

适应辐射类群稃属的系统学研究进展

刘青^{1*}, PETERSON M Paul²

(1. 植物资源保护与可持续利用重点实验室, 中国科学院华南植物园, 广州 510650;

2. Department of Botany, Smithsonian Institution, Washington, DC 20013-7012, USA)

摘要: 综合花序拓扑学、比较形态学、分子系统发育、细胞遗传学等资料,对适应辐射类群稃属(*Eleusine* Gaertn.)的系统学研究进展进行了述评。稃属系统位置——Eleusininae 亚族成员得到分子系统发育证据的支持。该属具有3种花序类型、7个基因组类型、多倍体均由二倍体杂交起源、C₄植物高度适应半湿润-半干旱镶嵌气候等特征。据可靠化石记载和现代地理分布推断,稃属很可能起源于东非,时间是晚中新世,而适应辐射则发生在上新世-中新世间隔。总的来说,分子系统发育、细胞遗传学、古地质、古气候数据的整合研究能够为稃属多倍体起源和谱系多样化历史提供令人信服的证据。

关键词: 稃属; 系统学; 适应辐射; 研究进展

中图分类号: Q949.714.201

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)03-0335-08

Advances in Systematics of Adaptively Radiated *Eleusine* Gaertn. (Poaceae)

LIU Qing^{1*}, PETERSON M Paul²

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Department of Botany, Smithsonian Institution, Washington, DC 20013-7012, USA)

Abstract: The advances in systematics of adaptively radiated *Eleusine* (Poaceae), involving inflorescence typology, comparative morphology, cytogenetics, molecular phylogeny, were overviewed. Systematic position for *Eleusine* as a member of subtribe Eleusininae has been verified based on molecular phylogenetic analysis, the common characters of *Eleusine* included three subtypes of inflorescences, seven forms of genome, tetraploids originated from hybridization between diploids, C₄ grasses adapted to the mosaic climatic region of semi-arid and semi-humid in east Africa. Based on reliable fossil record and currently geographic distribution, it suggest that *Eleusine* has originated in east Africa during the late Miocene, and radiated during the Pliocene-Pleistocene interval. The integrating investigation of molecular phylogeny, cytogenetics, paleogeology, paleoclimate data could provide evidence for polyploid origin and lineage diversification of *Eleusine*.

Keywords: *Eleusine*; Systematics; Adaptive radiation; Advances

稃属(*Eleusine* Gaertn.)由德国学者 Gaertner 建立^[1], 隶属于禾本科虎尾草亚科 (Poaceae: Chloridoideae)^[2]。作为单系类群, 稃属具有3种花序类型、7个基因组类型、多倍体均由二倍体杂交起源、C₄植物高度适应半湿润-半干旱镶嵌气候等

特征。稃属集中分布于热带东非, 其中3种还分布于其他大陆, 粮食作物稃子(*E. coracana*)在尼泊尔、中国、缅甸、菲律宾、印度尼西亚、马来西亚、巴西等地有栽培^[3]; 牛筋草(*E. indica*)广布于全世界温带和热带地区, 北至不列颠群岛, 南至新西兰^[4]; *E.*

收稿日期: 2009-07-20

接受日期: 2009-11-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(30700043); 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室项目(200922); 国家留学基金管理委员会项目(2008491004)资助

作者简介: 刘青, 女, 副研究员, 硕士生导师。

* 通讯作者 Corresponding author, email: liuqing@scib.ac.cn

tristachya 特产于南美洲, 澳大利亚、非洲、北美也有引种^[5-6](图 1)。稃属具有重要的经济价值和生态价值, 如稃子是半干旱地区的 3 大主食作物之一^[7], 颖果富含亮氨酸、酪氨酸、苯丙氨酸^[3], 以及 7.7%~11.7% 的蛋白质, 3.8%~4.5% 的脂肪^[8]; 牛筋

草有极佳的耐旱、耐酸和耐盐碱的特点, 为研究植物耐(生理、物理)干旱机理提供基因资源^[9]; *E. floccifolia* 是重要的编制材料^[10]; 其它种类是构成亚热带地区 C₄ 草原生态系统的主要成分^[11]。



图 1 稃属地理分布

Fig. 1 Geographical distribution of *Eleusine*

■ : *E. multiflora*; ▨ : *E. coracana*; ▩ : *E. floccifolia*; ▪ : *E. indica*; ▤ : *E. intermedia*;
▮ : *E. jaegeri*; ★ : *E. kigeziensis*; ▧ : *E. africanan*; ● : *E. tristachya*

Neves 等^[12]采用分子系统发育方法, 对稃属的适应辐射进行了初步研究。适应辐射 (adaptive radiation) 是指一个祖先在较短的时间内分化出多个谱系, 且在形态和适应特征上出现明显差异的现象^[13], 在系统树上常表现为难以分辨的三歧或多歧分支^[14], 往往同重大的地质事件和气候变化相伴随, 是生物和地球环境共同进化的结果。通常, 适应性辐射可以分为 3 种基本类型: (1) 环境性适应, 指物种能够在不断变化的环境中生存, 并分化出不同物种占据不同的生态位, 如始新世禾本科植物主要谱系的分化和扩散; (2) 普遍性适应, 指物种建立了一种全新的特性或能力来适应新环境, 如植物新的传粉机制的形成; (3) 群岛化适应, 指生物类群迁入到一系列相互隔离的生态系统中 (如岛屿和山地), 进而发生快速的适应性进化, 如达尔文地雀在加拉帕戈斯群岛的分化^[15]。热带东非自中新世以来, 古地质和古气候不断变化^[16-17], 为解释稃属适

应辐射发生的环境驱动提供可能, 换言之我们认为稃属是环境性适应辐射类群。目前稃属的系统学和进化研究取得了一些进展。本文从几个主要方面对其进行述评, 并就其目前尚存在的问题做了初步探讨。

1 稃属系统位置

稃属在虎尾草亚科中的系统位置长期以来存在争议。传统分类学者根据小穗多花的特征, 认为稃属隶属于画眉草族 (Eragrostideae)^[2]。分支分类学者综合比较形态学^[10,18]、细胞学^[19]、叶片解剖学^[20]和生理学^[21]等证据, 发现稃属与尖稃草属 *Acrachne*、*Coelachyrum*、龙爪茅属 *Dactyloctenium*、弯穗草属 *Dinebra*、千金子属 *Leptochloa* 和细穗草属 *Lepturus* 等 7 属组成千金子群 *Leptochloa group*, 是连接画眉草族 (Eragrostideae) 与虎尾草族 (Cynodonteae) 的“桥梁”^[22]。千金子群的花序特征

有总状花序、小穗可育小花 2 至多朵等,然而穆属某些种兼具特化性状,如花序一级长侧枝末端不育(*E. floccifolia*)、小穗宿存(*E. multiflora*)、第二颖片 5~7 脉(*E. coracana*)等。分子系统学者对穆属的系统位置有了更准确的认识,在广泛取样和结合多基因序列的基础上,提出穆属与虎尾草族的亲缘关系更紧密的观点。其中, Hillu 等^[23]采用叶绿体 *matK* 基因,对整个虎尾草亚科作了系统学研究,得到的基因树支持穆属是由 *Astrebala*、虎尾草属 *Chloris*、*Coelachyrum*、弯穗草属和千金子属等 6 属聚成虎

尾草族的虎尾草群(*Chloris group*)的姐妹群。虎尾草群的花序特征有指状花序、花序主轴平截、小穗可育小花 2~5 朵等。这一结果与 Neves 等^[12]基于 *trnT-F* 和 *ITS* 基因序列、Columbus 等^[24]基于 *trnL-F* 和 *ITS* 基因序列、Peterson 等^[25]基于叶绿体 *LSC-rps3*、*rps16* intron、3'*rps16-5'trnK*、*SSC-ndhF*、*ndhA* intron、*rpB2-trnL* 和 *ITS* 基因序列的结果,支持穆属位于虎尾草群所在的 *Eleusiniinae* 亚族,至此穆属的系统位置基本达成了共识。

表 1 穆属染色体数目、生长习性、地理分布的比较

Table 1 Chromosome numbers, growth habit and geographical distribution of *Eleusine*

物种 Species	染色体数目 Chromosome number	基因组 Genome formula	生活期 Life stage (a)	地理分布 Geographical distribution	凭证标本 Voucher	产地 Origin	图 2 Fig. 2
<i>E. indica</i> (L.) Gaertn.	18	AA	1	中国、日本、印度、北美、坦桑尼亚、乌干达、肯尼亚、比利时 China, Japan, India, North America, Tanzania, Uganda, Kenya, Belgium	Dingyi Peng 46843 (IBSC)	China	b~c
<i>E. tristachya</i> (Lam.) Lam.	18	AA	1	南美玻利维亚、乌拉圭、巴西 Bolivia, Uruguay, Brazil	Pickle 5830 (US)	Brazil	j
<i>E. multiflora</i> Hochst. ex A. Rich.	16	CC	1	肯尼亚、坦桑尼亚 Kenya, Tanzania	Barclay EA 16619 (US)	Kenya	a
<i>E. floccifolia</i> (Forssk.) Spreng.	18	BB	多年生 Perennial	埃塞俄比亚、索马里、肯尼亚、也门 Ethiopia, Somalia, Kenya, Yemen	Archer 10096 (US)	Ethiopia	d
<i>E. intermedia</i> (Chiov.) S. M. Phillips	28	AB	多年生 Perennial	埃塞俄比亚 Ethiopia	Bogdan AB4783 (K)	Kenya	i
<i>E. jaegeri</i> Pilger	20	DD	多年生 Perennial	坦桑尼亚 Tanzania	Greenway 7612 (US)	Kenya	e
<i>E. kigeziensis</i> S. M. Phillips	38	AADD	1	布隆迪、刚果 Burundi, Congo	Norman 90 (US)	Uganda	f
<i>E. africana</i> Kennedy-O'Byrne	36	AABB	1	马拉维、肯尼亚、津巴布韦、乌干达 Malawi, Kenya, Rhodesia, Tanzania	Seydel 2798 (US)	Uganda	h
<i>E. coracana</i> (L.) Gaertn.	36	AABB	1	中国、印度、乌干达、肯尼亚、埃塞俄比亚 China, India, India, Uganda, Kenya, Ethiopia	Qing Liu 028 (IBSC)	China	g

2 穆属花序拓扑学研究

花序拓扑学(inflorescence topology)是用平面图图解有花植物花序的各部分结构,并探讨其系统学意义的科学^[26]。禾本科系统和进化研究始终把

花序类型的变异作为重点内容^[27-28],一是花序生活周期短,各部件互相包裹受外界环境影响较小,某些性状受表型基因直接调控^[29];二是花序构件结构细微,各部分承载的宏观信息量大,只有深入、细致地观察,才能准确认识类群间的差别和演化趋

势^[30]。我们查阅穆属 9 种 228 份虎尾草亚科植物标本,分别藏于 IBSC、K、US,每个分类群仅列出 1 份标本(表 1),在体式解剖镜(Stereo microscope, SM)下观察其花序特征(表 2),穆属植物有 3 种花序类型。

圆锥花序 P2-亚型 如 *E. multiflora*, 主轴长 2.1 cm, 花序末端平截, 露出旗叶的花序柄长 0.6 cm 左右, 基部-中部-顶端花序轴上的分枝节间长度为 1.0-0.2-0.5 cm, 5 枚一级长侧枝部分或全部均质化, 沿主轴基部和中部排成 2~4 列(orthostichies), 长侧枝开展的角度分别为 10°-30°-

40°, 小穗总数 100 枚左右, 长 6.5~7.5 cm。

指状花序 D1-亚型 有 *E. africana*, *E. coracana*, *E. floccifolia*, *E. indica*, *E. intermedia*, *E. jaegeri*, *E. kigeziensis* 等(图 2b~i)。主轴长 1.2~17 cm, 花序主轴平截, 露出旗叶的花序柄长 1~15 cm, 基部-中部-顶端花序轴上的分枝节间长度为 0-0-0~2.2-1.2-0 cm, 4~11 枚一级长侧枝全部均质化, 沿主轴基部和中部排列成 0~4 列或 0~8 列, 长侧枝开展的角度为 5°-9°-10°~40°-55°-60°, 小穗总数 200~594 枚, 长 2.5~14 mm。

表 2 穆属花序特征

Table 2 Inflorescence characters of *Eleusine*

类型 Type	物种 Species	MA (cm)	P (cm)	IL (cm)	MF	shPc	lgPc	A (°)	SP	BO	O	SN	SL (mm)
D1	<i>E. africana</i>	17	15	1.2-0.5-0.1	0	0	11	8-9-20	46	2	0~8	363	5.2~7.5
D1	<i>E. coracana</i>	6.3	4.04	0-0-0	0	0	8	40-55-60	72	2	0~8	570	6.5~9.5
D1	<i>E. floccifolia</i>	22	21	4-0-0	0	0	4	20-30-35	60	2	0~4	200	2.5~12
D1	<i>E. indica</i>	7.5	3.06	0-0-0	0	0	6	35-42-50	100	2	0~6	594	3.5~7.5
D1	<i>E. intermedia</i>	18	12	2-2-0.8	0	0	8	7-19-25	48	2	0~6	384	5~8.3
D1	<i>E. jaegeri</i>	1.2	1	0.5-0-0	0	0	5	5-9-10	52	2	0~5	262	4~17
D1	<i>E. kigeziensis</i>	11	11	2.2-1.2-0	0	0	6	20-40-60	33	2	0~4	276	7.5~14
P2	<i>E. multiflora</i>	2.1	0.6	1.0-0.2-0.5	0	0	5	10-30-40	20	2	2~4	100	6.5~7.5
D2	<i>E. tristachya</i>	10	10	0-0-0	0	0	2	7-9-11	20	2	0~2	42	8~10

MA: 主轴 Main axis length; P: 花序柄长度 Peduncle length; IL: 主轴基部-中部-末端节间长度 Internode length in proximal-middle-distal portion of the main axis; MF: 主成花单元的数目 Number of the main florescence; shPc: 短侧枝的数目 Number of short paraclades; lgPc: 长侧枝的数目 Number of long paraclades; A: 长侧枝与主轴间最小-平均-最大角度 Minimal-mean-maximal angle between paraclades and main axis upward; SP: 基部长侧枝小穗的数目 Spikelet number of the basal long-paraclade; BO: 长侧枝级别 Order of long paraclades; O: 列数 Orthostichies; SN: 小穗数目 Spikelet number; SL: 小穗长度 Spikelet length.

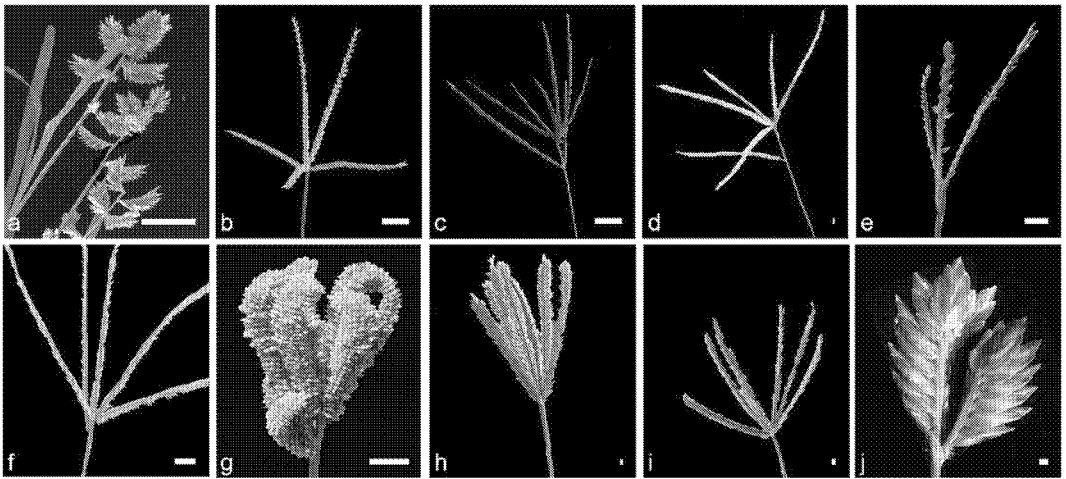


图 2 穆属花序类型

Fig. 2 Inflorescence typology of *Eleusine*

a. *E. multiflora* 圆锥花序 P2-亚型; b~i 指状花序 D1-亚型。b, c. *E. indica*, d. *E. floccifolia*, e. *E. jaegeri*, f. *E. kigeziensis*, g. *E. coracana*, h. *E. africana*, i. *E. intermedia*, j. *E. tristachya* 指状花序 D2-亚型。其中 c, d, f 和 g 花序主轴具长侧枝节间。a. P2-subtype of *E. multiflora*; b~i. D1-subtype; b, c. *E. indica*; d. *E. floccifolia*; e. *E. jaegeri*; f. *E. kigeziensis*; g. *E. coracana*; h. *E. africana*; i. *E. intermedia*. J. D2-subtype of *E. tristachya*. Internode presence between long branches along main axis in c, d, f, and g. Bars = 1 cm

指状花序 D2-亚型 如 *E. tristachya* (图 2j)。主轴长 10 cm, 花序主轴平截, 露出旗叶的花序柄长 10 cm, 2 枚一级长侧枝全部均质化, 着生在主轴末端, 排成 0~2 列, 长侧枝开展的角度为 7°-9°-11°, 小穗总数 42 枚左右, 长 8~10 mm。

穆属花序类型趋向两极分化, 一方面是短小穗开展花序 (short spikelet diffuse inflorescences), 以 D1-亚型的 *E. coracana*、*E. africana*、*E. indica*、*E. kigeziensis* 和 P2-亚型的 *E. multiflora* 为代表, 另一方面是长小穗紧缩花序 (long spikelet compact inflorescences), 以 D1-亚型的 *E. intermedia*、*E. jaegeri*、*E. floccifolia* 和 D2-亚型的 *E. tristachya* 为代表。Friedman 等^[31]的气体动力学研究, 发现穆属适应辐射的结果, 即短小穗开展花序以小穗作为传粉

的功能单位 (unit), 而长小穗紧缩花序则以花序整体作为传粉的功能单位。不同传粉机制是否具有系统学价值, 是否与环境驱动有关, 均是值得深入探讨的问题。

3 穆属比较形态学研究

我们通过查阅标本和栽培实验发现, 穆属种间形态变异表现为连续性: 外稃长度变异最大, 如 *E. africana* 外稃最短, 为 2.1~3.8 mm, *E. tristachya* 外稃最长, 为 4~5 mm; 囊果形状次之, 包括 3 类: 披针形的 *E. intermedia*、*E. jaegeri*、*E. kigeziensis*; 矩圆形的 *E. africana*、*E. floccifolia*、*E. multiflora*; 卵形的 *E. coracana*、*E. indica*、*E. tristachya*; 而颖片长度的变异幅度最小 (表 3)。

表 3 穆属形态特征的比较

Table 3 Morphological character comparison of *Eleusine*

性状 Character	<i>E. africana</i>	<i>E. coracana</i>	<i>E. floccifolia</i>	<i>E. indica</i>	<i>E. intermedia</i>	<i>E. jaegeri</i>	<i>E. kigeziensis</i>	<i>E. multiflora</i>	<i>E. tristachya</i>
外稃长度	2.1~3.8	2.2~4.7	2.8~4.6	3.4~5.5	2.5~3.8	3.6~5.2	4.1~5	3.3~5.2	4~5
Lemma length (mm)									
囊果形状	矩圆形	圆形	矩圆形	卵形	披针形	披针形	披针形	矩圆形	卵形
Procarp shape	Oblong	Oval	Oblong	Oval	Lanceolate	Lanceolate	Lanceolate	Oblong	Oval
第一颖片长度	2~3.2 (~3.9)	1.2~3.8	1.1~2	1.1~2.3	1~2.2	2~2.8	2.5~3.1	2.8~4.0	2~3
First glume length (mm)									
第二颖片长度	3~4.7	1.8~2.5	2.6~4.2	1.8~2.9	2~3.6	3.1~4.5	3.6~4.1	2.8~4.2	3~4
Second glume length (mm)									

种间形态变异的连续性使某些分类单元的分类地位混乱。如 Kennedy-O'Byrne^[41]根据外稃长度发表的新种 *E. africana*, 得到了核 DNA 定量研究^[32]的支持, 而 Harlan 等^[33]则根据囊果的疣状纹饰特征, 将其处理为穆属的亚种 *E. coracana* subsp. *africana*, Phillips^[51]则根据小穗疏松排列的特征将其处理为牛筋草的亚种 *E. indica* subsp. *africana*。形态上 *E. africana* 与 *E. coracana* 较相近, 两种的地理分布也具有连续性, *E. africana* 分布在东非沿海稀树草原, *E. coracana* 分布在 *E. africana* 以北的内陆稀树草原 (图 2)。由此我们想到: *E. africana* 与 *E. coracana* 的相似形态是否是适应相似环境的趋同进化 (convergence) 的结果? 还是存在可能的祖裔关系? 这些假设缺乏系统发育证据的严格检验。

4 穆属分子系统学研究

穆属分子系统学目前仅有 Neves 等^[12]的研究

结果。他们基于叶绿体 *trnT-trnF* 和核基因 *ITS* 序列, 报道穆属的 *ITS* 序列有 *ITS-A* 和 *ITS-B* 两种类型, BI 树内 CAIK 分支 (*E. coracana*-*E. africana*-*E. indica*-*E. kigeziensis*), 获得中等靴带值支持 (BP = 89%), 据此推测 *E. indica* 是四倍体的母系祖先种, 在类群的适应性辐射过程中, 由于承受强选择压力, 致同进化的结果倾向于母系起源的 *ITS-A* 拷贝 (*E. indica*), 而掩盖了父系起源的进化痕迹, 遗憾的是 *ITS* 序列多态性没能给 *E. coracana* 的父系祖先种提供证据。

由于核基因 *ITS* 序列信息位点占 23.5%, 叶绿体基因片段信息位点仅占 2.2%, Neves 等未能确证属内最早分化的类群是 *E. multiflora* 还是 *E. jaegeri*, 亦未能解决同倍体种和异倍体种间关系。使用单拷贝核基因, 排除因序列信息量不足所带来的误差, 来检验四倍体的父系祖先种, 解决同倍体

种和异倍体种种间关系,还需更深入细致的工作。

5 穆属的细胞遗传学研究

基因组的概念首先是由 Winkler 提出的,指生物中含有一套染色体及其基因的总和^[34]。穆属有 7 个基因组,二倍体种有 5 个基因组,Salimath 等^[35]根据杂种 F₁ 代染色体的配对行为,将 *E. indica*、*E. tristachya*、*E. floccifolia*、*E. intermedia* 和 *E. multiflora* 分别命名为 AA、AA、BB、AB、CC 基因组。Hiremath 和 Chennaveeraiah 发现 *E. jaegeri* 二倍体 DNA 总量等于 *E. intermedia* (AB) 和 *E. floccifolia* (BB) 的总和,由于染色体数目的差异,将 *E. jaegeri* 的基因组命名为 DD^[36]。四倍体种有 2 个基因组 AABB 和 AADD, Mehra^[37-38] 首先观察到 *E. africana* 和 *E. coracana* 的杂种 F₁ 代可育,将两种的基因组命名为 AABB。Hiremath 和 Salimath^[26] 根据 *E. kigeziensis* 的二倍体 DNA 总量等于 *E. indica* (AA) 和 *E. jaegeri* (DD) 的染色体数目和 DNA 总量,推测 *E. kigeziensis* 的基因组组成为 AADD。

穆子的 AA 基因组起源于 *E. indica*,得到了形态学、系统发育和细胞遗传学证据的支持^[5,12,39]。而 BB 基因组起源缺乏令人信服的支持证据。Neves 等^[12]证明 *E. indica* 的 AA 基因组和异源四倍体种的 AABB 基因组亲缘关系紧密,形成 CAIK 复合体。绿体基因组限制片段长度多态性(RFLP)数据也支持这一观点,如 Hilu^[40]报道 *E. africana*、*E. coracana* 和 *E. indica* 的叶绿体基因组限制片段长度完全一致,证明四倍体种 AABB 基因组致同进化的方向倾向于母系起源的 AA 基因组。Bisht 等应用基因组原位杂交方法(GISH),认为穆子基因组起源于属内成员,他们以标记的 AA 基因组(*E. indica*)和 BB 基因组(*E. floccifolia*)的总 DNA 为探针,同 AABB 基因组(*E. coracana* 和 *E. africana*)的中期染色体杂交,发现 *E. coracana* 和 *E. africana* 之间的信号强度几乎没有差别,推测异源四倍体种 AABB 基因组存在高度同源性,而 BB 基因组的信号明显弱于 AA 基因组^[39]。因此,*E. coracana* 和 *E. africana* BB 基因组(父系)起源缺乏系统发育和细胞遗传学的支持证据。

另外,*E. kigeziensis* 仅仅分布在乌干达 Kigezi 和邻近的刚果山地,多年生的习性使其在形态上比其他四倍体种强壮。在系统发育树内^[12]的位置,证明与 *E. indica* 有最近共同祖先,并非直接起源于

E. indica。独特的染色体数目 38,暗示 *E. kigeziensis* 异源多倍体起源的复杂过程,无论是祖先种的染色体加倍假说^[38],还是染色体非整倍性变化假说^[12],均缺乏令人信服的支持证据。

6 东非古气候变化

禾本科 C₄ 植物最早的可靠化石记录是发现于肯尼亚中新世(12.5 mya)的 chloridoid 叶片^[40-41],碳同位素 δ¹³ 证据说明直到晚中新世 7~5 mya,热带东非的 C₄ 草原开始扩张并逐渐成为优势植被^[42]。热带东非自晚中新世至更新世 (Miocene-Pleistocene) 的古地质、古气候发生巨大变化,中新世时期东非气候突然变冷,热带雨林逐渐消退,取而代之的是高光效的 C₄ 草原植被开始扩张,东非沿海稀树草原,包括埃塞俄比亚、索马里、肯尼亚、坦桑尼亚等地,在晚中新世盛行来自阿拉伯半岛的东北信风,该气团干燥,加上气温较低,降雨也较少,而植被的蒸散相对较高,逐渐形成半干旱气候^[43]。东非内陆稀树草原,包括乌干达西南、布隆迪、马拉维、津巴布韦等地,在上新世-中新世间隔 (Pliocene-Pleistocene interval) 随着古地质的抬升^[16],降雨量逐渐增加,海拔升高引起的降温作用使植被的蒸散降低,因而逐渐形成半湿润气候^[17]。穆属很可能起源于晚中新世的东非,谱系多样化历史则发生在上新世-中新世间隔。

7 穆属系统学研究中存在的问题

(1) 穆属花序结构分化为短小穗开展花序和长小穗紧缩花序,二者的传粉机制分化为短小穗开展花序以小穗作为传粉的功能单位,而长小穗紧缩花序则以花序整体作为传粉的功能单位。花序结构的分化及相应传粉机制的分化是否具有系统学价值,是否与环境驱动有关,对理解穆属环境性适应辐射的机制至关重要。

(2) 穆属四倍体种 *E. africana* 与 *E. coracana* 的基因组是 AABB,相似的花序形态是否是适应相似环境的趋同进化的结果,还是两个种存在可能的祖裔关系。缺乏系统发育证据的严格检验。

(3) 穆属 *E. multiflora* 的花序形态与其他种类分化较大,即 P2-亚型圆锥花序,是否是最早的分化类群还缺乏支持证据。

(4) GISH 是用全基因组的 DNA 进行杂交的技术,证明异源四倍体种 *E. coracana* 和 *E. africana* 的

AA 基因组祖先种是 *E. indica*, 而 BB 基因组祖先种既无细胞遗传学的直接证据, 又缺少系统发育的支持证据。

(5) *E. kigeziensis* 是属内研究相对较少的类群。多年生的习性和核糖体 DNA 的 ITS 序列纯合, 暗示着 *E. kigeziensis* 成种时间较晚^[44]。独特的染色体数目暗示其成种过程的复杂性。无论是祖先种的染色体加倍假说^[39], 还是染色体非整倍性变化假说^[12], 都缺乏令人信服的证据。

(6) 东非晚中新世至更新世时期古地质、古气候的剧烈变化, 形成沿海稀树草原的半干旱气候及东非内陆稀树草原的半湿润气候的分化, 古气候的这种分化是否与黍属内不同演化支系的分化时间有对应关系, 有待系统发育证据的验证。

致谢 感谢美国兰考圣安娜植物园 J T TRAVIS 博士对黍属的系统学研究进展的深入讨论, 感谢审稿专家提供宝贵意见。

参考文献

- [1] Gaertner J. De Fructibus et Seminibus Plantarum [M]. Stuttgart: Typis Academiae Carolinae, 1788: 1-7.
- [2] Clayton W D, Renvoize S A. Genera *Graminum* [J]. Kew Bull, 1986 (Add. Series XIII): 187-255.
- [3] Kimata M, Kanoda M, Seetharam A. Traditional and modern utilization of millets in Japan [J]. Environ Edu Std Tokyo Gakugei Univ No., 1998, 8(1): 21-29.
- [4] Kennedy-O'Byrne J. Notes on African grasses: XXIX. A new species of *Eleusine* from tropical and South Africa [J]. Kew Bull, 1957, 11(1): 65-72.
- [5] Phillips S M. A survey of the *Eleusine* Gaertn. (Gramineae) in Africa [J]. Kew Bull, 1972, 27(2): 251-270.
- [6] Hilu K W. *Eleusine tristachya* (Lam.) Lam. [J]. Madroño, 1980, 27(2): 177-178.
- [7] Barbeau W E, Hilu K W. Protein, calcium, iron and amino acid content of selected wild and domesticated cultivars of finger millet [J]. Plant Foods Hum Nutr, 1993, 43(1): 97-104.
- [8] Babu B V, Ramana T, Radhakrishnan T. Chemical composition and protein content in hybrid varieties of finger millet [J]. Ind J Agri Sci, 1987, 57(7): 520-522.
- [9] Rao P, Krishnamoorthy P. Studies on dry matter production and nutrient uptake by ragi (*Eleusine coracana*) under different moisture stresses [J]. J Res Andhra Pradesh Agri Univ, 1981, 3(1): 57-63.
- [10] Phillips S M. Poaceae [M]// Hedberg I, Edwards S. Flora of Ethiopia and Eritrea. Vol 7. Addis Ababa: Addis Ababa University and Uppsala: Uppsala University, 1995: 260-270.
- [11] Clayton W D. Evolution and distribution of grasses [J]. Ann Miss Bot Gard, 1981, 68: 5-41.
- [12] Neves S S, Swire-Clark G, Hilu K W, et al. Phylogeny of *Eleusine* (Poaceae: Chloridoideae) based on nuclear *ITS* and plastid *trnL-trnF* sequences [J]. Mol Phylogen Evol, 2005, 35(2): 395-419.
- [13] Schluter D. The Ecology of Adaptive Radiation [M]. Oxford, UK: Oxford University Press, 2000: 1-288.
- [14] Whitfield J B, Lockhart P J. Deciphering ancient rapid radiations [J]. Trends Ecol Evol, 2007, 22(5): 258-265.
- [15] Gavrilts S, Vose A. Dynamic patterns of adaptive radiation [J]. Proc Nat Acad Sci USA, 2005, 102(50): 18040-18045.
- [16] Partridge T C, Maude R R. Macro-scale geomorphic evolution of southern Africa [M] // Partridge T C, Maude R R. The Cenozoic of Southern Africa. New York, USA: Oxford University Press, 2000: 3-18.
- [17] DeMenocal P B. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene [J]. Earth Planet Sci Lett, 2004, 220(1): 3-24.
- [18] Phillips S M. *Eleusine* [M] // Clayton W D, Phillips S M, Renvoize S A. Gramineae (Part 2). Flora of Tropical East Africa. London: Crown Agents for Overseas Governments and Administrations, 1974: 260-267.
- [19] Avdulov N P. Kario-sistematische untersuchungen der familie Gramineen [J]. Bull Appl Bot, 1931, 44(3): 353-425.
- [20] Prat H. Emploi des caract res epidermiques dans la classification des gramin es [J]. Recent Adv Bot, 1961, 1(1): 99-102.
- [21] Hattersley P W, Watson L. *C₄* grasses: An anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species [J]. Aust J Bot, 1976, 24(2): 297-308.
- [22] van den Borre A, Watson L. On the classification of the Chloridoideae (Poaceae) [J]. Aust Syst Bot, 1997, 10(4): 491-531.
- [23] Hilu K W, Alice L A. A phylogenetic relationships of Chloridoideae (Poaceae) based on *matK* sequences [J]. Syst Bot, 2001, 26(2): 386-405.
- [24] Columbus J T, Cerros-Tatilpa R, Kinney M S, et al. Phylogenetics of Chloridoideae (Gramineae): A preliminary study based on nuclear ribosomal internal transcribed spaced and chloroplast *trnL-F* sequence [C] // Columbus J T, Friar E A, Hamilton C W, et al. Monocots: Comparative Biology and Evolution. Vol. 2. USA: Allen Press, 2007: 565-579.
- [25] Peterson M P, Romaschenko K, Johnson G. A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees [J]. Mol Phylogen Evol, (In press)
- [26] Troll W. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im aufbau des Vegetationskörpers [M]. Stuttgart: Sustav Fischer, 1969: 150-166.
- [27] Sun K(孙坤), Chen J K(陈家宽), Chen Z D(陈之端). Progress in studies on floral development of Angiosperms and some consideration on future studies [J]. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 1998, 36(6): 558-568.(in Chinese)
- [28] Cai L B(蔡联炳). A preliminary discussion on the taxonomic values of the main characters of reproductive organ of Poaceae and their ranks suitable for differentiating taxa [J]. Bull Bot Res(植物研究), 2002, 22(3): 278-284.(in Chinese)
- [29] Koes R. Evolution and development of virtual inflorescences [J]. Trends Plant Sci, 2007, 13(1): 1-3.

- [30] Keng P C(耿伯介). A preliminary study of the inflorescence type arising from bamboos and its variation [J]. J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究), 1986, 4(4): 323–336.(in Chinese)
- [31] Friedman J, Harder L D. Functional associations of floret and inflorescence traits among grass species [J]. Amer J Bot, 2005, 92(11): 1862–1870.
- [32] Hiremath S C, Salimath S S. Quantitative nuclear DNA changes in *Eleusine* (Gramineae) [J]. Plant Syst Evol, 1991, 178(3/4): 225–233.
- [33] Harlan J R, De Wet J M J. Toward a rational classification of cultivated plants [J]. Taxon, 1971, 20(2): 509–517.
- [34] Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen-und Tierreiche [M]. Jena: Verlag Fischer, 1920: 23–45.
- [35] Salimath S S, de Oliveira A C, Godwin I D, et al. Assessment of genome origins and genetic diversity in the genus *Eleusine* with DNA markers [J]. Genome, 1995, 38(4): 757–763.
- [36] Hiremath S C, Chennaveeraiah M S. Cytogenetical studies in wild and cultivated species of *Eleusine* (Gramineae) [J]. Caryologia, 1982, 35(1): 57–69.
- [37] Mehra K L. Natural hybridization between *Eleusine coracana* and *E. africana* in Uganda [J]. J Ind Bot Soc, 1962, 41: 531–539.
- [38] Mehra K L. Differentiation of cultivated and wild *Eleusine* species [J]. Phytion, 1963, 20(1/2): 189–198.
- [39] Bisht M S, Mukai Y. Genome organization and polyploid evolution in the genus *Eleusine* (Poaceae) [J]. Plant Syst Evol, 2002, 233(3/4): 243–258.
- [40] Hilu K W. Identification of the “A” genome of finger millet using chloroplast DNA [J]. Genetics, 1988, 118(3): 163–167.
- [41] Kingston J D, Marino B D, Hill A. Isotopic evidence for Neogene hominid paleoenvironments in the Kenya Rift Valley [J]. Science, 1994, 264(5161): 955–959.
- [42] Linder H P, Rudall P J. Evolutionary history of Poales [J]. Ann Rev Ecol Syst Ecol, 2005, 36(1): 107–124.
- [43] Jolly D, Haxeltine A. Effect of low glacial atmospheric CO₂ on tropical African montane vegetation [J]. Science, 1997, 276(5313): 786–788.
- [44] Stebbins G L. Grass systematics and evolution: Past, present and future [M]// Soderstrom R, Hilu K W, Campbell C S, et al. Grass: Systematics and Evolution [M]. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press, 1986: 359–367.