, Dandy (1950) 在木兰属的玉兰亚属 Subg. *Yulania* 中划分出了两个组, 即 Sect. *Buergeria* 和 Sect. *Tulipastrum*。含笑属中的 Sect. *Anisochlamys* 花被片也是异形的。在外类群紫玉盘属