

鹅观草属的系统发育分析*

蔡联炳 王玉金

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘 要 根据分支系统学的原理和方法,对禾本科鹅观草属进行了系统发育分析。鹅观草属传统分类上的 18 个系被确定为终端类群,来自形态学、解剖学、细胞学和孢粉学的 23 个性状被选作建立矩阵的依据;雀麦族中的短柄草属作为外类群被用于外部性状的极性识别,过去分析过的性状资料被用于微观特征的极性判断;采用 PAUP 程序对矩阵进行运算,共获得 6 个同等简约的谱系分支图,其中具最低 f -比值的图被选作分支分析的基础。结果表明,分支图上显示的组、系划分与传统分类的基本一致,各类群间的演化关系与过去凭借单一证据所作的零散推断也基本吻合。所不同的是半颖组各支类群不是共祖起源,可能具有复杂的内部组成;在个别系间,分支图展现的类群位置与宏观分析的存在差异。

关键词 鹅观草属;分支系统学;系统发育

A PHYLOGENETIC ANALYSIS OF ROEGNERIA(POACEAE)

CAI Lian - bing WANG Yu - jin

(Northwest plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001)

Abstract On the Principles and methods of cladistics, the phylogenetic relationships in *Roegneria* of Poaceae were analysed in the present paper. Eighteen series of *Roegneria* in traditional taxonomy were recognized and regarded as the terminal taxa, and its twenty-three characters from morphology, anatomy, cytology and palynology were selected as the basis for constructing data matrix. *Brachypodium* of the tribe Bromeae was chosen as an outgroup, and used for determining polarities of external characters; the data of characters analysed in the past were used for judging the polarities of microcosmic characters. The data matrix was computed with the PAUP program. Six equally parsimonious cladograms were obtained and the one with the lowest f -value of 0.228 was selected as base for making cladistic analysis. The results of analysis show that the sections or series revealed by the cladogram basically agree with those in traditional taxonomy, and the phylogenetic relationships among the taxa are also consistent those inferred by a unilateral evidence in the past. In the cladogram, however, the taxa of Sect. *Goulardia* were not derived from a identical ancestor, and the section probably possesses a complex composition; the systematic positions of one or two series are different from those of the series analysed by the macroscopic characters.

* 第一作者简介:蔡联炳(1948 -),男,研究员,从事系统与进化植物学研究。

国家自然科学基金资助项目(批准号 39870090)。本文计算机操作是在中国科学院西北高原生物研究所何廷农研究员的指导下进行的,谨此深表谢忱。

收稿日期:2001 - 02 - 16

Key words *Roegneria*; cladistics; phylogeny

近些年,有关鹅观草属(*Roegneria*)的研究已涉及到了物种分析、类群修订、系统建立、起源探索、演化推证等各个方面,研究的学科已由原来单纯的宏观形态学发展到了解剖学、细胞学、孢粉学等多学科的微观应用。然而,由于鹅观草属是禾本科(Poaceae)分类上的疑难属,也是小麦族(Triticeae)进化发育上的关键类群,究竟过去的研究是否可靠、认识是否准确,是值得进一步探讨的问题,尤其先前所作的组系划分、类群关系和建立的新分类系统,更有待进行检验、证实。为此,本文特采用分支系统学的原理和方法^[1-5],首次在该属种级以上类群(不含种级)开展系统发育分析,以综合阐明属内次级划分、系统建立的科学性以及组间、系间类群演化的亲缘关系,同时也为下步植物地理学的研究奠定基础。

1 终端类群的研究等级

终端类群是分支系统学研究的起因和根据,事先选择好一定等级的终端类群将有助于提高分支分析的成效,特别是在分支理论和方法不太完善的今天,过于纷繁的终端类群往往会导致分支分析的失败。现在研的鹅观草属又是禾本科、小麦族中的最大属,全世界已知的种类就有 126 个^[6],我国约有 79 个^[7],而且目前新类群、新组合陆续在报道,显然以种作为终端类群势必有些庞大、复杂,更何况国外一些类群仅是外部形态的一般了解,缺乏其它学科微观性状的深入认识,故为切合实际,本文分支运算将采用种级之上的系作终端类群。

以系作终端类群,则鹅观草属的系级类群可大致有 18 个,这不仅使分支运算大为简化,而且更为重要的是所有系在中国都不受材料的限制,所有系前人和作者都多少作过解剖学、细胞学、孢粉学的实验(个别缺乏的系本文也选择了代表种进行了补充),从而有利于其它学科系统学性状的进入,使分支分析更加合理、全面,得出的分支图也相应简约、自然。

该分支研究的 18 个系,除少数系仅分布于中国外,多数系既分布于中国、又分布于国外。而分布于国外的其它类群基本上也隶属于国内类群的组、系划分^[8],即使有个别例外情形出现,也不妨碍本研究所要获得的分支图和要进行的类群系统发育分析。因为现代的分支系统学已不再象过去要求严格一致的单系类群了,现代分支系统学只要分析的内群是一类相对自然、有一定亲缘联系的植物就可以,

无需考虑共有祖先后裔的损失与增补^[5]。

2 外类群的选择

在分支分析中,外类群一般与研究的内群关系密切、且演化层次偏低。但根据过去的研究资料,符合这一条件的类群并不在小麦族内,而在小麦族开外的雀麦族(Bromeae)中。其间阐述十分清楚的是我国学者耿以礼和陈守良,他们早在 1963 年就明文指出:“鹅观草属可能系由短柄草属(*Brachypodium*)演化而来,或与该属有着共同的祖先”;同时认为鹅观草属中犬草组(注:现已归属半颖组 Sect. *Gouardia*)的穗状花序疏松、小穗含数至多花、外稃具直芒的性质与短柄草属特别相似,而且该组内的长芒鹅观草(*R. dolichathera*)、光叶鹅观草(*R. dolichathera* var. *glabrifolia*)等类群均生于林下,与短柄草(*B. sylvaticum*)的生态环境相同,据此推测犬草组在鹅观草属中是比较原始的,亦是由短柄草属或其近似类型演化而来^[9]。新近作者(1998)再次根据外部形态特征分析了鹅观草属的亲缘演化关系,塑造了该属被直接派生的祖先类群形象,并通过该形象与近缘属、族类群进行比较,结果认为鹅观草属很可能是由短柄草属中象短芒短柄草(*B. pinnatum*)样的古老类群演化所至^[8]。如今短芒短柄草各器官所具的性状不仅与这一假设祖型相符,而且其细胞染色体基数为 7,与鹅观草属的也完全一致,说明该种所在的该属作鹅观草属的外类群是很合适的。

3 性状的极性和编码

选择外类群的目的主要用于性状的极性分析。其实在过去的鹅观草属性状研究中,作者曾使用过其它外类群、甚至利用整个被子植物的演化趋势进行过判断,获得了较为满意的结果。本文正是在这一基础上,借用先前的分析资料,对具体选用的性状作进一步极性表述。

(1) 外部形态性状 鹅观草属中具有演化意义的性状是不多的,通常宏观可见的性状主要有植株根茎、花序形态、小穗着生、含花数量、颖的长短、形状、先端芒的有无和外稃芒的长短、曲性等。对于这些性状的极性如以外类群短柄草属的形态进行对比,则不难看出属中植株无根茎或根头,花序短、直立,小穗与穗轴离生、含花较多,颖披针形、疏离小花、先端无芒、长不及第一外稃的 1/3 以及外稃顶端

无芒或仅具短芒等均为性状的祖征状态;而植株具根头或根茎,花序长、弯曲,小穗与穗轴近贴生、含花较少,颖条状披针形、包裹小花、先端具芒、长明显超过第一外稃的一半以及外稃顶端长芒反曲等是为性状的衍征状态。

(2)叶表皮性状 在叶表皮上,小麦族各属皆无微毛和乳突,而仅所能见的是长细胞、短细胞、气孔器细胞、刺、钩和大毛^[10],且这些细胞在叶面上的演化趋势并非都很明显,表现明显的类型也不是在叶片上、下两面以同等程度展现。现从过去解剖过的鹅观草属植物知道^[11,12],该属表皮结构细胞的演化趋势主要显示在叶片的下表皮上,并认为弯曲壁的长细胞系由平直壁的长细胞进化而来,数量稀少的马鞍形短细胞原始于数量密布的新月形短细胞,附属物刺的减缩、钩的着生、大毛的出现皆与类型发育方向相顺应。据此可以结论:长细胞壁通常平直,短细胞量少、呈马鞍形,刺明显着生、无钩是处于性状的原始阶段;长细胞壁密波状弯曲,短细胞量多、呈新月形,刺、钩消亡或出现大毛则处于性状的进化阶段。

(3)胚乳细胞性状 在过去的研究中^[13],发现胚乳细胞的大小和数量往往决定胚乳空间的范围,从而决定种子外观的体积,而小麦族中种子外观的体积是与类群的进化水平相关的,即演化水平较低的类群其种子体积较小,胚乳细胞也较小、较少,演化水平较高的类群其种子体积较大,胚乳细胞也相应较大、较多。同时根据性状的相关原则,胚乳细胞愈大、愈多,一般细胞长宽比较小,细胞形状趋于圆球形或椭球形;胚乳细胞愈小、愈少,一般细胞长宽比较大,细胞形状趋于长体形或角粒形。可见在鹅观草属胚乳细胞性状中,胚乳细胞体积较小、数量较少、长宽比较大、细胞不呈圆球形或椭球形,属于性状发育的祖征;相应,胚乳细胞体积较大、数量较多、长宽比较小、细胞普遍呈圆球形或椭球形,属于性状发育的衍征。

(4)染色体核型性状 Stebbins (1971)曾在《Chromosomal evolution in higher plants》一书中指出:核型的进化趋势是由对称向不对称方向发展的^[14]。如是这样,则染色体核型中人们常谈的性状如染色体长度比、平均臂比、大臂比染色体比例等的进化极性就容易辨别了。因为从该类性状概念的定义知道,染色体长度比和平均臂比越大,大臂比染色体比例越高,其核型越趋不对称,越示性状发育的进化性;相反,染色体长度比和平均臂比越小,大臂比染色体比例越低,其核型越显对称性,亦越示性状发

育的原始性。

(5)花粉性状 在电镜下,鹅观草属的花粉形态是不完全一致的。其类群间的主要差异表现在花粉大小、外壁纹饰、萌发孔上孔缘的直径和小突起的疏密。对于这类性状的极性,作者新近(2000)根据类群进化的相关性已作过一些探讨,认为鹅观草属花粉形态的演化趋势可能为孔缘直径由大到小,孔缘小突起由稀至密,外壁纹饰由单一进化到复合,以及花粉形状由近球形过渡到完全球形^[15]。所以既然如此,遵循本文所选的其中3个性状,可以初步断定:孔缘直径大,孔缘小突起着生较稀,花粉外壁单一纹饰是性状的祖征状态;孔缘直径小,孔缘小突起着生较密,花粉外壁复合纹饰是性状的衍征状态。

上述性状的极性分析,若按常规方法依性状状态的演化顺序予以编码,则整个被选的23个性状的极向趋势及其赋值如下:

1. 植株无根茎或根头 0 植株具根头或甚至根茎 1。
2. 穗状花序较短 (< 10cm) 0 穗状花序较长 (> 10cm) 1。
3. 穗状花序直立 0 穗状花序弯曲 1。
4. 小穗与穗轴离生 0 小穗与穗轴近贴生 1。
5. 小穗一般含 7~多花 0 小穗一般含 2~6花 1。
6. 颖披针形 0 颖宽披针形 1 颖条状披针形 2。
7. 颖体至少下部疏离小花 0 颖体大部包裹小花 1。
8. 颖筒短,其长不逾第一外稃的 1/3(芒除外) 0 颖较长,约达第一外稃的一半左右(芒除外) 1 颖长,明显超过第一外稃的一半(芒除外) 2。
9. 颖顶端无芒 0 颖顶端具短芒 1。
10. 外稃顶端无芒或仅具短芒 0 外稃顶端具直伸长芒 1 外稃顶端具反曲长芒 2。
11. 脉间长细胞壁通常平直 0 脉间长细胞壁通常微弯 1 脉间长细胞壁密波状弯曲 2。
12. 短细胞量少,呈马鞍形 0 短细胞量多,呈新月形 1。
13. 刺明显着生,无钩或仅偶尔 0 钩明显着生,无刺或仅偶尔 1 钩、刺稀少或无,或出现大毛 2。
14. 胚乳细胞数量较少 0 胚乳细胞数量较多 1。
15. 胚乳细胞体积小(平均直径 < 90 μ m) 0 胚乳细胞体积较大(平均直径 90~110 μ m) 1 胚乳细

胞体积大(平均直径 > 110μm)2。

16. 胚乳细胞长宽比较大(> 1.5)0 胚乳细胞长宽比较小(< 1.5)1。

17. 胚乳细胞多呈长体形或角粒形,但不呈圆球形或椭球形 0 胚乳细胞出现圆球形或椭圆形 1 胚乳细胞普遍为圆球形或椭球形 2。

18. 染色体长度比较小(< 1.8)0 染色体长度比较大(> 1.8)1。

19. 平均臂比较小(< 1.4)0 平均臂比较大(> 1.4)1。

20. 臂比大于 2 的染色体比例低(< 0.08)0 臂比大于 2 的染色体比例较高(约为 0.14)1 臂比大于 2 的染色体比例高(> 0.20)2。

21. 花粉孔缘直径大(> 9μm)0 花粉孔缘直径较小(9~8μm)1 花粉孔缘直径小(< 8μm)2。

22. 花粉孔缘小突起着生较稀 0 花粉孔缘小突起着生较密 1。

23. 花粉外壁单一纹饰 0 花粉外壁复合纹饰 1。

并且,本研究选取的这 23 个性状既有状态性状,又有数量性状,数量性状的一些是人为测量的数值(如穗状花序长短、胚乳细胞体积、花粉孔缘直径等),其变异多赋于连续性,在进入性状编码前,均按照整个变异范围在类群间出现的间断性予以性状状态级次划界,然后再根据各个类群所在的变异段确定其等级。在具体编码时,有的选用特征在系中是不整齐的,对此则以该系多数类群或包括模式种在内的半数类群的特征为准进行定性确认。其用于分支分析的原始数据矩阵见表 1。

表 1

分支分析原始数据矩阵

Table 1

The original data matrix for cladistic analysis

TERMINAL	TAXA	CHARACTERS																						
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3
三齿草系	Tridentatae	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	2	0	0
红原草系	Hongyuanenses	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	2	0	0	1	2	0	0	0
高加索草系	Roegneria	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0
扭轴草系	Schrenkianae	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0
素草系	Confusae	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0
阿拉善系	Alashanicae	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
长芒草系	Dolichatherae	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
假花鳞草系	Anthosachnoides	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
犬草系	Caninae	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
秋草系	Serotinae	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
大鹅观草系	Grandes	1	1	0	1	0	2	0	2	0	0	2	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
缘毛草系	Pendulinae	1	1	1	1	0	2	0	2	0	2	1	2	1	1	0	1	1	1	2	1	1	0	0
弯穗草系	Curvatae	1	1	0	1	0	2	0	2	0	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
狭颖草系	Angustiglumes	1	1	0	1	1	2	0	2	1	0	2	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	0
狭穗草系	Angustae	1	1	1	1	1	2	0	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	0
齿草系	Dentatae	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1
纤毛草系	Ciliares	0	1	1	1	0	1	0	2	0	2	0	2	1	1	0	1	1	1	2	0	1	1	0
宽叶草系	Platyphyllae	0	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	2	1	2	1	1	1	1	2	0	1	1

4 分支分析

对表 1 列出的鹅观草属 18 个系、23 个性状的数据矩阵进行分支分析,采用 PAUP 程序(Version 2.4.1, Ill. Nat. Hist. Surv.)在计算机上操作。但此次使用的 PAUP 2.4 版本较低,是我所计算机上过去拷录过来的现成软件,跟目前流行的一些高版本软件相比其原理和方法是基本一致的,只是为了

方便,仍沿用此程序进行运算,目的只是为了展示该属系统发育的粗略轮廓。

分支分析的结果共获得了 6 个同等简约的谱系分支图,它们均具支序长度 71 步、一致性系数 0.451, f - 比值范围为 0.228 ~ 0.252,其中具最低 f - 比值的图被选作系统验证和亲缘探讨的基础(见图 1)。每个性状的进化过程及支序支撑均按计算机排序中的变化表(Change lists)和近裔性状表(Apo-

morphy lists) 分别予以标注。计算机上自动显示的 终端类群 4 字母是各个系原设计的拉丁学名简称。

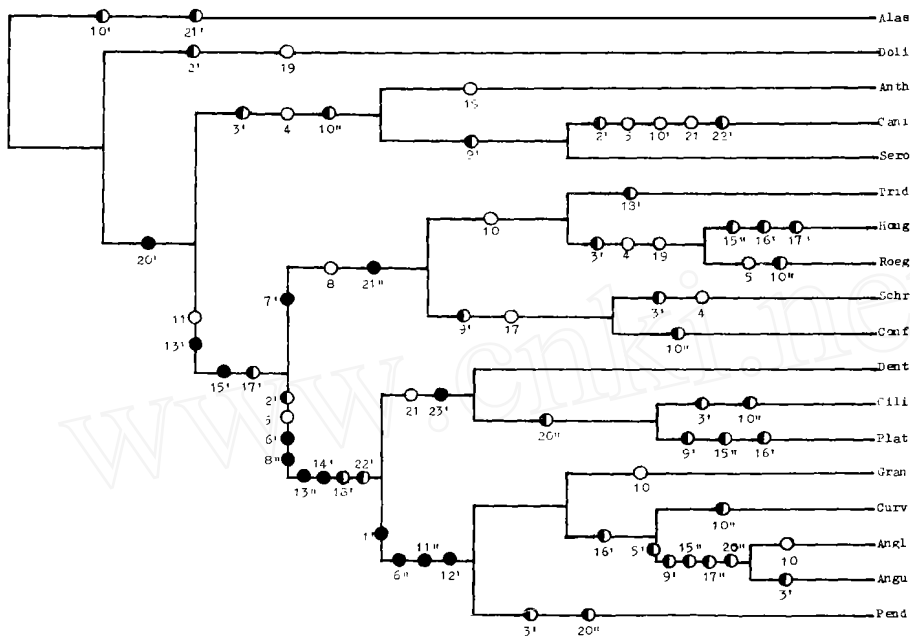


图 1 根据表 1 的数据矩阵获得的最简约分支图

● 表示非同塑性共有衍征；○ 表示平行；◐ 表示逆转。

Fig. 1 The most parsimonious cladogram based on the data matrix in table 1
● non-homoplasy synapomorphy; ○ parallelism; ◐ reversal

5 讨论

5.1 性状的和谐性分析

作为本文探讨依据的图 1 虽然是从 6 个简约分支图中挑选出来的,但这只能说明该图比之另外 5 个具有更为简短的树形分支或重要性状的表达更加确切、明晰,不能说明该图的性状选择、数据结构较其它 5 图更加合理、和谐。因为性状数据的和谐与否,主要是看一致性指数,该图的一致性指数为 0.451,与其它 5 个图形的完全相同。而相相对于一致性指数为 0.451 的分支图,在已知的植物类群分支分析中是不算高的,从图中大量出现的同塑性性状(平行或逆转)可以看出,分支图的各方内涵一定存在不协调之处。现究其原因可能有两方面:一是本研究选取的性状中,数量性状所占比例过大(达 43%)。正如前面提到的数量性状往往是些连续的数值,在进入性状编码前须经统计、划界、定级等程序,由于人工操作,总不免带些人为因素,使类群性状的自然级次不是完全准确,要是在过多应用该类性状的情况下,势必增加对进化过程估计的误差,使一致性指数降低。当然,在鹅观草属中若是剔除了这些状态间隔不甚分明的数量性状,其它状态清晰、直观的性状就不多了,这对于类群发育分析又是不

利的。二是本研究所选的性状中,即使是状态性状,其性状的稳定性不是均高,一些可塑性较强的性状可以在同一组群中表现为不同的状态,同一状态又可在进化级次不同的类群中频繁发生或类群进化的不同阶段随机出现,如性状 3 花序的直曲,性状 10 外稃芒的长短等;并且,稳定性较差的性状还极易出现反向进化,跟性状的极性分析带来困难,如性状 19 平均臂比的大小,本文是按 Stebbins 的核型进化趋势推证的极向,可在实际的分支图上有 3 处出现的该性状都是逆向,从而形成一个不便解释的事实。不过,按照性状的和谐性原则,也可去掉这些和谐性较差的性状,但这毕竟是人为的作法,对分支图不但没有帮助,反而忽视了揭示平行与反向进化也是系统发育研究的任务这一问题。现综观国内报道的分支系统学论文,绝大多数的一致性指数低于 0.500,甚至个别最低还在 0.200 以下,这说明由于受研究和认识水平的局限,以及运算方法的不足,分支分析还不能到达很完美的程度。鉴于此,本运算获得的分支图仍具有讨论和分析的价值。

5.2 分类系统的验证

自 1933 年 Nevski 恢复鹅观草属、并初步建立起分类体系以来,鹅观草属的分类系统曾历经了耿以礼等(1963, 1959)、Tzvelev(1976)、杨锡麟

(1987)、Baum et al. (1991) 等学者的多次修改^[6,9,16~18],直至 1997 年作者新拟“颖分组、芒分系”的原则又对该属进行了修订^[7]。最后的修订共划分了 4 组、18 系,其中长颖组 (Sect. *Curvata*) 包括 5 个系,即图 1 最下侧从缘毛草系 (Ser. *Pendulinae*) 开始至大鹅观草系 (Ser. *Grandes*) 为止的 5 个系。但图中这 5 系恰恰属于 4 个非同塑性性状 1、6、11、12 支持的一个小总支。小总支上除原来植株具根头(或根茎)、颖条状披针形的宏观性状外,还新增了脉间长细胞壁密波状弯曲,短细胞量多、呈新月形的微观特征,其确立强度有较大提高,从而使传统分类的这个组在分支图上得到了证实。

传统分类上的大颖组 (Sect. *Ciliaria*) 较小,仅包括 3 个系。可这 3 个系均位于分支图长颖组 5 个系的上侧,即宽叶草系 (Ser. *Platyphyllae*)、纤毛草系 (Ser. *Ciliares*) 和齿草系 (Ser. *Dentatae*)。显然,3 个系也由一个共同的分支所牵连,只是这一分支仅由一个花粉孔缘直径大的同塑性性状 21 和一个花粉外壁复合纹饰的非同塑性性状 23 所支持,其支持强度虽不及长颖组支,但与长颖组互为姊妹群,有着最近共同祖先,长颖组既是一个特征稳定的自然组群,那大颖组单独自成一组也比较切合现实。

传统分类上的小颖组 (Sect. *Roegneria*) 与长颖组同大,也由 5 系组成,即分支图上紧邻大颖组、从紊草系 (Ser. *Confusae*) 开始至三齿草系 (Ser. *Tridentatae*) 的 5 个系。很明显,5 个系最初也源于一个由性状 7、8、21 支持的分支,这一分支与长颖组和大颖组共同起派的分支互为姊妹群,只是后者性状支持强度大,有 4 个非同塑性性状 6、8、13、14 和 4 个同塑性性状 2、5、18、22,后者分支中既已成立两个姊妹组群,则前者分支另作一组也就无疑了。

半颖组 (Sect. *Gouardia*) 也是传统分类上含 5 个系的大组,占居图 1 的最上侧、邻接小颖组,即从秋草系 (Ser. *Serotinae*) 起始的上数 5 个系。不过,分支图上的半颖组与其它 3 组不同,该组的 5 个系不是源于一个共同的分支,而是其中有 3 系源于一个分支,另两系分别自成 1 支。3 系相源的分支由性状 3、4、10 所支持,并与前面 3 组由性状 11、13、15、17 支持的祖支互为姊妹群。组内各支均无非同塑性性状支持,即便为同塑性性状,多数分支也仅 1~3 个,支持强度极弱。可见,半颖组是个内部结构比较复杂的类群,其宏观划分与分支系统学的矛盾将有待深入研究。

5.3 类群的系统发育分析

从上面分支图的分析知道,长颖组与大颖组互为姊妹群,起派它们的祖支类群又与小颖组是一对姊妹群,而半颖组中的部分类群又与前 3 组的共有祖支为同级姊妹群。由此看来,根据分支系统学亲缘关系的度量标准,这 4 个组中长颖组与大颖组具有最近共同祖先,其亲缘关系最近;与小颖组的共同祖先较远,其亲缘关系也较远;与半颖组的共同祖先最远,其亲缘关系也最远。从最远祖先分裂的半颖组,其各主支支持性状较少,能较多地保留祖型特征,是为该属最原始的类群;小颖组的直接祖先较半颖组的晚,其总支支持性状也不多,是为该属较原始的类群;大颖组或长颖组的直接祖先出现更晚,其总支特化性状多,具明显的非同塑性性状,是为该属进化位置高的类群。

其实在分支图上还可进一步看出,半颖组中真正原始的类群是阿拉善系 (Ser. *Alashanicae*),其次是长芒草系 (Ser. *Dolichatherae*)。因为这两支分裂相伴的姊妹群都依次包揽了全属其它各个类群,它们分裂较早,亲缘关系比较孤寂。待第三次分裂发生后,才有其它类别的出现,此时该组分支又经两次分裂,形成 3 个终端类群,其中犬草系 (Ser. *Caninae*) 和秋草系是两姊妹群,与假花鳞草系 (Ser. *Anthosachnoides*) 亲缘邻近。小颖组中没有特别原始的类群,其祖支类群分裂形成的两个小总支,其中 1 个又经两次再分形成 3 个终端类群,即姊妹群红原草系 (Ser. *Hongyuanenses*) 和高加索草系 (Ser. *Roegneria*),以及与之近缘的三齿草系,另一个仅分裂 1 次形成两个终端姊妹群——扭轴草系 (Ser. *Schrenkianae*) 和紊草系,这两系与本组其它 3 系关系也不远。大颖组中的类群分裂较简单,祖支仅分裂两次形成 3 个终端系,其中纤毛草系与宽叶草系互为姊妹群,并与齿草系关系相近。长颖组与大颖组同时诞生,但长颖组历经 4 次分裂,其中第一次分裂形成的姊妹群 1 支不再分裂而成为组中关系孤寂的原始类群缘毛草系,另一支相继分裂 3 次形成 4 个类群,即大鹅观草系、弯穗草系 (Ser. *Curvatae*)、狭颖草系 (Ser. *Angustiglumes*) 和狭穗草系 (Ser. *Angustae*),狭颖草系与狭穗草系互为姊妹群,与弯穗草系关系较近,与大鹅观草系关系稍远。

实际上,分支图上呈现的鹅观草属组、系发育关系与作者过去依据外部形态和其它学科的微观证据作出的零散推断是基本一致的^[8,11~13,19,20],尤其组群关系的解释完全吻合。所不同的是某些系间还存在一定差异。如先前的形态推证认为长芒草系是属中最原始的类群,可分支图上展现的最原始类群是

阿拉善系,长芒草系仅次之;过去认为颖无芒的系原始、具芒的系进化,外稃具直伸芒的系原始于外稃无芒或长芒弯曲的系,可前者颖芒在小颖组中表现不甚分明,后者稃芒在半颖组的两个原始系中就有逆反。所以本文分支系统学揭示的这些分异将促使我们在今后的鹅观草属研究中还要作过细工作。

物研究,1999,19(3):268~272

参 考 文 献

1. 周明镇,张弥曼,于小波等. 分支系统学译文集. 北京: 科学出版社,1983
2. 徐克学. 数量分类学. 北京: 科学出版社,1994
3. 钟扬,李伟,黄德世. 分支分类的理论与方法. 北京: 科学出版社,1994
4. 李岗. 分支系统学评述. 植物分类学报, 1993, 31(1): 80~99
5. 桑涛,徐炳声. 分支系统学当前的理论和方法概述及华东地区山胡椒属十二个种的分支系统学研究. 植物分类学报, 1996, 34(1): 12~28
6. Baum B R, Yen C, Yang J L, *Roegneria*: its generic limits and justification for its recognition. Can. J. Bot. 1991, 69: 282~294
7. 蔡联炳. 中国鹅观草属的分类研究. 植物分类学报, 1997, 35(2): 148~177
8. 蔡联炳. 根据外部形态特征试论鹅观草属的亲缘演化关系. 西北植物学报, 1998, 18(4): 606~612
9. 耿以礼,陈守良. 国产鹅观草属 *ROEGNERIA* C. Koch 之订正. 南京大学学报(生物学), 1963, 3: 1~92
10. 陈守良,金岳杏,吴竹君. 小麦族(Triticeae)叶片表皮微形态观察及其分类意义的探讨. 南京中山植物园研究论文集,1987,1~13
11. 蔡联炳. 青海鹅观草属的叶片表皮微形态特征及其分类意义的探讨. 西北植物学报, 1997, 17(5): 48~53
12. 蔡联炳. 鹅观草属部分种的叶表皮微形态特征及其分类学意义. 植物研究, 2000, 20(4): 372~378
13. 蔡联炳. 鹅观草属一些种种子胚乳细胞的特征及其分类学意义的探讨. 西北植物学报, 2000, 20(6): 1070~1075
14. Stebbins G L, Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold Ltd., 1971
15. 蔡联炳. 鹅观草属植物花粉形态的初步研究. 兰州大学学报(自然科学版), 2000, 36(专辑): 6~11
16. 耿以礼主编. 中国主要植物图说——禾本科. 北京: 科学出版社, 1959, 342~409
17. Tzvelev N N, Poaceae USSR. Leningrad: Nauka Publishers Leningrad Section, 1976, 106~125
18. 杨锡麟. 中国植物志(第九卷·第三分册). 北京: 科学出版社,1987
19. 蔡联炳,冯海生. 鹅观草属五个类群的核型与进化. 广西植物, 1998, 18(1): 35~40
20. 蔡联炳,冯海生. 鹅观草属4个种核型与进化的研究. 植