

葛属(*Pueraria* DC.)的分支分析

张奠湘 陈忠毅

(中国科学院华南植物研究所 广州 510650)

摘要 本文采用 24 个形态性状对葛属进行了分支分析, 得到了 11 个最简约分支图和一个严格一致化分支图, 葛属的种间关系。根据分支分析结果对 van der Maesen 的葛属分类系统提出了修订意见。

关键词 葛属; 分支分析

A CLADISTIC ANALYSIS OF *PUERARIA*, DC. (LEGUMINOSAE)

Zhang Diangxiang Chen Zhongyi

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract Using *Teyleria* and *Glycine* as outgroups, 11 equally most parsimonious cladograms of *Pueraria* are yielded from cladistic analysis based on twenty-four morphological characters. The motley assemblage named by Lackey is a group of cladistically most primitive species. The authors indicate that the species in subsections *Pulcherrima* and *Pueraria* of section *Pueraria* described by van der Maesen form a monophyly, and subsection *Nonnundiflorae* (Section *Pueraria*) excluding *P. imbricata*, *P. bella* and *P. alopecuroides*, is another monophyly. The sectional status of *P. phaseoloides* is not warranted. Revisions of the classification of the genus are suggested.

Key words *Pueraria* DC.; Cladistic analysis

葛属(*Pueraria* DC.)隶属豆科蝶形花亚科, 分布于亚洲热带地区至日本。它的有些种类在亚洲国家常作为饲料、绿肥和淀粉及药用植物, 具有较大的经济价值。我国产葛属植物 9 种 2 变种, 主要分布于西南部、中南部至东南部, 长江以北少见。其中葛(*P. lobata* (Willd) Ohwi) 是很好的覆盖植物, 有固砂作用, 葛根及花入药, 块根含淀粉, 可食。华南常见栽培的粉葛(*P. thomsonii* Benth.) 其块根含淀粉尤为丰富, 可作蔬菜食用。葛属植物在我国民间有悠久的历史。

葛属是菜豆族(Phaseoleae)大豆亚族 Glacinae) 中最大的一个属, 对本属的详尽的了解有助于对大豆亚族进化关系的研究^[6]。

本文基于对华南植物研究所标本室(IBSC)、英国邱皇家植物园标本馆(K)、丹麦哥本哈根大学植物标本馆(C)和奥胡斯大学植物标本馆(AAU) 的馆藏标本之研究。本工作部份完成于丹麦奥胡斯大学植物研究所。作者感谢 K. Larsen 教授和夫人提供工作条件, Dr. S. S. Renner 提供 PAUP 3.0 程序。

1994-04-09 收稿; 1994-12-02 修回

自 De Candolle^[1] 以 *P. tuberosa* (Roxb. ex Willd) DC. 和 *P. wallichii* DC. 两个种建立本属以来, Bentham 曾在 1867 年作过分类修订, 但在以后的 100 年里未见有任何详尽的研究。Lackey^[2] 根据托叶形状、每节的花数、种子数目等性状将葛属分成 4 个群 (group)。直至 1985 年荷兰植物学家 L.J.G. van der Maesen^[7] 才对该属植物作了较为详尽的分类修订, 将该属 17 种植物分为 3 组, 3 亚组。本文在此基础上运用分支分析方法来探讨葛属的种间关系。

1 进化单元与外类群

本研究以种作为进化单元。van der Maesen 认为葛属有 17 种, 特别指出其中葛 (*P. lobata*) 是个分布极广且形态变异很大的种, 并且把山葛藤 (*P. montana*) 和粉葛 (*P. thomsonii*) 都作该种的变种处理。陈忠毅等^[1] 根据对葛属种群 103 份腊叶标本所作的形态分析, 认为粉葛应是一个特征明显的种, 山葛藤仍可作为葛的变种 (*P. lobata* var. *montana*), 因此在本文的分支分析中确定葛属为 18 种。

Lackey^[2, 6] 提出葛属中的少数种应转入 *Teyleria*, *Shuteria* 和 *Ophrestia* 属中, 但 van der Maesen 却指出, 这种处理方法并不恰当。我们认为葛属少数种具有与其它属的相似性状有可能是近祖性状或平行进化的结果。因此, 我们仍然把葛属作为单系类群看待。

菜豆族含有 84 属^[9], 虽然目前尚缺乏族内系统发育关系的研究资料, 但从形态特征和属间关系来看, 葛属与大豆属 (*Glycine* L.) 和虫豆属 (*Teyleria* Backer) 最为接近。因此我们综合大豆属和虫豆属作为外类群 (outgroup) 来对葛属性状进行极化处理^[10]。

2 性状, 性状极性及分支分析

本文采用 24 个形态性状进行分支分析。多数性状均直接来源于标本室的腊叶标本测量和记录, 少数性状取自于文献的描述记载, 但也经过标本室的腊叶标本的确证。数量性状的取值主要是以较为明显的数量间断为标准。

本研究所采用性状及其极性如下。性状矩阵见表 1。

- (1) 习性: 直立或蔓生灌木 (0); 藤本 (1)
- (2) 顶生小叶的长宽比值: 大于 1.5 (0); 小于 1.5 (1)
- (3) 小叶缺裂程度: 不裂 (0); 裂 (1)
- (4) 花序分支程度: 少分支或不分支 (0); 常分支 (1)
- (5) 花序数目: 每叶腋 1 序 (0); 2—多序 (1)
- (6) 花序长度: 短密 (0); 纤长 (1)
- (7) 花之开放: 先叶后花 (0); 先花后叶 (1)
- (8) 花朵数: 花序节上由 2—3 朵成 1 簇 (0); 4—6 朵成 1 簇 (1)
- (9) 苞片与花蕾长比: 较花蕾短 (0); 较花蕾长 (1)
- (10) 萼齿: 锐尖或披针形 (0); 钝圆形 (1)
- (11) 萼齿长: 长不足 2 倍于萼筒 (0); 长达 3—4 倍于萼筒 (1)

- (12) 花冠长与萼筒长之比:小于 3 倍(0);3 倍以上(1)
- (13) 上萼齿:2 枚,多少可以区别(0);完全愈合(1)
- (14) 旗瓣长宽比:小于 1.2(0);大于 1.2(1)
- (15) 旗瓣近基部:无耳(0);有耳(1)
- (16) 旗瓣背部:无胼胝体(0);有胼胝体(1)
- (17) 翼瓣长度:10 mm 以下(0);11-15 mm(1);16 mm 以上(2)
- (18) 龙骨瓣长度:10 mm 以下(0);11-15 mm(1);16 mm 以上(2)
- (19) 龙骨瓣近基部:无耳(0);有耳(1)
- (20) 荚果长度:5.0 cm 以下(0);5.1 cm 以上(1)
- (21) 荚果宽度:5.0 mm 以下(0);5.1 mm 以上(1)
- (22) 荚果被毛:具粗毛(0),无毛(1)
- (23) 种子数目:每荚 10 粒以下(0);11 粒以上(1)
- (24) 花的颜色:黄色(0);紫或紫红色(1)

表 1 葛属分支分析的数据矩阵

Table 1 Data matrix of *Pueraria* DC.

	000000000111111111122222 123456789012345678901234		000000000111111111122222 123456789012345678901234
OUTGROUP	0000000000000000000000	<i>P. peduncularis</i>	110001010100011011011100
<i>P. alopecuroides</i>	10000000101100111111000	<i>P. phaseoloides</i>	111000010001101011010111
<i>P. bella</i>	1000000000011010111????	<i>P. pulcherrima</i>	110110001100101100011001
<i>P. calycina</i>	111000000011101022011001	<i>P. rigens</i>	0000000100001000000????1
<i>P. candollei</i>	110101101101001111011101	<i>P. sikkimensis</i>	1101101011010010110????1
<i>P. edulis</i>	111000000000001122011011	<i>P. stricta</i>	000000010001001000001100
<i>P. imbricata</i>	1101000000010011110????	<i>P. thomsonii</i>	111000000011011122011011
<i>P. lacei</i>	1001000000111110220????	<i>P. tuberosa</i>	110100100101001011011001
<i>P. lobata</i>	11100000001101111111011	<i>P. wallichii</i>	000100011101010021011100
<i>P. mirifica</i>	100100101101001100001001		

性状类型皆为有序(ordered),缺失性状或多态性状以问号“?”代替。分支分析分别采用 Sworford^[9]的 PAUP 3.0 程序在美国苹果公司的 Macintosh 微机及 Farris4 的 Hennig 86 v. 1.5 在 IBM 机上运行。前者以启发法(Heuristic research),后者以 BB 命令运算。结果共得到 11 个最简约的(步长 69)分支图(图 1 为其中的一个)。经对 11 个简约分支图分别进行严格一致化(Strictconsensus)处理,得到一致化分支图(见图 2)。

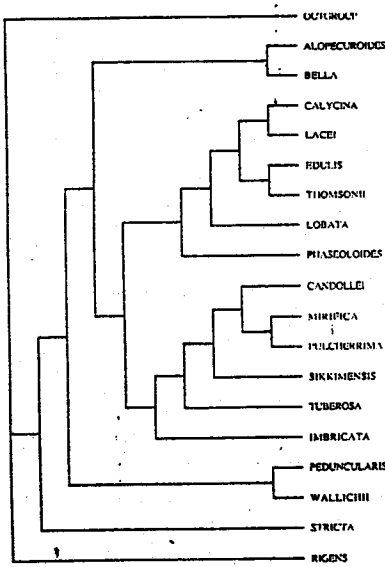


图1 葛属 11 个最简约分支图之一 (未植根)

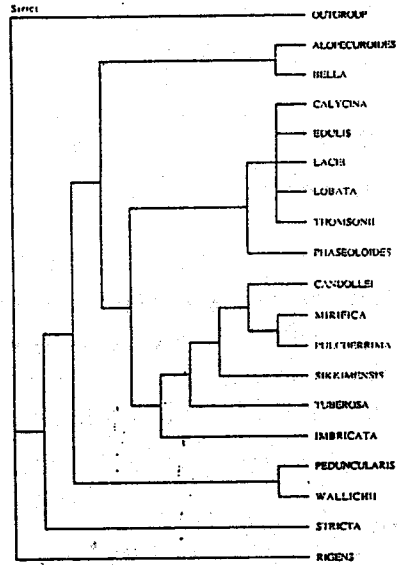
Table 1 One of 11 most parsimonious cladograms of *Pueraria* DC. (unrooted)

图2 将 11 个最简约分支图经严格一致化后的分支图

Table 2 Strict consensus tree of 11 most parsimonious cladograms

3 讨论与结论

因葛 (*P. lobata*)、粉葛 (*P. thomsonii*)、食用葛藤 (*P. edulis*) 和黄毛葛藤 (*P. calycina*) 之间的系统发育关系未解决, 因此分支分析在这里出现不稳定性, 从微机运算所得出的 11 个最简约分支图 (the most parsimonious cladograms) 的差异仅表现在这些种之间。

Lackey 认为葛属可以明显地分为 3 群 (group)。第一个群包括的种类最多, 其中有葛 (*P. lobata*) 和 *P. tuberosa* 等种, 其特征为每节具 3 花、荚果扁平, 上萼齿完全愈合等; 第二群仅 2 种, 为三裂叶野葛 (*P. phaseoides*) 和 *P. subspicata* (此种已作为前者的一个变种), 其特征为每节 4 或多花, 荚果圆柱形, 上萼齿明显; 第三群是一个杂合群, 有些种可能要转到灰叶豆属 (*Tephrosia*)、宿苞豆属 (*Shuteria*) 和拟大豆属 (*Ophrestia*) 中去^[6]。

van der Maesen 提出的葛属分类系统 (表 2) 遵循的还是 Lackey 的分类原则, 他把 Lackey 的 3 个群处理为三个组 (Section)。组 1 (Sect. *Pueraria*) 包含的种类最多 (12 种), 该组根据花的大小、托叶的形状和花与叶是否同时发育的特征又分出 3 个亚组; 组 2 (Sect. *Schizophyllon*) 只含三裂叶野葛 (*P. phaseoides*) 1 种; 组 3 (Sect. *Breviramulae*) 含云南葛藤 (*P. peduncularis*)、小花野葛 (*P. stricta*)、喜马拉雅葛藤 (*P. wallichii*) 和 *P. rigens* 4 种^[7]。

分支分析表明 van der Maesen 提出的第 3 组是一个明显的并系类群, 从分支图可以看出, 云南葛藤和喜马拉雅葛藤能结合起来, 但这个结合起来的群与小花野葛和 *P. rigens* 完全组成一个并系类群, 其中 *P. rigens* 与葛属所有种都构成姐妹群关系。分支图也表明 van der Maesen 的组 1 和组 2 一起构成一单系类群, 这两个组应归并。三裂叶野葛单独作为一组所根据的分类性状如圆

柱形荚果、椭圆形种子间具纸质的隔膜等特征则是一些自有衍证(autapomorphy)。

表2 葛属分类系统(van der Maesen, 1985)

Table 2 The system of classification of *Pueraria* DC. (van der Maesen, 1985)

组1 Section *Pueraria*

亚组1 Subsect. *Pueraria*

P. tuberosa (Roxb. ex Willd.) DC., *P. sikkimensis* Prain, *P. candollei* Grah. ex Benth., *P. mirifica* Airy Shaw & Suvat.

亚组2 Subsect. *Nonundiflorae* van der Maesen

P. lobata (Willd.) Ohwi (葛), *P. imbricata* van der Maesen, *P. edulis* Pamp. (食用葛藤), *P. alopecuroides* Craib (密花葛藤), *P. calycina* Franch. (黄毛葛藤), *P. lacei* Craib, *P. bella* Prain.

亚组3 Subsect. *Pulcherrima*

P. pulcherrima (Kds.) Merr.

组2 Section *Schizophyllon* Baker

P. phaseoloides (Roxb.) Benth. (三裂叶野葛)

组3 Section *Breviramulae* van der Maesen

P. peduncularis Grah. ex Benth. (云南葛藤), *P. stricta* Kurz (小花野葛), *P. wallichii* DC. (喜马拉雅葛藤),
P. rigens Craib.

van der Maesen 的组1中的亚组1(Subsect. *Pueraria*)的4个种和亚组3(Subsect. *Pulcherrima*) (仅一种(*P. pulcherrima*)), 共同构成一单系类群。亚组2(Subsect. *Nonundiflorae*) 在去除了密花葛藤(*P. alopecuroides*)、*P. bella* 和 *P. imbricata* 后也构成一单系类群。而 *P. imbricata* 则和亚组1、亚组3的支系构成姐妹群关系; 密花葛藤和 *P. bella* 则和组1、组2的所有其它种构成姐妹群关系。

通过分支分析, 我们认为, 原有的根据某几个分类性状所得到的葛属传统分类的结果会导致并系类群。近裔共性(synapomorphy)才是分类的主要依据。唯有正确运用这一原则, 才会得到单系类群, 否则就会出现并系或复系类群。

根据分支分析结果, 我们建议对 van der Maesen 的系统作出以下修订: 组3(Sect. *Breviramulae*) 应分为三组: 云南葛藤和喜马拉雅葛藤组成一组; 小花野葛和 *P. rigens* 各单独成一组。组1和组2共同构成一组, 并可分为三亚组: 第一亚组包括密花葛藤和 *P. bella*; 第二亚组包括三裂叶野葛、粉葛、葛、食用葛藤、黄毛葛藤和 *P. lacei*; 第三亚组包括 *P. imbricata*, *P. tuberosa*, *P. sikkimensis*, *P. pulcherrima*, *P. mirifica* 和 *P. candollei*。具体分类处理另文发表。

参考文献

- 1 陈忠毅等. 葛种群腊叶标本的分析研究. 中国科学院华南植物研究所集刊, 第十集, 1995
- 2 Bentham G. Notes on *Pueraria* DC., correctly referred to by the author to Phaseoleae. J Linn Soc Lond Bot, 1867, 9:124-125.

- 3 Candolle A P. De Memoires sur la famille des legumineuses, 1825, 252-255
- 4 Farris J S. Hennig 86 v.1.5, Program & Manual. 1988
- 5 Lackey J A. A synopsis of Phaseoleae (Leguminosae, Papilionoideae). Ph. D. dissertation. Iowa State Univ. Ames.
- 6 Lackey J A. Tribe 10, Phaseoleae DC. In Polhill, R M, Raven, P H. "Advance in Legume Systematics." Part 1., 1981, 301-327
- 7 Maesen L J G. van der Revision of the genus *Pueraria* DC. with some notes on *Teyleria* Backer (Leguminosae), Agr. Univ. Wageningen Papers 85-1, 1985, 1-132
- 8 Perry L M. Medicinal plants of east and southeast Asia—attributed properties, M. I. T Press, Cambridge, Mass, 1980
- 9 Swofford D L. Paup 3.0, program and manual. 1989
- 10 Watrous L E, Wheeler Q D. The out-group comparison method of character analysis. Syst Zool, 1981, 30:1-11