

# New Advances in Caryophyllaceae Systematics

Shumin Wang<sup>1</sup>, Jing Li<sup>1</sup>, Shengdan Wu<sup>2</sup>, Wei Wang<sup>2</sup>, Linjing Zhang<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen Shanxi

<sup>2</sup>State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing

Email: \*linjingzh@aliyun.com

Received: May 4<sup>th</sup>, 2017; accepted: May 22<sup>nd</sup>, 2017; published: May 25<sup>th</sup>, 2017

## Abstract

New advances of Caryophyllaceae systematics in recent years are reviewed in this paper. Caryophyllaceae, about 2200 species distributed among 86 genera, have a global distribution but primarily of temperate and warm-temperate regions of the Northern Hemisphere as well as a key ornamental and medicinal value. Caryophyllaceae date back to the Late Cretaceous, and have a center of diversity in the Mediterranean and Irano-Turanian regions. The family is traditionally subdivided into three subfamilies: Alsinoideae, Caryophylloideae and Paronychioideae. Recent molecular phylogenetic researches suggested that the traditionally recognized classification system has not been evolutionarily reasonable, since none of the three subfamilies is monophyletic. Instead, the currently proposed classification systems for Caryophyllaceae with eleven tribes are better supported despite some imperfection. Although the phylogenetic relationships among the eleven clades are basically distinct, the monophyly of Sperguleae is not well supported. The boundaries and monophyly of the major genera are uncertain. In addition, the placement of the many small genera among the larger genera have hitherto been poorly resolved, so it will be important to further revise the classification systems and delimit its own crucial taxa again.

## Keywords

Caryophyllaceae, Alsinoideae, Caryophylloideae, Paronychioideae, Molecular Phylogeny

# 石竹科系统学研究新进展

王淑敏<sup>1</sup>, 李静<sup>1</sup>, 武生聘<sup>2</sup>, 王伟<sup>2</sup>, 张林静<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>山西师范大学生命科学学院, 山西 临汾

<sup>2</sup>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

Email: \*linjingzh@aliyun.com

\*通讯作者。

收稿日期：2017年5月4日；录用日期：2017年5月22日；发布日期：2017年5月25日

## 摘要

本文综述了近年来石竹科系统学研究的新进展。石竹科(Caryophyllaceae)约有86属, 2200余种, 全球广布, 主要分布在北半球温带和暖温带地区, 具有重要的观赏和药用价值。石竹科可追溯到晚白垩世, 其多样化中心位于地中海和伊朗-突雷尼地区。传统上石竹科被分为3个亚科: 繁缕亚科(Alsinoideae)、石竹亚科(Caryophylloideae)和指甲草亚科(Paronychioideae)。近来的分子系统学研究表明, 从演化关系上分析石竹科传统分类并不合理, 因为3亚科均不是单系类群。而最新提出的石竹科11族分类系统则得到较好支持, 尽管尚不完善。这11个分支间的系统发育关系基本清楚, 但大爪草族(Sperguleae)的单系支持率不高, 而且一些大属的范围及单系性仍然存在争议。此外, 大属里许多小属的准确位置仍然悬而未决。因此石竹科分类系统亟需进一步修订, 其内部一些关键分类群需要重新划分。

## 关键词

石竹科, 繁缕亚科, 石竹亚科, 指甲草亚科, 分子系统学

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

石竹科(Caryophyllaceae)隶属于石竹目(Caryophyllales), 是核心石竹目中产花青素的成员, 与苋科(Amaranthaceae)呈姐妹群关系[1]。该科约有 86 属, 2200 余种, 绝大多数物种是一年生或多年生草本或亚灌木[2], 通常生长在高山草甸、沙质草地、石质山坡、固定沙丘、针叶林下、河岸、草原等。石竹科植物全球广布, 主要分布在北半球温带和暖温带地区, 多样化中心位于地中海和伊朗-突雷尼地区。我国以北部和西部为主要分布区, 共有 30 属, 约 390 种[3]。石竹科现生种类繁多, 形态丰富多样, 但是其化石记录稀少[4] [5]。简单的花粉化石在晚白垩世坎帕阶(Campanian)约 73 百万年前出现于澳大利亚和新西兰, 这是石竹科已知最早的化石记录[6] [7]; 而种子化石最早在始新世出现于英国[8]。关于石竹科的生物地理起源和分布格局的研究只局限于澳大利亚的类群, 澳大利亚石竹科在始新世中晚期发生了相当大的分化, 大部分现生属在新近纪或者第四纪到达澳大利亚[9]。

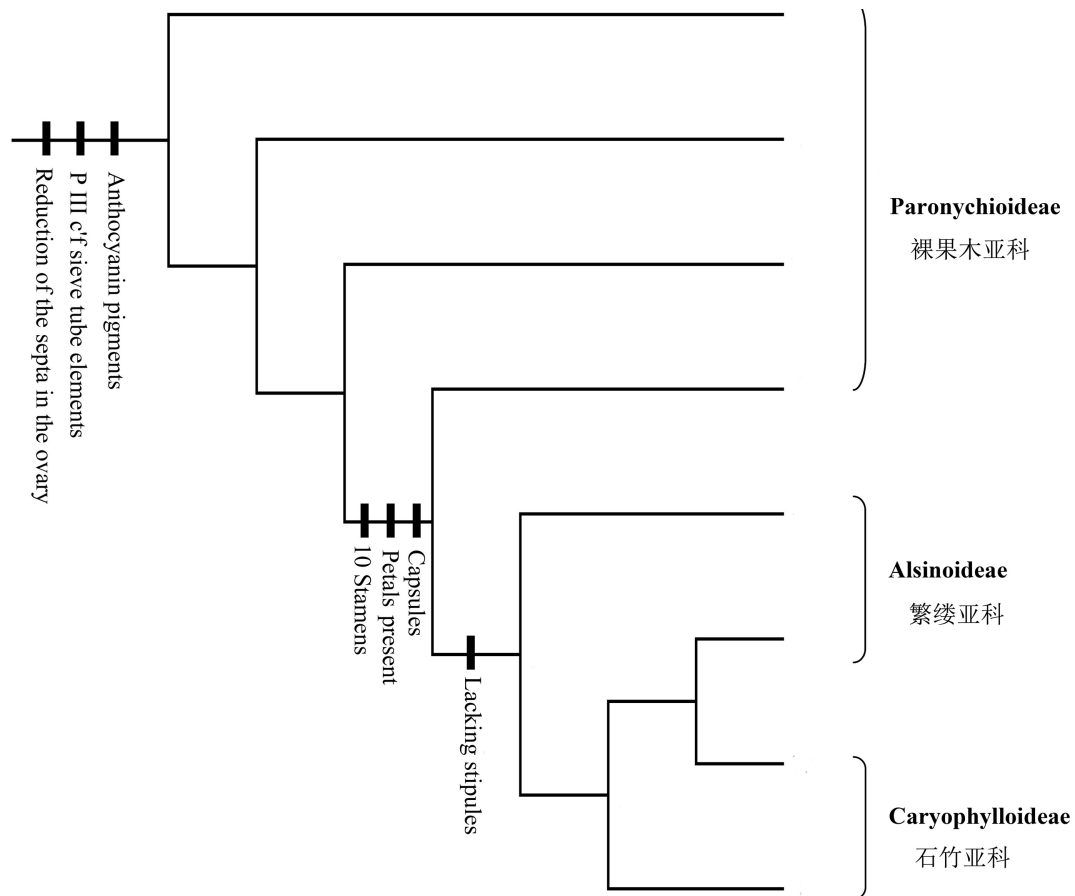
石竹科植物具有较高的药用价值, 其化学成分主要是皂苷和挥发油, 常作为中药成分的物种有: 孩儿参(*Pseudostellaria heterophylla*)、瞿麦(*Dianthus superbus*)、银柴胡(*Stellaria dichotoma var. lanceolata*)、王不留行(*Vaccaria segetalis*)和金铁锁(*Psammosilene tunicoides*)等[3]。此外, 石竹科因其叶形优美、花色艳丽等优良品性成为园林绿化中重要的花卉资源, 具有较高的园艺观赏价值[10]。例如, 剪秋罗属(*Lychnis*)、石竹属(*Dianthus*)、蝇子草属(*Silene*)、石头花属(*Gypsophila*)与肥皂草(*Saponaria*)等。有的物种是国家一级重点保护野生植物, 例如裸果木(*Gymnocapos przewalskii*) [11]。

近年来, 随着测序和生物信息技术的快速发展, 广泛地利用多源生物信息, 包括形态、化石、分子等数据, 建立所有有机体的系统发育树已成为系统发育研究的重要方面[12]。例如, 系统学家针对被子植物大尺度的系统发育分析提出了 APG 系统, 并不断对其进行修订[13] [14] [15] [16], 这些研究为重建系

统发育树积累了丰富的分子数据和理论借鉴。因为与形态性状相比,分子性状的变异在大尺度上(如界、门、纲、目、科)的同源性更易于区别,这使得对生物分类、系统和进化等领域进行大规模或大尺度的研究成为可能[17]。目前石竹科在目、科级水平上的框架基本稳定,但随着科内诸多属的分子数据不断增加,对传统分类观点提出了挑战。故本文将对石竹科传统分类和分子系统分类的最新观点进行综述,并对系统发育研究中存在的问题以及未来研究方向提出了展望。

## 2. 石竹科 3 亚科分类系统

石竹科可以根据一些容易识别的形态性状(如托叶、萼片、花瓣、果实以及种子)进行分类[1]。1993年, Bittrich 主要依据形态性状把石竹科分为 3 个亚科,即指甲草亚科、繁缕亚科和石竹亚科[2] (图 1)。传统上鉴定指甲草亚科的性状特征为具托叶和茄型胚,其中托叶是石竹科的祖征[2] [18];而无花瓣和果皮不裂一般也可作为指甲草亚科的鉴别特征,因为石竹科其余成员通常有花瓣,且具蒴果[2]。指甲草亚科有时被作为一个独立的科,即裸果木科(Illecebraceae) [19]。繁缕亚科和石竹亚科都具有石竹型胚,该性状可能是这两个分类群的一个共衍征,故将二者作为一个单系群[2]。此外, Bittrich 针对基数染色体数目演化的研究仍支持将繁缕亚科加石竹亚科作为一个单系群[2],因为繁缕亚科( $x=6\sim 19$ )和石竹亚科( $x=10\sim 18$ )的基数染色体数目普遍比指甲草亚科( $x=8\sim 9$ )高。而石竹亚科较繁缕亚科染色体基数有更高的趋势,因此一些分类学家认为石竹亚科起源于繁缕亚科,即繁缕亚科是一个并系[2] [20]。随着对形态学性状的进一步认识, Bittrich 发现繁



**Figure 1.** Interrelationships of the subfamilies of Caryophyllaceae (Black rectangles show the ancestral states of morphological characters) (referred [24])

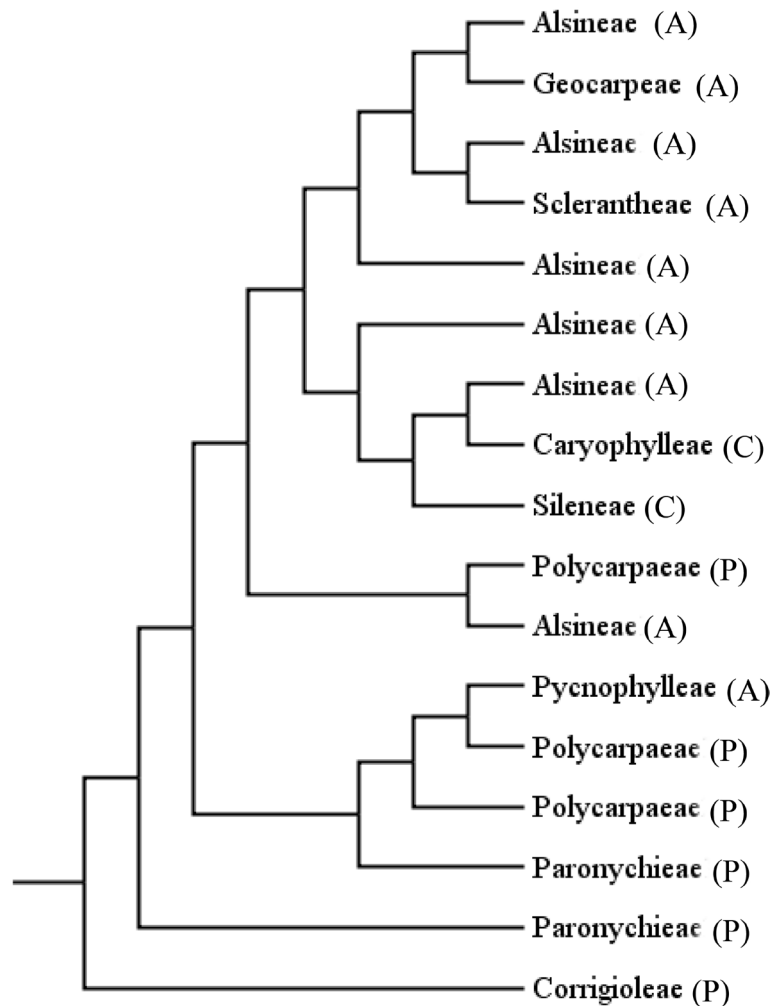
**图 1.** 石竹科内亚科间的系统发育关系(黑色矩形表示祖先形态性状状态)(据[24])

缕亚科雄蕊远轴基部具有蜜腺[2]，石竹亚科却不具该性状，故仍决定维持繁缕亚科的分类。而石竹亚科被广泛认可的鉴别性状为具萼筒及花瓣脉络闭合或半闭，且其共衍征为花瓣有爪和具花冠柄[2] [18]。过去，石竹科 3 亚科分类系统普遍为人们所接受，而且容易教学，这意味着石竹科的亚科等级尤为重要。

然而，近来的分子系统学研究表明，用于石竹科传统分类的形态性状，由于具有很高的同塑性 (homoplasy)，很难确定其形态共衍征[2] [21] [22]。比如隶属于指甲草亚科的白鼓钉族(Polycarpeae)，具蒴果且果皮不裂，而隶属于繁缕亚科的 *Scleranthus* 也具该性状[2] [21]；此外，*Geocarpon* 属于繁缕亚科，具有退化雄蕊，但该性状也是指甲草亚科一些成员的鉴别性状[2]。故形态性状的同塑性，容易造成类群分类关系混乱。因此，将石竹科划分为 3 个亚科是不自然、不合理的，不能真实反映其进化历史[22] [23]。

### 3. 石竹科族分类系统

1993 年，Bittrich 主要依据形态学性状将 3 亚科进一步划分成 11 族[2] [22] (图 2)。其中，指甲草亚



**Figure 2.** Intertribal relationships in Caryophyllaceae (according to the classification system of Bittrich (1993), letters in parentheses show the assignment of each tribe to a traditionally recognized subfamily, A: Alsinoideae; C: Caryophylloideae; P: Paronychioideae) (referred [20])

**图 2.** 石竹科内族间的系统发育关系(根据 1993 年 Bittrich 的分类系统, 其中括号中的字母表示每个族在传统亚科中的分布, A: 繁缕亚科; C: 石竹亚科; P: 指甲草亚科)(据[20])

科根据叶的着生方式是对生或互生、托叶是否具耳、萼片数为 5 或 3、花柱数为 2 或 3~5 枚、种子为 1 粒或多粒、果实为蒴果或小坚果及果皮是否开裂等性状被划分成白鼓钉族、指甲草族(*Paronychieae*)和 *Corrigioleae* 3 个族。繁缕亚科则依据果实是否为蒴果、是否具花瓣、花柱数为 3 或 2~3 枚、花瓣全缘或深裂及是否存在退化的对萼雄蕊等性状被分为繁缕族(*Alsineae*)、*Pycnophylleae*、*Geocarpeae*、*Habrosieae* 和 *Scleranthae* 5 个族。而石竹亚科根据花柱为 2、3 或 5 枚、萼筒在萼片联合处是否具脉、是否具有总苞及心皮与萼片互生或对生等特征被分成石竹族(*Caryophylleae*)、*Drypideae* 和 蝇子草族(*Sileneae*)3 个族。该分类方案存在明显不足, 族间关系模糊, 尤其白鼓钉族、指甲草族和繁缕族都不是单系群(图 2)。

2010 年, Harbaugh 等选取了 126 种, 利用 3 个叶绿体 DNA 片段(*matK*, *trnL-F* 和 *rps16*)对该科进行了系统发育分析, 其结果显示石竹科内传统 3 亚科均不是单系群, 该科包括 11 个分支(clade), 从而首次提出了将石竹科划分为 11 个族的分类方案[23]。其中族的命名大部分和传统分类一致, 即该分类方案具有被认可的形态学基础[2]。该分类结果表明: 1) 指甲草亚科是一个基部并系支, 繁缕亚科与石竹亚科均不是单系群, 但二者加在一起形成了一个单系分支; 2) 指甲草亚科被废除, 而被 4 个族所替代, 分别为: *Corrigioleae*、指甲草族、白鼓钉族和大爪草族, 这 4 个族位于石竹科基部; 3) 石竹亚科被蝇子草族与石竹族这 2 个族替代; 4) 繁缕亚科被老牛筋族(*Eremogoneae*)、无心菜族(*Arenarieae*)、繁缕族、漆姑草族(*Sagineae*)及 *Scleranthae* 这 5 族替代。

2011 年, Greenberg 等选用了 5 个叶绿体 DNA 片段(*matK*, *ndhF*, *trnL-F*, *trnQ-rps16* 和 *trnS-trnf*)和 1 个核基因片段(ITS), 物种取样增加到 615 个, 利用最大似然法(maximum likelihood)进行分析, 其结果也证明石竹科传统 3 亚科不是单系类群, 支持 Harbaugh 等将石竹科划分为 11 个族的分类方案[22] [23] [24] (图 3)。此分类方案表明: 1) 指甲草亚科是一个早期分化的非单系支系, 被 4 个族(*Corrigioleae*、指甲草族、白鼓钉族与大爪草族)所替代, 但大爪草族这一支的支持率不高; 2) 繁缕亚科和石竹亚科加在一起形成了一支, 但支持率不高, 与 Harbaugh 的研究结果不一致; 3) 石竹亚科是一个非单系分支, 它被老牛筋族、石竹族和蝇子草族所替代, 并且老牛筋族和石竹族形成姐妹群关系, 与 Harbaugh 的研究结果不一致; 4) 繁缕亚科也是一个非单系分支, 大部分的成员(漆姑草族、*Scleranthae*、无心菜族和繁缕族)形成一支; 5) 石竹科 8 个较大的属没有一个是严格意义上的单系群, 分别为: 无心菜属(*Arenaria*)、卷耳属(*Cerastium*)、米努草属(*Minuartia*)、繁缕属(*Stellaria*)、石竹属、石头花属、蝇子草属和 *Paronychia*。

总体上, 在传统分类的基础上, 引入分子系统学分析, 使石竹科各分支尽可能满足单系的命名, 可以更加准确地描述类群间的系统发育关系。

## 4. 石竹科的基部类群

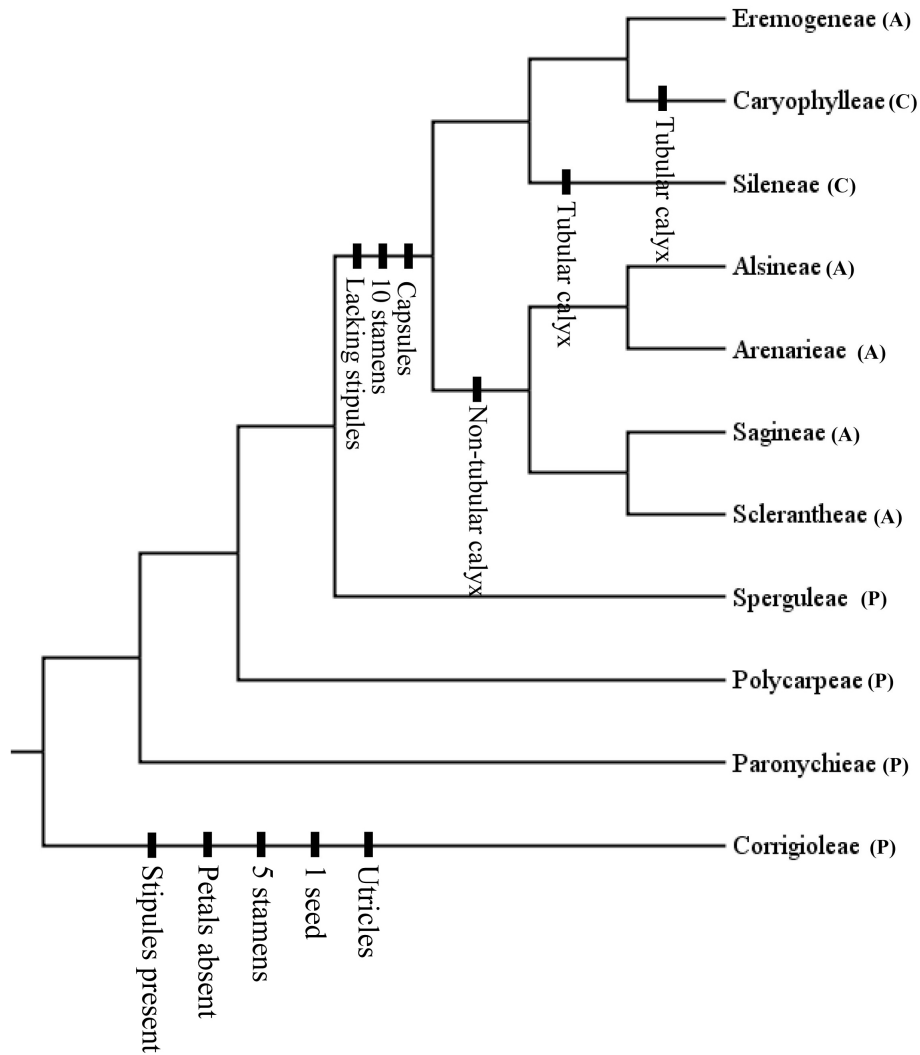
传统上石竹科的基部类群是指甲草亚科[2], 目前依据分子系统学研究表明, 其基部类群主要由 4 个族组成, 分别为: *Corrigioleae*、指甲草族、白鼓钉族和大爪草族[24]。

### 4.1. *Corrigioleae* 支系

石竹科内最早分化的支系是 *Corrigioleae*, 支持率为 100%。*Corrigioleae* 是单系群, 其支持率为 99%, 包括 *Telephium* 和 *Corrigiola* 2 个属[24]。该族具有石竹科的祖先性状, 即具托叶, 无花瓣, 雄蕊少, 萼片分离, 种子 1 粒和具果皮不裂或不规则开裂的胞果[2] [24] (图 3)。

### 4.2. 指甲草族支系

指甲草族为石竹科早期分化的第二个支系, 支持率为 100%。指甲草族是单系群, 其支持率为 100%, 包括 *Paronychia*、裸果木属(*Gymnocapos*)、白鼓钉属(*Polycarpeae*)、治疝草属(*Herniaria*)和 *Philippelia* 5 个属[24]。



**Figure 3.** Intertribal relationships in Caryophyllaceae (according to the classification system of Harbaugh *et al.* (2010), black rectangles show the ancestral states of morphological characters; letters in parentheses show the assignment of each tribe to a traditionally recognized subfamily, A: Alsinoideae; C: Caryophylloideae; P: Paronychioideae) (referred [24])

**图 3.** 石竹科内族间的系统发育关系(根据 2010 年 Harbaugh 等的分类系统, 黑色矩形表示祖先形态性状状态; 括号中的字母表示每个族在传统亚科中的分布, A: 繁缕亚科; C: 石竹亚科; P: 指甲草亚科) (据[24])

### 4.3. 白鼓钉族支系

白鼓钉族为石竹科早期分化的第三个支系, 支持率为 99%。白鼓钉族是单系群, 其支持率为 87%, 包括荷莲豆草属(*Drymaria*)、多荚草属(*Polycarpon*)和 *Pycnophyllum* 3 个较大的属, 以及 *Illecebrum*、*Cardionema*、*Scopulophila*、*Sphaerocoma*、*Dicheranthus*、*Pteranthus*、*Achyronychia*、*Loeflingia*、*Credia* 和 *Ortega* 10 个小属, 但是大属与小属之间的关系仍然不清楚[24]。*Pycnophyllum* 传统上属于繁缕亚科, 但是它的位置存在争议。因为除了 *Pycnophyllum*, 繁缕亚科的其他成员雄蕊远轴基部均具有蜜腺; 而且 *Pycnophyllum* 的物种花柱合生, 繁缕亚科不存在该性状, 但指甲草亚科具有这一特征; 此外, 繁缕亚科具有散孔花粉, *Pycnophyllum* 与指甲草亚科却均具三沟花粉[2]。故分子、形态证据都支持将它放在白鼓钉族[2] [23]。

#### 4.4. 大爪草族支系

大爪草族为石竹科早期分化的第四个支系，支持率为 78%。大爪草族支持率较低，仅为 51%，包括拟漆姑属(*Spergularia*)、大爪草属(*Spergula*)、囊种草属(*Thylacospermum*)和米努草属[24]。2010 年，分子证据支持囊种草(*Thylacospermum caespitosum*)被放在老牛筋族[24]，而最新的分子系统学研究发现它嵌套在大爪草族里[24]，但是这两项研究都只用了一条 *matK* 基因，分子证据太少。囊种草是多年生植物，花白色，通常生长在高海拔、多岩石地区，与老牛筋族的多数物种一样；而大爪草族是一年生植物，花粉色，栖息于低海拔、沿海生境，故在形态与生境上，囊种草与老牛筋族的关系更为密切。因此，基于目前的分子、形态证据无法确定囊种草的准确位置。米努草属的 *Minuartia geniculata*，嵌入大爪草族里，生长于地中海沿海地区，花粉色，具三沟花粉，但该属其余物种具散孔花粉[2] [25] [26] [27]。

### 5. 石竹科的其余类群

石竹科的分类问题主要集中在对其余类群的划分上，即传统上繁缕亚科和石竹亚科形成的一大支系的细分和归并，尤其是几个关键节点—无心菜族、繁缕族、老牛筋族和蝇子草族的分类处理以及其中大属的划分问题，例如无心菜属、繁缕属及卷耳属等。目前，该支系可划分为 7 个族，即漆姑草族(*Sagineae*)、*Scleranthae*、无心菜族、繁缕族、老牛筋族、石竹族和蝇子草族[24]。分子证据支持石竹科这 7 族形成一大支系，但该类群节点支持率不高，仅为 61%，而这 7 族均为单系类群，其中漆姑草族与 *Scleranthae* 是姐妹群关系，同时无心菜族与繁缕族也是姐妹类群[24]。该支系最显著的形态特征是无托叶、有花瓣、雄蕊 10 枚、种子多粒及具蒴果，其中只有石竹族和蝇子草族具萼筒(图 3)，因此 Greenberg 等将该支系命名为 *Plurcaryophyllaceae* [2] [24]。

#### 5.1. 漆姑草族支系

漆姑草族是单系群，其支持率为 84%，包括漆姑草属(*Sagina*)、米努草属、*Colobanthus*、*Bufonia*、*Habrosia*、*Drypis* 和无心菜属的 1 个种(*Arenaria fontinalis*) [24]。*Drypis* 分布于地中海东部，传统上基于具萼筒及基数染色体数目为  $x = 15$ ，Bittrich 将其放在石竹亚科的 *Drypideae* 中[2]；但分子数据却支持 *Drypis* 从石竹亚科移除，而作为漆姑草族的成员[22] [23] [24]。*Habrosia* 是单型属，分布于伊朗、伊拉克和叙利亚，与 *Drypis* 是姐妹群关系[28]，而且 Harbaugh 等将 *Habrosia* 与 *Drypis* 放在一个新族里[23]；然而最新分子系统学研究表明 *Habrosia* 与 *Drypis* 虽位于同一支系，但不是姐妹群关系，故仍应将其放在漆姑草族[24]。*A. fontinalis* 是美国特有种，花 4 基数，根据形态性状鉴定其属于漆姑草属或米努草属[27]，而分子证据确定其属于米努草属，并与漆姑草属近缘[24]。

#### 5.2. *Scleranthae* 支系

*Scleranthae* 是单系群，其支持率为 100%，由 *Schiedea*、*Wilhelmsi*、*Honckenya*、*Geocarpon*、*Scleranthus*、繁缕属的 5 个种、米努草属的 9 个种和拟漆姑属(*Spergularia*)的 1 个种组成[24]。*Stellaria obtusa* 嵌套在 *Schiedea* 支系里，分布于北美西部高海拔潮湿生境，与该支系繁缕属的其他 4 个种形态及生境不同，其中 *S. howardii* 和 *S. minutifolia* 均分布于多明尼加共和国，花 4 基数，花瓣浅裂，而 *S. ovata* 分布于墨西哥与南美[29]。分子数据也支持其他 4 个种形成一组，节点支持率为 86% [24]。Harbaugh 等的研究结果表明拟漆姑属隶属于大爪草族，而 Greenberg 等发现拟漆姑属中的 *Spergularia heldreichii* 嵌套在 *Scleranthae* 里，该结果二者存在分歧[23] [24]。米努草属不是单系，其物种分布在 *Scleranthae*、漆姑草族和大爪草族支系上。*Schiedea* 是夏威夷第五大适应辐射的被子植物代表[23] [30]，形态与分子性状都支持它是单系[24] [30] [31]。*Geocarpon* 是单型属，而 *Geocarpon minimum* 是其唯一一种，分布于北美，曾经

属于番杏科(Aizoaceae), 但因其一些形态性状与繁缕亚科和指甲草亚科相似, 故被单独作为一个族(Geocarpeae) [32], 然而分子证据仍支持将其放在 Scleranthae [24]。

### 5.3. 无心菜族支系

无心菜族是单系群, 其支持率为 99%, 包括无心菜属和种阜草属(*Moehringia*) [24]。无心菜属大约包括 150~300 种 [2], 主要分布于北温带 [33], 其生活型丰富多样, 主要有一年生植物、多年生灌木状植物、垫状植物、沿海肉质草本及早生和中生植物 [34]。无心菜属是多系群, 包括 3 个大支: 齿瓣属(*Odontostemma*) 支系、狭义无心菜属(*Arenaria s.s.*) 支系及老牛筋属(*Eremogone*) 支系 [35]。狭义无心菜属支系, 即无心菜属的大部分物种在无心菜族中形成的一个单系分支, 与狭义种阜草属是姐妹群关系, 而无心菜属的其他种分布在繁缕族和老牛筋族支系上 [34] [35]。分子数据表明狭义无心菜属由几个支持率高的亚支组成, 即无心菜亚属(subgenus *Arenaria*)、雪灵芝亚属(subgenus *Arenariastrum*)、*Porphyrantha* 亚属、*Leiosperma* 亚属、假种阜草组(section *Pseudomoehringia*)和 *Pungentes* 组(section *Pungentes*) [23] [24] [35]。其中, 假种阜草组和 *Pungentes* 组分别是从种阜草属和老牛筋属转移而来; *Leiosperma* 亚属虽是单系, 但被降到组等级; *Porphyrantha* 亚属和雪灵芝亚属嵌套在无心菜亚属里, 而雪灵芝亚属被转移到老牛筋属内 [35]。

### 5.4. 繁缕族支系

繁缕族是单系群, 其支持率为 95%, 包括繁缕属、卷耳属、无心菜属的齿瓣属支系和一些小属, 如孩儿参属(*Pseudostellaria*), 硬骨草属(*Holosteum*), *Moenchia*, 鹅肠菜属(*Myosoton*), *Pletkea* 和薄蒴草属(*Lepyrodiclis*) [24]。繁缕属不是单系, 其中多数种在繁缕族里形成一大支系, 但一部分物种分布在 Scleranthae 里 [24]。卷耳属也非单系, 因为 *Moenchia*、硬骨草属、无心菜属的 2 个种及繁缕属的 1 个种均嵌套在该属中 [24]。齿瓣属支系由齿瓣亚属(subgenus *Odontostemma*)、单花亚属(subgenus *Solitaria*)、薄蒴草属和孩儿参属组成 [35]。齿瓣属传统上被作为无心菜属的一个亚属处理 [34], 但最近的分子系统学研究支持齿瓣属恢复属等级, 包括齿瓣亚属的成员 [23] [24] [35], 而单花亚属也被提升到属等级, 并且二者是姐妹群关系 [35]。该支系多数分布于东亚地区且具有显著的鉴别特征, 如叶线形或卵圆形、花瓣明显长于萼片、瓣片全缘或顶端微凹、蒴果开裂且裂齿数是花柱的 2 倍等 [35]。

### 5.5. 老牛筋族支系

老牛筋族由无心菜属老牛筋亚属(subgenus *Eremogone*)和雪灵芝亚属及米努草属 *Spergella* 亚属组成 [24]。老牛筋族传统上属于繁缕亚科, 但分子证据表明它属于石竹亚科, 且与石竹族是姐妹群关系 [24]。该族主要分布于北半球, 并且物种在东亚地区与欧洲及中东之间存在地理隔离 [24], 其形态共衍征为叶片草质及萼片离生 [23]。老牛筋亚属传统上属于无心菜属 [34], 但分子数据支持其提升为老牛筋属, 而且其部分成员由雪灵芝亚属转移而来 [35]。

### 5.6. 石竹族支系

石竹族包括石竹属、石头花属和一些小属, 如 *Velezia*、膜萼花属(*Petrorrhagia*)、*Allochrusa*、刺叶属(*Acanthophyllum*)、*Bolbosaponaria*、麦蓝菜属(*Vaccaria*)、肥皂草属及金铁锁属 [24]。如果将 *Velezia* 作为一个独立的属处理, 石竹属就不是单系类群 [23], 而 *Valente* 等也支持 *Velezia* 嵌套在石竹属里, 故石竹属仍是并系 [36]。石头花属是非单系群, 尽管该属多数物种形成了一个支系, 但是其中 4 个种在石头花属主支系外, 并与膜萼花属均嵌套在石竹属支系上。麦蓝菜属是一个嵌套在石头花属里的小属, 由 1~4 个种组成, 传统上认为它与肥皂草属关系密切, 因为麦蓝菜属及石头花属与肥皂草属的一个小支是姐妹群关系 [2], 而且麦蓝菜属及石头花属与肥皂草属的分布区相似, 都在欧亚大陆温带地区、地中海和伊朗 -



突雷尼地区广布[24]。

### 5.7. 蝇子草族支系

蝇子草族由蝇子草属、剪秋罗属、*Heliosperma* 和一些小属组成, 这些小属包括 *Atocion*、*Viscaria*、*Eudianthe*、*Petrocoptis* 及麦仙翁属(*Agrostemma*) [24]。其中剪秋罗属、*Heliosperma*、*Atocion*、*Viscaria* 和 *Eudianthe* 有时隶属于蝇子草属[22] [23], 但近来的分子系统学研究支持 *Eudianthe* 恢复属等级[24] [37]。如果将 *Viscaria* 单独作为一个属[38], 那么剪秋罗属与蝇子草属是姐妹群关系, 而且 *Viscaria* 与剪秋罗属/蝇子草属支系是姐妹群关系[23]。尽管这些属在蝇子草族中节点支持率较高[39], 但它们与蝇子草属的关系一直不清楚, 故这些属仍有可能嵌套在蝇子草属里[24]。

## 6. 石竹科系统学研究展望

本文对石竹科近年来系统学研究的新进展进行了综述。最值得关注的是, 石竹科传统 3 亚科分类系统(即繁缕亚科、石竹亚科和指甲草亚科)已经转变到当前 11 族分类系统[23] [24]。该分类系统族间关系基本清楚, 石竹科的基部类群由 *Corrigioleae*、指甲草族、白鼓钉族和大爪草族组成, 其余类群中的漆姑草族与 *Scleranthae*, 无心菜族与繁缕族分别是姐妹群关系[24]。然而, 新提出的石竹科 11 族分类系统尚不完善, 大爪草族的单系支持率不高, 大属里一些小属的位置迄今未圆满解决, 尤其是一些较大属的范围亟待澄清。但这些最新的进展为继续修订分类方案奠定了基础, 我们期望得到更全面的分类处理。而有关石竹科的生物地理起源问题尚未进行深入研究, 因此, 随着石竹科的分子系统学、形态学、发育生物学和古植物学等研究的不断深入, 其分类系统也在不断地完善。将来, 石竹科的分类系统将会更加自然、合理, 能如实反映其进化历史, 同时能为探讨该科的时空演化格局提供系统发育背景。

## 致 谢

作者衷心感谢张林静教授以及中国科学院植物研究所王伟副研究员的指导, 同时感谢武生聃博士提供文献资料帮助。本工作受国家自然科学基金项目(批准号 41571499)和山西省自然科学基金项目(批准号 2008011058-2)联合资助, 特此感谢!

## 参考文献 (References)

- [1] Cuenoud, P., Savolainen, V., Chatrou, L.W., Powell, M., Grayer, R.J. and Chase, M.W. (2002) Molecular Phylogenetics of Caryophyllales Based on Nuclear 18S rDNA and Plastid *rbcl*, *atpB*, and *matK* DNA Sequences. *American Journal of Botany*, **89**, 132-144. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.1.132>
- [2] Bittrich, V. (1993) The Families and Genera of Vascular Plants. In: Kubitzki, K., Rohwer, J. and Bittrich, V., Eds., *Flowering Plants: Dicotyledons; Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*, Vol. 2, Springer, Berlin, 206-236.
- [3] Dequan, L. and Morton, J. (2001) Flora of China. In: Wu, Z. and Raven, P.H., Eds., *Caryophyllaceae through Lardi-zabalaceae*, Vol. 6, Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 1-113.
- [4] Nowicke, J.W. (1994) Caryophyllales: Evolution and Systematics. In: Behnke, H.D. and Mabry, J.T., Eds., *Pollen Morphology and Exine Ultrastructure*, Springer Verlag, Berlin, 168-221.
- [5] Punt, W. and Hoen, P.P. (1995) Caryophyllaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **88**, 82-272.
- [6] Stover, L.E. and Partridge, A.D. (1973) Tertiary and Late Cretaceous Spores and Pollen from the Gippsland Basin, South-Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, **85**, 237-286.
- [7] Raine, J.I. (1984) Outline of a Palynological Zonation of Cretaceous to Paleogene Terrestrial Sediments in West Coast Region, South Island, New Zealand. *New Zealand Geological Survey Report*, **109**, 1-82.
- [8] Chandler, E.M. (1961) Flora of the Lower Headon Beds of Hampshire and the Isle of Wight. *Bulletin of the British Museum of Natural History: Geology*, **5**, 91-158.
- [9] Gregory, J.J. and Michael, K.M. (2003) A Middle-Late Eocene inflorescence of Caryophyllaceae from Tasmania, Australia. *American Journal of Botany*, **90**, 761-768. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.5.761>

- [10] 鲁德全. 黄土高原石竹科植物[J]. 西北植物学报, 1994, 14(5): 121-127.
- [11] Fu, L.G. (1999) China Plant Red Data Book. Science Press, Beijing, 202.
- [12] Morlon, H., Parsons, T.L. and Plotkin, J.B. (2011) Reconciling Molecular Phylogenies with the Fossil Record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 16327-16332. <https://doi.org/10.1073/pnas.1102543108>
- [13] Angiosperm Phylogeny Group (1998) An Ordinal Classification for the Families of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 531-553. <https://doi.org/10.2307/2992015>
- [14] Angiosperm Phylogeny Group II (2003) An Update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **141**, 399-436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- [15] Angiosperm Phylogeny Group III (2009) An Update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105-121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- [16] Angiosperm Phylogeny Group IV (2016) An Update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **181**, 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- [17] Hillis, D.M., Huelsenbeck, J.P. and Cunningham, C.W. (1994) Application and Accuracy of Molecular Phylogenies. *Science-AAAS-Weekly Paper Edition-Including Guide to Scientific Information*, **264**, 671-676. <https://doi.org/10.1126/science.8171318>
- [18] Chrtek, J. and Slavikova, Z. (1987) Leitbündelanordnung in den Kronblättern von ausgewählten Arten der Familie Stellariaceae. *Preslia*, **60**, 11-21.
- [19] Hutchinson, J. (1974) The Families of Flowering Plants. Oxford University Press, Oxford.
- [20] Fernandes, A. and Leitao, M.T. (1971) Contribution a la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta do Portugal. III. Caryophyllaceae. *Boletim da Sociedade Broteriana*, **45**, 167-176.
- [21] Smissen, R.D., Clement, J.C., Garnock-Jones, P.J. and Chambers, G.K. (2002) Subfamilial Relationships within Caryophyllaceae as Inferred from 5' *ndhF* Sequences. *American Journal of Botany*, **89**, 1336-1341. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.8.1336>
- [22] Fior, S., Karis, P.O., Casazza, G., Minuto, L. and Sala, F. (2006) Molecular Phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) Inferred from Chloroplast *matK* and Nuclear rDNA ITS Sequences. *American Journal of Botany*, **93**, 399-411. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.3.399>
- [23] Harbaugh, D.T., Nepokroeff, M., Rabeler, R.K., McNeill, J., Zimmer, E.A. and Wagner, W.L. (2010) A New Lineage-Based Tribal Classification of the Family Caryophyllaceae. *International Journal of Plant Sciences*, **171**, 185-198. <https://doi.org/10.1086/648993>
- [24] Greenberg, A.K. and Donoghue, M.J. (2011) Molecular Systematics and Character Evolution in Caryophyllaceae. *Taxon*, **60**, 1637-1652.
- [25] Jackson, A.K. (1933) Two Plants New to the Flora of Cyprus. *Kew Bull*, **1933**, 407-408. <https://doi.org/10.2307/4113434>
- [26] Candau, P. (1978) Palinologia de Caryophyllaceae del sur de Espana: 1. Subfamilia Paronychioideae. *Lagasalia*, **7**, 143-158.
- [27] Rabeler, R.K. and Hartman, R.L. (2005) Flora of North America: north of Mexico. Caryophyllaceae. Vol. 5: Flora of North America, Oxford University Press, New York and Oxford, 656.
- [28] Smissen, R.D., Garnock-Jones, P.J. and Chambers, G.K. (2003) Phylogenetic Analysis of ITS Sequences Suggests a Pliocene Origin for the Bipolar Distribution of *Scleranthus* (Caryophyllaceae). *Australian Systematic Botany*, **16**, 301-315. <https://doi.org/10.1071/SB01032>
- [29] Maguire, B. (1958) Two Dominican Stellarias. *Brittonia*, **10**, 32-32. <https://doi.org/10.2307/2804691>
- [30] Wagner, W.L., Weller, S.G. and Sakai, A.K. (1995) Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago. In: Wagner, W.L. and Funk, V.A., Eds., *Phylogeny and Biogeography in Schiedea and Alsinodendron (Caryophyllaceae)*, Smithsonian Institution Press, Washington DC, 221-258.
- [31] Soltis, P.S., Soltis, D.E., Weller, S.G., Sakai, A.K. and Wagner, W.L. (1996) Molecular Phylogenetic Analysis of the Hawaiian Endemics *Schiedea* and *Alsinodendron* (Caryophyllaceae). *Systematic Botany*, **21**, 365-379. <https://doi.org/10.2307/2419665>
- [32] Palmer, E.J. and Steyermark, J.A. (1950) Notes on *Geocarpon Minimum* Mackenzie. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **77**, 268-273. <https://doi.org/10.2307/2481898>
- [33] Zhengyi, W., Zhou, L. and Wagner, W. (2001) Flora of China. In: Arenaria, L. and Flora of China Editorial Committee,

- Eds., *Caryophyllaceae through Lardizabalaceae*, Vol. 6, Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing and St. Louis, 40-66.
- [34] McNeill, J. (1962) Taxonomic Studies in the Alsinoideae. I. Generic and Infra-Generic Groups. *Notes Royal Botanic Garden Edinburgh*, **24**, 79-155.
- [35] Sadeghian, S. (2015) Molecular Phylogenetic Analysis of *Arenaria* (Caryophyllaceae: Tribe Arenarieae) and Its Allies Inferred from Nuclear DNA Internal Transcribed Spacer and Plastid DNA *rps16* Sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **178**, 648-669. <https://doi.org/10.1111/boj.12293>
- [36] Valente, L.M., Savolainen, V. and Vargas, P. (2010) Unparalleled Rates of Species Diversification in Europe. *Proceedings of the Royal Society*, **277**, 1489-1496. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2163>
- [37] Oxelman, B., Liden, M., Rabeler, R.K. and Popp, M. (2000) A Revised Generic Classification of the Tribe Sileneae (Caryophyllaceae). *Nordic Journal of Botany*, **20**, 743-748. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb00760.x>
- [38] Liden, M., Popp, M. and Oxelman, B. (2001) A Revised Generic Classification of the Tribe Sileneae (Caryophyllaceae). *Nordic Journal of Botany*, **20**, 513-518.
- [39] Greuter, W. (1995) Studies in Greek Caryophylloideae: *Agrostemma*, *Silene*, and *Vaccaria*. *Willdenowia*, **25**, 105-142. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb01595.x>

期刊投稿者将享受如下服务:

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: [br@hanspub.org](mailto:br@hanspub.org)