

文章编号: 1001-1498(2008)03-0301-07

杜鹃属轮叶组类群的导管穿孔板多样性与系统发育的联系

刘仁林^{1,2}, 李江³, 王琅⁴

(1. 江西农业大学园林与艺术学院, 江西 南昌 330045; 2. 赣南师范学院化学与生命科学系, 江西 赣州 341000;

3. 江西省林业科学研究院, 江西 南昌 330032; 4. 江西省庐山自然保护区, 江西 庐山 329000)

摘要:认识穿孔板多样性与系统发育的联系,对了解植物导管解剖结构与系统发育的相互关系具有重要意义,可为植物系统分类提供有效的信息。通过对应分析杜鹃属轮叶组类群导管穿孔板多样性与 ITS 序列,得到如下结论:

(1)应用分子标记与穿孔板多样性结合起来分析可以使穿孔板多样性变化与系统发育的联系更加明晰,分析表明穿孔板的多样性与系统发育有明显的联系。(2)穿孔板多样性与系统发育的联系主要表现为 3 个途径:即典型梯形穿孔板与系统发育有明显的联系;网状-梯形混合穿孔板对种以下等级的系统发育有明显的联系;穿孔板的面积变化与系统发育有明显的联系。(3)导管穿孔板多样性与分子标记的对应分析结果可为系统分类提供明晰、可信的证据,本文通过对应分析认为,戴云山杜鹃可能是一个种下级分类单位。(4)穿孔板多样性变化与 ITS 序列的对应分析使穿孔板的演化方向更加明确:即穿孔板的演化与系统发育方向一致。

关键词:杜鹃属轮叶组;导管穿孔板;多样性;系统发育;联系

中图分类号: S718.3

文献标识码: A

A Study on the Connection of Diversity with Phylogeny of Vessel Perforation Plates of Taxon of *Rhododendron Sect. Brachycalyx* Sweet (Ericaceae)

LIU Ren-lin^{1,2}, LI Jiang³, WANG Lang⁴

(1. College of Art and Landscape of Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China; 2. Chemical and Life Science Department,

Normal College of Gannan, Ganzhou 341000, Jiangxi, China; 3. Forestry Academy of Jiangxi, Nanchang 330032, Jiangxi, China;

4. The Office of Lushan Mountain Natural Reserve of Jiangxi Province, Lushan 332900, Jiangxi, China)

Abstract: The diversity of vessel perforation plates of plants is important to understand how the connection of diversity of vessel perforation plates with phylogeny occurs. This information will help us to understand the relationship between diversity of perforation plates and phylogeny. For this reason, taxon of *Sect. Brachycalyx* of *Rhododendron* in the mainland of China were selected as samples to make a study on the connection. The results of the study are as follows: (1) The connection of diversity of vessel perforation plates with phylogeny of this taxon is more pronounced based on the corresponding analysis of both diversity of vessel perforation plates and phylogeny. (2) The connection of diversity of perforation plates with phylogeny of this taxon is revealed in three ways as follows: the first, typical scalariform perforation plate (A1) responds to phylogeny more clearly; the second, reticulate-scalariform perforation plate (B) responds to phylogeny of infra rank of species; the third, changes in area of perforation plates respond to phylogeny. (3) The method of corresponding analysis by combination of diversity of perforation plates with molecular marker sequences will enable a study to offer clear and faithful information for systemic classification, for example, the results of the study suggest that species *Rhododendron daiyuenshanicum*

收稿日期: 2007-10-15

基金项目: 江西省教育厅《白栎天然活性淀粉特性与提取技术研究》课题(“赣教技号 2006-147”)

作者简介: 刘仁林(1958-),男,植物学教授,主要从事植物分类学教学与研究,发表论文 60 余篇。E-mail: lrlldong@126.com

Tam should be treated as an infra rank of species (4) The method of corresponding analysis with molecular marker sequences is the best way to get definite direction of evolution of perforation plates of plants and it suggests that evolution of perforation plates of *Rhododendron* Sect *B rachycalyx* is responding to phylogeny of this taxon

Key words: Sect *B rachycalyx* of *Rhododendron*; perforation plate of vessel; diversity; phylogeny; connection

中国大陆杜鹃属 (*Rhododendron* L.) 映山红亚属 (Subgenus *Tsutsusi* (Sweet) Pojarkova) 轮叶组 (Sect *B rachycalyx* Sweet) 有 3 种 1 个变型^[1], 即满山红 (*Rhododendron mariesii* Hemsl et Wils)、华丽杜鹃 (*Rh. farrenae* Tate)、戴云山杜鹃 (*Rh. daiyuenshanicum* Tam) 和白花满山红 (*Rh mariesii* Hemsl et Wils f *albescense* B. Y. Ding et G. R. Chen)。这 3 个种和 1 个变型都生长在光照较强、土壤贫瘠、干燥的环境, 具有耐干旱、瘠薄的生态习性。木质部导管是植物有机体输送水分和矿物质的主要细胞, 导管的穿孔板多样性具有一定的系统发育意义。穿孔板的出现是导管与管胞区别的关键, 从穿孔板的类型可以了解导管的演化状态, 进而推测具有某种类型穿孔板的植物类群的演化水平, 因此穿孔板的类型与系统发育有一定的联系。目前, 大多数研究者主要从穿孔板的形态来探讨穿孔板与系统发育的关系, 而应用分子标记与导管穿孔板进行对应分析, 进而探讨穿孔板与系统发育的关系的研究不多。前者的研究主要有: 1918 年 Thompson^[2]研究了买麻藤目 (Gnetae) 类群的导管穿孔板, 认为买麻藤和被子植物的导管是各自独立进化的, 因为买麻藤的导管也具有单穿孔板; Frost^[3]研究了单子叶植物次生木质部的特征, 认为单穿孔板是由梯状穿孔板演化而来。现代研究认为, 穿孔板的多样性信息对系统演化和系统演化途径有一定意义, 如李红芳^[4]研究了领春木 (*Euptelea pleiospermum* Hook f et Thoms) 次生木

质部中导管穿孔板的变异; 孙瑾^[5]研究了 17 种樟属 (*Cinnamomum* Trew) 植物的木材解剖学结构及其系统意义; 张庆有^[6]研究了花楸树 (*Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl)、水榆花楸 (*Sorbus alnifolia* (Sieb et Zucc.) K Koch) 茎次生木质部结构; 王为义^[7]曾进行了青海 9 种杜鹃的比较解剖和分类位置的研究; 邓传远^[8]研究了红树植物木材解剖结构对潮汐带生境的适应等; 然而, 后一方面的研究报道较少。穿孔板多样性通过哪些特征与系统发育联系起来? 只有应用分子标记技术, 明晰了穿孔板多样性与类群系统发育的联系之后, 才能使基于导管穿孔板多样性对系统发育的推断更为可靠。本文试以轮叶组的类群为对象, 在分析它们的导管穿孔板多样性变化规律的基础上, 采用 ITS 分子标记技术与导管穿孔板多样性变化分析相结合的方法, 探讨穿孔板多样性与系统发育的联系, 为系统发育和系统分类提供参考。

1 研究方法

1.1 取样

导管穿孔板实验取样与 ITS 实验取样同步, 即这两种实验的样品来自相同的植物体。为了保证取样的准确性, 戴云山杜鹃、白花满山红和乳源杜鹃 (*Rh. huayuenense* Chun ex Tam) 的样品取自标本模式产地; 其他种类因分布普遍, 而且容易区别, 因此这些类群的实验样品来自非模式标本产地 (表 1)。凭证标本存 JXAU (江西农业大学标本馆)。

表 1 实验材料来源

类群	采集地点	海拔/m	生境	凭证标本
戴云山杜鹃 (<i>Rh. daiyuenshanicum</i> Tam)	福建德化戴云山	937	山坡灌丛	刘仁林 05018
华丽杜鹃 (<i>Rh. farrenae</i> Tate)	江西寻鄡县	310	路边灌丛	刘仁林 05015
满山红 (<i>Rh. mariesii</i> Hemsl et Wils)	江西上犹营盘山	980	路边灌丛	刘仁林 05014
白花满山红 (<i>Rh. mariesii</i> Hemsl et Wils f <i>albescense</i> B. Y. Ding et G. R. Chen)	浙江庆源左溪	952	山坡灌丛	刘仁林 05016
云锦杜鹃 (<i>Rh. fortunei</i> Lindl)	广东乳源南岭保护区	1 670	路边灌丛	刘仁林 05011
映山红 (<i>Rh. simsii</i> Planch)	福建德化戴云山	560	路边灌丛	刘仁林 05008
乳源杜鹃 (<i>Rh. huayuenense</i> Chun ex Tam)	广东乳源南岭保护区	840	山坡灌丛	刘仁林 050031
刺毛杜鹃 (<i>Rh. championae</i> Hook)	广东乳源南岭保护区	884	路边	刘仁林 050032
长蕊杜鹃 (<i>Rh. stamineum</i> Franch)	江西井冈山	960	疏林中	刘仁林 050033

1.2 导管穿孔板观察实验

剪取 4 年生以上的老茎, 生长正常, 无病虫害;

直径为 1~2 cm, 长 3~5 cm; 每个种取 3 株, 每株取 1 段。把野外所取的样剥去形成层以外的“皮部”, 用蒸

馏水清洗干净。用 10%的乙二醇软化,进行横向、径向和切向切片,经酒精系列脱水后,真空干燥、喷金,然后在电镜(JSM—5310LV型)下扫描观察。

1.3 ITS实验

取硅胶保存的植物叶片约 0.1 g,采用改良的 CTAB法^[9]提取总 DNA;在 Perkin Elmer 960型 PCR 仪上进行 PCR 扩增;引物为 White (1990)的引物;PCR 条件为:97 预变性 4 min,94 变性 1 min,50 退火 1.5 min,72 延伸 2 min,30个循环,扩增后用 Watson公司纯化试剂盒进行纯化。依据双脱氧链终止法的原理在 960型 PCR 仪上进行测序反应,反应条件为:96 变性 10 s,50 退火 5 s,60 延伸 4 min,30个循环,反应体系为 5 μ L,所得产物经热变性后于 ABI310型自动测序仪上进行序列测定。引物的序列为:ITS“4”(Sequence 5' to 3') TCCTCCGCTTATTGA-TATGC;ITS“5”(Sequence 5' to 3') GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG;引物作用方向为:ITS“5”由 18 s与 ITS1交界区 ITS1 5.8 s ITS2 26 s与 ITS2的交界区;ITS“4”由 26 s与 ITS2交界区 ITS2 5.8 s ITS1 18 s与 ITS1的交界区。

2 结果与分析

2.1 导管穿孔板形态多样性

导管实验得到了许多穿孔板,这里仅挑选具有代表性类型列于图版。由图版可知,中国大陆杜鹃轮叶组类群导管穿孔板的形态多样性较丰富,主要有以下几种类型:

(1)梯形穿孔板(称之为 A型)。梯形穿孔板是由梯状横隔组成的穿孔板,由于横隔形态的不同,有如下几种类型:典型梯形穿孔板(A1),这种类型的穿孔板横隔均匀分布,粗细一致,横隔较细、不弯曲、基本无膜残余(图版中的 1、6、16)。横隔弯曲无分枝梯形穿孔板(A2),这种类型与典型梯形穿孔板的区别仅在于本类型横隔弯曲、粗细不均匀(图版中的 2、5、14)。横隔分枝梯形穿孔板(A3),这种类型的横隔弯曲、有各种分枝、粗细不均匀、横隔之间的距离差异大、有时具少量的膜残余(图版中的 3、4、8、11、12、15、17),分布较普遍。

(2)网状梯形混合穿孔板(称之为 B型)。网状-梯形混合穿孔板仅有一个,一部分为网状,一部分为梯状(图版中的 7),这种类型仅见于戴云山杜鹃。

(3)多穿孔板(称之为 C型)。多穿孔板一般出现在导管侧壁上(图版中的 10),不多见,在轮叶组

中仅发现于华丽杜鹃。

(4)过渡类型的梯形穿孔板(称之为 D型)。依次比较图版中 13、9、8、15的变化可知,梯形穿孔板可能由梯形纹孔失去纹孔膜形成的,因此 13、9、8是形成梯形穿孔板过程中的过渡类型,这种类型在各类群中都有出现,因此没有全部在图版中列出。综合以上分析,轮叶组 3个种和 1个变型的穿孔板多样性较丰富,不同类群之间表现出一定的差异(表 2)。

表 2 轮叶组不同类群导管的穿孔板形态多样性特征比较

类群	梯形穿孔板 A	网状梯形穿孔板	多穿孔板	过渡梯形穿孔板
戴云山杜鹃	A1, A2, A3	B		D
华丽杜鹃	A3		C	D
满山红	A1, A2, A3			D
白花满山红	A1, A2, A3			D

2.2 导管穿孔板数量特征多样性

对每个种(含种以下等级)的导管进行电镜扫描后,随机选取 60个导管穿孔板在 OLYMPUS-BH2下进行显微测量,得到穿孔板的平均长、宽、面积和长/宽等信息(表 3)。

表 3 轮叶组不同类群导管的穿孔板数量特征比较

类群	长度/ μ m	宽度/ μ m	面积/ μ m ²	宽/长
戴云山杜鹃	2.816	1.105	2.669	0.39
华丽杜鹃	3.218	0.791	2.284	0.24
满山红	2.180	1.061	2.667	0.47
白花满山红	3.533	1.099	3.945	0.31

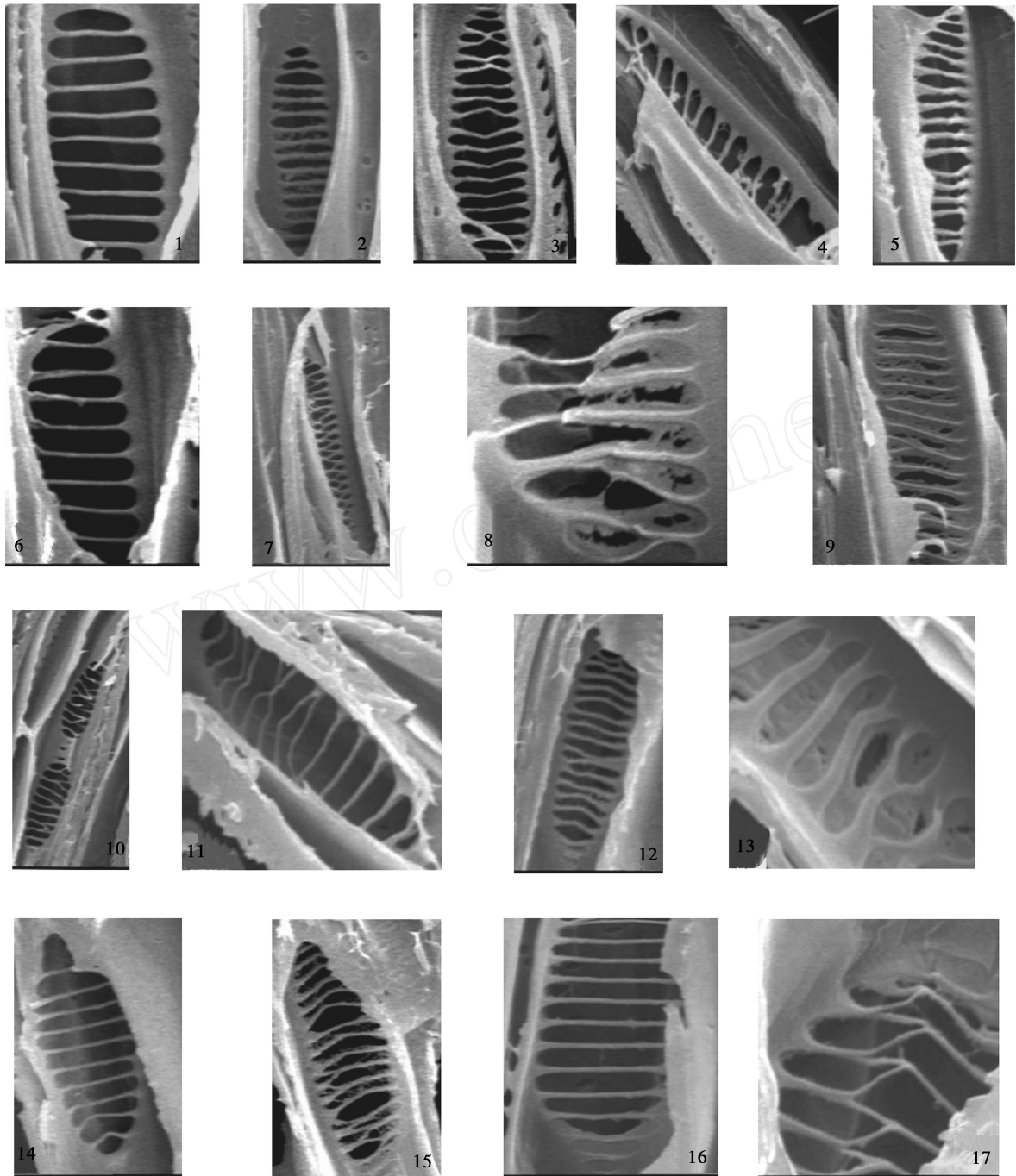
表 3反映了如下规律:导管穿孔板的宽/长之比为华丽杜鹃 0.24 < 白花满山红 0.31 < 戴云山杜鹃 0.39 < 满山红 0.47;穿孔板的面积为华丽杜鹃 2.284 < 满山红 2.667 < 戴云山杜鹃 2.669 < 白花满山红 3.945。从这些规律中可以发现:华丽杜鹃似乎是相对独立的,其他 3个类群的亲缘关系相对比较接近,这种推断是否符合实际?需要进一步分析;长和宽的规律不很明显。

2.3 导管穿孔板与系统发育的联系

2.3.1 基于 ITS分子标记的亲缘关系分析 应用分子标记分析类群之间的亲缘关系比形态学证据更直接、可信、更明晰。本文以云锦杜鹃为外推类群,应用 Paup 4.0b10软件,对轮叶组的 3个种和 1个变种进行 ITS序列分析,得到序列长度范围是 638 ~ 644 bp(表 4),5.8 S均为 164位点;当空位(gap)作为缺失处理时,有 370个变异位点,24个系统发育的信息位点,信息位点占变异位点的 6.5%。为了使系统分析具有真实性,加入与轮叶组亲缘关系较接近的映山红组 2个种(映山红和乳源杜鹃)、马银

花亚属的 2 个种 (刺毛杜鹃和长蕊杜鹃) 一起构建系统树, 设置最大简约法和启发式搜索获得 3 个最简

约树的严格一致树, 并用靴带法分析、检验简约树中各分支的支持率 (图 1)。



图版说明:

1~4 白花满山红: 1, $\times 2\ 000$, 示典型梯形穿孔板 A1; 2, $\times 3\ 500$, 示梯形横隔弯曲无分支穿孔板 A2; 3, $\times 3\ 500$, 4, $\times 5\ 000$, 示梯形横隔分支穿孔板 A3。5~9 戴云山杜鹃: 5, $\times 3\ 500$, 示梯形横隔弯曲无分支穿孔板 A2; 6, $\times 5\ 000$, 示典型梯形穿孔板 A1; 7, $\times 2\ 000$, 示网状 梯状穿孔板 B; 8, $\times 10\ 000$, 9, $\times 3\ 500$, 示梯状过渡类型穿孔板 D。10~13 华丽杜鹃: 10, $\times 2\ 000$, 示梯形多穿孔板 C; 11, $\times 5\ 000$, 12, $\times 3\ 500$, 示梯形横隔分支穿孔板 A3; 13, $\times 15\ 000$, 示梯状过渡类型穿孔板 D。14~17 满山红: 14, $\times 5\ 000$, 示梯形横隔弯曲无分支穿孔板 A2; 15, $\times 3\ 500$, 17, $\times 10\ 000$, 示梯形横隔分支穿孔板 A3; 16, $\times 5\ 000$, 示典型梯形穿孔板 A1。

表 4 轮叶组植物的 ITS1、ITS2 的长度和 G+C 含量

类群	ITS/bp	ITS1		ITS2	
		Size/bp	(G+C)/%	Size/bp	(G+C)/%
戴云山杜鹃	644	255	0.522	225	0.578
华丽杜鹃	646	255	0.525	227	0.573
满山红	643	254	0.524	225	0.582
白花满山红	644	255	0.522	225	0.578
云锦杜鹃	642	253	0.518	225	0.564
映山红	638	248	0.516	226	0.575
乳源杜鹃	638	248	0.512	226	0.584
刺毛杜鹃	644	255	0.514	225	0.564
长蕊杜鹃	644	255	0.513	225	0.564

由图 1 可知: 轮叶组的 3 个种和 1 个变型明显分为 2 个分支, 即华丽杜鹃单独为一支, 满山红、戴云山杜鹃和白花满山红为一支, 说明满山红与戴

云山杜鹃和白花满山红的亲缘关系较密切; 满山红、戴云山杜鹃和白花满山红又分为 2 支, 即满山红为一支, 戴云山杜鹃和白花满山红为另一支, 其中戴云山杜鹃与白花满山红构成姐妹群, 因此戴云山杜鹃与白花满山红的亲缘关系比它们与满山红的亲缘关系更近些。此外, 表 4 中 G+C 的含量也表明了类似的关系, 基因序列中 G+C 含量相似性说明了基因组成基本相似^[10], 即遗传基础基本相似, 因此由表 4 中 G+C 的含量得到了与图 1 相同的结果: 戴云山杜鹃、白花满山红与满山红的亲缘关系较密切, 其中戴云山杜鹃与白花满山红的亲缘关系更密切, 构成姐妹群。

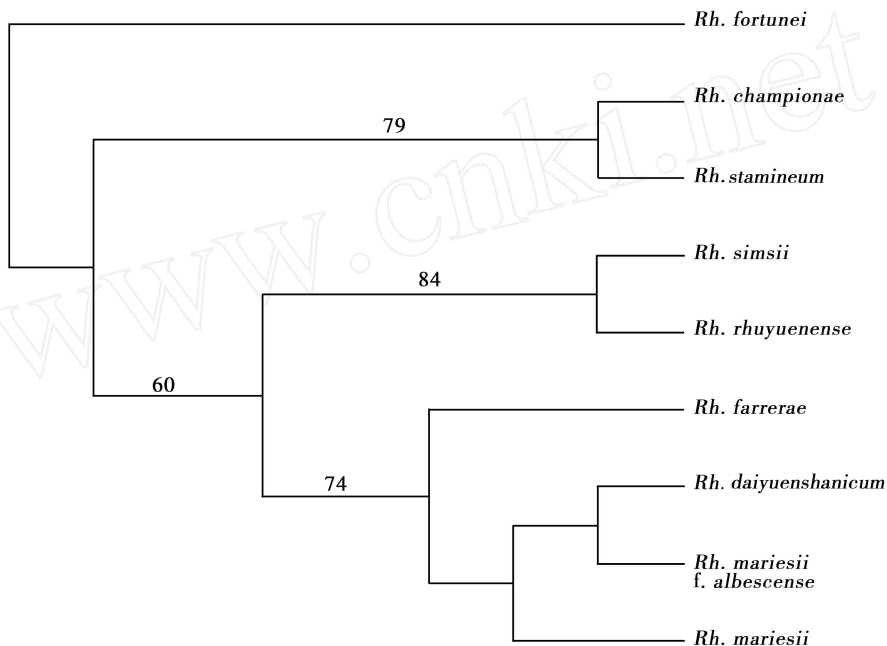


图 1 当空位作缺失处理时用 Paup4. 0b 10 软件分析得到的 ITS 序列分析最简约树的严格一致树
说明: 步长为 424, 分支下面的数值为靴带支持率; CI = 0.98, HI = 0.0000, RI = 0.98

2.3.2 导管穿孔板多样性与系统发育的联系 导管穿孔板的形态与导管输导功能有关, 从穿孔板多样性中找到可以与系统发育相联系的多样性特征, 并了解相应的规律, 对进一步系统分类具有重要意义。本文以导管穿孔板多样性变化与 ITS 序列进行对应分析, 得到如下信息:

(1) 穿孔板形态多样性与系统发育的联系 由表 2 可知, 典型梯形穿孔板 A1、网状 梯形混合穿孔板 B 和多穿孔板 C 比较特殊, 可能与系统发育有联系, 但没有明确的方向性。而结合图 1 的分析, 可以得到明晰的结论: 典型梯形穿孔板与系统发育有明显联系。这种类型仅在华丽杜鹃未见分布, 图 1

表示华丽杜鹃是相对独立的一个种, 满山红、戴云山杜鹃和白花满山红的亲缘关系较密切, 这说明典型梯形穿孔板在类群间的分布与系统发育是相吻合的。网状 梯形混合穿孔板与系统发育有一定的联系, 可为种下级分类单位的划分提供依据, 理由是: 从图 1 可知, 戴云山杜鹃与白花满山红都是从最近的祖先获得衍征而构成姐妹群, 在已知的类群中它们与满山红亲缘关系较密切, 形态上也与满山红区别不大, 没有达到种的差异程度, 如白花满山红仅以花白色与满山红区别^[11]; 戴云山杜鹃仅以叶表皮有蜡质层, 花丝纤细并具毛与满山红区别^[12]; 因此戴云山杜鹃可能是一个种以下等级单位。多穿孔

板可能是一种原始类型,结合图 1 可知,外推类群云锦杜鹃是比较原始的类群^[13],多穿孔板仅见于华丽杜鹃,而华丽杜鹃比满山红、戴云山杜鹃和白花满山红更接近“树根”,说明华丽杜鹃保留了较多的原始性状。此外,一般多穿孔板常见于蕨类植物导管的侧壁^[14]。为了便于比较微观上的穿孔板特征与分子标记的联系,根据现有的研究资料,首先回顾杜鹃属及映山红亚属类群形态上的原始性状和原始类群。闵天禄等^[15]研究认为杜鹃属植物较原始的类群是常绿杜鹃亚属 (Subgenus *Hymenanthes*) 常绿杜鹃组 (Section *Ponticum*) 的杯毛杜鹃亚组 (Subset *Falconera* Sleumer)、大叶杜鹃亚组 (Subset *Grandia* Sleumer)、耳叶杜鹃亚组 (Subset *Auriculata* Sleumer) 和云锦杜鹃亚组 (Subset *Fortunea* Sleumer)。虽然耳叶杜鹃亚组与云锦杜鹃亚组同属于常绿杜鹃亚属常绿杜鹃组,但形态特征上耳叶杜鹃亚组的类群具有刚毛、腺毛、顶芽鳞片明显、鳞片外面具明显凸起的中脊等特征,与映山红亚属的类群比较接近,因此本文选用耳叶杜鹃作为较原始的类群对映山红亚属类群的演化进行极性探讨,这样更符合客观事实^[15]。耳叶杜鹃亚组中的小溪洞杜鹃 (*Rh. xiaoxidongense* W. K. Hu) 分布于井冈山,海拔 1 200 m,具刚毛和腺毛,花白色,叶面具刚毛和少量糙毛,厚纸质,与映山红亚属 (Subgenus *Tsutsusi* (G. Don) Pojarkova) 的乳源杜鹃 (叶纸质,叶面无光泽,表面具刚毛和腺毛及少量糙毛;花粉红色或白色) 很接近,由此可以推断映山红亚属中较原始的类群是具刚毛、腺毛、顶芽鳞片明显等性状特征的类群。根据研究,映山红亚属轮叶组可能由映山红组的祖先类群演化而来^[15],因此轮叶组中叶片较小、植物体被各种类型的毛、花较大的性状是比较原始的性状。比较分析表明,满山红叶较大,长 4 ~ 7.5 cm,近无毛,果梗直立;白花满山红叶较大,长 4 ~ 7.5 cm,无毛,花白色果梗直;戴云山杜鹃叶长 3 ~ 4 cm,表皮有蜡质层,花丝纤细,并具毛,果梗直立;华丽杜鹃叶较小,2 ~ 3 cm,宽 2 cm,叶柄具毛,老叶背面仍残存稀毛,花梗有毛,果梗稍弯。显然华丽杜鹃在形态上保留了相对较多的原始特征,同时在微观形态上具有相应的多穿孔板、穿孔板面积较小、穿孔板宽/长之比值较小等特征,这些特征是比较原始的特征。

综合上述,分子系统发育与形态发育有密切的联系,而且应用分子标记分析与微观形态特征(如穿孔板特征等)相结合可以使它们与系统发育的关系

更加明晰。

(2) 导管穿孔板数量特征多样性与系统发育的联系 由表 3 可知,穿孔板的面积是华丽杜鹃 < 满山红 < 戴云山杜鹃 < 白花满山红,结合图 1 分析可以得到明晰的结论:穿孔板的面积变化与系统发育一致,说明穿孔板的面积演化与系统发育有明显的联系。

2.3.3 导管穿孔板演化与系统发育的联系

(1) 导管穿孔板与 ITS 分子标记的对应分析

由表 3 和图 1 可知:华丽杜鹃比满山红、戴云山杜鹃和白花满山红更接近“树根”,这意味着在系统发育上保留了更多的原始性状,因此穿孔板的演化方向比较明确:即穿孔板的面积演化方向是朝着面积增大的方向演化,因为穿孔板的面积变化规律是华丽杜鹃的穿孔板面积 < 满山红 < 戴云山杜鹃 < 白花满山红。此外,穿孔板的宽/长之比值也是朝着增大的方向演化,因为穿孔板的宽/长之比值是华丽杜鹃 < 白花满山红 < 戴云山杜鹃 < 满山红。穿孔板宽/长比值的增加,意味着穿孔板更接近于圆形,斜度减少,有利于提高输送能力。显然,这是一种进化的表现,与系统发育方向一致。

(2) 过渡类型的梯形穿孔板是穿孔板形成过程中的中间状态 由图 1 分析表明,这种穿孔板的多样性特征是系统发育中的共同特征,因此普遍出现于各类群中。

3 结论

导管穿孔板多样性反映了不同类群的系统发育,认识穿孔板多样性与系统发育的联系,可为系统分类提供有效的信息。通过对应分析导管穿孔板多样性与 ITS 序列的分子标记,得到如下结论:

(1) 穿孔板的多样性与系统发育有明显的联系,穿孔板多样性变化与 ITS 序列的对应分析使穿孔板的演化方向更加明确:即穿孔板的面积朝着增大的方向演化。其次,穿孔板的宽/长之比值朝着增大的方向变化,这些与系统发育方向表现为一致性。因此分子标记与穿孔板多样性结合起来分析可以克服仅仅依靠穿孔板的特征推断系统发育关系所产生的不可验证性偏差。

(2) 华丽杜鹃、满山红、戴云山杜鹃和白花满山红的穿孔板多样性较丰富,但并非所有的多样性特征都与系统发育有关。通过穿孔板多样性变化与 ITS 序列进行对应分析,认为穿孔板多样性与系统发

育的联系主要表现在如下几个方面: 典型梯形穿孔板与系统发育有明显的联系; 网状 梯形混合穿孔板对种以下等级的划分具有重要价值; 多穿孔板是一种原始类型; 穿孔板的面积变化与系统发育一致。

(3)导管穿孔板多样性与分子标记的对应分析结果可为系统分类提供了明晰、可信的证据,本文通过对应分析认为,戴云山杜鹃可能是一个种下级分类单位。

参考文献:

- [1] Chamberlain D F, Rae S J. A Revision of *Rhododendron* Subgenus *Tsutsusi*[M]. Edinburgh: The University Press 1990: 144 - 146
- [2] Thompson. Evolution of vessels of Gnetae [J]. Botanical Gazette, 1918, 63: 278 - 396
- [3] Frost F H. Specialization in secondary xylem of dicotyledons: Evolution of end wall of vessel segments[J]. Botanical Gazette 1930, 90: 178 - 196
- [4] 李红芳,任 毅. 领春木次生木质部中导管穿孔板的变异 [J]. 植物分类学报, 2005, 43 (1): 1 - 11
- [5] 孙 谨,吴 鸿,孙同兴,等. 17种樟科树种的木材解剖比较 [J]. 林业科学研究, 2002, 15 (5): 521 - 530
- [6] 张有庆,邓志刚,肖 智. 花楸树、水榆花楸茎次生木质部结构比较研究 [J]. 通化师范学院学报, 2006, 27 (2): 71 - 72
- [7] 王为义. 青海 9种杜鹃的比较解剖与分类位置 [J]. 植物分类学报, 1982, 20 (1): 49 - 57
- [8] 邓传远,林 鹏,郭树枝. 海桑属红树植物次生木质部结构特征及其对潮涧带生境的适应 [J]. 植物生态学报, 2004, 28 (3): 392 - 399
- [9] 邹喻苹,葛 颂,王晓东. 系统与进化植物学中的分子标记 [M]. 北京:科学出版社, 2001: 9 - 26
- [10] 黄 原. 分子系统学——原理、方法和应用 [M]. 北京:科学出版社, 1998: 9 - 183
- [11] 丁炳杨,方云亿. 浙江杜鹃花属一新变种 [J]. 植物研究, 1990, 10 (1): 31 - 33
- [12] 谭沛祥. 杜鹃小志 [J]. 植物研究, 1982, 2 (4): 77 - 78
- [13] 闵天禄,方瑞征. 杜鹃属的系统发育与进化 [J]. 云南植物研究, 1990, 12 (4): 356 - 365
- [14] 方瑞征,闵天禄. 杜鹃属植物区系的研究 [J]. 云南植物研究, 1995, 17 (4): 359 - 379
- [15] 刘仁林. 中国映山红亚属系统分类研究 [D]. 江西南昌:江西农业大学园林与艺术学院, 2006: 127 - 142