

高原生物学集刊

ACTA BIOLOGICA PLATEAU SINICA

第十五集 No.15

中国科学院西北高原生物研究所 编辑

2000—2002



科学出版社

(Q-1100.0101)

高原生物学集刊

第十五集

ACTA BIOLOGICA PLATEAU SINICA

No. 15

中国科学院西北高原生物研究所 编辑

*

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2002年2月第一版 开本:787×1092 1/16

2002年2月第一次印刷 印张:17

印数:1—600

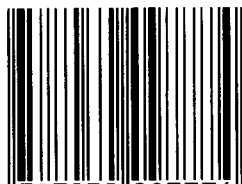
字数:389 000

ISBN 7-03-009777-7/Q·1100

定价:56.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

ISBN 7-03-009777-7



9 787030 097774 >

高原生物学集刊 第 15 集

(2000—2002)

目 录

被子植物系统学中的分子与形态学证据:一致性与矛盾冲突	刘建全(1)
喉毛花属(龙胆科)植物的染色体特征及其系统学意义	刘建全 何廷农(15)
龙胆属华丽组和多枝组植物的核型资料及其分类学意义	刘建全 何廷农 陈世龙(31)
唐古特乌头与露蕊乌头不同海拔梯度的核型比较	刘建全(37)
大钟花属和辐花属染色体资料的首次记载及其系统学意义	刘建全 何廷农 陈世龙(46)
五种龙胆科植物的染色体数目	刘建全 何廷农 陈世龙(51)
垂头菊属的起源与地理分布	刘尚武 何廷农 陈世龙 刘建全(53)
八种龙胆属植物的染色体数目	何廷农 刘建全 陈世龙(65)
七种龙胆属植物的核型	何廷农 刘建全 陈世龙(73)
青海产九种风毛菊属(菊科)植物的染色体数目	何廷农 陈世龙 刘建全 薛春迎 刘尚武 张定成(80)
青海珍稀濒危植物区系特征及其保护措施	薛春迎 邓德山 陈世龙 刘建全(83)
獐牙菜属植物花部维管束解剖学研究	薛春迎 何廷农 刘建全(89)
植物核型分析软件功能简介	薛春迎 刘建全 王庆忠(99)
华福花属是五福花科中最进化的类群吗	卢学峰 何廷农 刘建全(105)
珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)繁殖特性的研究	黄荣福 沈颂东(113)
黄嘴朱顶雀的异步孵化与幼鸟生长	刘泽华 赵 亮 张晓爱(123)
雀形目雏鸟生长阶段的再分析	赵 亮(129)
青海沙蜥成体肥满度和部分内脏器官系数的季节变化	陈振宁 李园媛 曾 阳 闫国苍(135)
密点麻蜥成体肥满度和部分内脏器官系数的季节变化	曾 阳 陈振宁 鲍 敏 刘成业 黄海忠(143)
青藏高原土壤-植被在气候变化中反馈作用的探讨	李英年 赵新全 曹广民(151)
高寒草甸地区感热通量及潜热通量的初步分析	李英年 沈振西 师生波 曹广民 杨勇刚(157)
青海高原主要植被类型气候梯度	周筠珮 周立华(165)
绿色植物生长调节剂对马铃薯生长生理的影响	韩 发(171)
青海省土壤中的稀土元素	张金霞 曹广民 邵 云(177)

高分子量麦谷蛋白亚基在小麦加工品质改良中的应用进展·····	刘会涛	张怀刚	(187)
小麦醇溶蛋白及麦谷蛋白的研究与应用·····	黄相国	葛菊梅	王海庆
高原春小麦在中国北方麦区的性状表现及推广应用前景·····	沈裕琥	陈志明	(205)
甘肃中部旱地春小麦生长发育特点及抗旱丰产育种措施·····			
·····	杨天育	王自忠	李 映
高原 602 对甘肃农业生态条件的适应性反应·····	杨文雄	张天虎	杨芳萍
八倍体小偃麦“再生 1 号”染色体组型分析·····	窦全文	解俊峰	(227)
青海省水地春小麦新品种高产稳产性评价·····	沈裕琥	王海庆	黄相国
种子包衣技术在油菜上的应用·····	马晓明	王海庆	(237)
青海龙胆科部分藏药植物化学成分研究进展·····	纪兰菊	廖志新	孙洪发
藏茵陈制剂质量标准研究·····	纪兰菊	胡凤祖	廖志新
RP-HPLC 测定三普红景天胶囊中红景天甙 ·····	胡凤祖	邵 云	师治贤
反相高效液相色谱分析人尿中假尿嘧啶核苷·····	胡凤祖	宋娅莉	师治贤

Acta Biologica Plateau Sinica No.15

(2000—2002)

CONTENTS

Congruence and Incongruence Between Evidence from Molecular and Morphology in Angiospermous Systematics	Liu Jianquan (13)
Chromosomal Characteristics of <i>Comastoma</i> (Gentianaceae) and Their Systematic Significance	Liu Jianquan and Ho Tingnong (21)
Contributions to the Karyomorphological Data and Their Taxonomic Implications of Sect. <i>Kudoa</i> and Sect. <i>Monopodiae</i> in <i>Gentiana</i> L.	Liu Jianquan, Ho Tingnong and Chen Shilong (25)
Karyomorphological Comparison on <i>Aconitum Tanguticum</i> and <i>A. Gymnandrum</i> from Different Altitudes	Liu Jianquan (33)
The First Chromosome Data Documentations of <i>Megacodon</i> and <i>Lomatogoniopsis</i> and Their Systematic Significance (Gentianaceae)	Liu Jianquan, Ho Tingnong and Chen Shilong (41)
The Chromosome Numbers of 5 Species in Gentianaceae	Liu Jianquan, Ho Tingnong and Chen Shilong (49)
On the Origin and Distribution of the Genus <i>Cremanthodium</i> Benth	Liu Shangwu, Ho Tingnong, Chen Shilong and Liu Jianquan (61)
Reports on the Chromosome Numbers of 8 Species in <i>Gentiana</i> (Gentianaceae) ...	Ho Tingnong, Liu Jianquan and Chen Shilong (63)
Contribution to the Karyomorphology of 7 Species in <i>Gentiana</i> (Gentianaceae)	Ho Tingnong, Liu Jianquan and Chen Shilong (67)
Chromosomes of Nine Species of the Genus <i>Saussurea</i> (compositae) from Qinghai	Ho Tingnong, Chen Shilong, Liu Jianquan, Xue Chunying, Liu Shangwu and Zhang Dingcheng (77)
The Floristic and Distribution Characteristics of the Rare and Endanger Plants in Qinghai Province	Xue Chunying, Deng Deshan, Chen Shilong and Liu Jianquan (88)
Studies on Floral Vascular Anatomy of <i>Swertia</i> L.	Xue Chunying, Ho Tingnong and Liu Jianquan (93)
Introduction to the Structure and Function of Software for Plant Karyotypic Analysis	Xue Chunying, Liu Jianquan and Wang Qingzhong (104)

Is <i>Sinadoxa</i> the Most Advanced Taxon of Adoxaceae	
..... Lu Xuefeng, Ho Tingnong and Liu Jianquan(112)	
Study of Reproduction Characteristics of <i>Polygonum Viviparum</i>	
..... Huang Rongfu and Shen Songdong(119)	
Hatching Asynchrony and Its Effects on the Growth of Nestling in Twite	
..... Liu Zehua, Zhao Liang and Zhang Xiaoi(127)	
Reanalysis of Growth Phases in Passerines Nestling	Zhao Liang(134)
The Seasonal Variation of the Relative Fatness and the Index of Part Internal of Adult's <i>Phrynocephalus vlangalii</i>	
..... Chen Zhenning, Li Yuanyuan, Zeng Yang and Yan Guocang(141)	
The Seasonal Variation of the Relative Fatness and the Index of Part Internal of Adult's <i>Eremias Multiocellata</i>	
..... Zeng Yang, Chen Zhenning, Bao Min, Liu Chengye and Huang Haizhong(150)	
The Feedback of Soil-vegetation System to the Climate Changes in Qing-Zang Plateau	Li Yingnian, Zhao Xinquan and Cao Guangmin(156)
Analysis of Sensible and Latent Heat Flux in Alpine Meadow Regions	
... Li Yingnian, Shen Zhenxi, Shi Shengbo, Cao Guangmin and Yang Yonggang(162)	
Climatic Gradient of Main Vegetation Types in Qinghai Plateau	
..... Zhou Yunjun and Zhou Lihua(169)	
The Effects of Green Plant Growth Regulator on Growth Physiology in Potato	
..... Han Fa(176)	
The Rare Earth Element of Soils in Qinghai Province	
..... Zhang Jinxia, Cao Guangmin and Shao Yun(185)	
Progress of Application of HMW-GS in Improvement of Processing Quality in Wheat	Liu Huitao and Zhang Huaigang(193)
Study and Application of Glutenin and Gliadin in Wheat	
..... Huang Xiangguo, Ge Jumei, Wang Haiqing and Shen Yuhu(203)	
Characters and Prospect of Extending of the Spring Wheat of Plateau in Northern China	Chen Zhiguo(210)
The Characteristics of Growth Development of Spring Wheat in the Arid Land of Gansu Province Middle Region and the Breeding Measures of Drought Resistance and High Yield	Yang Tianyu, Wang Zizhong and Li Ying(219)
Adaptive Responses of Spring Wheat Plateau 602 on the Agroecological Conditions in Gansu Province	Yang Wenxiong, Zhang Tianhu and Yang Fangping(226)
Karyotype Analyses of Octoploid Wheat- <i>Thinopyrum intermedium</i> Zaisheng 1	
..... Dou Quanwen and Xie Junfeng(229)	
Evaluation on High-Yield and Stability of New Varieties of Spring Wheat in Irrigating Region of Qinghai Province	
..... Shen Yuhu, Wang Haiqing and Huang Xiangguo(236)	

Application of Seed Coating in Brassica Napus	Ma Xiaoming and Wang Haiqing(241)
A Survey of Gentian Plants of the Tibetan Traditional Herb Medicines	
.....	Ji Lanju, Liao Zhixin and Sun Hongfa(250)
Study on the Quality Standard of ZANGYINCHEN Preparation	
.....	Ji Lanju, Hu Fengzu, Liao Zhixin and Sun Hongfa(254)
Determination of Salidroside in Rhodiola Catechol with High Performance Liquid Chromatography	Hu Fengzu, Shao Yun and Shi Zhixian (258)
Analysis of Pseudo-uridine in Person Urine by Reversed High Performance Liquid Chromatography	Hu Fengzu, Song Yali and Shi Zhixian (262)

被子植物系统学中的分子与形态学证据： 一致性与矛盾冲突*

刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所, 青海, 西宁, 810001)

摘 要

分子与依据形态学证据建立的一些当代主要被子植物分类系统在多数情况下是基本一致的, 其中目和科级水平的吻合程度较高, 在揭示被子植物分化式样方面有许多共同之处。分子资料与现有分类系统之间的矛盾提示我们应去甄别建立分类系统时所依据的形态学证据的来源、可塑性质, 选择“正确”的形态学性状; 在多数情况下, 分子与形态学性状的冲突, 实际上是对不同形态学资料的判定。在利用分子和形态学证据探讨系统发育关系上, 有以分子为主、分子与形态分别建立系统树后折中处理和两类证据直接结合、共同参与分支树的建立 3 种观点; 已有的研究表明结合分析可以把两种资料的弱信号相互补充从而提供一个说服力更强的结论。因此, 要成功解释一个类群的系统发育, 便不能单纯地依靠哪一类证据, 而是要综合从化石和现存生物体中形态学与分子生物学的多方面资料。目前最为关键的就是如何增加更多的形态和分子证据, 剔除其中的不合理成分。

关键词: 分子与形态学证据; 被子植物系统学; 评述

根据汪小全和洪德元(1997)及 Olmstead 和 Palmer (1994)的综述, 植物系统学中广泛利用的分子证据包括两类: 限制性内切酶(RFLP)位点和基因碱基序列。RFLP 信息的获得主要有经典的 Southern 转移、探针标记、杂交及检测和近年来基于 PCR 技术的 PCR-RFLP 两种手段。用于碱基测序的基因种类或 DNA 片段分别来自叶绿体 DNA 和核 rDNA。前者主要包括 *rbcL*、*matK*、*rps4*、*ndhF*、*trnK* 及 *atpB* 等基因, *rbcL* 和 *rps4* 等基因主要用于远缘属间及科级以上分类群的研究, 而 *matK* 和 *ndhF* 等基因由于进化速率较快, 常用于科内、属间关系的研究; 后者包括 18S、5.8S 和 26S 及这几个基因的转录间隔区 ITS1 和 ITS2, 18S 和 26S 基因广泛用于较高分类阶元的系统发育, 而 ITS1、5.8S 和 ITS2 常一起用于属内和属间亲缘关系的研究(陈之端、路安民, 1997; 汪小全、洪德元, 1997)。

相对于分子证据, 一般认为广义的形态学证据则不仅包括长期用于分类鉴定的外部形态学特征, 还应包括胚胎学、染色体、花粉、解剖、植物化学以及古生物学等方面的各种

* 中国科学院院长择优基金和国内访问学者基金资助。

性状(陈之端、路安民,1997;路安民、陈之端,1994;路安民,1985)。近年来分子系统学的迅速兴起与广泛应用,对基于广义形态学证据建立的现存植物类群间系统发育关系(如四大被子植物分类系统:Thorne,1983;Cronquist,1981;Dahlgren,1983;Takhtajan,1980)提出了新的验证途径与新的假设体系。由于分子证据的获取、数据的处理已有详细的讨论(汪小全、洪德元,1997;Olmstead & Palmer, 1994);而广义形态学证据的系统学价值与其处理方法(如比较方法、分支分析与综合的加权方案)人们已较为熟悉。因此,本文则将重点放在这两类证据在植物系统发育中的一致性如何?它们之间的矛盾是如何引起的以及又怎么在构建植物系统发育中对两类证据作出合理利用等方面进行评述。

分子资料与形态学资料的一致性

系统发育研究的核心就是要排出一个自然的生物分类系统。分类系统的建立是以性状为基础的。新性状的发现必然改变旧的分类系统。新性状与已发现性状的吻合程度实际上已转化为与已有分类系统的比较。就被子植物的分类系统而言,根据各时期所依据的性状来源可划分为3个阶段:

(1) 主要依据分类鉴定用的外部形态学特征及部分解剖特征,如 Jussieu(1789)、Bentham 和 Hooker (1862-1883)、Wettstein(1935)和 Engler 和 Diels(1936)系统。

(2) 综合利用广义的形态学特征,特别注重胚胎、花粉以及植化等较为稳定和新近获得的性状。这一时期的主要代表是出现在20世纪80年代的4大著名系统,如 Takhtajan (1987)、Cronquist (1988)、Thorne (1992)和 Dahlgren (1989a, b, 1980)系统。

(3) 全面应用广义的形态学性状,综合分子证据,并借鉴分支理论的合理内核,建立更为综合与自然的分类系统;Takhtajan(1997)最新出版的系统虽然提到了分子信息在对建立被子植物分类系统中的重要作用,但他的系统仍以广义形态学为主,很少采用分子资料;吴征镒等(1998)提出被子植物八纲系统的一级分类新方案可以看作是这一尝试的开拓篇,由于这一方案只在纲一级进行了处理,未涉及到纲下科级水平的系统排列,因而这一时期真正的代表系统尚未诞生。

分子资料是在最近15年内才大量涌现,它与广义形态学性状之间的一致性,实际上只能与第二时期即20世纪80年代的4大分类系统相比较。

在被子植物的起源方面,分子与形态学资料趋于一致,均支持被子植物是单系,并和买麻藤目有直接的亲缘关系(陈之端和路安民,1997)。在被子植物内部,分子和形态学的资料也基本吻合。Chase 等(1993)利用 *rbcL* 基因序列对整个种子植物进行系统发育重建,涉及499种种子植物,代表了绝大部分种子植物科,该文确认某些主要谱系与广义形态性状建立的一些最新的被子植物分类系统,特别是与 Dahlgren (1987)和 Thorne (1981)的系统一致;*rbcL* 资料(Chase 等,1993;Olmstead 等,1992)确认被子植物的两大分支虽与过去划分为双子叶植物和单子叶植物两大分支不吻合,但与 Donoghue 和 Doyle (1989)根据广义形态学特征综合分支分析得出的“三沟”(tricopate)谱系或后来称为“真双子叶类”(eudicots)的谱系分支与单萌发孔及衍生类群两大分支是一致的。无论如何,分子和形态资料也支持单子叶植物是单系群。APG(1998)对462个有花植物科所有能得到的分子序列(*rbcL*, *aptB* 和 18rDNA)进行分支分析共获得约40个单系的目及目以上的一

些单系群,如单子叶植物、“真双子叶植物”等;这一结果也与 Donoghue 和 Doyle (1989)的形态学研究结果有许多相似之处。但是,分子和形态证据存在冲突的地方是被子植物的根,广义形态学的综合分支结果支持木兰类为根,而分子资料则倾向古草本类群为被子植物最基部的分支,后者却与古植物学研究结果相似(Doyle 等, 1994)。

Wagenitz(1997)在 20 世纪 80 年代 4 大被子植物分类系统取得一致意见的一些主要目和科的水平上总结了分子资料与广义形态学资料之间的一致性,发现凡是根据广义形态学性状所定义类群基本上得到了分子资料的证实,而只根据外部形态性状特别是花性状所定义类群(如虎耳草科 Saxifragaceae)就得不到分子数据的支持。因而进一步提出花极易受各种传粉模式的影响,但营养性状(vegetative characters)相对稳定,更能体现一些类群间的亲缘与系统发育关系(如 Myrtales、Spindales 和 Gentianales)。

关于科内系统发育中分子与形态数据吻合性方面的文献举不胜举,如 Yuan 和 Kupfer(1995)对龙胆科 Gentianaceae 内龙胆亚族 Subtrib. Gentianinae 所做的 ITS 序列系统发育分析,结果表明龙胆亚族可分为两条演化路线:一是由龙胆属 *Gentiana*、蔓龙胆属 *Crawfordia* 和双蝴蝶属 *Tripterosperrum* 组成的龙胆支;另一条路线为由假龙胆属 *Gentianella* 等属组成的假龙胆支;这两条演化路线与 Ho 和 Liu(1990)等作者根据花冠褶的有无、腺体着生位置提出的两条演化路线基本一致。

分子证据在揭示被子植物分化的式样方面与广义形态学特征所揭示的也有许多相似之处。广义形态学资料证实:现在古老的被子植物(如木兰类植物)中具有许多孤立的类群,现存的种类较少;而在比较进化的类群(如菊亚纲)中相互之间的联系紧密,种类繁多。吴征镒等(1998)指出:被子植物大爆发后,由于植物本身内在的和地球上种种外在的原因,被子植物在进化过程中,有些类群不乏形成十分孤立的成为古老的孑遗类群,有些类群则枝繁叶茂,犹如成为多代子孙同堂的局面,若从一个时间的横断面看,有些类群成为“单系-单期-多域”、有些则成为“多系-多期-多域”发生的类群。从整个被子植物的角度,要用分子资料重演这种不等的进化分歧,到目前为止还未找到合适的基因。但目前的分子资料证实在比较进化的类群中确实存在明显的不等古老进化分歧(unequal ancient splits),如菊科 Asteraceae、禾本科 Gramineae 和单子叶植物 Monocots。对这种古老不等的进化分歧的解释与吴征镒(1998)提出的整个被子植物存在“单系-单期-多域”和“多系-多期-多域”的演化式样比较一致:早期二歧分支之后,一支物种分化较少,存活种类不多;相反,另一支却物种分化活跃,出现大量的类群;衍生出类群较少一支含有相对较多的原始特征(Wagenitz, 1997)。因而分子资料从某些“点”上明显重现了被子植物这个“面”上为广义形态学资料所证实的演化式样。

分子资料与形态学性状的矛盾冲突: 分子对不同形态学性状的判定

根据 Wagenitz(1997)、Olmstead 和 Palmer (1994)、Patterson 等(1993)、Chase 等(1993)、Olmstead 等(1992)、Kadereit(1994)、Systema(1990)等人的研究与总结,认为分子与形态学资料的重要冲突主要有:rbcL 资料确认的被子植物两大分支虽与过去划分为双子叶植物和单子叶植物两大分支不吻合;在被子植物的根方面,广义形态学的综合分支结

果支持木兰类为根,而分子资料则倾向古草本类群为被子植物最基部的分支;木兰亚纲、第论桃亚纲和金缕梅亚纲均为多系,广义的蔷薇亚纲是菊亚纲和第论桃亚纲的并系;Geraniales 目、虎耳草科 Saxifragaceae 等类群是多系;十字花科 Cruiferae、豆科 Fabaceae、菊科、禾本科、虎耳草属等类群分子资料得出的系统发育与传统的分类系统存在严重的矛盾冲突。

Patterson 等(1993)指出,分子性状与形态学性状的矛盾冲突有可能是由于对两套性状终端类群取样以及所进行分析的方法不一致所造成的。Systema (1990)除认识到这些操作上所造成的原因之外,还认为:①形态性状演化的不同步;②形态性状的趋同演化;③杂交与基因渗入(gene introgression);④多倍化是造成分子数据与形态学数据不一致的重要原因。

Kadereit(1994)总结了分子证据与形态学证据(或者据此建立的分类系统)不吻合的一些类群,如十字花科 Cruiferae、豆科 Fabaceae 和菊科等分类群中的两类证据的来源、分布及冲突的原因,发现与分子证据不吻合的形态学证据主要包括生活习性、叶型、花瓣、雄蕊的形态结构、颜色及果实和种子性状,进而推测同塑性主要基因(homologous major genes)的突变导致了这些形态学性状的趋同进化(convergence),是两套数据矛盾冲突的主要原因。由于基于形态性状的系统学家对这些性状的同塑性质未得到充分的认识,对同塑主要基因突变造成的形态学变化未予以深入探讨,从而有可能误导了对类群亲缘关系的推测(Kadereit, 1994)。

我们同时还注意到,分子与形态学之间的矛盾有时是由于未对广义形态学特征进行综合分析所造成的。很多现行的分类系统,特别是在科一级水平,许多类群均没有进行广义形态学性状的综合分支分析,Donoghue 和 Sanderson(1992)也指出广义形态学性状的许多资料都没有综合进现有的分类系统中。考虑一个类群分子与形态学资料的矛盾冲突时,作者认为必须对这一类群的广义形态学性状进行综合分析,有时这样的分析就已经能证明过去用于建立分类系统时所采用的性状就不是非同塑性性状(如被子植物长期被分为双子叶和单子叶两大支,而 Donoghue 和 Doyle(1989b)根据广义形态学特征综合分支分析则得出“三沟”谱系与单萌发孔及衍生类群两大分支,后者与分子性状吻合。因此,在这种情况下出现的分子资料与分类系统的矛盾就不能简单归结于形态与分子的矛盾,而应是形态学性状选择不够准确、或者过分强调了某些单一的形态学性状,未对广义的各种形态学性状的演化途径进行分析所造成的,从某种意义上讲,在这种情况下分子与形态学性状是一致的。

郑万钧、傅立国(1978)主要依据短枝等性状作为松科划分亚科的标准;Hart (1987)的综合形态性状分支分析发现短枝这一性状在松科起源了三次,短枝作为划分亚科的标准不合适;汪小全等(1998)、Tsumura 等(1995)和 Chase 等(1993)的分子分支均不支持依据短枝划分的冷杉亚科和落叶松亚科为单系群。这说明有时分子资料与形态学性状的矛盾只是同某一种被过分强调了的形态学性状之间的矛盾,而不是同所有形态学性状均相矛盾。

在分支理论未出现之前或未被普及与应用的类群,分类学家建立的分类系统基本上是沿用过去的外部形态加地理分布的概念,外部形态带有较强的主观性,从而导致建立系统时,采用了一些同塑性状,出现表面上的分子与形态资料的冲突。菊科中

Barnadesioideae 亚科的成立应算是分子资料最为突出的贡献之一。Jansen 和 Palmer (1987)发现菊科叶绿体基因组中均有一个 22kb 的倒位,惟独帚目菊族 Mutisieae 中的 Barnadesiinae 亚族没有,后来的 *rbcL* 和 *ndhF* 基因序列分析也发现这一类群位于菊科基部,不同于其他各类群;Bremer 和 Jansen (1992)通过对形态学特征的全面比较证实 Barnadesiinae 亚族花冠毛被的性质与来源明显有别于菊科的其他类群,因而成立 Barnadesioideae 亚科,并指出这一亚科的花冠毛被比其他形态学特征更能反映该类群真实的亲缘关系。Bremer (1994)进一步通过广义的形态学分支分析将菊科划分为 3 个亚科,这一处理与长期承认的根据管状花与舌状花的组合划分为 2 个亚科的概念大不相同,并得到分子资料的证实(Jansen 等, 1996)。Harris (1995)对菊科花器官发生的研究结果表明舌状花的发育有多种起源方式,从另一条途径说明过去以管状花与舌状花的组合来划分亚科本身就是不合理的。

如上所述,分子与形态资料的冲突有时是由于建立分类系统所选取的性状错误所致。如何寻找可靠的非同塑性性状来定义分类群以及推导类群的亲缘关系是长期困扰生物系统学家的一大难题。在确定性状的极性和演化途径方面同样让系统学家十分为难。

必须承认,在利用形态学性状推导类群的亲缘关系时,对性状的极性以及类群起源的结论常有可能陷入矛盾推理的循环过程(Systema, 1990)。形态学资料的演化极性、演化途径是植物系统发育研究中的难点之一,主要是因为植物演化过程中不只是单一的前进性进化,还有特化、后退演化以及杂交、趋同与网状进化的存在(Takhtajan, 1976)。分支学家提出了以外类群为主要手段确定内类群性状极向的方法(Donoghue, 1989)。然而分支方法在展示性状的演化途径时都是纯粹的数学方法,因而可能掩盖一些性状真实的演化途径(Systema, 1990)。

尽管分子数据的处理仍然是使用外类群比较的分支手段,但是它是独立于形态证据之外,是在不同的演化途径上展开的,因而可以对一些形态学性状模棱两可的演化极性与演化途径及其可能的来源进行判断,避免那些涉及被子植物结构上形态学同源性的各种相互矛盾的循环论证(Doyle 等, 1992),这样就有助于系统学家选择非同塑性形态学性状建立分类系统。

上述分析表明分子数据与形态学证据在绝大多数情况下是一致的。分子资料与现有分类系统之间的差别提示我们应去甄别建立分类系统时所依据的形态学证据的来源、可塑性质,选择“正确”的形态学性状;在多数情况下,分子与形态学性状的冲突,实际上是对不同形态学资料的判定。

在蔷薇科,传统上将具蒴果的 *Vauquelinia* 归于绣线菊亚科的 Quillajeae 族,但 ITS 系统发育分析发现它应属于具梨果的苹果亚科(转引自 Baldwin 等, 1995)。这一结果支持 Sterling (1966)在花部形态方面的发现,也和 Goldblatt (1976)根据染色体和其他形态性状得出的结论是一致的。由此暗示蔷薇科的蒴果不是一次起源的,花部与染色体性状有可能比蒴果更能反映其真实的系统发育关系。

ITS 资料对各种形态学矛盾结果判定最著名的例子是对荚蒾属 *Viburnum* (广义五福花科 Adoxaceae s.l.) 的研究,荚蒾属的形态学分析说明产于新大陆 *Oreiotinus* 组的紫果种类和 *Odontotinus* 组的某些成员、主产亚洲的 *Opulus* 组的红果种类和 *Odontotinus* 组的其他成员分别是姐妹群(Donoghue, 1983)。但是 cpDNA、RFLP 和 ITS 的系统发育

结果表明紫果种类中的 *V. acerifolium* L. 和某些亚洲的红果种类的关系比与其他新大陆的种关系还要近(Donoghue 和 Systema, 1993; Donoghue 和 Baldwin, 1993)。这种情况下,在对形态学性状进行重新检查时,发现一些在最初的分析中未包括进的性状,如内果皮性状的细微结构却支持分子结果。这些资料充分说明果实颜色的演化比最初形态分析的情形更为复杂,存在网状进化,而内果皮性状则相对稳定。

菊科大量的分子资料都间接或直接证实了过去过分依赖诸如冠毛、叶形、花颜色等形态学性状的可塑性质。Morgan (1993)、Morgan 和 Simpson (1992)利用 cpDNA 和 RFLP 探讨 *Machaeranthera* 属群的系统发育关系,发现:①舌状花上冠毛明显不同而营养器官近似的 *M. Sect. Psilactis* (A. Gray) Turner & Horne 和紫菀属 *Aster* L. 结合在一起;②黄色舌状花且具冠毛、无茎生叶的 *Pyrrocoma* 属与黄紫色且无冠毛、有茎生叶的 *M. Sect. Arida* 组成一支;③蓝紫色舌状花、叶齿裂或分裂的一年生 *M. Sect. Machaeranthera*、*M. Sect. Hesperastrum* 与舌状花黄色、叶全缘的多年生的 *Oenopsis* 属结合在一起。关于菊科植物生活习性、舌状花颜色、冠毛有无等性状的平行与趋同演化现象同样为来自其他研究领域的证据所证实(Harris, 1995; Jasen 等, 1996; Stuessy 和 Spooner, 1988; Gottlieb 和 Ford, 1987)。

在 Polemoniaceae 科,长期认为具刺状叶的 *Navarretia* 属与具刺状苞片的属,如 *Eriastrum*、*Langloisia* 和 *Loeseliastrum* 等类群亲缘关系很近(可能认为刺状叶与刺状苞片同源),而 ITS, matk 序列以及 cpDNA RFLP 分析发现, *Navarretia* 被置于包括 *Allophyllum*、*Collomia* 和 *Gilia* 种类的分支,而被排除在具刺状苞片的属之外(Johnson 和 Soltis 1995; Steele 和 Vilgalys 1994; Porter 1993a, b),这一结果说明刺状叶与刺状苞片这一对性状可能为非同源的,而分子证据却意外提示在该科中叶子对生这一为以前所忽视的性状可能是一次起源的,因为叶对生的 *Phlox* 与 *Leptodactylon* 和 *Linanthus* 在分子分支图上结合在一起。

汪小全等(1998a)对毛茛科 Ranunculaceae 铁破锣属 *Beesia* 与其相关类群 ITS 序列分析表明,该属应是升麻族 Trib. Cimicifugeae 的成员,与植物化学、花粉和染色体性状的处理结果一致,而不支持 Tamura(1966)根据花瓣、花序、叶型等性状将该属置于金莲花族 Trib. Trollieae 的观点。汪小全(1998b)等对苦苣苔亚科 Cyrtandroideae ITS 序列表明,基于果实与种子性状建立的长蒴苣苔族、芒毛苣苔族和浆果苣苔族不是单系群。

Soltis 等(1990)发现虎耳草科的单型属 *Conimitella* 在 cpDNA 和 RFLP 系统树上位于 *Mitella* 属内;其中 *C. williamsii*、*M. trifida* 和 *M. diversifolia* 结合在一起,但三种植物置于两个属中的理由是它们在花瓣和果实上存在重要区别。Soltis 等(1990)进而检查了 3 种植物的生态分布,结果发现花瓣和果实是适应不同生境所形成的生态可塑性性状。

在确定广义形态性状的演化极性上,除上面提到的一些内容之外,分子资料在确定染色体性状的进化方向上有着比其他手段更为明显的优势。龙胆属 *Gentiana* 的染色体基数从 $X=6\sim 23$,确定原始染色体基数十分困难,Yuan 和 Kupfer(1996, 1995)的 ITS 分析表明 $X=13$ 和 $X=10$ 应是原始染色体基数,其余基数则是衍生的,而与 Favarger(1987)、Muller(1982)和 Love 和 Love(1976, 1975)认为该属的原始基数为 $X=5, 6$ 和 7 显然不同。分子证据所推导的染色体进化趋势与其他形态性状的演化存在较强的相关性(Ho

等,1996)。

Tsumura 等(1996)对龙脑香科 Dipterocarpaceae 植物的 11 个 cpDNA 基因进行了 PCR-RFLP 分析,材料涉及 10 属、30 种。在他们构建的系统树中,染色体基数为 7 的类群与染色体基数为 11 的类群得到了很好的分辨率,并且显示 $X=7$ 由 $X=11$ 演化而来。

关于紫菀族中存在的 $X=4-9$ 系列变异基数,非整倍性上升与非整倍性下降两种演化趋势都有可能存在,但 Semple 等(1995)利用 cpDNA 和 RFLP 证实了基数 $X=9$ 是原始的,而其余基数则是通过非整倍性下降而形成的。

上述分析表明分子证据可以对不同形态学资料的系统学价值、形态学性状的演化途径进行判定。如果将形态学证据进行分类,会发现胚胎、花粉、植化、染色体与解剖等性状与分子证据吻合的程度较高,它们也是长期被证明比较稳定的性状(Takhtajan, 1991);而果实、种子、花萼、花瓣、生活习性以及叶型则相对较低,这些性状也不断为其他途径所证实为可塑性较强的性状(Kadereit, 1994; Endress, 1994; Tucker, 1987)。当然,哪种形态性状与分子证据更为吻合要视类群而定。这提示我们在不同的类群中,不同的形态学性状可能有不同的系统学价值,当分子证据与系统学证据发生冲突时,如果一味强调分子证据,而不去检查引起形态学性状同塑性演化的原因,或者说对这种原因没有一个合理的解释,就会陷入“分子进化优先论”的泥潭。

分子与形态证据的冲突,有时是由于未对广义形态学资料进行综合分析所造成的。而未进行综合分析的最主要的障碍就是对同源性假设的评价存在困难(Donoghue 和 Sanderson, 1992),如今在广义形态学性状同源性以及演化极性诸方面取得的进展必定会对广义形态学资料的综合分析有所帮助,这种分析又将进一步磨合分子与形态证据之间的矛盾冲突。

利用古生物学、移栽、杂交、协同进化分析等手段检查形态性状的趋同性质与原因已取得突破性进展,如认为果实以及兰科植物的花均是与动物区系协同进化产生的,移栽与杂交更进一步证实环境对一些形态性状的同塑性影响。

花的发育和功能的研究直接为花部结构的来源、发生与发展提供了清晰的动态过程,为评判花部性状的同源性提供了较为直接的证据(孙坤等,1998)。如在菊科中长期认为有系统学价值的舌状花有无、冠毛性状以及花冠等与分子证据存在冲突的形态学性状,经 Harris(1995)对花器官发生的研究,发现这些性状均是较晚发生的,且存在不同的起源方式,从而阐明了这些性状的同塑性质与原因。

花发育基因调控方面的新发现(Coen 和 Meyerowitz, 1991)阐明了花结构同源性极为重要的证据,这一领域的研究将帮助我们判别被子植物与其他种子植物以及被子植物各大类群之间生殖结构在各个部分的同源性(陈之端和路安民,1997),同时也是解决分子数据与形态数据矛盾的重要证据之一,Doyle 等(1994)在论及被子植物的根时指出,解释分子与形态数据对被子植物根的矛盾问题除化石之外,可能以花发育遗传调控方面的证据区别花部演化相关形式是另一极为可能的方案之一,如果被子植物在有花植物的基部,而且被子植物的根在木兰类,那么被子植物与买麻藤目的花应均由一种花状原型进化而来(形态学资料,Doyle 和 Donoghue, 1986),买麻藤目的外珠被应当与被子植物的花被同源,因而控制买麻藤目外珠被的基因也和控制花被的基因同源。如果被子植物与买麻藤目直接相连,而草本类(金粟兰科或胡椒目的类群)位于被子植物基部(Taylor 和 Hickey,

1992; Nixon 等, 1994; 分子资料支持这一处理, Doyle 等, 1994; Hamby 和 Zimmer, 1992), 说明典型的被子植物花的确为假花, 其中心皮来自苞片和腋生单元, 因而买麻藤目的外珠被可能与被子植物的外珠被同源, 并且它的发育可能与控制被子植物外珠被发育的同源基因的活动有联系。

在分子与形态(或现有分类系统)争议最大的虎耳草科, 实际上也是除外部形态学资料之外其他广义形态学资料(如染色体、花粉、胚胎和植化性状)积累较为薄弱且这些性状之间演化式样不清楚的类群, 至今未见关于虎耳草科所有广义形态学性状综合在一起的分支分析。作者深信: 随各类广义形态学性状的逐步积累, 形态学性状演化途径的逐步明朗化和建立在正确分析广义形态学性状极性确定上的综合分支分析, 以及分子数据在取样类群和基因种类方面的进一步增加, 虎耳草科分子与形态性状之间的冲突会越来越小。

系统发育构建中分子和形态证据的综合利用

在生物系统发育研究中, 除极少数未接触过分子系统学, 而又极少关心分子系统学的分类学家, 拒绝分子系统学的研究成果之外, 即使是长期以经典分类为主的系统学家(Takhtajan, 1997)也将分子资料作为建立分类系统时必须考虑的证据之一。Stuessy (1997)指出, 没有考虑分子资料的系统不仅得不到广泛承认, 而且也极可能是不自然的(unnatural)。

以Hedges和Maxson(1996)为首的动物分子系统学家坚持在对待生物系统发育的分子和形态数据时, 主张应以分子构建的分子树为准, 将形态学资料优化进(optimized)或去迎合(mapped)分子系统树; 他们认为形态学资料具有较多的适应性趋同(adaptive convergence), 不如分子资料稳定, 含有的系统发育信息较少(less phylogenetically informative)。这种“分子进化优先论”的观点显然是未看到形态学性状在揭示生物进化方面的不可替代的优势(如在生物多样性与生物地理学方面), 也忽视了“分子进化”同样存在趋同和反向进化的客观事实, 只是目前人们对此研究不够深入, 还未全面表现出来而已(Lockhart 等, 1994)。

相反, Lee (1997)等则认为分子和形态同等重要, 均应参与生物类群系统发育树的建立。但是, 由于分子数据的信息位点常是形态学数据的几倍甚至数十倍, 一些作者认为这两类数据应分别建立系统树, 然后在两种系统树中折中选择、优化处理, 建立最终反映类群亲缘关系的系统发育树; 因为他们担心大量的分子数据会在两类数据同时参加的分支分析中淹没掉形态学性状的系统贡献价值。

Donoghue和Doyle (1989b)、Hillis (1987)等认为分子与形态两套证据对系统树不同部位的贡献价值与分辨率在程度上有所不同, 一些地方是形态学证据清楚, 分子证据模糊, 而另一些地方形态学证据模糊, 分子证据清楚。两套证据存在互补的优势, 需同时参与系统树的建立。Donoghue (1994)将广义形态学性状与分子性状结合在一起同时分析的观点, 认为结合分析可以把两种资料表现出来的弱信号相互补充而提供一个说服力强的结论; 并指出, 这样的结论不是最后的定论, 但在一些情况下, 搜索这样的可能性是非常必要的。

根据已有广义形态学性状的分支分析, 广义的五福花科中接骨木属 *Sambucus* 和五

福花属 *Adoxa* 形成一分支,拥有复叶、花药外向(extrorse anthers)和五福花型(*Adoxa* type)的胚囊共有衍征,这一分支组成五福花亚科 *Adoxoideae*,其姊妹群为英迷属(Donoghue, 1996; Donoghue 和 Sytoma, 1993)。进一步对五福花亚科两属广义形态学性状的分支分析发现接骨木属是并系群,其中产自澳大利亚的两种接骨木植物与五福花组成一分支;而 ITS 的分析结果却毫无疑问地支持接骨木属是单系群,五福花为其姊妹群。对五福花科的形态与分子性状综合在一起进行分支分析,结果支持分子的结果,即接骨木属的所有种类形成单系分支;又在科的水平上对形态性状进行重新分析,发现在形态分析中结合两种接骨木植物与五福花的形态性状如草本、花基数等存在平行演化的状态,此外,还发现蜜腺、果实颜色等一些形态性状在广义的五福花科中均为同塑性演化(Eriksson 和 Donoghue, 1997),这一结论也为器官发生(Erbar, 1994)、解剖学、形态性状相关性与协同进化分析所证实(Donoghue, 1995)。

关于被子植物的根,Donoghue 和 Doyle (1989) 的形态学性状分支分析表明根在古草本的系统树仅比根靠近木兰目的系统树多一步,说明形态学数据存在模棱两可的地方,它们仅仅倾向于木本木兰类为原始类型;而分子数据则强烈支持古草本为根,Doyle 等(1994)通过两套数据的综合分析支持古草本为根,而对古草本和被子植物内部所取得的系统排列比任何一类单一的资料所得的结果都有说服力。这说明大量的分子性状并不能一下子把形态学的性状淹没过,因为由综合分析得到的系统树上某些因素是和形态学资料相吻合的,过分强调分子而忽视形态学资料可能会得到相反的结果(Donoghue, 1995)。因而综合的证据可以提供最大的成功希望(Systema 1990; Donoghue 和 Sanderson, 1990; Doyle 等, 1994)。

结 论

已有研究结果表明被子植物系统发育中的分子与形态资料是基本一致的,但也存在矛盾冲突,其原因较多,但最主要的是在分类系统建立时所依据的形态性状的可塑性性质。而要解释一个生物类群的系统发育和重建其进化过程,分子和形态性状均各有优势,相互不可替代,但可相互补充。

首先,分子和形态性状在不同类群中揭示的演化式样不同。演化本身的多样化式样带来了系统发育重建中难以克服的障碍,生命史中明显的周期性发生的快速辐射式样说明随机分子变异的累积结果会渐渐模糊发生辐射时保存在分子记录中的信号,因而有些分子数据看上去合乎要求,但当用于解释古老辐射式样时却可能是残缺的,而形态学证据也许能反映一个间断的变化式样,可能比随机核苷酸置换更为忠实地保存有古老辐射的证据(Olmstead 和 Palmer, 1994)。在被子植物的一些古老类群中,形态学证据发现许多古老的进化分歧,而分子至今还未找到合适的基因重演这种不等的进化分歧;但在形态学上比较连续的高级演化类群中,目前的分子资料却证实了不等古老进化分歧的存在。

其次,分子和形态性状都存在目前尚未解决的许多问题与疑问。在分子性状中,分子性状的趋同进化,各种不同分子资料的系统价值的相关性以及分子进化的理论基础等都还认识较浅。在形态学性状中,许多类群的形态学性状收集尚不完整,对于全面的类群之间的比较还存在困难;许多形态学性状的演化途径、同塑性质与原因不清楚,依靠分支理

论对形态学性状进行综合分析的类群还相对较少。

要成功的解决一个类群的系统发育不能单纯地依靠哪一类证据,而是要综合来自多方面的资料,包括从化石和现存的生物体中得到的,其中有形态学的也有分子生物学的(Donoghue, 1992)。Hennig (1966) 将系统发育的具体操作过程比喻为拼粘地图,系统学各类证据相当于地图碎片上的道路、河流和其他标志,理想的结果是地图上所有的标志都可完美连接在一起;事实上,对于一条河流或一个证据而言可能是完美的,而当其他标志或证据加进之后,又可能是高度不简约或不协调的。系统学家的任务就是尽量增加各种标志(证据:包括分子与形态的),剔除不合理的标志(证据),完整拼接一个生物系统发育“地图”。

参 考 文 献

- 孙坤,陈家宽,陈之端. 1998. 被子植物系统学中花发育研究的进展及对今后研究的思考. 植物分类学报, 36(6): 558~568.
- 吴征镒,汤彦承,路安民等. 1998. 试论木兰植物门的一级分类——一个被子植物八纲系统的新方案. 植物分类学报, 36(5): 385~402.
- 汪小全,邓峥嵘,洪德元. 1998a. 铁破锣属的系统位置——ITS(nrDNA)序列证据. 植物分类学报, 36(5): 403~410.
- 汪小全,李振宇. 1998b. rDNA 片段的序列分析在苦苣苔亚科系统学研究中的应用. 植物分类学报, 36(2): 97~105.
- 汪小全,洪德元. 1997. 植物分子系统学近五年的研究进展概况. 植物分类学报, 35(5): 465~480.
- 陈之端,冯 冈,(编译). 1998. 植物系统学进展. 北京:科学出版社.
- 陈之端,路安民. 1997. 被子植物起源和早期演化研究的回顾与展望. 植物分类学报, 35(4): 375~384.
- 郑万钧,傅立国. 1978. 松科. 中国植物志,第 7 卷. 北京:科学出版社.
- 路安民. 1985. 被子植物系统学的方法论. 植物学通报, 3(3): 21~28.
- 路安民,陈之端. 1994. 被子植物系统学的原理和方法. 陈家宽,杨继主编,植物进化生物学. 武汉:武汉大学出版社.
- APG (The Angiosperm phylogeny group), 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. Ann Missouri Bot Gard, 85(4): 531~553.
- Baldwin B G, Robichaux R H, 1995. Historical biography and ecology of the Hawaiian silversword alliance: new molecular phylogenetic perspectives. In: Wagner W L, Funk V A eds. Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Bentham G, Hooker J D, 1862~1883. Genera Plantarum 3 Vols. London.
- Bremer K, Jansen R K, 1992. A new subfamily of the Asteraceae. Ann Missouri Bot Gard 79: 414~415.
- Bremer K, 1994. Asteraceae. Cladistics and Classification. Timber Press, Portland.
- Chase M W, Soltis D E, Olmstead R G et al., 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. Ann Missouri Bot Gard, 80: 528~586.
- Coen E S, Meyerowitz E M, 1991. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. Nature, 353: 31~37.
- Cronquist A, 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. Amer Midl Naturalist, 53: 478~511.
- Cronquist, 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press.
- Cronquist, 1988. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. Bronx, New York.
- Dahlgren R T, 1980. A revised system of classification of the angiosperm. Bot J Linn Soc, 80: 91~124.
- Dahlgren G, 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. Nord J Bot, 3: 119~149.
- Dahlgren G, 1989. The last Dahlgrenogram. System of classification of the dicotyledons. pp. 249~260. In K. Tan editor, The Davis and Hedge Festschrift. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Donoghue M J, 1983. A preliminary analysis of phylogenetic relationships in *Viburnum* (Caprifoliaceae s. l.). Syst Bot, 8: 45~58.