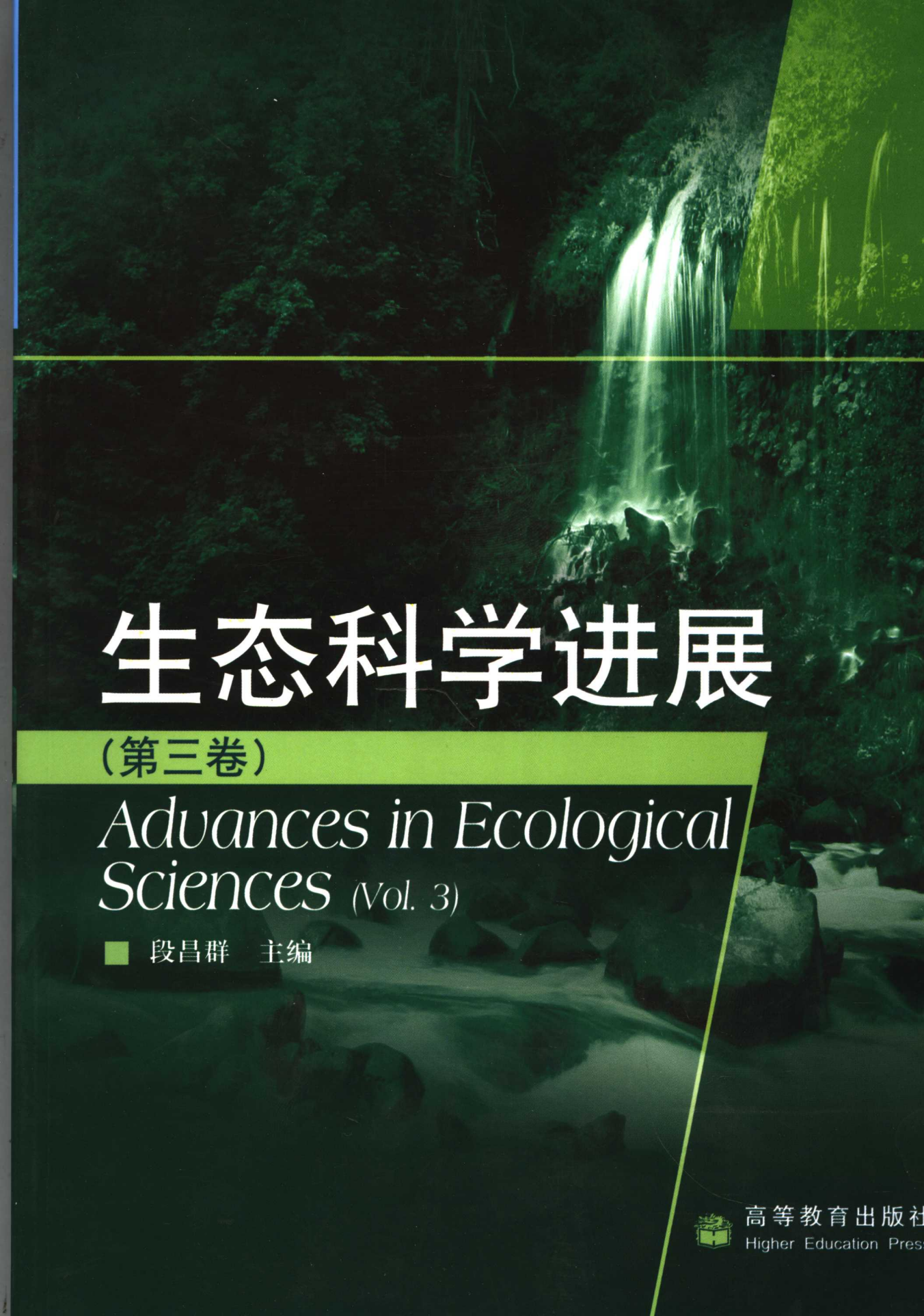




生态科学进展

(第三卷)

*Advances in Ecological
Sciences* (Vol. 3)

■ 段昌群 主编



高等教育出版社
Higher Education Press

生态科学进展

(第三卷)

Advances in Ecological Sciences
(Vol. 3)

段昌群 主编



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

内容提要

《生态科学进展》(第三卷)从生态学基础理论和应用两个方面,遴选了在分子生态学、生理生态学、种群与群落生态学、化学生态学、污染生态学、生态毒理学和生态工程学等生态学领域前沿热点问题的专题评述论文 14 篇,旨在介绍国内外生态科学的最新成果、发展动态和研究进展,为从事生态学工作的研究人员、高校教师、研究生和高年级本科生及时了解生态科学发展动态提供资料。

图书在版编目(CIP)数据

生态科学进展. 第三卷 / 段昌群主编. —北京:高等教育出版社, 2007.5

ISBN 978-7-04-020889-4

I. 生… II. 段… III. 生态学—文集 IV. Q14-53

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 035422 号

策划编辑	高新景	责任编辑	徐丽萍	封面设计	王凌波	责任绘图	吴文信
版式设计	马静如	责任校对	王 雨	责任印制	韩 刚		

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市西城区德外大街 4 号

邮政编码 100011

总 机 010-58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 787 × 1092 1/16

印 张 17

字 数 410 000

购书热线 010-58581118

免费咨询 800-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

网上订购 <http://www.landaco.com>

<http://www.landaco.com.cn>

畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2007 年 5 月第 1 版

印 次 2007 年 5 月第 1 次印刷

定 价 35.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 20889-00

《生态科学进展》编委会

顾 问：吴征镒 张新时 孙儒泳 李文华 蒋有绪 洪德元
冯宗炜 林 鹏 郑光美 张亚平 方精云 徐汝梅
宋永昌 钟章成 祝廷成 姜汉侨 王焕校 骆世明

主 编：段昌群

副主编（按姓氏笔画为序）：

马克平 何大明 张福锁 陈家宽 林金安 祖元刚
陶 澍 康 乐 盛连喜 傅伯杰 彭少麟 葛剑平
薛建辉

编 委（按姓氏笔画排列）：

卜文俊 王仁卿 王凤友 王 刚 王根轩 王德利
叶万辉 叶 辉 龙春林 安树青 严重玲 张一平
张大勇 张金屯 张金池 李 博 李庆军 李冰祥
李金剛 束文圣 杨允菲 杨宇明 杨君兴 杨肖娥
杨 良 杨 劼 杨树华 苏智先 陈小勇 陈同斌
陈保善 陈桂珠 周 伟 周启星 周浙昆 周 跃
周道玮 朱永官 岳 明 胡海清 赵之伟 钟 扬
唐 亚 徐丽华 张国盛 徐宏发 高玉葆 常 杰
康慕谊 曹 敏 彭 华 葛 颂 董元华 董 鸣
蒋志刚 蒋国芳 韩兴国 虞 泓 雷富民 熊治廷

潘晓玲

编辑部：高新景（高等教育出版社）

于福科 刘嫦娥 Cindy Q. Tang（云南大学）

前 言

作为探讨生物与环境相互关系的一门学科，生态学已有百年的历史。蓬勃发展的生命科学在向宏观和微观两极延伸的过程中，生态学不仅成为宏观生命科学领域最主要的学科，还因在微观分子、细胞等水平层次上交叉渗透，贯通融合了生物学多个分支学科，成为生命科学领域最活跃、最重要的学科之一。生态学不仅在探索生物生存、适应和进化规律中不断取得突破，而且拓展到对人类生存发展及其资源和环境，乃至地球命运的关注。目前还很少有像生态学那样一个学科，沟通自然界、人类社会和经济运行，在多维视野和多个空间尺度上连接过去、现在和未来，既成为认识自然规律的重要学科，也成为指导人类社会行为准则的一个知识体系，被公认为支撑可持续发展的核心学科之一。

鉴于生态学的重要地位和作用，生态学多年以来热度不减。在国际上，生态学一直是众多高等院校和科研机构优先发展的学科之一。进入新世纪我国高校进行重点学科遴选时，全国设立了9个生态学国家级重点学科点，生态学成为设点最多的学科之一；中国科学院在构建国家知识创新体系时，重组、强化和新设立的以生态研究为重要内容的科研机构达20余个。

随着生态学作用和地位被全社会广泛接受和认同，多种层次的教学和研究普遍展开。为此，迫切需要创办一个连续出版物，定期反映和归纳总结国内外在生态学领域的前沿动态和热点问题，为我国生态学科学研究、人才培养和学科建设及时提供最新信息，并成为展示我国生态学研究水平和特色的窗口。这一提议，得到广泛响应。高等教育出版社的林金安先生高度关注这个问题，积极推动了这项工作的开展，为本连续出版物搭建了一个很好的出版平台。在老一辈德高望重的生态学大师们的指导和关怀下，在诸多学界同仁和专家们的支持和鼓励下，组织成立了编委会。经过一年多的努力，终于使第一卷书稿问世。该书的组织编写和出版，得到了云南大学生态学国家级重点学科建设、云南生物多样性保护与利用国家重点实验室培育基地、国家重点基础研究发展计划项目（2003CB415103）的支持。

应该指出的是，生态学任何一个领域，任何一个问题，都可能是一个古老的问题，也可能是一个常讲常新的问题；同一个问题，往往因研究者研究的角度和方法的不同，获得的理解和认识有较大差异；同时生态学研究具有很强的区域性，此地的热点和前沿未必就是彼地的热点和前沿，此地认识透彻了未必就能替代彼地的研究，从而可比性往往较差，有时甚至相互的认同程度不高。好在从不同的角度、不同的层次、不同的区域认识不同或相同的问题，本身就是生态学的重要特色，从而在重点介绍国际生态前沿工作的同时，也注重对我国，乃至不同区域生态学研究工作的综述和评介。如果能做到抛砖引玉，促进学术交流，凸显中国生态学的学术高峰和特色，催生中国生态学的学派发展，本出版物的目的也就达到了。

《生态科学进展》是一个连续出版物，每年一卷。随着它的编辑和出版，更热切期望得到

更多生态学前辈和同仁们的关怀和指导，诚恳地希望有更多的老一辈专家和青年学子共同建设这个大家共有论坛，进入编委会，提供高质量的稿件，为我国生态学的科研和人才培养共同构建一个大家经常想得起、平时用得成的资讯平台。

段昌群

2006年12月18日

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E-mail: dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100011

购书请拨打电话：(010) 58581118

目 录

分子生态学、生理生态学和个体生态学

利用系统发育方法研究植物性状进化进展	阮成江 金 华 (1)
植物应对非生物胁迫环境的生理生态过程与相关机制	王 立 杨允菲 马 放 (15)
木质部液流速度及液流 CO_2 浓度对树干表面 CO_2 输出通量的影响	毛子军 王秀伟 赵 蕤 (31)

种群生态学、群落生态学及生态系统生态学

Progress in the Research of Dendrochronology in Conservation Biology	MICHELLE H G W DUAN Chang-qun (45)
河漫滩植被及其研究进展	孙振华 彭声静 欧晓昆 (67)
小蠹虫与针叶树木的协同进化关系	段焰青 叶 辉 李青青 (83)
植物功能性状在植物生态学中的研究进展	付登高 段昌群 (97)

化学生态学、污染生态学与恢复生态学

植物化感作用研究：历史、现状和前景	于福科 段昌群 (123)
水生高等植物化感抑藻效应及其应用研究进展	常学秀 吴 程 赵 瑾 (147)
酸雨对陆生植物影响的研究进展	马 原 陈小勇 (175)
N、P 化肥流失及其环境效应研究进展	文传浩 常学秀 铁 燕 刘忠翰 王焕校 (193)
重金属超积累植物研究进展	刘 杰 段昌群 (215)

生态工程学

论景观生态学基础理论在林业生态工程中的应用	李昌晓 钟章成 (237)
沿海防护林体系建设及其可持续发展对策研究	张金池 李海东 林 杰 (247)

Contents

Molecular Ecology, Physiology Ecology and Individual Ecology

- Advances in Studies on Plant Character Evolution Using Phylogenetic Approaches
..... RUAN Cheng-jiang JIN Hua (1)
- Plant Resistance to Abiotic Stress: Mechanisms and Ecophysiological Regulation
..... WANG Li YANG Yun-fei MA Fang (15)
- Effect of Sapflow Velocity and CO₂ Concentration in Sapflow of Xylem on CO₂ Efflux of Tree
Stem MAO Zi-jun WANG Xiu-wei ZHAO Meng (31)

Population Ecology, Community Ecology and Ecosystem Ecology

- Progress in the Research of Dendrochronology in Conservation Biology
..... MICHELLE H G W DUAN Chang-qun (45)
- Advances in the Study of Riparian Vegetation SUN Zhen-hua PENG Sheng-jing OU Xiao-kun (67)
- Coevolution Relationship between Bark Beetles and Coniferous Trees
..... DUAN Yan-qing YE Hui LI Qing-qing (83)
- Advances in Plant Functional Traits in Plant Ecology FU Deng-gao DUAN Chang-qun (97)

Chemical Ecology, Ecotoxicology and Restoration Ecology

- Plant Allelopathy: History, Current Situation and Prospect YU Fu-ke DUAN Chang-qun (123)
- Advance of Allelopathic Inhibitory Effects of Aquatic Macrophytes on Algae and Its Application
..... CHANG Xue-xiu WU Cheng ZHAO Jin (147)
- Progress in the Study of Impacts of Acid Rain on Terrestrial Plants
..... MA Yuan CHEN Xiao-yong (175)
- Advances in Nitrogenous and Phosphate Fertilizer Losing and Its Environmental Effects

..... WEN Chuan-hao CHANG Xue-xiu TIE Yan LIU Zhong-han WANG Huan-xiao (193)	
Heavy Metal Hyperaccumulator and Its Biological Mechanism; a Review	
..... LIU Jie DUAN Chang-qun (215)	

Ecological Engineering

The Application of Basic Theories of Landscape Ecology into Forestry Eco-engineering	
..... LI Chang-xiao ZHONG Zhang-cheng (237)	
Study on Coastal Protective Forest System Construction and Its Sustainable Development	
Measures in China ZHANG Jin-chi LI Hai-dong LIN Jie (247)	

分子生态学、生理生态学和个体生态学

利用系统发育方法研究植物性状进化进展

阮成江* 金 华

(大连民族学院民族地区生物资源与环境研究所, 大连 116600)

Advances in Studies on Plant Character Evolution Using Phylogenetic Approaches

RUAN Cheng-jiang* JIN Hua

(Institute of Bio-Resources and Environment of Nationality Regions, Dalian Nationalities University, Dalian 116600)

摘 要 以“生命之树”形式重建生物进化史一直是进化研究的热点。基于系统发育树的性状标图给进化研究带来了崭新见解, 目前已成为植物系统学研究的前沿领域。本文综述了近年来利用系统发育方法研究植物性状进化的进展及发展动态, 包括系统发育重建中分子和形态资料的利用, 适宜外类群确定, 性状编码、极性确定和性状加权, 以及利用系统发育方法研究植物生殖性状、营养性状、微形态和胚胎学性状、繁育系统、传粉生物学及其他性状的进化和推断因果关系。讨论了当前在该研究领域中存在的问题, 展望了该领域的发展前景。

关键词 系统发育; 性状标图; 性状进化; 研究进展

Abstract Reconstruction of biological evolutionary history using the tree of life has always been central

基金项目: 国家自然科学基金 (30500071)、科技部中比国际合作项目 (200441505) 和大连民族学院人才引进启动基金 (20056104)

* 通讯作者: ruan@dlnu.edu.cn

in the field of evolution. Mapping characters on phylogenetic tree provides new insights, and has become very important aspects of plant phylogenetic studies. Recent advances in the studies of plant character evolution using phylogenetic approaches are reviewed in this paper, including the use of morphological and molecular data in reconstructing phylogeny, the identification of appropriate outgroups, the character coding, ordering and weighting, the analysis of character evolution (e. g., reproductive character, nutritive character, micromorphologic and embryonic character, breeding system, pollination biology and other characters) and the inference of cause and effect using phylogenetic approaches. The problems of this field are discussed and its development is prospected.

Key words phylogeny; character mapping; character evolution; research advancement

1. 前言

自达尔文时代起,许多生物学家都有一个梦想,即重建地球上所有生命的进化历史并以“生命之树”的形式描述这部历史(Haeckel, 1866)。然而,直到 Hennig (1950) 提出“系统发育系统学”(phylogenetic systematics)的理论后,系统发育研究才逐渐走上分支分析(cladistic)之路——通过性状的同源性比较与统计分析,建立所研究类群间的分支形式,从而重建其进化历史(钟扬等, 2004)。长期以来,该领域的研究工作一直依赖传统的比较形态学与经典实验相结合的方法,但自 20 世纪 90 年代初以来,分子技术(如 PCR, DNA 测序)的飞速发展,给系统学的研究提供了新的手段。在植物学领域,与分子系统学相结合的分支系统学的发展使植物系统发育研究进入了黄金时代(Malcomber, 2002; Martins and Housworth, 2002),并使人们意识到把生态学和系统学等多学科方法相结合的重要性(Barrett *et al.*, 1996)。这些新的系统发育研究方法为理解性状进化提供了可能,包括对基因(Yokoyama, 2002; Martínez-Castilla and Alvarez-Buylla, 2003; Thomas *et al.*, 2005)、蛋白(Talbert *et al.*, 2004)、生殖性状(Graham and Barrett, 1995; Kohn *et al.*, 1996; Krähenbühl *et al.*, 2002; Oh *et al.*, 2003; Swenson and Anderberg, 2005)、营养性状(Barrett *et al.*, 1996; Barker *et al.*, 2004; Aïnouche *et al.*, 2004; Niewiarowski *et al.*, 2004)、微形态和胚胎学性状(Floyd and Friedman, 2000)、繁育系统(Church, 2003)、传粉生物学(Manos *et al.*, 2001)及其他性状(Fiz *et al.*, 2002; Crawford and Mort, 2005)的进化研究。目前,基于系统发育树,利用性状标图方法研究植物性状进化的式样与机制已成为植物系统学的前沿领域和进化生物学中的热点(Martins, 2000; 钟扬等, 2004)。国内外学者最近对该领域进行过总结和介绍(桑涛和徐炳声, 1996; Weller and Sakai, 1999; 何亚平和刘健全, 2003; 任明迅和张大勇, 2004; 钟扬等, 2004),这对从事系统发育和性状进化的研究者有着极为重要的参考价值。我们这里主要就近年来利用系统发育方法研究植物性状进化的进展,如系统发育重建中分子和形态资料的利用,适宜外类群确定,性状编码、极性确定和性状加权,以及利用系统发育方法研究植物生殖性状、营养性状、微形态和胚胎学性状、繁育系统、传粉生物学及其他性状的进化和推断因果关系,做一较为全面的总结,并讨论了当前在该研究领域存在的问题,展望了该领域的发展前景,以期能为我国从事特征进化和适应进化的研究工作者提供前沿领域的动态信息。

2. 基于系统发育树的性状标图

生物性状间的相关性和生物性状与生境变化间的相关性都影响我们对性状进化的分析 (Felsenstein, 1985), 而基于系统发育方法的性状标图有助于分析性状间的因果关系及性状变化与生态转换 (ecological shift) 间的关系 (Maddison, 1990)。利用系统发育方法研究植物性状进化的第一步是构建系统发育树, 第二步是将性状状态标示在系统发育树上, 称为性状标图 (character mapping) (Weller and Sakai, 1999; 钟扬等, 2004), 目前性状标图中应用最广泛的软件是 MacClade (Maddison and Maddison, 2001)。基于系统发育树的性状标图给检测趋同进化 (convergent evolution)、推断因果关系、研究植物生殖性状、营养性状、微形态和胚胎学性状、繁育系统、传粉生物学及其他性状演化提供了崭新见解, 特别是在揭示进化转变次数方面显示出较大应用潜力, 并可推断进化逆转发生位置、重要预适应发生时间和祖先性状状态 (Weller and Sakai, 1999; Martins, 2000; Nei and Kumar, 2000; 钟扬等, 2004)。然而, 性状标图进化分析的可靠性受诸多因素影响, 如研究类群系统发育树的可靠性和稳定性、适宜外类群 (outgroup) 的选取、性状编码 (character coding)、极性确定 (ordering)、性状加权 (weighting) 和建树数据矩阵中是否应包含标图性状等。

首先, 直到 36 年前, 常用于构建系统发育树 (Givnish and Sytsma, 1997) 的形态资料在植物系统发育研究中仍占统治地位, 但形态性状易受环境影响, 普遍存在趋同和平行进化现象, 使得许多分类群的进化地位难以确定。而 DNA 序列则不同, 它记录了进化过程中发生的每一事件, 含有极丰富的进化信息, 为系统发育提供了更为可靠的证据 (顾红雅, 1999)。系统发育重建中分子性状的引入使系统发育分析数据剧增, 并给性状标图带来了新发展。一方面, 分子系统发育分析为不同植物类群的繁育系统与生活史进化等研究提供了新的手段 (钟扬等, 2004)。例如, Barrett 等 (1996) 利用 Chase 等 (1993) 基于叶绿体 *rbcL* 序列构建的系统树, 用系统发育独立对比 (phylogenetically independent contrast) (Purvis and Rambaut, 1995) 衡量生长型间自交率的差异, 然后进行统计检验, 对被子植物自交率与生长型间关系的研究结果与其前期研究结果 (Barrett and Eckert, 1990) 不完全吻合, 基于分子系统发育树的研究发现一年生草本植物比多年生草本植物的自交率显著高, 而前期研究并未发现这些生长习性间存在显著差异。另一方面, 分子资料有时被认为是系统发育研究中最好的或唯一可用的方法, 因为利用形态资料难以检测趋同进化 (Givnish and Sytsma, 1997)。然而, 仅利用分子资料的系统发育结果可能也存在一些问题, 特别是对于几乎没有分子差异累积的快速进化或新分支。对于这些类群, 形态资料可能是能提供系统发育信息的唯一性状。到目前, 基于形态和分子资料重建系统树的可靠性一直存在争议, 而在将来, 人们可能会重新意识到强调形态性状或联合使用分子和形态性状的重要性。许多例证表明, 当形态和分子资料得出相似且合理的结果时, 结合形态和分子资料构建的系统发育树的可靠性增加 (Donoghue and Sanderson, 1992; Doyle, 1998; Eklund *et al.*, 2004; Scharaschkin and Doyle, 2006)。当然, 在系统发育重建中, 化石数据也应被强调 (Chen *et al.*, 1999), 因它在确定性状的极性、外类群的选择及祖征和衍征的区别等方面具有重要价值 (Anderson *et al.*, 2005; Wortley *et al.*, 2005; Xiang *et al.*,

2005)。

其次, 标图性状是否应包括在构建系统树的形态资料矩阵中一直存在争议。一些学者认为, 标示性状的包含会造成循环, 因为具有同个性状状态的类群会聚集在一起, 难以检测到性状状态的多次进化 (Silvertown and Dodd, 1996); 相反, 一些学者认为, 如果性状有系统发育信息, 分析时应包括在数据矩阵中 (Donoghue and Sanderson, 1992; Swofford and Maddison, 1992; de Queiroz, 1996)。即使是非同源性状在系统发育重建中也是有用的, 但前提是数据矩阵中必须有足够多的不相关的性状, 且非同源性能被检测。如果一个性状状态发生了多次的独立起源, 那么性状包括在数据矩阵中将是适宜的, 这将会支持性状状态的单起源; 相反, 当单起源被假定时, 性状包括将是不适宜的, 因为这将支持假设的结果 (de Queiroz, 1996)。如果有问题的性状仅占矩阵中性状的一小部分, 且矩阵中其他性状包含系统发育信息, 那么性状的排除可能对系统发育重建影响不大 (Weller *et al.*, 1995); 相反, 如果反映系统信息的性状较少, 那么在建树数据矩阵中包含标示性状将会对系统树产生较大影响, 不能正确检测趋同进化的发生, 解决该问题的一种方案是建树矩阵包含其他有用的、与研究性状可能不相关的性状 (Bruneau, 1997; Johnson *et al.*, 1998)。Bruneau (1997) 基于分子和形态资料构建的系统发育树, 对雀形目鸟和蜂鸟 (*Erythrina*) 传粉的研究结果表明, 与 *Erythrina* 传粉系统相关性状的排除会造成系统发育上有用信息的丢失。在兰科 *Disa* 属中, 多个传粉综合征可能发生了多次转换 (multiple shift), 如蝴蝶传粉花进化 2 次, 长舌昆虫传粉的长距花进化 4 次, 蛾类传粉的晚间芳香花进化 3 次 (Johnson *et al.*, 1998), 系统发育分析中利用与上述综合征无关、足够多的性状, 可避免有相似传粉生物学特性的物种聚类在一起 (Johnson *et al.*, 1998)。总之, 性状的包括或排除在不同研究中均不同, 且这个问题与性状标图中的其他问题一样, 很难有统一论。尽管事先确定哪一性状有问题是非常困难的, 但当性状包括在数据矩阵中产生错误的系统发育关系时 (Swofford and Maddison, 1992), 可从矩阵中删除这些性状。当删除矩阵中的一个或少数性状对树的拓扑结构和性状进化结论都产生明显影响时, 表明系统发育关系的支持率较低, 基于这种低支持率系统发育树的性状标图将很难作出对性状进化的正确推断 (Weller and Sakai, 1999)。

再次, 与研究类群亲缘关系最近的外类群的正确选择对谱系祖先性状状态的推断和性状标图都非常重要 (Donoghue and Cantino, 1984)。外类群的准确鉴定为理解性状进化提供了一种强有力的工具, 但适宜外类群的选择经常是非常困难的。例如, 利用系统发育方法分析 *Amsinckia* 二型花柱的进化因适宜外类群的鉴定困难而变得非常复杂 (Schoen *et al.*, 1997), 当外类群假定为二型花柱和繁育系统性状无极性时, 推断二型花柱位于谱系基部, 向同型花柱和自交的转变独立发生 4 次 (Johnston and Schoen, 1996; Schoen *et al.*, 1997); 当外类群假定为同型花柱和二型花柱的丢失比 1 次获得有更大加权时, 谱系向二型花柱转变最可能发生 1 次; 仅有当外类群假定为同型花柱、繁育系统性状无极性和无权重时, 同型花柱才位于 *Amsinckia* 基部 (Schoen *et al.*, 1997)。当不能正确鉴定外类群时, 外类群替代可能会获得更好的结果 (Donoghue and Cantino, 1984)。利用外类群替代方法, 性状的祖先状态可通过利用不同的潜在外类群进行确定, 据此可分析不同外类群对性状标图的影响。

最后, 性状编码、性状极性和性状加权 (在两性状状态间转换发生的可能性中, 向某一状态转变的可能性比向另一状态大) 对性状进化的解释都有较大影响。多态编码性状可能会

更准确地反映研究类群的多样性,但通常会高估向衍生性状状态 (derived character state) 转变的次数。当多态性状标示在树分支上时,衍生性状状态更有可能出现在树端部;相反,当性状状态为二态时,衍生性状状态则可能出现在树内部,造成较少的向衍生性状状态的转变次数,而较多的逆转可能出现在附近的分支顶端 (tip) (Weller and Sakai, 1999)。性状编码的影响可从 *Schiedea* 例子看出,当繁育系统编码为四态而不是二态时,从两性 (hermaphrodite) 向二态性 (dimorphism) 的转变次数会大大增加 (Whitehouse, 1950)。在 *Schiedea* 中,性状状态的顺序暗示雌雄异株由两性花进化而来,中间经历过雌全异株和亚雌雄异株 (subdioecy),其中,向雌全异株转化发生的次数非常少,而向两性花状态转化的机会较多 (Whitehouse, 1950)。假定权重相等和性状无极性时,雨久花科 (Pontederiaceae) 植物的三型花柱至少进化 4 次,且自交不亲和在该科中进化 2 次;但如果假设权重不等,那么三型花柱获得仅发生 1 次,自交不亲和的获得则可能发生 1~2 次 (Eckenwalder and Barrett, 1986)。基于分子系统发育关系,雨久花科三型花柱起源 1 次的结论主要是基于权重方案是适宜的前提得到的;利用权重方法支持三型花柱的丢失多于对其获得的支持,自交不亲和表现出在三型花柱进化之后进化,但利用不同的根树和不同的自交不亲和编码假设时,上述解释可能会发生改变 (Kohn *et al.*, 1996)。

3. 基于系统发育方法研究性状进化的应用实例

基于系统发育树的性状标图已在许多植物性状进化研究中被广泛应用,应用实例如下。

3.1 生殖性状

生殖性状包括花各部分 (特别是退化雄蕊、基数等) (Givnish *et al.*, 2000; Soltis *et al.*, 2003) 和果实 (Barker *et al.*, 2004) 等。Weiblen 等 (2000) 利用已出版的 19 棵系统发育树,对 918 种单子叶植物的研究表明,从雌雄同体 (hermaphroditism) 向雌雄异株 (dioecy) 及从雌雄同株 (monoecy) 向雌雄异株 (dioecy) 转化均发生了 3~8 次,且后者的转化速率并不比前者高。基于 cpDNA 的 *rbcL*、*ndhF* 和 *matK* 基因构建的分子系统发育的结果表明,核心芸苔目谱系的性别分化式样包括向雌雄同株或雌雄异株的循环转换 (recurrent shift),也可能发生了向两性现象 (bisexuality) 的逆转 (Hall *et al.*, 2004)。利用 *ndhF* 和 *trnL-F* 序列, Graham 和 Barrett (2004) 构建了水仙属 (*Narcissus*) 10 个组 32 个物种的系统发育,对花柱多态 (stylar polymorphism) 进行性状标图的研究结果表明, *Narcissus* 中的柱高二态 (stigma-height dimorphism) 可能发生过多次,且存在于多次成种事件中。据前期研究的模型推测,这种稀少的花柱多态是二型花柱的祖先状态。然而,在 *Narcissus* 中并没有二态先于三型花柱的证据,他们间的快速转换可以解释为什么这个进化过程没有系统发育的印迹 (footprinting)。仅在 *Narcissus albimarginatus* 和 *N. triandrus* 中分别出现的二型和三型花柱显然是不同源的,表现为石蒜科 (Amaryllidaceae) 的一种独特的趋同进化。*Narcissus* 的花性状可能是花柱多态进化的重要动力:协同变化检验 (concentrated-changes test, CCT, Maddison, 1990) 结果表明花柱多态的进化可能与长而窄的花冠管有关,这种花冠管可能推动 (或至少是相关) 异长花柱 (heterostyly) 的进化。Barrett 和 Harder (2005) 基于系统发育的进一步分析表明,在 *Narcissus*

中花柱单态 (monomorphism) 是多次起源的多态的祖先状态, 后者包括柱高二态、二型花柱和三型花柱的独立起源。基于 cpDNA 的 *rbcL*、*ndhF* 和 *rpl16* 序列重建了野牡丹科 (Melastomataceae) 和谷木科 (Memecylaceae) 的分子系统发育树, 性状标图的研究结果表明, Melastomataceae 和 Memecylaceae 中蒴果向浆果进化至少发生了 4 次 (Clausing and Renner, 2001)。

3.2 营养性状

营养性状包括习性 (草本、木本、落叶和常绿) 和叶序等 (Baker *et al.*, 2000)。Archibald 等 (2005) 基于分子系统发育树的研究结果表明, *Zaluzianskya* (Scrophulariaceae s. s. tribe Manuleeae) 分布区的祖征状态 (plesiomorphic state) 是一年生, 多年生的出现伴随着相关湿地区域分布的出现而出现。Mort 等 (2004) 基于形态和分子 (nr DNA ITS 和 *rpl16*) 资料重建的系统发育树的研究结果表明, 美国加利福尼亚金鸡菊科 (Asteraceae) 和菊属 (*Coreopsis*) 的一年生生境进化发生过 2 次, 或者曾发生过 1 次同时伴随着向多年生转变的逆转。基于分子系统发育树的研究结果表明, 在螺旋狸藻属 (*Genlisea*) 和狸藻属 (*Utricularia*) 中, 基本的形态特征匍匐茎生长单独进化了 3 次; 而在 *Pinguicula*、*Utricularia* sect. *Phyllaria* 和另外 2 个组 sect. *Orchidioides* 和 sect. *Iperua* 中, 附生生境 (epiphytic habitat) 至少进化了 3 次 (Jobson *et al.*, 2003)。

3.3 微形态 (花粉的各种性状) 和胚胎学性状

Rhizocarpon 的孢子分隔数和颜色均进化多次 (Ihlen and Ekman, 2002)。被子植物中由未成熟胚带来的休眠是祖征, 而无休眠和其他休眠类型可能是被子植物中的衍征 (Forbis *et al.*, 2002)。

3.4 繁育系统

Goodwillie (1999) 基于 nr DNA ITS 构建了 *Lianthus* sect. *Leptosiphon* 组 9 个种 23 个居群的系统发育, 结果发现该组 9 个种从异交向自交进化至少发生 3 次。Church (2003) 基于 nr DNA ITS 和 cpDNA *trnL* 序列重建了茜草科 (Rubiaceae) *Houstonia* 属及其近缘属的分子系统发育关系, 性状标图的研究结果表明, 自交受精的进化在该谱系内高度易变, 且起源多次。

3.5 传粉生物学

Armbruster 和 Baldwin (1998) 利用 nr DNA ITS 序列和叶绿体 *trnK* 内含子序列重建了黄蓉花属 (*Dalechampia*) 两个组 (sect. *Dalechampia* 和 sect. *Tillifolia*) 的系统发育, 并在树上标示了不同的传粉和形态性状。他们的研究表明, 在 *Dalechampia* 中, 存在从特化的传粉者到泛化的传粉者这一进化趋势, 所有马达加斯加的物种 (位于系统树末端) 均源自一个共同祖先, 该祖先的传粉者为采脂蜂 (resincollecting bee), 而新热带物种 (位于系统树基部) 的传粉者为采香蜂 (fragrance-collecting bee) 和采脂蜂。Manos 等 (2001) 基于 ITS 序列和 *matK* 基因重建的壳斗科 (Fagaceae) 系统发育表明, 风媒传粉在该类群中至少进化 3 次。

3.6 其他性状

其他性状包括染色体 (Krähenbühl *et al.*, 2002) 和地理分布 (Jobson *et al.*, 2003) 等。基于一个 nr DNA ITS 和一个 cpDNA 的基因序列研究表明, 茜草科 (Rubiaceae) *Houstonia* 谱系的辐射伴随着主要树分支上整倍性的基本染色体数递减, 这种染色体丢失也与该物种向美国北部侵殖相关 (Church, 2003)。

3.7 系统发育方法应用潜力举例

系统发育方法最有应用潜力的一个方面是通过标示系列事件在系统发育树上以推断因果关系,即这些性状间的相关性。Givnish (1982) 对裸子植物的相依分析 (contingency analysis) 结果表明,肉质种子与雌雄异株间有较强的相关性。Givnish (1982) 进行相依分析时,假设肉质种子和雌雄异株的每一个事件都代表着独立进化事件,Donoghue (1989) 认为 Givnish 的假设是不成立的,当他利用 Maddison (1990) 的系统发育方法进行检验时,由于肉质种子和雌雄异株间有较强的相关性,导致分析结果是不确定的。雌雄异株和肉质种子间的强相关性表明二者间可能存在功能相关性,但根据检验 Givnish (1982) 假说的方法、利用 Givnish 的数据不能完成对进化事件顺序的检测。Maddison (1990) 根据 Donoghue (1989) 的大量数据,应用同样的检验方法进行检验时,得出的结果依赖于性状获得的解释,当所有发生在有动物传播的分支上的向雌雄异株的转变都被假设发生在动物传播进化之后时,相关发生的可能性非常低 ($P = 0.018$)。Schiedea 中的二态性 (dimorphism) 分布显示出与上述相同的问题 (Weller *et al.*, 1995)。Schiedea 谱系中有二态性进化的两分支的一个分支上,所有的性状重建都明确显示,向二态性转化发生在分支基部;二态性进化成因的开关假说——湿地向干旱生境转化发生在二态性进化的同一个分支上,这造成不能确定哪一个转化先发生。在具二态性进化的另一个分支上,不确定的向二态性转化次数使推断关于生境的因果关系变得非常困难。一个明确的向干旱生境转化出现在仅包括两性花物种的第三分支上,表明生态转换并不总带来二态性进化 (Weller *et al.*, 1995)。Frumhoff 和 Reeve (1994) 认为只有性状间的选择性相关较弱时,系统发育方法才可以帮助确定历史事件的进化顺序。

4. 我国基于系统发育方法分析性状进化的研究概况

尽管相对于国外来说,我国利用系统发育方法分析性状进化的起步较晚,但我国学者近期对该领域部分内容进行过总结和介绍 (桑涛和徐炳声, 1996; 何亚平和刘健全, 2003; 任明迅和张大勇, 2004; 田欣和李德铎, 2004; 钟扬等, 2004; 汤彦承和路安民, 2005), 且已开展许多工作。Liu 等 (2002) 对小檗科 (Berberidaceae) 足叶草属组 (*Podophyllum* group) 具有不同繁育系统的种类进行了分子系统发育构建,发现自交在该类群中不同的地理分布区域:北美和青藏高原同时出现了 2 次。何亚平和刘健全 (2003) 引用其未发表的资料说明,在已构建的龙胆科龙胆族獐牙菜亚族 (*Swertia* subfamily) 分子系统发育树上 (Liu *et al.*, 2001), 选择部分物种进行了繁育系统研究,结果发现自交性状位于几个独立的分支上,表明在该类群物种多样化的历史发生过程中,自交起源于异交,且是多次的。王玉金等 (2004) 的研究结果表明,垫状这一特殊形态在点地梅属内是多次发生的,这些垫状种类之间没有系统发生上的联系,它们分别在青藏高原和欧洲山地为适应高原隆升和伴随的气候变化趋同演化而来。另外,我国学者在相近领域 (如基因进化) 也开展了大量研究工作,如 Wei 和 Wang (2004) 基于克隆和基因谱系分析,探讨了核 *4CL* 和 *rDNA* 的 *ITS* 这 2 个基因家族的进化式样及规律; Chen 等 (2005) 分析了被子植物中 *SQUA* 基因及其适应性进化问题。