

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201609036

引文格式: 杨丽娥, 孟盈, 聂泽龙, 等. 中国茜草属 sect. *Oligoneura* 的形态计量学研究 [J]. 广西植物, 2017, 37(7): 829-840
YANG LE, MENG Y, NIE ZL, et al. A morphometric study of Chinese *Rubia* sect. *Oligoneura* (Rubiaceae: Rubieae) [J]. Guihaia, 2017, 37(7): 829-840

中国茜草属 sect. *Oligoneura* 的形态计量学研究

杨丽娥^{1,2}, 孟盈³, 聂泽龙³, 孙航^{1*}

(1. 中国科学院昆明植物研究所 东亚植物多样性与生物地理重点实验室, 昆明 650201; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 吉首大学 生物资源与环境科学学院, 植物资源保护与利用重点实验室, 湖南 吉首 416000)

摘要: 茜草属为茜草科模式属, 全球约 80 种, 中国有近一半的物种, 是茜草属的重要分布中心, 大部分隶属于 sect. *Oligoneura*。但是, 该组内各种间的形态特征错综复杂, 依靠单个性状不易划定种间界限。该研究在全面衡量 sect. *Oligoneura* 组内各种间形态特征的基础上, 选取该组 20 种共 171 份标本, 对其 3 个数量性状和 28 个定性性状进行聚类分析和主成分分析。结果表明: 在主成分分析中, 前 3 个主成分累积贡献率有 46.88%, 性状的累积贡献率增长并不明显, 但该结果仍与聚类分析结果一致。对前 3 个主成分贡献较大的特征包括叶形(叶长宽比)、叶柄长度、叶脉、每轮叶片数和生活型等, 这些形态性状也是该属传统分类学中重要的物种鉴定特征。该研究结果与分子系统发育结果基本一致, 支持该组内 ser. *Chinenses*、*R. mandersii* group、*R. angustissima* group 和 *R. siamensis* group 类群的划分, 但并不支持 ser. *Cordifoliae* 单独成系。sect. *Oligoneura* 内除少数物种外, 大部分物种界限均比较清晰。形态计量学研究为 sect. *Oligoneura* 甚至茜草属的物种鉴定与划分提供了重要的参考意义。

关键词: 茜草属, sect. *Oligoneura*, 聚类分析, 主成分分析

中图分类号: Q948.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)07-0829-12

A morphometric study of Chinese *Rubia* sect. *Oligoneura* (Rubiaceae: Rubieae)

YANG Li-E^{1,2}, MENG Ying³, NIE Ze-Long³, SUN Hang^{1*}

(1. Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization, College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou 416000, Hunan, China)

Abstract: *Rubia* is the type genus of Rubiaceae, comprising ca. 80 species. China is an important diversity center for *Rubia* with approximately half of its species, most of which belong to sect. *Oligoneura*. The morphological variations and

收稿日期: 2017-01-20 修回日期: 2017-02-20

基金项目: 国家自然科学基金(31370244、31570211); 国家自然科学基金委重大项目(31590820, 31590823); 中国科学院战略重点研究项目(XDB03030112) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31370244, 31570211); Major Program of National Natural Science Foundation of China(31590820, 31590823); Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences(XDB03030112)]。

作者简介: 杨丽娥(1990-), 女, 云南保山人, 博士研究生, 主要从事植物系统与生物地理学研究, (E-mail) yanglie@mail.kib.ac.cn。

*通信作者: 孙航, 博士, 研究员, 主要从事植物区系、系统与生物地理学研究, (E-mail) hsun@mail.kib.ac.cn。

taxonomy are complicated in sect. *Oligoneura*. To provide some statistic evidences for the classification of sect. *Oligoneura*, we explored a morphometric study based on 20 species (171 specimens) from the section using 28 qualitative and three quantitative characters. Our results showed that the principal components analysis produced the similar result as the cluster analysis, though the accumulation rising slowly with the first three principal components with only 48.56% of the total variations. Contributions to the first three components included leaf shape (leaf length/leaf width), length of leaf petiole, leaf veins, number of leaves in each whorl, and life forms, which were also important to traditional classification of the genus. Our results are congruent with molecular phylogenetic results and support the recognition of ser. *Chinensis*, *R. mandersii* group, *R. angustissima* group and *R. siamensis* group, but not ser. *Cordifoliae*. Our results also indicate that most species in sect. *Oligoneura* can be well distinguished. Therefore, our study suggests that morphometric analysis provides good evidences for species identification and classification within sect. *Oligoneura* as well as for the whole genus.

Key words: *Rubia*, sect. *Oligoneura*, cluster analysis, principal components analysis (PCA)

茜草属 (*Rubia* L.) 为茜草科茜草族的模式属, 茜草族是茜草科下唯一的以温带为分布中心的族 (Robbrecht, 1988; Robbrecht & Manen, 2006)。茜草属约 80 种, 为旧世界分布, 我国是茜草属重要的分布中心, 分布有近一半的物种 (38 种, 其中 20 个为特有种)。茜草属植物主要为多年生草本、灌木或亚灌木, 通常被糙毛或小皮刺, 茎具棱或翅, 叶具柄或无柄, 通常具 4~6 片 (或多于 10) 的假轮生叶, 少数叶对生, 且具柄间托叶, 叶脉为掌状脉, 羽状脉或仅具一条主脉; 花冠辐射或近钟状, 5 裂, 极少数为 4 裂; 雄蕊 5 或偶为 4, 着生于花冠管上, 子房二室或退化为一室, 每室一胚珠, 肉质浆果 2 裂 (Chen & Ehrendorfer, 2011)。

茜草属植物在形态性状上变异很大。通常依据生活型和叶脉类型把茜草属分为两个组: sect. *Oligoneura* 和 sect. *Rubia* s. l.。前者主要为多年生草本, 叶片具掌状脉 3~7 条或更多, 叶具长叶柄、无柄或近无柄; 后者主要为多年生草本, 少数为小灌木或灌木, 叶具有一条主脉或羽状脉。这两个组的划分也得到了分子系统学证据的支持 (Yang et al, 2016)。sect. *Rubia* 在我国分布较少, 只有 7 个种, 且分子和形态学特征都强烈支持该组的划分, 组下各种的界限也比较清晰 (Poyarkov, 2000; Chen & Ehrendorfer, 2011; Ehrendorfer, 2014; Yang et al, 2016)。然而, sect. *Oligoneura* 在我国分布多达 31 种, 该组内各种间的形态特征错综复杂, 种内变异很大, 加上茜草属内可能存在杂交, 依靠单个的或者少数几个形态特征很难划定种间界限, 因此仅基于传统分类学方法来确定该组下各种的界限很困难 (Chen & Ehrendorfer, 2011)。此

外, 由于 sect. *Oligoneura* 在我国分布类群较多, 且变异较大, 在英文版中国植物志中, Chen & Ehrendorfer (2011) 建议: 该组除包括 ser. *Cordifoliae*、ser. *Chinenses* 以外, 还应包括 *R. mandersii* group、*R. angustissima* group 和 *R. siamensis* group, 它们的分类地位与系等同, 但这种建议主要基于形态性状。

最近我们对中国茜草属植物进行了分子系统学研究 (Yang et al, 2016), 研究结果强烈支持茜草属的单系地位, 并且茜草属与分布于美洲的 *Didymaea* Hook 互为姐妹类群, 二者共同构成茜草族其它类群的姐妹类群, 这与之前的研究相一致 (Manen et al, 1994; Manen & Natali, 1995; Natali et al, 1995; Andersson & Rova, 1999; Soza & Olmstead, 2010)。此外研究结果还支持茜草属下划分为两组, 即 sect. *Oligoneura* 和 sect. *Rubia* s. l., 并且也得到了形态及地理分布证据的支持, 但研究结果并没有很好地解决 sect. *Oligoneura* 内的系统关系。该组内出现了大量的平行分支, 并且 sect. *Oligoneura* 下最大的 ser. *Cordifoliae* 不是单系类群, 其下的物种穿插于其它各系中, 因此并没有很好地支持英文版中国植物志中对 sect. *Oligoneura* 下的分类划分建议, 但 *R. mandersii* group、*R. angustissima* group 两个类群都得到了分子证据的支持 (Yang et al, 2016)。

Sect. *Oligoneura* 种类之间形态变异较大, 且各种间形态性状存在一定的交叉, 故各种间依据个别的形态数据来区分很容易混淆, 给分类学研究带来了困难, 但一些较为稳定的形态性状对该组植物的分类学研究还是具有重要的意义, 如叶片着生方式和叶柄长度等。sect. *Oligoneura* 内多数种通常为

4~6片(或多于6)的假轮生叶,如林生茜草[*R. sylvatica* (Maximowicz) Nakai],也有部分叶对生,且具有典型的叶柄间托叶(如对叶茜草 *R. siamensis* Craib)。茜草属植物叶柄长度变异较大,有的长达数厘米(如金剑草 *R. alata* Wallich),有的无柄或近无柄(如红花茜草 *R. haematantha* Airy Shaw),叶柄长度是茜草属中相对稳定的一个形态性状,通常作为茜草属下分类依据;此外,其它常用来作为分类依据的性状还有叶形、叶脉数、叶基形状、花冠裂片形状和颜色、花丝着生位置等。

形态学性状一直是植物分类学研究的基础,传统的形态研究与计算机技术结合,形成了数量分类学,现发展成为形态计量学,使生物分类学正逐渐从定性描述向精确的、定量的高水平发展。目前,形态计量学(或数量分类学)已被广泛应用于科、属、种下的分类(徐克学和李德中, 1983; 彭焱松等, 2007; 周兰英等, 2009; 张永增等, 2016)。形态计量学的广泛应用为植物分类研究提供了客观依据。本研究利用形态计量学研究来探讨中国茜草属 *sect. Oligoneura* 内各系及种间的分类学问题,为 *sect. Oligoneura* 内各系和种间的分类学处理提供更多的证据。

1 材料与方法

1.1 材料

以中国茜草属 *sect. Oligoneura* 的 20 个种为分类单位(表 1),代表了本组内所有可能的组下分类单元,如 *ser. Cordifoliae*、*ser. Chinenses*、*R. mandersii* group、*R. angustissima* group、*R. siamensis* group 都有相应的代表类群。性状数据主要来自昆明植物研究所标本馆(KUN)、华南植物研究所标本馆(IBSC)、广西植物研究所标本馆(IBK)馆藏标本以及野外采集的标本,部分性状来自野外观察,少数稳定性的性状来自文献。

1.2 测量与统计分析方法

利用刻度尺测量获得长度等数据,定性性状采用直接观测或使用放大镜、解剖镜进行观察。以 *sect. Oligoneura* 下的 20 个种为分类单位,查阅大量植物标本,综合野外观察以及文献研究后选定 31 个性状指标(表 2)进行形态计量分析,所选性状涵盖

了茜草属中具有分类价值的全部性状,这些性状也大都为茜草属下分类的重要依据。仅极少数性状存在个体间的变异,但在大量的样本中这些性状是相对稳定的,故我们在进行性状测量、统计时,如果标本数量允许的条件下均会选取尽可能多的样本进行测量、统计,从而得到更为客观的结果。每个分类单位所测量标本数为 5~20 份,极少数因馆藏标本数量太少以实测标本数为准,本研究共测定标本 171 份(表 1)。数量性状测量的原始数据来自于每份标本每个性状测定的 2~6 个数据的平均数。我们将测量的 20 种,共 171 份标本,作为 171 个分类运算单位(OUT)。通过分析整理标本的观察测量结果和原始记录,对 28 个表型性状分别进行编码,其中二元性状 15 个,编码为 0,1;多元性状 13 个;数量性状 3 个(表 2)。对所有性状数据进行无序处理,任何两个性状状态间的距离相等。用“?”代表不详或未知的性状。

上述整理所得矩阵利用 NTSYS-pc 2.10e (Rohlf, 1994) 软件进行分析。原始数据利用 Standardization 模块完成标准化,标准化矩阵通过 Simint 模块计算基于欧氏距离(Euclidean distance)的分类单元的相关系数,然后利用 SHAN 模块基于 UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) 算法对各分类单元进行聚类分析,利用 Eigen 模块进行主成分分析(PCA),同时获得特征根和特征向量,在 Mod 3D 模块下完成三维散点图的绘制(张永增等, 2016)。

2 结果与分析

2.1 聚类分析

图 1 为中国茜草属 *sect. Oligoneura* 的聚类分析图,对各级分支分析发现,该组内除 *ser. Cordifoliae* 不是单系类群外,其余均能构成独立分支。根据结合线法(陈守良等, 1983; 徐克学和李德中, 1983),在第 133 次至第 134 次聚合时分类单元间结合值出现最大的“数值飞跃”,在飞跃位置的中点处取等级分界值,取在欧氏距离值为 0.637 处,从简约树中可以明确地看到 *sect. Oligoneura* 下可稳定地分为 9 大表征群(图 1)。表征类群 A 仅包括 *R. mandersii* group 的类群;表征类群 B 对应于 *R. angustissima*

表 1 本研究所测量标本的信息

Table 1 Information of specimens used in this study

分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium	分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium
东南茜草 <i>R. argyi</i>	中国 浙江 丽水	章绍尧	<i>R. membranacea</i> 金线草	中国 四川	zhou1287
	Lishui, Zhejiang, China	6479(KUN)		Sichuan, China	(KUN)
	日本	S.Saito1871		中国 四川 冕宁	Boufford et.al
	Japan	(KUN)		Mianning, Sichuan, China	32941(KUN)
	中国 浙江 天台山	邱莲卿等 1660		中国 云南 怒江	YangBChen-278
	Observatory, Zhejiang, China	(IBK)		Nuijiang, Yunnan, China	(KUN)
	中国 江苏 南京	方文哲等(345)		中国 四川 宝兴	宋滋圃 38732
	Nanjing, Jiangsu, China	(IBK)		Baoxing, Sichuan, China	(KUN)
	中国 广西 临桂	梁畴芬 30886		中国 云南 鹤庆	秦仁昌 23615
	Lingui, Guangxi, China	(IBK)	钩毛茜草 <i>R. oncotricha</i>	Heqing, Yunnan, China	(KUN)
	中国 广西 临桂	钟济新 808504		中国 云南 华宁	玉溪植物考察队
	Lingui, Guangxi, China	(IBK)		Huaning, Yunnnan, China	903341(KUN)
	中国 浙江	后 25		中国 云南 昆明	57823
	Zhejiang, China	(IBK)		Kunming, Yunnan, China	(KUN)
	中国 广西 临桂	梁畴芬 31624		中国 云南 砚山	李恒 4
金剑草 <i>R. alata</i>	Lingui, Guangxi, China	(IBK)		Yanshan, Yunnan, China	(KUN)
	中国 浙江	30438		中国 云南 丘北	李恒 279
	Zhejiang, China	(IBSC)		Qiubei, Yunnan, China	(KUN)
	中国 湖南	李泽棠 1513		中国 云南 文山	李恒 46
	Hunan, China	(IBSC)		Wenshan, Yunnan, China	(KUN)
	中国 台湾 南投	Y.Tateishi 等		中国 云南 会泽	0866
	Nantou, Taiwan, China	17582(IBSC)		Huize, Yunnan, China	(KUN)
	中国 江西	岳近三等 3825		中国 广西 那坡	kun0098825
	Jiangxi, China	(IBSC)		Napo, Guangxi, China	(KUN)
	中国 云南 昭通	Nie1944		中国 贵州 安龙	滇黔桂区系队 5050
	Zhaotong, Yunnan, China	(KUN)		Anlong, Guizhou, China	(KUN)
	中国 贵州 贵定	Nie2177		中国 广西 隆林	南植地 4620
	Guiding, Guizhou, China	(KUN)	卵叶茜草 <i>R. ovatifolia</i>	Longlin, Guangxi, China	(IBK)
	-	青藏队 11340		中国 广西 隆林	张肇骞
	-	(KUN)		Longlin, Guangxi, China	10084(IBK)
	-	杨 55878		中国 四川 巫山	杨光辉 59009
	-	(KUN)		Wushan, Sichuan, China	(KUN)
	-	kun07784821902		中国 陕西	16135
	-	(KUN)	柄花茜草 <i>R. podantha</i>	Shaanxi, China	(KUN)
	-	兴安采集队 277		中国 四川 盐边	Tibet1982
	-	(KUN)		Yianbian, Sichuan, China	(KUN)
	中国 贵州 江口	武陵山考察队 230		中国 云南 文山	Nie3708
	Jiangkou, Guizhou, China	(KUN)		Wenshan, Yunnan, China	(KUN)
	-	20906		中国 四川 盐源	Nie1088
	-	(KUN)		Yanyuan, Sichuan, China	(KUN)
	-	广西植物标本馆			
	-	(IBK)			
	中国 广西 龙胜	钟树权 129	柄花茜草 <i>R. podantha</i>	中国 云南 丽江	4100124
	Longsheng, Guangxi, China	(IBK)		Lijiang, Yunnan, China	(KUN)
	中国 四川	T. P. Wang10818		中国 云南	中甸队 63-2626
	Sichuan, China	(IBK)		Yunnan, China	(KUN)
	中国 广西 凌云	刘心祈 28647		中国 云南 丽江	622352
	Lingyun, Guangxi, China	(IBK)		Lijiang, Yunnan, China	(KUN)
	中国 广西 龙胜	覃灏富 700849		中国 云南 丽江	张敖罗 100346
	Longsheng, Guangxi, China	(IBK)		Lijiang, Yunnan, China	(KUN)
	中国 广西 龙胜	广福林区采集队		中国 云南 昆明	74384
	Longsheng, Guangxi, China	114(IBK)		Kunming, Yunnan, China	(KUN)

续表1

分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium	分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium
中国茜草 <i>R. Chinensis</i>	中国 四川 雷波	Nie2055 (KUN)		中国 云南 元江	玉溪植物考察队 2388(KUN)
	Leibo, Sichuan, China			中国 云南 景东	武全安 9251 (KUN)
	中国 四川 雷波	Nie2109 (KUN)		中国 云南 景东	许溯桂 4718 (KUN)
	Leibo, Sichuan, China			中国 云南	滇东北组 518 (KUN)
	中国 辽宁 鞍山	刘慎愕 524 (KUN)		中国 云南 维西	杨竞生 7046 (KUN)
	Anshan, Liaoning, China			中国 云南 孟连	岩规邦男等 101 (KUN)
	中国 吉林 抚松	钱 789 (KUN)		中国 云南 梁河	熊若莉等 580856 (KUN)
	Fusong, Jilin, China			中国 云南 屏边	王启无 82593 (KUN)
	中国 四川	kun0328819 (KUN)		中国 云南 丽江	丽江植物园 100124 (KUN)
	Sichuan, China			中国 四川	sunh-07ZX-3097 (KUN)
	中国 四川	5073 (KUN)		中国 云南 大理	李恒等 1088 (KUN)
	Sichuan, China			中国 云南 红河	绿春队 855 (KUN)
	中国 辽宁	305 (IBSC)		中国 四川	Nie 1197 (KUN)
	Liaoning, China			中国 四川 九龙	王清泉 21558 (IBSC)
<i>R. cordifolia</i> 茜草	中国 辽宁	刘慎愕 852 (IBSC)	多脉茜草 <i>R. polyphlebia</i>	中国 云南 保山	YLE6(KUN)
	Liaoning, China			中国 云南 保山	YangLE120 (KUN)
	中国 辽宁	刘慎愕 524 (IBSC)		中国 云南 保山	YangLE121 (KUN)
	Liaoning, China			中国 云南 保山	YangLE122 (KUN)
	中国 河北	T.P.Wang389 (IBSC)		中国 云南 嵩明	Boufford34955 (KUN)
	Hebei, China			中国 贵州 威宁	Nie2125(KUN)
	日本	Toshio Ikeda s.n. (IBSC)		中国 四川 渡口	青藏队 11276 (KUN)
	Japan			中国 四川 屏山	川经济 1132 (KUN)
	-	肖崇李 0007 (KUN)		中国 云南 昆明	kun0328817 (KUN)
	中国 青海 张掖	钟补求 9110 (KUN)		中国 四川 泸定	郎楷永 472 (KUN)
<i>R. crassipe</i>	Zhangye, Qinghai, China		大叶茜草 <i>R. schumanniana</i>	中国 四川 米易	青藏队 11759 (KUN)
	中国 西藏 朗县	杨竞秋 541 (KUN)		中国 四川 泸定	郎楷永 193 (KUN)
	Liangxian, Xizang, China			中国 四川 乐山	F.T. Wang23609 (KUN)
	中国 北京 香山	陶德定 12 (KUN)			
<i>R. edgeworthii</i> 川滇茜草	Xiangshan, Bijing, China				
	-	肖崇礼 7 (KUN)			
	中国 陕西 眉县	张襄明(865) (IBK)			
	Meixian, Shaanxi, China				
	中国 云南 新平	YangYY22 (KUN)			
	Xinping, Yunnan, China				
	中国 云南 新平	YangYY26 (KUN)			
	Xinping, Yunnan, China				
	中国 云南 新平	YangYY24 (KUN)			
	Xinping, Yunnan, China				
中国 云南 大理	YangLE185-1 (KUN)				
Dali, Yunnan, China					
中国 云南 大理	YangLE185-2 (KUN)				
Dali, Yunnan, China					
中国 云南 大理	YangLE182 (KUN)				
Dali, Yunnan, China					
中国 云南 大理	YangLE183 (KUN)				
Dali, Yunnan, China					
中国 云南 大理	YangLE184 (KUN)				
Dali, Yunnan, China					
中国 云南 大理	YangLE181 (KUN)				
Dali, Yunnan, China					
中国 云南 大理	YangLE210 (KUN)				
Dali, Yunnan, China					

续表1

分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium	分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium
红花茜草 <i>R. hamatantha</i>	中国 云南 新平	YangYY25 (KUN)	大叶茜草 <i>R. schumanniana</i>	中国 贵州 赫章	1336 (KUN)
	Xinping, Yunnan, China			Hezhang, Guizhou, China	
	中国 四川 稻城	青藏队 4187 (KUN)		中国 贵州 毕节	715 (KUN)
	Daocheng, Sichuan, China			Bijie, Guizhou, China	
	中国 四川 木里	武素功 2546 (KUN)		中国 云南 昭通	杨廉金 76015 (KUN)
	Muli, Sichuan, China			Zhaotong, Yunnan, China	
	中国 四川 稻城	四川植被调查 2092(KUN)		中国 贵州	安顺队 1026 (KUN)
	Daocheng, Sichuan, China			Guizhou, China	
	中国 四川 木里	青藏队 13599 (KUN)		中国 贵州 盘县	安顺队 916 (KUN)
	Muli, Sichuan, China			Panxian, Guizhou, China	
	中国 云南 中甸	中甸队 1054 (KUN)		中国 贵州 威宁	赵子孝(kun0328840) (KUN)
	Zhongdian, Yunnan, China			Weining, Guizhou, China	
	中国 云南 丽江	中甸队 675 (KUN)		中国 云南 禄劝	毛品—848 (KUN)
	Lijiang, Yunnan, China			Luquan, Yunnan, China	
	中国 云南 丽江	岩规邦男等 1422 (KUN)		中国 云南 富源	红水河考察队 2329(KUN)
峨眉茜草 <i>R. magna</i>	Lijiang, Yunnan, China			Fuyuan, Yunnan, China	
	中国 云南 丽江	岩规邦男等 15 (KUN)	对叶茜草 <i>R. siamensis</i>	中国 云南 镇雄	红水河考察队 870474(KUN)
	Lijiang, Yunnan, China			Zhenxiong, Yunnan, China	
	中国 四川 木里	青藏队 14600 (KUN)		中国 云南 昭通	王红等 03-0286 (KUN)
	Muli, Sichuan, China			Zhaotong, Yunnan, China	
	中国 四川 木里	青藏队 13599 (KUN)		中国 四川 南川	李国冈 62004 (KUN)
	Muli, Sichuan, China			Nanchuan, Sichuan, China	
	中国 四川 木里	青藏队 13466 (KUN)		中国 云南 怒江	YangBChen-287 (KUN)
	Muli, Sichuan, China			Nujiang, Yunnan, China	
	中国 四川 稻城	青藏队 4187 (KUN)		中国 云南 六库	Ni4262 (KUN)
	Daocheng, Sichuan, China			Liuku, Yunnan, China	
	中国 四川	俞德浚 13230 (KUN)		中国 云南 六库	Nie1854 (KUN)
	Sichuan, China			Liuku, Yunnan, China	
	中国 四川 盐源	青藏队 12568 (KUN)		中国 云南	2513 (KUN)
	Yanyuan, Sichuan, China			Yunnan, China	
黑花茜草 <i>R. mandersii</i>	中国 四川 盐源	青藏队 12576 (KUN)	林生茜草 <i>R. sylvatica</i>	中国 四川 炉霍	Boufford34768 (KUN)
	Yanyuan, Sichuan, China			Luhuo, Sichuan, China	
	中国 四川 雷波	Nie2060 (KUN)		中国 四川 乡城	Boufford30438 (KUN)
	Leibo, Sichuan, China			Xiangcheng, Sichuan, China	
	中国 四川 峨眉山	Nie3168 (KUN)		中国 西藏 江达	Boufford31567 (KUN)
	Emei Mountain, Sichuan, China			Jiangda, Xizang, China	
	中国 四川	00421 (KUN)		中国 四川 壤塘	Boufford38993 (KUN)
	Sichuan, China			Rangtang, Sichuan, China	
	中国 四川	6052 (IBK)		中国 四川 甘孜	Boufford33953 (KUN)
	Sichuan, China			Ganzi, Sichuan, China	
	中国 四川 峨眉山	蒋兴廖等 32219 (IBK)		中国 西藏 工布江达	Tibet3119 (KUN)
	Emei Mountain, Sichuan, China			Gongbujiangda, Xizang, China	
	中国 四川 峨眉山	蒋兴廖等 32551 (IBK)	云南茜草 <i>R. yunnanensis</i>	中国 西藏 波密	青藏队 3577 (KUN)
	Emei Mountain, Sichuan, China			Bomi, Xizang, China	
	中国 四川 天全	蒋兴廖 34810 (IBK)		中国 云南 沧源	李生堂 80-1-25 (KUN)
	Tianquan, Sichuan, China			Cangyuan, Yunnan, China	
	中国 四川	俞德浚 (KUN)		中国 云南	kun0329098 (KUN)
	Sichuan, China			Yunnan, China	
	中国 云南 景东	李鸣岗 757 (KUN)		中国 云南 永仁	吴征镒 4029 (KUN)
	Jingdong, Yunnan, China			Yongren, Yunnan, China	
	中国 云南 丽江	YLE11 (KUN)		中国 云南	2163 (KUN)
	Lijiang, Yunnan, China			Yunnan, China	
	中国 云南 鹤庆	YLE9 (KUN)		中国 云南 安宁	吴征镒 268 (KUN)
	Heqing, Yunnan, China			Anning, Yunnan, China	

续表1

分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium	分类群 Taxon	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher and herbarium
<i>R. manjith</i> 梵茜草	中国 云南 鹤庆 Heqing, Yunnan, China	YLE10 (KUN)		中国 云南 维西 Weixi, Yunnan, China	王启无 64232 (KUN)
	中国 云南 大理 Dali, Yunnan, China	YangLE210-1 (KUN)		中国 云南 Yunnan, China	联大 0024 (KUN)
	中国 云南 大理 Dali, Yunnan, China	YangLE210-2 (KUN)		中国 云南 Yunnan, China	2163-1 (KUN)
	中国 云南 大理 Dali, Yunnan, China	YangLE199 (KUN)			
	尼泊尔 Nipal	9241119 (KUN)			
	尼泊尔 Nipal	9830165 (KUN)			
	中国 西藏 亚东 Yadong, Xizang, China	1593 (KUN)			
	中国 西藏 Xizang, China	孙航等 0140-1 (KUN)			
	中国 西藏 Xizang, China	孙航等 0140 (KUN)			

注：“-”表示信息缺失。
Note: “-” refers to no information.

group 的类群;表征类群 C 仅包括 *R. siamensis* group 的类群;表征类群 G 对应于 *ser. Chinenses* 的类群;其余的 5 个表征群(D、E、F、H、I)均为 *ser. Cordifoliae* 的类群。表征群 G (*ser. Chinenses* 类群)嵌套在 *ser. Cordifoliae* 的类群中。此外, *sect. Oligoneura* 下各种除柄花茜草(*R. podantha* Diels)和茜草(*R. cordifolia*)外,其余种都很稳定,都能很好地聚合在一起。

2.2 主成分分析

对中国茜草属 *sect. Oligoneura* 的主成分进行分析,结果显示前三个主成分的贡献率分别为 20.13%、17.93% 和 8.82%,前三个主成分的累积贡献率为 46.88%(表 3),直到第 8 个主成分累积贡献率才达到 78.19%,增值比较缓慢,也说明本类群在演化过程中性状变异的多样性,出现多个不同的分支类群(彭焱松等, 2007)。其中对第 1 主成分(PC1)贡献最大的特征是叶长宽比、是否具有叶柄、叶脉类型、花序轴、叶形、花序苞片形状、每轮叶片数,特征向量值分别为 0.876 2、0.841 5、-0.810 4、-0.805 6、0.722 2、0.710 8、0.708 0;对第 2 主成分(PC2)贡献最大的特征包括花冠管是否明显、生活型、雄蕊是否伸出花冠、花丝着生位置、叶柄长/叶片长,特征向量值分别为 0.926 4、0.848 6、0.799 5、-0.766 9、-0.556 0;对第 3 主成分

(PC3) 贡献最大的特征包括是否具有假轮生叶、花冠颜色、假轮生叶是否明显小于真叶、根形态,特征向量值分别为-0.754 1、-0.749 4、0.5481、0.5362。表 3 列出 *sect. Oligoneura* 的 31 个形态性状在主成分分析中的前三位主成分的特征根和特征向量见的详细信息。三维散点图显示 *R. mandersii* group、*R. angustissima* group、*R. siamensis* group 都相互独立,只有 *ser. Cordifoliae* 和 *ser. Chinenses* 之间存在交错(图 2)。

3 讨论

Sect. Oligoneura 是茜草属中一个形态变异非常复杂的类群,传统分类学中主要依据叶形(叶长宽比)、叶柄、叶脉、每轮叶片数、生活型、花冠管是否明显等特征来对种进行划分,本文的 PCA 分析结果与传统分类学的观点完全一致,结果显示对第一主成分贡献率较大的形态特征为叶长宽比、是否具有叶柄、叶脉类型、每轮叶片数(分别为 0.876 2、0.841 5、-0.810 4、0.708 0),花冠管是否明显和生活型是对第二主成分贡献率较大两个特征(分别为 0.926 4、0.848 6)。本研究结果支持传统分类学中对该组下各种进行区分的性状具有重要的分类学意

表 2 分类性状及编码
Table 2 Taxonomic characters and codes

序号 No.	性状及编码 Taxonomic character and code
1	生活型:(0)灌木;(1)半灌木;(2)攀援草本;(3)直立草本 Life form:(0)shrubs;(1)subshrubs;(2)climbing vines;(3)erect herbs
2	根形态:(0)须根;(1)根粗大 Roots:(0)fibrous root;(1)thickened storage roots
3	叶形:(0)披针形;(1)卵圆形;(2)线形;(3)针形 Leaf:(0)lanceolate;(1)orbicular-ovate;(2)linear;(3)needle
4	叶脉类型:(0)羽状脉;(1)一条主脉;(2)掌状脉 Leaf vein:(0)pinnate vein;(1)1 main vein;(2)palmate vein
5	叶脉凹凸情况:(0)上表面凸下表面凸;(1)上表面凹下表面凸;(2)上表面面凸;(3)下表面凸 Concave-convex of vein:(0)convex in both surfaces of leaf;(1)concave in adaxial side and convex on abaxial side;(2)convex on adaxial side;(3)concave on abaxial side
6	是否具有叶柄:(0)是;(1)否 With petiole or not:(0)Yes;(1)No
7	每轮叶片数:(0)2片;(1)4片;(2)4-6片;(3)6片;(4)多于6片 Leaf number in each whorl:(0)2;(1)4;(2)4-6;(3)6;(4)more than 6
8	叶片质地:(0)膜质;(1)纸质;(2)革质 Leaf texture:(0)membranous;(1)papery;(2)leathery
9	叶基形状:(0)楔形;(1)浅心形(圆形);(2)心形;(3)深心形(耳垂形) Shape of leaf base:(0)cuneate;(1)rounded;(2)cordate;(3)deeply cordate
10	叶尖类型:(0)渐尖;(1)尾尖;(2)短尖 Leaf apex:(0)acuminate;(1)caudate-cuspidate;(2)cuspidate
11	叶是否被毛:(0)是;(1)否 Leaf withhirtellous or not:(0)Yes;(1)No
12	是否具有假轮生叶:(0)是;(1)否 Withleaf-like whorls or not:(0)Yes;(1)No
13	假轮生叶是否明显小于真叶:(0)是;(1)否 Leaf-likestipules obviously smaller than leaves:(0)Yes;(1)No
14	叶缘是否具齿状皮刺:(0)是;(1)否 Margins with retrorsely aculeolate or not:(0)Yes;(1)No
15	叶片干时颜色:(0)暗绿色;(1)紫红色,褐色 Color of dry leaf:(0)dark green;(1)prunosus or brown
16	网脉是否明显:(0)是;(1)否 Reticulate veins obviously or not:(0)Yes;(1)No
17	茎是否具翅:(0)是;(1)否 Stems with wings or not:(0)Yes;(1)No
18	茎是否有倒钩刺:(0)是;(1)否 Stems with retrorsely aculeolate or not:(0)Yes;(1)No
19	雄蕊是否伸出花冠:(0)是;(1)否 Stamens extend thecorolla or not:(0)Yes;(1)No
20	花丝着生位置:(0)花冠管口;(1)花冠管中部;(2)花冠管底部 Position of filament:(0)near the top of tube;(1)middle of tube;(2)bottom of tube
21	花冠颜色:(0)白色;(1)黄色;(2)粉红色(紫红色);(3)绿色 Color of corolla:(0)white;(1)yellow;(2)pink(purple);(3)green
22	花冠管是否明显:(0)是;(1)否 Corolla tubeobviously or not:(0)Yes;(1)No
23	花序轴:(0)纤细;(1)正常;(2)粗壮 Rachis:(0)slender;(1)normal;(2)thick
24	花序着生位置:(0)顶生;(1)腋生;(2)顶生(腋生) Position of inflorescence:(0)terminal;(1)axillary;(2)terminal and axillary
25	花冠裂片形状:(0)具尾尖;(1)不具尾尖 Shape of corolla lobe:(0)with caudate;(1)without caudate
26	果实发育情况:(0)一个败育;(1)两个发育良好 Fruits:(0)1 abortion;(1)2 developed well
27	花序苞片形状:(0)披针形;(1)卵形;(2)线形 Shape of inflorescence bracteates:(0)lanceolate;(1)orbicular-ovate;(2)linear
28	果实颜色:(0)红,橘红色;(1)黑,紫黑色 Color of fruit:(0)red(orange);(1)black(atropurpureus)
29	叶长宽比 Length-width ration of leaves
30	叶柄长/叶片长 Length of peotid-length of leaf ratio
31	叶柄长 Length of peotid: quantity (cm)

表 3 茜草属 *sect. Oligoneura* 植物 31 个性状特征在主成分分析中前三个主成分的特征值和特征向量

Table 3 Eigenvalues and eigenvectors of the first three greatest principal components(PC) in principal components analysis(PCA) for 31 characters in *sect. Oligoneura* of *Rubia*

性状 Character	前三位的主成分特征向量 Eigenvector of the first three greatest PC		
	PC 1	PC 2	PC 3
1	0.071 9	0.848 6	0.248 4
2	-0.176 5	0.474 3	0.536 2
3	0.722 2	-0.504 2	0.242 4
4	-0.810 4	0.398 7	0.007 0
5	-0.120 1	-0.045 3	0.228 4
6	0.841 5	0.341 8	0.050 1
7	0.708 0	-0.415 8	0.350 7
8	-0.035 4	0.277 7	-0.206 5
9	-0.685 7	-0.477 2	-0.012 6
10	0.103 4	0.215 6	0.059 3
11	-0.044 1	-0.541 1	0.006 6
12	-0.119 8	-0.068 4	-0.754 1
13	0.261 6	0.111 4	0.548 1
14	-0.152 1	-0.055 0	0.002 5
15	-0.109 8	-0.097 2	-0.298 3
16	0.217 5	0.102 7	0.117 4
17	0.137 0	-0.031 1	0.051 3
18	-0.148 0	0.243 6	0.106 4
19	0.187 0	0.799 5	0.082 4
20	-0.048 5	-0.766 9	-0.034 7
21	0.379 8	-0.082 8	-0.749 4
22	0.502 3	0.926 4	-0.385 7
23	-0.805 6	0.400 9	0.118 4
24	0.153 7	0.036 5	0.295 5
25	0.209 0	-0.248 5	0.003 6
26	-0.120 4	0.070 5	0.186 2
27	0.710 8	-0.449 4	0.125 3
28	0.068 2	0.216 4	-0.447 8
29	0.876 2	-0.254 1	-0.110 7
30	-0.593 2	-0.556 0	0.176 4
31	-0.563 0	-0.468 6	-0.027 8
特征值 Eigenvalue	6.24	5.56	3.24
贡献率 Variance (%)	20.13	17.93	8.82
累计贡献率 Cumulative (%)	20.13	38.06	46.88

义。其次,传统分类学研究中一些其它的形态特征,如花冠管是否明显、花丝着生位置、叶柄长/叶片长、是否具有假轮生叶、花冠颜色、假轮生叶是否明显小于真叶、根形态等均对前三个主成分的贡献率较大。

分子系统学证据并没有很好地解决 *sect. Oligoneura* 下的分类问题(Yang et al, 2016),而形态计量学分析(聚类分析、主成分分析)对茜草属 *sect. Oligoneura* 下的分类单元划分具有一定的指导意义。本研究中,除 *ser. Cordifoliae* 没有形成独立支系外(*ser. Chinenses* 形成了独立分支嵌套于 *ser. Cordifoliae* 中),Chen & Ehrendorfer (2011) 提出的 *sect. Oligoneura* 组下划分新增的 *R. mandersii* group、*R. angustissima* group 和 *R. siamensis* group 都得到了很好的支持。分支 A(*R. mandersii* group) 多为直立草本,叶无柄,叶基楔形,国内主要分布有黑花茜草(*R. mandersii* Collett & Hemsley)、多脉茜草(*R. polyphlebia* H. S. Lo)、云南茜草(*R. yunnanensis* Diels)、川滇茜草(*R. edgeworthii* J. D. Hooker),分布于我国云南、四川,以及印度、缅甸、泰国。分支 B(*R. angustissima* group) 主要特征包括叶线形或针状,无柄,仅具一条叶脉,该类群具有针状的细长叶片,而 *sect. Oligoneura* 下叶形多为卵形、披针形或狭披针形,所以 *R. angustissima* group 是本组中形态最为特殊的类群,仅包括红花茜草(*R. haematantha* Airy Shaw)一种,分布于我国云南、四川,为我国特有种;分支 C(*R. siamensis* group) 常叶对生,具有真正的柄间托叶,其是茜草属中唯一一个不具有假轮生叶的类群,主要分布于我国云南、四川或泰国。

在 *sect. Oligoneura* 中, *ser. Cordifoliae* 为攀援草本,多具长叶柄,通常大于叶片长度的二分之一,每轮叶片数为 4、6 或更多; *ser. Chinenses* 为直立草本,叶柄通常较短,小于叶片长度的二分之一,叶片为每轮四片(Chen & Ehrendorfer, 2011; Pojarkova, 2000)。因此这两个系的形态性状存在重叠现象,如在每轮叶片的数目上,叶片数为 4 片是 *ser. Chinenses* 的一个主要特征,但是 *ser. Cordifoliae* 大部分种叶片数也为 4 片(如柄花茜草等);分子系统学研究结果也显示大叶茜草(*R. schumanniana* E. Pritzel) (隶属于 *ser. Chinenses*) 嵌套于 *ser. Cordifoliae* 中与柄花茜草(隶属于 *ser. Cordifoliae*) 关系比较近(Yang et al, 2016)。



Fig. 1 Clustering dendrogram with coefficient of Euclidean distance clustered by UPGMA showing species relationship within sect. *Oligoneura*

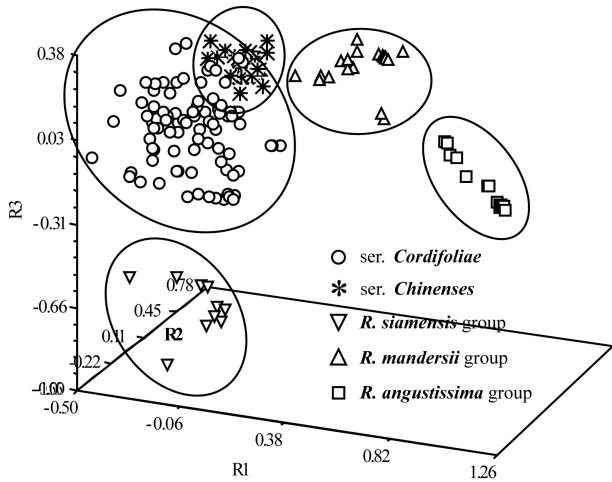


图 2 *Sect. Oligoneura* 在前三个主成分空间上的散点图

Fig. 2 Scatter plots of the first three principal components of *sect. Oligoneura*

此外,基于对茜草属的形态学研究我们发现,叶柄长度在茜草属内的变异较大,甚至同一种内长度变化也很大,因此叶柄长度这一分类性状并不是完全可靠,由统计数据可知茜草、东南茜草 [*R. argyi* (H. Leveille & Vaniot) H. Hara ex Lauener & D. K. Ferguson] 以及柄花茜草三个种中均存在叶柄长度/叶片长度小于 1/2 的类群,这一特征与 *ser. Chinenses* 中国茜草 (*R. chinensis* Regel & Maack) 和大叶茜草的主要划分特征每轮叶 4 片以及叶柄与叶片长度比小于 1/2 是一致的,故由于界定两系的主要形态特征存在重叠,我们的数量分类学研究结果无法将 *ser. Cordifoliae* 和 *ser. Chinenses* 两个系区分开来,故二者嵌套在一起,但 *ser. Chinenses* 生活型为直立草本这一个特征为较可靠的分类依据可与 *ser. Cordifoliae* (攀援草本) 相区分,故其虽嵌套于 *ser. Cordifoliae*,但也形成了独立分支。

聚类分析结果显示除柄花茜草和茜草两个种外,其余各种都形成了独立分支。其中柄花茜草和茜草两种的不同个体均分别形成两个小的分支,一个分支分别仅有柄花茜草和茜草的类群构成,另一分支为茜草与柄花茜草的混合分支。茜草为茜草属的模式种,该种也是茜草属中分布最广的种,国内各省均有分布,且形态变异较大,每轮叶片数为 4、6 或 8 片甚至多达 12 片,该种区别于该系其它种

的主要的特征为果实成熟时呈橘红色;而柄花茜草主要分布在我国西南地区,主要特征为稳定的每轮叶片数 4 及花冠裂片反卷,花梗粗壮,导致两种部分个体在聚类分析结果中聚在一起,原因应是两种的主要区别特征上存在重叠(如每轮叶片数、叶柄长度等),而其它形态特征也较为相似。

综上所述,形态计量学研究结果表明对主成分贡献率较高的特征主要有叶形(叶长宽比)、叶柄、叶脉、每轮叶片数、生活型、花冠管是否明显等特征,这些形态性状也作为传统分类学的主要依据,因此本研究结果与中国植物志分种检索表中所列特征性状较为一致,验证了该分种检索表的合理性。本研究结果也表明 *sect. Oligoneura* 除柄花茜草和茜草两种外,其余各种间的界限都比较清晰,能形成独立分支,故可为该组下各物种的鉴定提供新的分类依据。另外在 *sect. Oligoneura* 中,*R. mandersii* group、*R. angustissima* group、*R. siamensis* group 都得到了分子系统学与形态计量学证据的支持,建议将它们正式提升为系。但本组中最大的系 *ser. Cordifoliae* 并没有得到分子与形态证据的支持,所以需要对本组乃至整个茜草属进行更为全面的分子与形态数据的综合研究才能作出全面的系统修订。

致谢 中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)、中国科学院华南植物园标本馆(IBSC)及中国科学院广西植物研究所标本馆(IBK)提供了研究材料。云南师范大学张永洪副教授在数据分析上给予了指导。中国科学院昆明植物研究所彭德力博士在论文修改上给予了帮助、李文庆硕士在分布图处理上给予了帮助。在此一并致谢。

参考文献:

- ANDERSSON L, ROVA JHE, 1999. The *rps16* intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 214:161-186.
- CHEN SL, XU KX, SHEN GY, 1983. On the numerical classification and determination of taxa of Chinese bamboos with leptomorph rhizomes [J]. *Plant Syst Evol*, 21(2):113-120. [陈守良,徐克学,盛国英,1983. 中国散生竹类的数量分类和确定分类等级的探讨 [J]. *植物分类学报*, 21(2):113-120.]
- CHEN T, EHRENDORFER F, 2011. *Rubia* Linnaeus [M]//

- WU CY, RAVEN PH. Flora of China, Vol. 19. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press; 305–319.
- EHRENDORFER F, VLADIMIROV V, BARFUSS MHJ, 2014. Paraphyly and polyphyly in the worldwide Rubiaceae-Rubieae: lumping or splitting polyphyly in the worldwide tribe Rubieae (Rubiaceae): Challenges for genetic delimitation [J]. Ann Mol Bot Gard, 100:79–88.
- MANEN JF, NATALI A, 1995. Comparison of the evolution of ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase (*rbcL*) and *atpB-rbcL* noncoding spacer sequences in a recent plant group, the tribe Rubieae(Rubiaceae) [J]. J Mol Evol, 41:920–927.
- MANEN JF, NATALI A, EHRENDORFER F, 1994. Phylogeny of Rubiaceae-Rubieae inferred from the sequence of a cpDNA intergene region [J]. Plant Syst Evol, 190:195–211.
- NATALI A, MANEN JF, EHRENDORFER F, 1995. Phylogeny of the Rubiaceae Rubioideae, in particular the tribe Rubieae: Evidence from a noncoding chloroplast DNA sequence [J]. Ann Mol Bot Gard, 82:428–439.
- PENG YS, CHEN L, LI JQ, 2007. Study on numerical taxonomy of *Quercus* L. (Fagaceae) in China [J]. J Wuhan Bot Res, 25:149–157. [彭焱松,陈丽,李建强, 2007. 中国栎属植物的数量分类研究 [J]. 武汉植物学研究, 25:149–157.]
- POYARKOV AI, 2000. Madder-*Rubia* L [M] //SCHISCHKIN BK. Flora of the USSR, Vol: 23 . Washington D.C.: Smithsonian Institution Libraries:363–396.
- ROBBRECHT E, 1988. Tropical woody Rubiaceae [J]. Opera Bot Belg, 1:1–171.
- ROBBRECHT E, MANEN JF, 2006. The major evolutionary lineages of the Coffee family (Rubiaceae, angiosperms). Combined analysis(nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcL*, *rps16*, *trnL-trnF* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonoideae and Rubioideae [J]. Syst Geogr Plants, 76:85–146.
- ROHLF F, 1994. NTSYS-pc. Version 2.10e [R]. New York: Applied Biostatistics Inc.
- SOIA VL, OLMSTEAD RG, 2010. Molecular systematics of tribe Rubieae (Rubiaceae): Evolution of major clades, development of leaf-like whorls, and biogeography [J]. Taxon: 59: 755–771.
- XU KX, LI DZ, 1983. A preliminary research on the numerical classification of the genus *Panax* from China [J]. Acta Phytotax Sin, 21:34–43. [徐克学,李德中, 1983. 我国人参属数量分类研究初试 [J]. 植物分类学报, 21:34–43.]
- YANG LE, SUN H, EHRENDORFER F, et al, 2016. Molecular phylogeny of Chinese *Rubia* (Rubiaceae: Rubieae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences [J]. J Syst Evol, 54: 37–47.
- ZHANG YZ, SUN WG, JIANG X, et al, 2016. Numerical taxonomy of genera *Daphne* and *Wikstroemia* [J]. Guihaia, 36(1):61–72. [张永增,孙文光,蒋鑫等, 2016. 瑞香属和芫花属的数量分类研究 [J]. 广西植物, 36(1):61–72.]
- ZHOU LY, WANG YQ, ZHANG L, et al, 2009. Mathematica of 46 species in *Rhododendron* with the morphologic characters [J]. Sci Silv Sin, 45:67–75. [周兰英,王永清,张丽等, 2009. 46 种杜鹃花属植物表型性状的数量分类 [J]. 林业科学, 45:67–75.]