植物学通报 *Chinese Bulletin of Botany* 2007, **24** (1): 87–98, www.chinbullbotany.com

·研究论文·

铁线莲属尾叶铁线莲组(毛茛科)基于形态学证据的分支系统学

孙诚, 谢磊*, 李良千

中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093

摘要 选取铁线莲属 (*Clematis*) 尾叶铁线莲组(sect. *Campanella*)中37个种以及西南铁线莲组 (sect. *Bebaeanthera*) 中的2个种为内类群, 以*Clematis alternata*作为外类群, 通过对全世界10个标本馆的近2 000份腊叶标本的形态学特征统计, 选取了35个性状进行编码, 利用PAUP 4.0 beta 10 软件进行系统发育重建。通过最简约法(maximum parsimony)分析共得到182棵最简约分支树, 树长为182步, 一致性指数(*CI*)=0.385, 保持性指数(*RI*)=0.685。结果表明: (1)尾叶铁线莲组并非是一个单系类群; (2)以花序发生位置这一性状建立的sect. *Bebaeanthera*不能成立, 应并入尾叶铁线莲组; (3)本研究结果不支持在尾叶铁线莲组中建立subsect. *Henryianae*或ser. *Henryianae*; (4) *C. ranunculoides*等萼片外面具纵翅的一群植物与本组中萼片红色的种类*C. lasiandra*和*C. dasyandra*有较近的亲缘关系; (5)*C. otophora*、*C. pogonandra*、*C. repens*和*C. barbellata*等几个种聚为一支, 且支持率很高, 它们具有一系列的共衍征, 即萼片质地较厚, 花丝扁平, 宽条形, 被短柔毛, 花药被黄色短毛, 药隔先端凸起, 因此不支持建立Ser. *Pogonandrae*; (6)本组中非洲分布的2个种无论从形态上还是从地理分布和生境上都十分特殊, 是本组植物的特化类群。

关键词 分支系统学, 铁线莲属, 形态学, 系统发育, 尾叶铁线莲组

孙诚, 谢磊, 李良千 (2007). 铁线莲属尾叶铁线莲组(毛茛科)基于形态学证据的分支系统学研究. 植物学通报 **24**, 87–98.

铁线莲属(*Clematis* L.)是毛茛科(Ranunculaceae)中的一个大属, 全世界约有230-350种(Tamura, 1955, 1967, 1987, 1995; Johnson, 1997; 王文采, 1998; 王文采和李良千, 2005), 广泛分布于除南极洲外的各大洲。我国有铁线莲属植物140多种, 全国各地均有分布(Wang and Bartholomew, 2001)。尾叶铁线莲组sect. *Campanella*是铁线莲属中种类最多并且变异式样相当复杂的一群, 据文献记载, 本组植物约40种, 主要分布在亚洲亚热带至温带地区, 少数种类分布至亚洲及非洲的热带地区(图1)(Tamura, 1995; Johnson, 1997; Grey-Wilson, 2000; Wang and Bartholomew, 2001)。该组植物的特征十分明显: 花钟状, 萼片直立, 雄蕊被毛, 多数种类叶非全缘, 幼苗叶互生, 子叶出土萌发(Essig, 1991)。

Koehne(1893)首次将尾叶铁线莲组植物作为一个独立的分类实体进行了明确的界定。他将这群植物在sect. *Viorna* 下建立了 subsect. *Connatae*。Tamura 在 1987 年将其提升为组, 即 sect. *Campanella*; 同时, 他还将互叶铁线莲 *Clematis alternata* 独立成属 *Archiclematis*。他认为该种与尾叶铁线莲组植物近缘, 并且非常原始, 故推论尾叶铁线莲组植物是铁线莲属中最原始的类型。Johnson于1997年出版了铁线莲属的专著, 在专著中他将这一群植物组成 sect. *Connatae* (Koehne) M. Johnson。但是根据命名法规规定的同一等级分类学名称的优先原则, 该名称出现晚于 sect. *Campanella*, 故本文采用 Tamura 提出的组名。Johnson(1997)在其专著中将该组进一步划分为3个亚组: subsect. *Connatae*、subsect. *Henryanae*

收稿日期: 2006-04-06; **接受日期**: 2006-06-02
基金项目: 国家自然科学基金(No. 30470126)
* **通讯作者**。E-mail: xielei@ibcas.ac.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

(Tamura) M. Johnson和subsect. *Aethusifoliae* (Serov) M. Johnson。我国学者王文采近年来对铁线莲属进行了大量的研究工作, 对铁线莲属系统进行了较为系统的分类学修订(王文采, 1993, 1998, 1999, 2000a, 2000b, 2000c, 2001a, 2001b; Wang et al., 1995)。在1998年的一次重要修订中, 他将这一群植物作为sect. *Viorna*的一个亚组subsect. *Connatae*处理, 并进一步划分为4个系: ser. *Connatae* Koehne ex Rehd. et Wils.、ser. *Acutangulae* W. T. Wang、ser. *Pogonandrae* W. T. Wang和ser. *Pseudopogonandra* W. T. Wang。王文采和李良千(2005)在最新修订的铁线莲属分类系统中将这一群植物作为sect. *Viorna*下的一个亚组subsect. *Connatae*, 并分为5个系: ser. 1. *Connatae*, ser. 2. *Pogonandrae*, ser. 3. *Grandiflorae*, ser. 4. *Acutangulae*, ser. 5. *Aethusifoliae*。

近十几年中, 利用分子序列和(或)形态性状结合分支系统学的原理和方法重建类群系统发育的工作在植物系统学研究中占据了重要地位。许多关于毛茛科属间的分子系统学研究相继开展(Jensen, 1993; Hoot, 1995; Jensen, 1995; Jensen et al., 1995; Johansson, 1995; Kosuge et al., 1995; Loconte et al., 1995; Ehrendorfer and Samuel, 2001)。但是, 由于铁线莲属种类众多, 变异式样复杂多样, 且分布广泛, 因此对该属全面的基于分子证据及形态学证据的分支系统学研究十分有限。对于sect. *Campanella*的分支系统学工作还未曾开展。

由于该类群在铁线莲属中作为组还是亚组, 不同学者有不同观点。本文为了研究方便, 采用Tamura(1987, 1995)的分类系统, 将这一类群作为一个组进行研究。

尾叶铁线莲组的系统学研究还存在着以下一些问题: (1)一些种类, 如*C. pseudopogonandra* Finet et Gagnep.等, 是否应并入尾叶铁线莲组, 不同学者有不同的看法; (2)尾叶铁线莲组, 植物的种间系统发育关系的研究还十分有限; (3)尾叶铁线莲组的组下划分, 不同学者之间还存在争议; (4)对于该组植物形态性状及性状组合的系统学意义的阐述还不十分明确。

本研究在对大量标本进行形态性状统计分析的基础上, 结合野外观察, 采用分支系统学方法, 利用分支系统学分析软件, 对尾叶铁线莲组及其近缘类群进行系统发育分析。本研究主要解决以下问题: (1) 尾叶铁线莲组是否是一个单系类群; (2) 哪些形态性状对本组系统发育重建具有重要意义; (3) 尾叶铁线莲组组下种间系统发育关系如何。以上问题的阐明将为调整本组组下分类提供一定的依据。

1 材料与方法

1.1 材料

用于分支分析的植物材料主要来源于腊叶标本, 以野外活体植物观察作为补充。用于分析统计的近2 000份标本来自以下标本馆: 英国爱丁堡皇家植物园标本馆(E); 美国哈佛大学Gray标本馆(GH); 中国科学院华南植物园标本馆(IBSC); 英国邱皇家植物园标本馆(K); 中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN); 江苏省中国科学院植物研究所标本馆(NAS); 法国巴黎自然历史博物馆显花植物标本室(P); 中国科学院植物研究所标本馆(PE); 四川大学生物系标本馆(SZ); 美国Smithsonian研究所标本馆(US)。本研究所涉及类群的凭证标本见表1。

1.2 内类群和外类群的选择

1.2.1 内类群的选取

选取了尾叶铁线莲组37个种, 这些种类包含了全组所有类型, 并且涵盖了本组整个分布区域。另外, 内类群包括了存在争议的sect. *Bebaeanthera*中的2个种(王文采, 2001a): *C. pseudopogonandra* 和 *C. barbellata* Edgew.。

1.2.2 外类群的选取

外类群的选择目的主要是用于性状的极性分析, 为系统发育树置根。在分支分析中, 外类群一般选择与所研究的内类群关系紧密的类群。在实际操作过程中, 一般选取与内类群亲缘关系最近的姊妹群作为外类群。虽然对于*C. alternata*的演化水平不同学者持不同观点, 但是多数研究者都认为*C. alternata*与尾叶铁线莲组植物亲缘关系密切(Tamura, 1995; Yang and Moore, 1998;

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

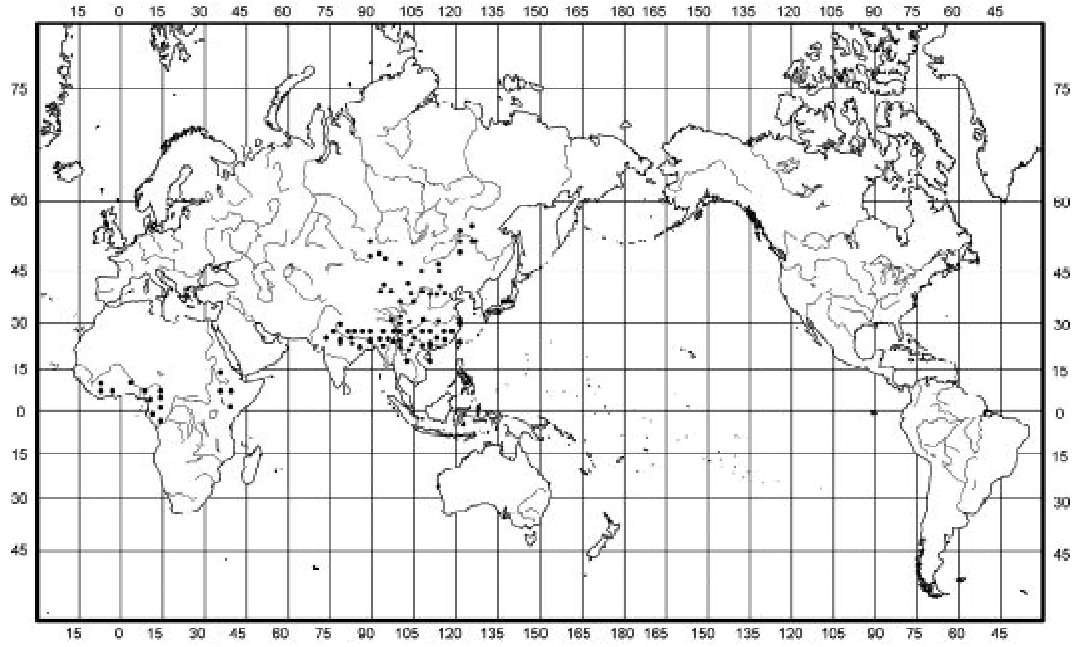


图1 尾叶铁线莲组的分布

Figure 1 Distribution of sect. *Campanella*

王文采和李良千, 2005)。所以本文选取该种作为分支分析的外类群。

1.3 性状、性状编码及分支分析

通过对尾叶铁线莲组及其相关类群标本的整理和研究, 选定35个形态性状进行分支分析。所有多态性状均为无序多态性状, 缺失性状用“？”表示, 分析时对所有性状平均加权处理。性状选取及编码和分支数据矩阵见表2和表3。对于数据矩阵, 利用PAUP 4.0 beta 10软件(Swofford, 2002)对数据矩阵进行分析, 通过最简约法(maximum parsimony), 采用启发式搜索(heuristic search)策略, 启发式搜索采取1 000次随机序列加入, 最后得到最大简约树(most parsimonious cladogram)。最简约分支图的可靠性通过一致性指数(*CI*)和保持性指数(*RI*)来评价, *CI* 值和 *RI* 值越大, 分支图的可靠性越大。分支图的每一分支的可信度通过靴带(bootstrap)分析来检验, 分析中随机抽取1 000次重复用来计算各个分支的支持率(Felsenstein, 1985)。

2 实验结果

根据形态学性状统计数据, 利用PAUP 4.0 beta 10软件对数据矩阵进行分析, 通过最简约法分析共得到182棵最简约分支树, 树长为182步, 一致性指数(*CI*)=0.385, 保持性指数(*RI*)=0.685。从这些最简约分支树的严格一致树(图2)可以得出, (1)尾叶铁线莲组并不是一个单系类群; (2)sect. *Bebaeanthera* 中的2个种, *C. pseudopogonandra*和*C. barbellata*, 与*C. otophora*群植物紧密聚为一支; (3)分支树的分辨率不高, 大多数种类无法区分, 只有非洲的2个种和*C. otophora* Franch. ex Finet & Gagnep.及其近缘类群的2个分支有较高的支持率; (4)从带有步长的一棵最简约分支树(图3)上看, 非洲的*C. longicauda* Steud. ex A. Rich.和*C. grandiflora* DC.一支、萼片外面具翅的 *C. ranunculoides* 群

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

表1　凭证标本信息

Table 1　Information of populations of species used in data matrix

No.	Name of species	Origin	Voucher*	Determined by
1	*Clematis henryi* Oliver	Wenshan, Yunnan	Tsai Hse-Tao 51687 (PE)	Wang Wen-Tsai
2	*C. morii* Hayata	Taiwan	H. H. Bartlett 6344 (US)	Wang Wen-Tsai
3	*C. acuminata* DC.	India	A. E. Asmastou 581 (GH)	Wang Wen-Tsai
4	*C. siamensis* Drummond et Craib	Zhenkang, Yunnan	Wang Chi-Wu 72362 (PE)	Wang Wen-Tsai
5	*C. yunnanensis* Franch.	Binchuan, Yunnan	Liou Tchen-Ngo 17847 (IBSC)	Wang Wen-Tsai
6	*C. clarkeana* Lévl. et Vant.	Langdai, Guizhou	Tsiang Ying 9492 (NAS)	Wang Wen-Tsai
7	*C. urophylla* Franch.	Malipo, Yunnan	Feng Kuo-Mei 12682 (PE)	Wang Wen-Tsai
8	*C. kockiana* Schneid.	Dali, Yunnan	Liou Tchen-Ngo 23007 (PE)	Wang Wen-Tsai
9	*C. teretipes* W.T. Wang	Leibo, Sichuan	Cao Ching-Sen et al. 117518 (PE)	Wang Wen-Tsai
10	*C. hainanensis* W.T. Wang	Baisha, Hainan	Lau S. K. 25440 (PE)	Wang Wen-Tsai
11	*C. nainitalensis* W.T. Wang	India	M. R. Ahuja s. n. (PE)	Wang Wen-Tsai
12	*C. qingchengshanica* W.T. Wang	Dujiangyan, Sichuan	Wang Tso-Ping 10009 (PE)	Wang Wen-Tsai
13	*C. leschenaultiana* DC.	Wenshan, Yunnan	Tsai Hse-Tao 51652 (IBSC)	Wang Wen-Tsai
14	*C. roylei* Rehd.	India	Manbhum, J. Campbell 188 (P)	Wang Wen-Tsai
15	*C. rehderiana* Craib	D**ê**q**ê**n, Yunnan	Xie Lei DQ11 (PE)	Xie Lei
16	*C. chiupehensis* M.Y. Fang	Shuangbai, Yunnan	Yin Wen-Qing 571 (PE)	Fang Ming-Yuan
17	*C. buchananiana* DC.	Songming, Yunnan	Qiu Bing-Yun 55018 (PE)	Wang Wen-Tsai
18	*C. staintonii* W.T. Wang	Nepal	Stainton et al. 5962 (US)	Wang Wen-Tsai
19	*C. grewiaeflora* DC.	Gyirong, Xizang	Jiang Su, Zhao Cong-Fu 0393 (PE)	Wang Wen-Tsai
20	*C. connata* DC.	Binchuan, Yunnan	Liou Tchen-Ngo 22057 (PE)	Wang Wen-Tsai
21	*C. lasiandra* Maxim.	Lijiang, Yunnan	Feng Kuo-Mei 21088 (PE)	Wang Wen-Tsai
22	*C. dasyandra* Maxim.	Pingwu, Sichuan	Tsiang Hsing-Lin 10694 (IBSC, NAS, SZ)	Wang Wen-Tsai

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

续表1 (Continue)

No.	Name of species	Origin	Voucher*	Determined by
23	*C. ranunculoides* Franch.	Kunming, Yunnan	Liou Tchen-Ngo 19399 (PE)	Wang Wen-Tsai
24	*C. yuanjiangensis* W.T. Wang	Kunming, Yunnan	Liou Tchen-Ngo 14641 (PE)	Wang Wen-Tsai
25	*C. pterantha* Dunn	Simao, Yunnan	A. Henry 12452 (PE)	Wang Wen-Tsai
26	*C. pinchuanensis* W.T. Wang et M.Y. Fang	Binchuan, Yunnan	Liou Tchen-Ngo 22249 (PE)	Wang Wen-Tsai
27	*C. repens* Finet et Gagnep.	Qiaojia, Yunnan	Sun Bi-Sin et al. 0947 (PE, IBSC)	Wang Wen-Tsai
28	*C. kweichowensis* Péi	Zhenxiong, Yunnan	Yü Ping-Hua 1125 (PE, IBSC)	Wang Wen-Tsai
29	*C. yui* W.T. Wang	Gongshan, Yunnan	Yü Te-Tsun 21007 (PE)	Wang Wen-Tsai
30	*C. pogonandra* Maxim.	Emeishan, Sichuan	Sino-Russia Yunnan Exped. 2427 (IBSC, PE)	Wang Wen-Tsai
31	*C. shenlungchiaensis* M.Y. Fang	Shennongjia, Hubei	Shennongjia Pl. Exped. 10720 (PE)	Fang Ming-Yuan
32	*C. hupehensis* Hemsley et Wilson	Shennongjia, Hubei	Wilson 2548 (PE)	Wang Wen-Tsai
33	*C. otophora* Franch. ex Finet et Gagnep.	Wushan, Chongqing	Yang Guang-Hui 59871 (PE)	Wang Wen-Tsai
34	*C. pseudootophora* M.Y. Fang	Jiangkou, Guizhou	Sino-American Guizhou Exped. 954 (GH)	Wang Wen-Tsai
35	*C. aethusifolia* Turcz.	Chicheng, Hebei	Wang Chi-Wu 60683 (PE)	Wang Wen-Tsai
36	*C. longicauda* Steud. ex A. Rich.	Kenya	Gardner 15476 (K)	Wang Wen-Tsai
37	*C. grandiflora* DC.	Angola	Gossweiler 4460 (K)	Wang Wen-Tsai
38	*C. pseudopogonandra* Finet et Gagnep.	Jinchuan, Sichuan	Lin Xin 77958 (PE)	Fang Ming-Yuan
39	*C. barbellata* Edgew.	India	J. R. Drummond 1136 (K)	Xie Lei
40	*C. alternata* Kitam. et Tamura	Gyirong, Xizang	Qinghai-Xizang Exped. 6320 (PE)	Wang Wen-Tsai

* PE: Herbarium of Chinese Academy of Sciences; GH: Herbarium of Harvard University; US: Herbarium of Smithsonian Institution; IBSC: Herbarium of South China Botanical Garden; P: Herbarium of Muséum National d'Histoire Naturelle; K: Herbarium of Royal Botanic Gardens Kew; NAS: Herbarium of Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences; SZ: Herbarium of Sichuan University.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

表2 形态性状及编码

Table 2 Morphological characters and scoring of states

No.	Character	Character states and their code numbers
1	Habit	Erect(0); erect-climbing(1); climbing(2)
2	Stem	Woody(0); herbaceous(1)
3	Branch indumentum	Glabrous(0); pubescent(1); pubescent to puberulous(2)
4	Phyllotaxy	Alternate(0); alternate and opposite(1); opposite(2)
5	Leaf type	Single(0); ternate(1); pinnate(2); biternate or bipinnate(3)
6	Pair of opposite petioles	Not connate(0); dilate-connate(1); connate(2)
7	Leaflet number	Single(0); trifoliate(1); pentafoliate(2); 7–9 (3); more than 9(4)
8	Texture of leafblades	Papery(0); subcoriaceous(1); coriaceous(2)
9	Shape of leaflets	Palmate(0); ovate(1); ellipse-orbicular (2); ovate-lanceolate (3); lanceolate (4); pinnatisect(5)
10	Lateral leaflet	Dentate(0); denticulate(1); sparsely denticulate- entire (2); entire(3); 2-3-5 lobes(4)
11	Indumentum of abaxial leafblades	Glabrous(0); hairy only along veins(1); hairy throughout leaf blades (2)
12	Indumentum of adaxial leafblades	Glabrous(0); hairy only along veins(1); hairy throughout leaf blades (2)
13	Inflorescense	From leaf axils or apex of current year's branches (0); from axillary buds of older branches (1)
14	Type of inflorescence	Cyme of more than 7 flowers (0); cyme of 1–5 flowers (1); axillary single flower (2); fasciculate(3)
15	Peduncle indumentum	Glabrous(0); spreading puberulous(1); appressed puberulous(2); velutinous (3)
16	Sepal color	Greenish white(0); yellow(1); red or purple(2)
17	Sepals	Smooth (0); abaxially with wings(1); ribbed(2)
18	Indumentum of abaxial sepals	Glabrous (0); hairy(1)
19	Indumentum of adaxial sepals	Glabrous (0); hairy only on apex(1); hairy (2)
20	Sepal length	0–15 mm(0); 15–36 mm(1); >36 mm(2)
21	Sepal width	0–8 mm(0); 8–12 mm(1); >12 mm(2)
22	Sepal length/width	0–2(0); 2–3.5(1); >3.5(2)
23	Shape of sepal apex	Obtuse(0); acute(1); acuminate(2)
24	Sepal length/stamen length	0–1.8(0); >1.8(1)
25	Stamen length	0–10 mm(0); 10–20 mm(1); >20 mm(2)
26	Filament	Linear (0); wide linear (1); filiform (2)
27	Indumentum of filaments	Densely puberulous (0); sparsely puberulous(1); puberulous at lower part (2); densely velutinous(3)
28	Shape of anthers	Narrow oblong (0); linear(1)
29	Anther length	0–3 mm(0); >3mm(1)
30	Anther indumentum	Glabrous (0); hairy only along connectives (1); hairy (2)
31	Connectives	Obtuse(0); apiculate(1)
32	Ovaries indumentum	Hairy(0); glabrous (1)
33	Persistent style length	0–60 mm(0); >80 mm(1)
34	Achene length	0–4 mm(0); >4 mm(1)
35	Achene width	0–2 mm(0); >2 mm(1)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

表3 尾叶铁线莲组及其近缘类群分支分析的性状数据矩阵

Table 3 The data matrix of 40 species and 35 morphological characters used for construction of cladistic trees

No.	Species examined	Code numbers of character states
1	*Clematis henryi* Oliver	21120000320001000100011010000000000
2	*C. morii* Hayata	21121010320001000100011010000000001
3	*C. acuminata* DC.	21121010311001000110012010000000000
4	*C. siamensis* Drummond et Craib	21121010112100100110011010001000000
5	*C. yunnanensis* Franch.	21121010411001000100012010000000000
6	*C. clarkeana* Lévl. et Vant.	21021010331101000000011010000000000
7	*C. urophylla* Franch.	21121010111101200111022110000000000
8	*C. kockiana* Schneid.	21121010111101200100011010000000000
9	*C. teretipes* W.T. Wang	21021010111001200100011010001000000
10	*C. hainanensis* W.T. Wang	21121011111201200120012010011010000
11	*C. nainitalensis* W.T. Wang	21121010111101200110011010011000??
12	*C. qingchengshanica* W.T. Wang	21121011130001200100011010000000??
13	*C. leschenaultiana* DC.	21221010112201100111011010001000010
14	*C. roylei* Rehd.	21123040102200110100011010000000001
15	*C. rehderiana* Craib	21123030002200110100011010000000001
16	*C. chiupehensis* M.Y. Fang	21220000202201200110021000000000000
17	*C. buchananiana* DC.	21222020102200210111021010011000001
18	*C. staintonii* W.T. Wang	21222020111201210110011010011000??
19	*C. grewiaeflora* DC.	21222020102200210111011010011000001
20	*C. connata* DC.	20102220111000010111021010011000000
21	*C. lasiandra* Maxim.	21123140311011200100111010000100000
22	*C. dasyandra* Maxim.	21022020301201120120011010000101O??
23	*C. ranunculoides* Franch.	10113030102201121110000000000100000
24	*C. yuanjiangensis* W.T. Wang	10111012332201121110000000000001000??
25	*C. pterantha* Dunn	10021010310001121010000000000001000??
26	*C. pinchuanensis* W.T. Wang et M.Y. Fang	00220000002201221110000000000100000
27	*C. repens* Finet et Gagnep.	21120000340001010011012011301210000
28	*C. kweichowensis* Péi	21120001130001010011012011301210000
29	*C. yui* W.T. Wang	21020001130001010011112011301110O??
30	*C. pogonandra* Maxim.	21121010331102010011012011301210010
31	*C. shenlungchiaensis* M.Y. Fang	21121010342202110011012011301210O??
32	*C. hupehensis* Hemsley et Wilson	21022030130001010011012011301210O??
33	*C. otophora* Franch. ex Finet et Gagnep.	21021210310201010011112011301210010
34	*C. pseudootophora* M.Y. Fang	21021110310001010011112011301210010
35	*C. aethusifolia* Turcz.	20123040540001110000021000100000001
36	*C. longicauda* Steud. ex A. Rich.	21222021112201302102201022201000100
37	*C. grandiflora* DC.	21122021112001302102201022201000100
38	*C. pseudopogonandra* Finet et Gagnep.	21123040341113120011112011301210001
39	*C. barbellata* Edgew.	21121010301013110011112011301210001
40	*C. alternata* Kitam. et Tamura	21200000042201120111011010000000??

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

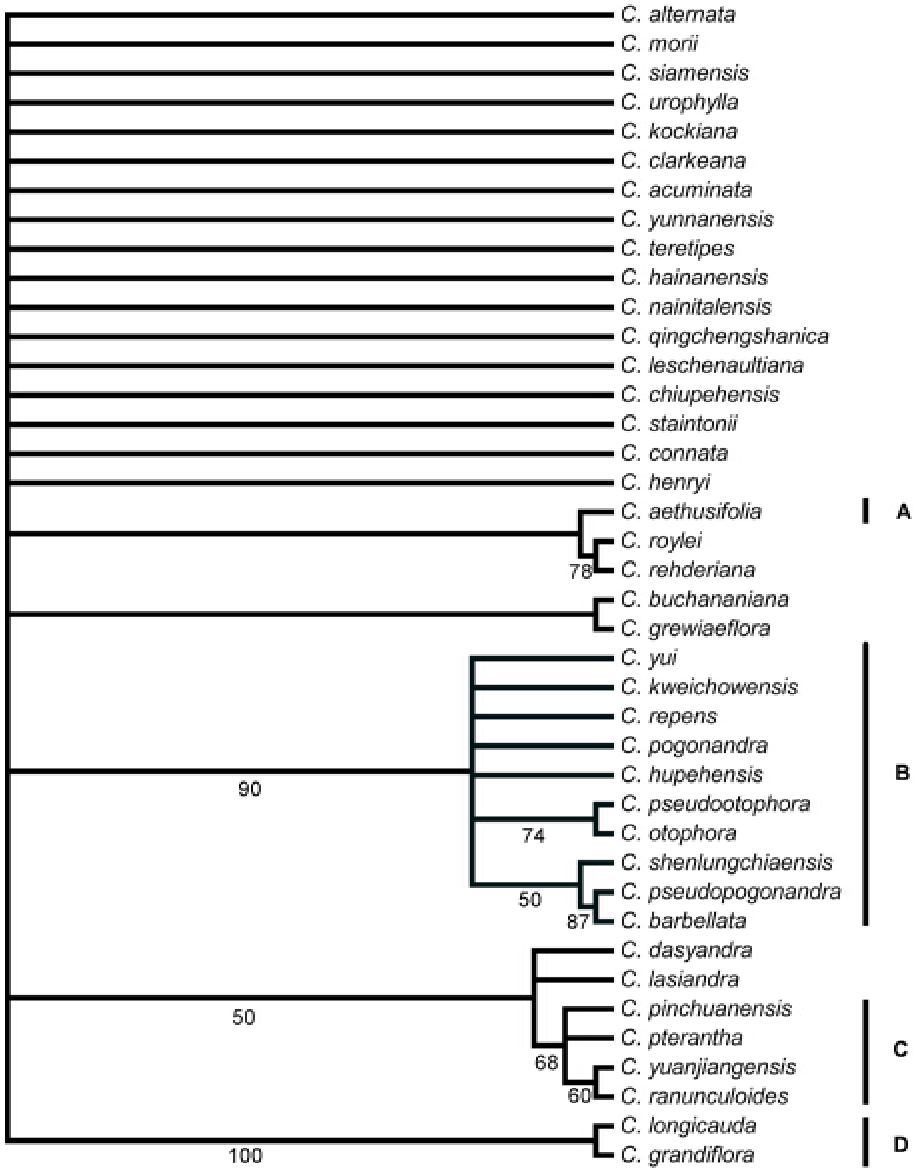


图2　根据尾叶铁线莲组及其相关类群的外部形态性状数据矩阵得到的182棵最简约树的严格一致树 (分支上的数字表示支持强度)

Figure 2　Strict consensus cladogram of 182 most parsimonious trees calculated by heuristic search based on the data matrix of morphological characters of *Campanella* and related taxa (Numbers under branches indicate bootstrap values)

一支、花药被毛花丝宽条形药隔凸起的*C. otophora***群一支的分支较长, 演化水平较高。**

3 讨论

Tamura (1987, 1995)**承认了**sect. *Bebaeanthera*, **该组包括**4**个种**: *C. barbellata*、*C. japonica* Thunb.、*C. obvallata* (Ohwi) Tamura**和***C. tosaensis* Makino。**这一组植物形态特征与尾叶铁线莲组植物相似, 区别在于其花序从老枝的腋芽发出, 而不是从当年生枝条的叶腋或枝顶发出。但是**Tamura**并没有提到***C. pseudopogonandra***这个种及其归属问题。**Johnson

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

(1997)将*C. pseudopogonandra*归入尾叶铁线莲组中, 而sect. *Bebaeanthera*中只包括Tamura(1987, 1995)承认的4种植物。王文采(2001a)纠正了Johnson的错误, 指出*C. psudopogonandra*的花序是从老枝的腋芽发出, 显然应归入sect. *Bebaeanthera*, 而不应归入尾叶铁线莲组中。从本文结果看(图2, 图3), *C. pseudopogonandra*与*C. barbellata*为最近姊妹群(图2C), 但是这2个种却紧密地与*C. otophora*等一群植物聚为一支。从形态性状来看, 这一群植物具有许多共衍征(synapomorphy): 萼片质地较厚, 先端渐尖; 花丝扁平, 宽条形, 被短柔毛; 花药被黄色短毛(*C. yui*除外); 药隔先端凸起。所以, *C. pseudopogonandra*和*C. barbellata*与尾叶铁线莲组中的*C. otophora*群近缘, 仅凭花序的形态将其分开独立成为组是不恰当的。

Yang 和 Huang (1992)认为*C. morii* Hayata与*C. henryi* Oliver除了小叶数目不同外, 其他特征几乎无法区别, 如花粉特征、茎部、叶部切片特征等, 因此将*C. morii*降为*C. henryi*的变种。而Johnson(1997)建立的subsect. *Henryianae* 中只包括了 *C. henryi*, 而将 *C. morii* 置于最大的亚组subsect. *Connatae* 中。王文采和李良千(2005)则认为*C. henryi*和*C. morii*不宜独立成亚组或系。本研究表明, *C. henryi* 与 *C. morii* 是最近的姊妹群(图3), 将*C. morii*处理为*C. henryi*的变种也是可以接受的。Johnson 将这 2 种植物分开置于不同的亚组中是不合理的。另外从严格一致树上可以看出, *C. henryi*和*C. morii*与大多数ser. *Connatae* (王文采和李良千, 2005)中的其他植物无法区分, 因此不应建立subsect. *Henryianae* 或ser. *Henryianae*。

王文采(1993)将 *C. ranunculoides* 和 *C. pinchuanensis* W. T. Wang et M. Y. Fang等几个种分出建立ser. *Acutangulae*, 这一群植物的主要形态特征是萼片红色, 外面具 2～4 条纵翅。从分支分析得到的结果来看(图2D), 该系中的所有植物聚为一支而且有较高的支持率。这些植物又与本组另外2个萼片红色的种类 *C. lasiandra* Maxim.和 *C. dasyandra* Maxim.聚在一起而与其他种类区分开。从带有支长的最大简约树(图3)上看, 这一群植物的分支较长, 共衍征较多(直立草本; 萼片红色、先端钝、外面具纵翅), 故将这一群植物建立系或亚组以和本组其他植物区分的观点是可以接受 的 。

Johnson(1997)、王文采和李良千(2005)的分类系统都将 *C. aethusifolia* 独立出来与其它种类区别。从本文的研究结果来看, *C. aethusifolia*与*C. rehderiana* 和 *C. roylei* 近缘(图 2A), 不宜独立成亚组或系。

本研究表明, *C. otophora*、*C. pogonandra* Maxim.、*C. repens* 和 *C. barbellata* 等几个种聚为一支且支持率非常高。这是由于它们具有一系列的共衍征: 萼片质地较厚, 先端渐尖; 花丝扁平, 宽条形, 被短柔毛; 花药被黄色短毛(*C. yui* W. T. Wang除外); 药隔先端凸起。这些种的花部形态特征十分相似, 仅有 *C. yui* 一个种花药无毛与其它种类略有不同。王文采(1998)根据花序为单花腋生、不具总苞片这对性状将*C. pogonandra*和*C. shenlungchiaensis* M.Y. Fang 2种分出建立ser. *Pogonandrae*, 而将*C. otophora*和*C. repens*等种类置于ser. *Connata*中。本研究并不支持这样的划分, 因为 *C. pogonandra* 和 *C. shenlungchiaensis* 2种与*C. otophora*和*C. repens*等种类在分支树上是无法区分的。

非洲分布的2个种*C. longicauda*和*C. grandiflora*, 形态特征和地理分布十分特殊。它们体形巨大, 为大型木质藤本; 全株密被展开的柔毛; 腋生聚伞花序常具三花; 花大, 直径在4 cm左右; 萼片外面具5~7条纵向的肋状的凸起; 雄蕊花丝细长, 丝形, 下部密被长柔毛; 瘦果宿存, 花柱长达10 cm以上; 分布于非洲东部和西部地区。这些特殊性可区别于本组其它植物。在本研究的分支图上看(图2D), 这2个种以100%的支持率与本组其它植物分开。所以本文结果支持王文采(2000)建立的ser. *Grandiflorae*。

综上所述, 本研究可以得出以下结论: (1)尾叶铁线莲组并非是一个单系类群; (2)以花序发生位置这一性状建立的sect. *Bebaeanthera*不能成立, 该组应并入尾叶铁线莲组; (3)本文结果支持王文采和李良千(2005)的分类观点, 即不支持建立 subsect. *Henryianae* 或 ser. *Henryianae*; (4)萼片外面具翅的一群与本组中萼片红色

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

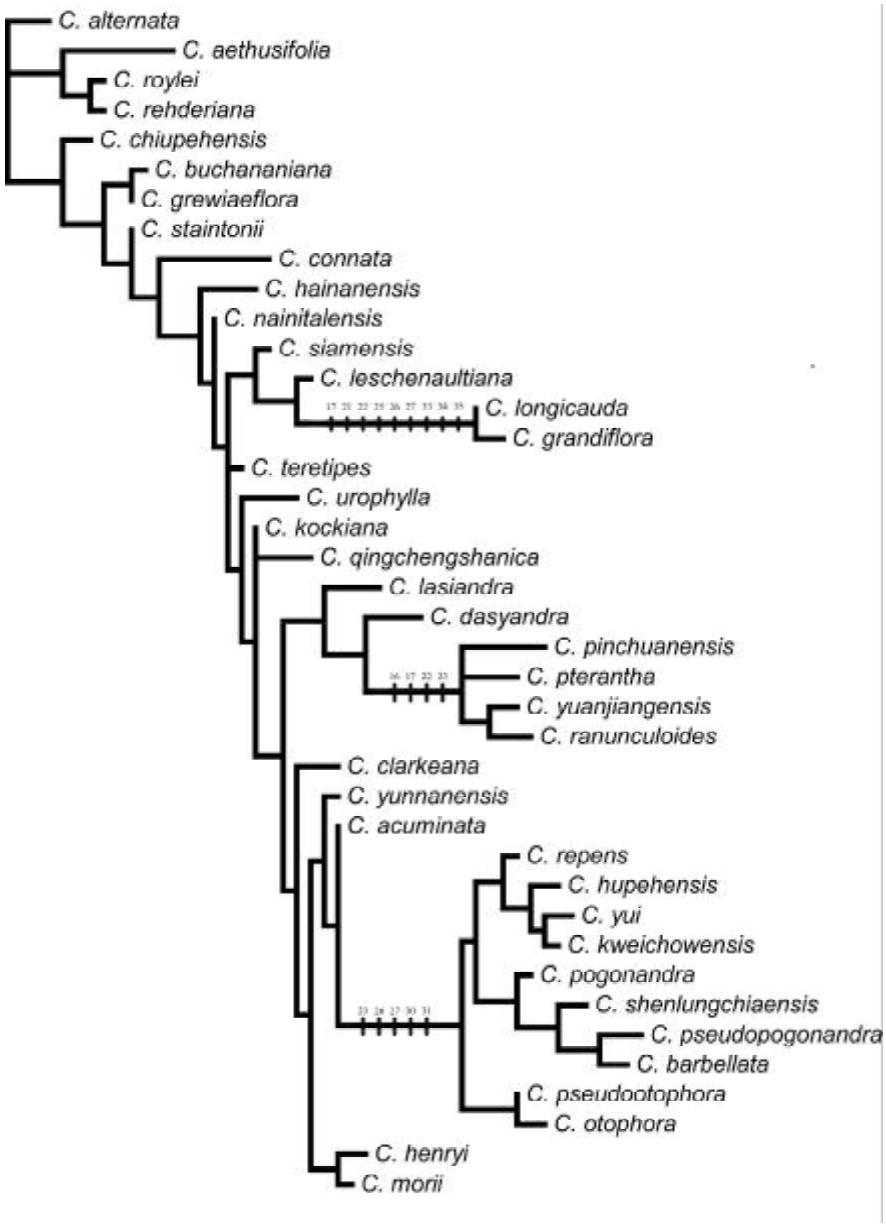


图3 182棵最简约树中的一棵

Figure 3 One of 182 equally most parsimonious trees of *Campanella* and related species
The important clades are defined by apomorphies (with character numbers)

的种类 *C. lasiandra*、*C. dasyandra* **有较近的亲缘关系**; (5) *C. otophora*、*C. pogonandra*、*C. repens* **和** *C. barbellata***等几个种聚为一支且支持率非常高, 它们具有一系列的共衍征**: **萼片质地较厚**, **先端渐尖**; **花丝扁平**, **宽条形**, **被短柔毛**, **花药被黄色短毛**(*C. yui***除外**), **药隔先端凸起**, **所以本文结果不支持王文采**(1998)**建立的** ser. *Pogonandrae*; (6)**本组中非洲分布的** 2 **个种** *C. longicauda***和***C. grandiflora***最为近缘**, **它们无论从形态上还是从地理分布和生境上都十分特殊**, **是本组植物的特化类群。**

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

致谢 感谢王文采院士对本文提出的宝贵意见。

参考文献

王文采 (1993). **中国毛茛科植物小志(十五)**. **植物分类学报 31**, 201-226.

王文采 (1998). **中国毛茛科植物小志(廿二)**. **植物分类学报 36**, 150-172.

王文采 (1999). **中国毛茛科植物小志(廿三)**. **植物分类学报 37**, 209-219.

王文采 (2000a). **铁线莲属研究随记(Ⅰ)**. **植物分类学报 38**, 305-336.

王文采 (2000b). **铁线莲属研究随记(Ⅱ)**. **植物分类学报 38**, 401-429.

王文采 (2000c). **铁线莲属研究随记(Ⅲ)**. **植物分类学报 38**, 497-514.

王文采 (2001a). **铁线莲属研究随记(Ⅳ)**. **植物分类学报 39**, 1-19.

王文采 (2001b). **铁线莲属研究随记(Ⅴ)**. **植物分类学报 39**, 309-336.

王文采, **李良千** (2005). **铁线莲属一新分类系统**. **植物分类学报 43**, 431-488.

Ehrendorfer F, **Samuel R** (2001). Contributions to a molecular phylogeny and systematics of *Anemone* and related genera (Ranunculaceae-*Anemoninae*). *Acta Phytotax Sin* **39**, 293-307.

Essig FB (1991). Seedling morphology in *Clematis* (Ranunculaceae) and its taxonomic implications. *Sida* **14**, 377-390.

Felsenstein J (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* **39**, 783-791.

Grey-Wilson C (2000). *Clematis* the Genus. Portland: Timber Press. pp. 133-152.

Hoot SB (1995). Phylogeny of the Ranunculaceae based on preliminary *atpB*, *rbcL* and 18S nuclear ribosomal DNA sequence data. *Plant Syst Evol* **9**(Suppl), 241-252.

Jensen RK (1993). Chloroplast DNA variation and phylogeny of the Ranunculaceae. *Plant Syst Evol* **187**, 29-49.

Jensen U (1995). Serological legumin data and the phylogeny of the Ranunculaceae. *Plant Syst Evol* **9**(Suppl), 217-228.

Jensen U, Hoot SB, Johansson JT, Kosuge K (1995). Systematics and phylogeny of the Ranunculaceae—a revised family concept on the basis of molecular data. *Plant Syst Evol* **9** (Suppl), 273-280.

Johansson JT (1995). A revised chloroplast DNA phylogeny of the Ranunculaceae. *Plant Syst Evol* **9**(Suppl), 253-262.

Johnson M (1997). Släktet Klematis. Södertälje: Magnus Johnson's Plantskola AB. pp. 287-328.

Koehne E (1893). Deutsche Dendrologie. Stuttgard. pp. 158-158.

Kosuge K, Sawada K, Denda T, Adachi J, Watanabe K (1995). Phylogenetic relationships of some genera in the Ranunculaceae based on alcohol dehydrogenase genes. *Plant Syst Evol* **9**(Suppl), 263-272.

Loconte H, Campbell LM, Stevenson DW (1995). Ordinal and familial relationships of Ranunculid genera. *Plant Syst Evol* **9** (Suppl), 99-118.

Swofford DL (2002). PAUP*, Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4.0b10. Massachusetts: Sinauer Associates.

Tamura M (1955). Systema *Clematidis* Asiae Orientalis. *Sci Rep Osaka Univ* **4**, 43-55.

Tamura M (1967). Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. *Sci Rep Osaka Univ VII* **16**, 21-43.

Tamura M (1987). A classification of genus *Clematis*. *Acta Phytotax Geobot* **38**, 33-44.

Tamura M (1995). *Clematis*. In: Hiepko P, ed. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Vol. 17a(4). Berlin: Duncker und Humbolt. pp. 368-387.

Wang WT, Bartholomew B (2001). *Clematis*. In: Wu ZY, Raven P, eds. Flora of China, Vol. 6. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. pp. 97-165.

Wang WT, Warnock MJ, Zhu GH (1995). Notulae de Ranunculaceis Sinensibus (**XX**). Phytologia **79**, 382-388.

Yang TYA, Huang TC (1992). Additional Remarks of Ranunculaceae in Taiwan. (3) *Clematis* sect. *Viorna* (Reichb.) Prantl. Taiwania **37**, 19-53.

Yang TYA, Moore DM (1998). A revision of *Viorna* group of species (section *Viorna* sensu Prantl) in the genus *Clematis* L. (Ranunculaceae). *Bull Jardin Bot Natl Bel* **68**, 154-172.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119

Cladistic Analysis of *Clematis* sect. *Campanella* Tamura (Ranunculaceae) from Morphological Characteristics

Cheng Sun, Lei Xie*, Liangqian Li

State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Phylogenetic relationships in *Clematis* sect. *Campanella* and related taxa were investigated with morphological data. The data matrix comprised 39 ingroup taxa, of which 2 were members of sect. *Bebaeanthera.* The monotypic sect. *Archiclematis* (*Clematis alternata*) was used as an outgroup. About 2 000 specimens from 10 herbaria were investigated. Vegetative as well as floral characters were used in the research. A cladistic analysis of the morphological matrix, containing 35 characters, resulted in 182 most parsimonious trees (tree length=182, *CI*=0.385, *RI*=0.685). The analysis showed that sect. *Campanella* is not monophyletic, because sect. *Bebaeanthera* is nested within sect. *Campanella* and closely related with *Clematis otophora* and its relatives. ser. *Henryianae* and subsect. *Henryianae*, established by Tamura and Johnson, are not supported by this research. *Clematis ranunculoides* and its allies, with 2 or 4 longitudinal wings along outer sepals, are most closely related to red-flowered species in the section (i.e., *Clematis lasiandra* and *Clematis dasyandra.* ser. *Pogonandrae* are not supported, because they nested with the *C. otophora* group). They share several synapomorphies, such as thicker sepals, flat filaments, hairy anthers, and protruding connectives. Two African species, *Clematis longicauda* and *Clematis grandiflora*, with many specialized traits, are considered as advanced groups in the section.

Key words cladistics, *Clematis*, morphology, phylogeny, sect. *Campanella*

Sun C, **Xie L**, **Li LQ** (2007). Cladistic analysis of *Clematis* sect. *Campanella* Tamura (Ranunculaceae) from morphological characteristics. *Chin Bull Bot* **24**, 87–98.

* Author for correspondence. E-mail: xielei@ibcas.ac.cn

(**责任编辑**: **白羽红**)

2007 国际生物经济大会即将召开

由中华人民共和国科学技术部、天津市人民政府和教育部、农业部、卫生部、国家质量监督检验检疫总局、国家环保总局、国家林业局、国家食品药品监督管理局、国家知识产权局、中国科学院、国家自然科学基金委、国家中医药管理局、中国人民解放军总后勤部，以及联合国教科文组织、联合国粮农组织、联合国工发组织、经济合作与发展组织、世界卫生组织、欧洲委员会等部、委、市和国际组织共同主办的 2007 **国际生物经济大会将于** 2007 **年** 6 **月** 26 － 28 **日在天津举行。**

大会将以 10 **个主题分会，研讨世界各国在发展生物经济宏观管理、生物产业、社会伦理以及法律制度等方面的政策和措施，研究生命科学的各分支学科的最新进展和发展趋势。各分会主题如下**: (1)**生物经济政府高层论坛**; (2)**生命科学前沿进展**; (3)**农业生物技术**; (4)**生物医药技术**; (5)**中医药与传统医学**; (6)**工业与环境生物技术**; (7)**能源生物技术**; (8)**生物资源**; (9)**生物、药物与食品安全**; (10)**生物技术产业。**

同时，大会组委会为参展公司提供一个产品展览的理想的国际平台，帮助参展公司或研究机构提升产品知名度，与战略性伙伴建立更广泛的业务联系，拓展网上业务。

欢迎有关单位派代表参会，欢迎公司参展。

会议联系方式: **中国生物技术发展中心 北京海淀区皂君庙乙** 7 **号(北京** 8118 **信箱)** **邮编**: 100081 **联系人**: **付红波**
电话: +86-10-62194572 **传真**: +86-10-62114106 E-mail: bioeco@cncbd.org.cn **网址**: www.cncbd.org.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-119