



基于多个叶绿体基因序列片段重建广义 苋科系统发育关系

黄久香¹, 陈文娜², 李玉玲¹, 姚纲^{1*}

¹华南农业大学林学与风景园林学院, 中国南方石灰岩植物研究中心, 广州 510642

²河北工程大学园林与生态工程学院, 邯郸 056038

摘要 苋科(*Amaranthaceae sensu lato*)是石竹目(*Caryophyllales*)第二大科, 目前被普遍接受的苋科为其广义概念, 含狭义苋科(*Amaranthaceae sensu stricto*)和藜科(*Chenopodiaceae*)。然而到目前为止, 藜科是否应作为独立的科还存在争议。此外, 广义苋科内部各亚科之间的系统关系也尚未厘清。对广义苋科所有13个亚科代表类群进行取样(共59种), 基于8个叶绿体序列片段重建其系统发育关系, 并结合分子钟估算, 对该科及其主要分支的起源与分化时间进行推测。结果表明, 广义苋科与狭义苋科都是很好的单系, 但藜科并非单系, 因此不支持藜科在科级水平的地位, 支持广义苋科的观点。除了多节草亚科(*Polycnemoideae*)之外, 其它亚科的系统位置均得到很好的分辨。分子钟估算结果表明, 广义苋科于白垩纪晚期约69.9 Ma分化出该科的2个主要分支, 且该科在白垩纪-古近纪边界附近时期(约66.0 Ma)可能发生过快速辐射分化事件。

关键词 苋科, 石竹目, 分化时间, 系统发育

黄久香, 陈文娜, 李玉玲, 姚纲 (2020). 基于多个叶绿体基因序列片段重建广义苋科系统发育关系. 植物学报 55, 457–467.

苋科(*Amaranthaceae sensu lato*)隶属石竹目核心分支(core *Caryophyllales*), 其与玛瑙果科(*Achatocarpaceae*)是姐妹群(Yao et al., 2019)。目前所接受的苋科为其广义概念(Stevens, 2001; APG IV, 2016; Yao et al., 2019), 包含传统界定的狭义苋科(*Amaranthaceae sensu stricto*)和藜科(*Chenopodiaceae*)两大类群, 共有约165属2 040种, 是石竹目中仅次于石竹科(*Caryophyllaceae*)的第二大科(Christenhusz and Byng, 2016)。苋科是包含众多作物及蔬菜等具有重要经济价值的植物类群, 如苋菜(*Amaranthus tricolor* L.)、甜菜(*Beta vulgaris* L.)、藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.)、菠菜(*Spinacia oleacea* L.) (中国科学院中国植物志编辑委员会, 1979; Stevens, 2001; Hernández-Ledesma et al., 2015)。在传统分类系统中, 狭义苋科与藜科通常基于苞片、花被及雄蕊的特征被处理为2个独立的科(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1979; Cronquist, 1988;

Takhtajan, 1997), 其中藜科苞叶及花被常为草质或肉质, 雄蕊常分离; 而苋科苞叶及花被常为干膜质, 雄蕊基部常合生(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1979)。在地理分布上, 苋科主要分布于热带、亚热带地区; 而藜科则主要分布于温带至亚热带地区, 且常见于干旱、半干旱甚至盐碱地等生境(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1979; Hernández-Ledesma et al., 2015)。

在分子系统学研究中, 狭义苋科的单系性获得了很好的支持, 然而藜科被认为并非单系(Kadereit et al., 2003; Sukhorukov et al., 2015; Yao et al., 2019)。藜科多节草亚科(*Polycnemoideae*)与狭义苋科是姐妹群关系, 而藜科核心类群(core *Chenopodiaceae*) (藜科除多节草亚科以外的其它所有类群)形成1个单系, 并与多节草亚科-狭义苋科分支组成姐妹群, 但相关节点支持率很低或未能获得支持率(Kadereit et al., 2003; Sukhorukov et al., 2015)。基于这一结果, 有学者支持将多节草亚科归入狭义苋

收稿日期: 2019-11-23; 接受日期: 2020-03-01

基金项目: 国家自然科学基金(No.31500180)和广东省自然科学基金(No.2019A1515011695)

* 通讯作者。E-mail: gyao@scau.edu.cn

科, 而将藜科核心类群依然保留为藜科(Hernández-Ledesma et al., 2015; Sukhorukov et al., 2015)。但也有分子系统学研究表明, 多节草亚科与狭义苋科-藜科核心类群分支组成支持率较低的姐妹群(Pratt, 2003; Müller and Borsch, 2005)。Soltis等(2011)的研究甚至支持藜科核心类群也非单系, 但该研究对藜科取样较少(2种)且相关节点支持率很低。在Yao等(2019)开展的石竹目叶绿体基因组系统发育研究中, 基于83个叶绿体基因序列片段的分析结果也表明藜科核心类群并非单系, 但该研究以石竹目系统学研究为主, 所取藜科代表类群有限。在众多分子系统学研究中, 由狭义苋科与藜科共同形成的分支获得了很好的支持, 并被称为“苋科-藜科联盟”(Amaranthaceae-Chenopodiaceae alliance), 且被认为是石竹目中一个理想的进化分支(Cuénoud et al., 2002; APG IV, 2016; Yang et al., 2018; Yao et al., 2019)。该分支具有一系列共源性状: 小花近无柄并排列成聚伞花序状; 花被片5, 单列, 覆瓦状排列; 胚珠常单个基生; 花粉具散孔; 筛管分子质体无中央内含晶体; 具有异黄酮类化合物(Kadereit et al., 2003)。基于以上研究结果, 考虑到狭义苋科与藜科分支复杂的内部系统关系, 大多数学者支持将二者合并从而建立广义苋科(Stevens, 2001; Brockington et al., 2009; Yao et al., 2019), 并被APG (Angiosperm Phylogeny Group)系统所采纳(APG IV, 2016)。基于分子系统学结果并结合一系列形态特征, Stevens (2001)将目前所界定的广义苋科划分为13个亚科: 多节草亚科、苋亚科(Amaranthoideae)、白花苋亚科(Aervoideae)、牛膝亚科(Achyranthoideae)、青葙亚科(Celosioideae)、千日红亚科(Gomphrenoideae)、碱蓬亚科(Suaedoidae)、盐角草亚科(Salicornioideae)、樟味藜亚科(Camphorosmoideae)、猪毛菜亚科(Salsoloideae)、虫实亚科(Corispermoideae)、藜亚科(Chenopodioideae)和甜菜亚科(Betoideae)。赤珠苋属(*Bosea* L.)与矩苋树属(*Charpentiera* Gaudichaud)在亚科水平的归属地位待定。在广义苋科内部, 部分亚科之间的系统关系, 尤其是多节草亚科的系统位置还存在争议。

本研究在对广义苋科主要进化分支进行广泛取样的基础上, 基于8个叶绿体序列片段对其进行了系统发育关系重建, 基于所得系统发育框架并结合分子钟估算, 对该科及其主要分支的起源与分化时间进行

推算, 以期为进一步揭示该科各亚科之间系统进化关系以及类群演化历史提供依据。

1 材料与方法

1.1 类群取样及分子序列数据来源

对广义苋科在亚科水平进行广泛取样, 包含目前该科中所有亚科以及亚科系统位置归属待定的赤珠苋属与矩苋树属, 共涉及广义苋科44属59种(附表1)。基于已发表的分子系统学研究结果(Yao et al., 2019), 选取玛瑙果科与石竹科为外类群(附表1)。本研究选取*atpB*、*ndhF*、*psbB*、*rbcL*、*rpoC2*、*rps4*、*rps16*和*matK/trnK*共8个叶绿体基因序列片段构建苋科系统发育框架。其中部分序列数据为前期研究所得(Yao et al., 2019), 其它序列从NCBI网站(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)下载。序列详细信息见附表1; 部分个体序列不全, 其缺失的序列数据在相关序列矩阵中以缺失数据形式补齐。

1.2 系统发育树构建

采用MAFFT v.7.221软件(Katoh and Standley, 2013)并用默认参数设置单独对每个片段进行序列比对, 然后构建联合矩阵。对所得联合矩阵分别采用贝叶斯分析法(Bayesian inference, BI)与最大似然法(maximum likelihood, ML)构建系统发育树。在贝叶斯分析前, 基于Jmodeltest v.2.1.7软件(Posada, 2008)按照赤池信息量准则(Akaike Information Criterion, AIC)对所有序列片段单独进行碱基替代模型筛选。贝叶斯分析基于MrBayes v.3.2软件(Ronquist and Huelsenbeck, 2003), 从1棵随机选择的系统发育树开始分析, 运算2 000 000代, 每100代取样1次构建系统树, 结果表明运行的链之间分离频率平均标准差小于0.01 (SD<0.01); 将最初所得5 000棵系统树作为老化(burn-in)样品舍弃, 基于所剩其它系统树构建一致性树(consensus tree), 并计算相关节点支持率; 所得后验概率值(posterior probability, PP)小于0.99视为支持率较低, PP≥0.99视为支持率很高。最大似然法分析基于RAxML v.8.1.24软件(Stamatakis, 2006)在CIPRES平台(Miller et al., 2010)进行, 运算基于模型GTR+Γ展开, 以此获得得分最高的最大似然树; 快速自展分析基于GTR-GAMMA模型进行, 重

复1 000次以获得各分支节点的自展支持率(bootstrap value, BS)。所得系统树在 Figtree v1.4.2 软件(Rambaut, 2012)中查看。

1.3 分化时间估算

为揭示广义苋科及其主要分支的起源分化时间, 采用 BEAST v. 1.8.4 软件(Drummond et al., 2012)对其进行分化时间估算。基于广义苋科中所报道的化石记录以及前期研究所得苋科与其近缘类群间的分化时间对相关节点进行时间校准。具体如下: (1) 参考Kadereit等(2003, 2005)用化石物种 *Parvangula randerensis* Hiltermann & Schmitz 的中新世早期种子化石对藜属(*Chenopodium*)所代表的藜族第1分支(Chenopodieae I clade)干群(stem node)的起源时间进行校准, 化石时间的使用采用对数正态分布模型(lognormal distribution model), 最小时间限定在16.0百万年前(offset=16.0 Million-years ago (Ma)), 平均值限定为1.0 (mean=1.0), 标准差限定为0.5 (standard deviation (SD)=0.5); (2) 参考Kadereit等(2003, 2005)、Yao等(2019)及Li等(2019)的研究, 用化石物种 *Polyporina cribaria* Srivastava 的白垩纪晚期花粉化石对广义苋科冠群(crown node)起源时间进行校准, 化石时间同样采用对数正态分布模型, 最小时间限定为66.0 Ma, 平均值限定为1.0, 标准差限定为0.5; (3) 参考Yao等(2019)所得结果, 对苋科与玛瑙果科分化时间采用均匀分布模型(uniform distribution model), 时间上限限定为82.5 Ma, 下限限定为77.9 Ma; (4) 参考Yao等(2019)所得结果, 对石竹科与苋科-玛瑙果科分支分化时间采用均匀分布模型, 时间上限限定为92.2 Ma, 下限限定为85.7 Ma。分化时间在“出生-灭绝”物种形成模型(birth-death speciation process)之下, 基于对数正态分布的松散分子钟(lognormal relaxed molecular clock)进行估算; 各序列碱基替代模型参考1.2节序列最佳碱基替代模型筛选结果; 马尔科夫链蒙特卡罗(Markov chain Monte Carlo, MCMC)运算300 000 000代, 每5 000代取样1次, 该运算步骤重复3次独立运算; 基于Tracer v. 1.6 软件(Rambaut et al., 2014)对所得参数进行检查, 确认所有参数的有效居群规模(effective sample sizes, ESS)数值均超过200, 结果可靠; 基于BEAST软件包中TreeAnnotator v. 1.8.4软件, 将最初所得15 000棵

系统树作为老化样品舍弃, 对剩下的所有系统树进行总结并计算其一致性树, 统计相关节点的分化时间。在 Figtree v1.4.2软件(Rambaut, 2012)中查看所得结果。

2 结果与讨论

2.1 序列片段矩阵及其碱基进化模型

本研究所用8个序列片段的长度及筛选出的最佳碱基替代模型等信息详见表1。所有序列串联联合矩阵全长15 521 bp。

表1 本研究所用DNA序列相关信息

Table 1 Information of DNA sequences used in the study

Name of DNA sequences	Length of DNA sequences (bp)	Model selected
<i>atpB</i>	1497	GTR+I+ Γ
<i>ndhF</i>	2242	TVM+I+ Γ
<i>psbB</i>	1527	GTR+I+ Γ
<i>rbcl</i>	1344	TVM+I+ Γ
<i>rpoC2</i>	4147	GTR+I+ Γ
<i>rps4</i>	606	TVM+ Γ
<i>rps16</i>	1401	GTR+I+ Γ
<i>matK/trnK</i>	2757	GTR+I+ Γ

2.2 广义苋科系统发育关系

贝叶斯分析与最大似然法所得系统发育关系拓扑结构高度一致。结果表明, 广义苋科的单系性获得了很高支持率(MLBS=100%, PP=1.00), 该科进一步分为2个获得高度支持的分支, 其中藜亚科、虫实亚科、甜菜亚科、多节草亚科与狭义苋科共同形成获得很高支持率的一支(分支A; MLBS=94%, PP=1.00); 而碱蓬亚科、盐角草亚科、樟味藜亚科及猪毛菜亚科共同形成获得很高支持率的另一支(分支B; MLBS=100%, PP=1.00) (图1)。

在分支A中, 传统藜科中的藜亚科、虫实亚科、甜菜亚科及多节草亚科共同构成的分支A1支持率较低(MLBS=70%, PP=0.86), 即位于最基部的多节草亚科系统位置未能获得很高支持, 但前3个亚科之间的系统关系均获得很高支持率(MLBSs \geq 99%, PPs=1.00)。狭义苋科单独形成一支, 即分支A2, 其单系性获得了很高支持率(MLBS=100%, PP=1.00), 该分支中千日红亚科与牛膝亚科的姐妹群关系在最大似然法分析中支持率很低, 但在贝叶斯分析中获得很高的

支持率(MLBS=58%, PP=1.00), 这2个亚科所形成的分支与白花苋亚科组成支持率很高的姐妹群(MLBS=100%, PP=1.00), 这3个亚科共同形成的分支再与苋亚科-青葙亚科分支构成获得很高支持率的姐妹群(MLBS=100%, PP=1.00), 而赤珠苋属与炬苋树属则在该分支最基部依次分出, 且均获得很高的支持率

(MLBSs≥99%, PPs=1.00) (图1)。

分支B涉及4个亚科, 均为传统藜科类群。其中, 樟味藜亚科与猪毛菜亚科组成支持率很高的姐妹群(分支B1; MLBS=100%, PP=1.00), 该分支与由碱蓬亚科及盐角草亚科组成的分支(分支B2; MLBS=100%, PP=1.00)构成支持率很高的姐妹群(图1)。

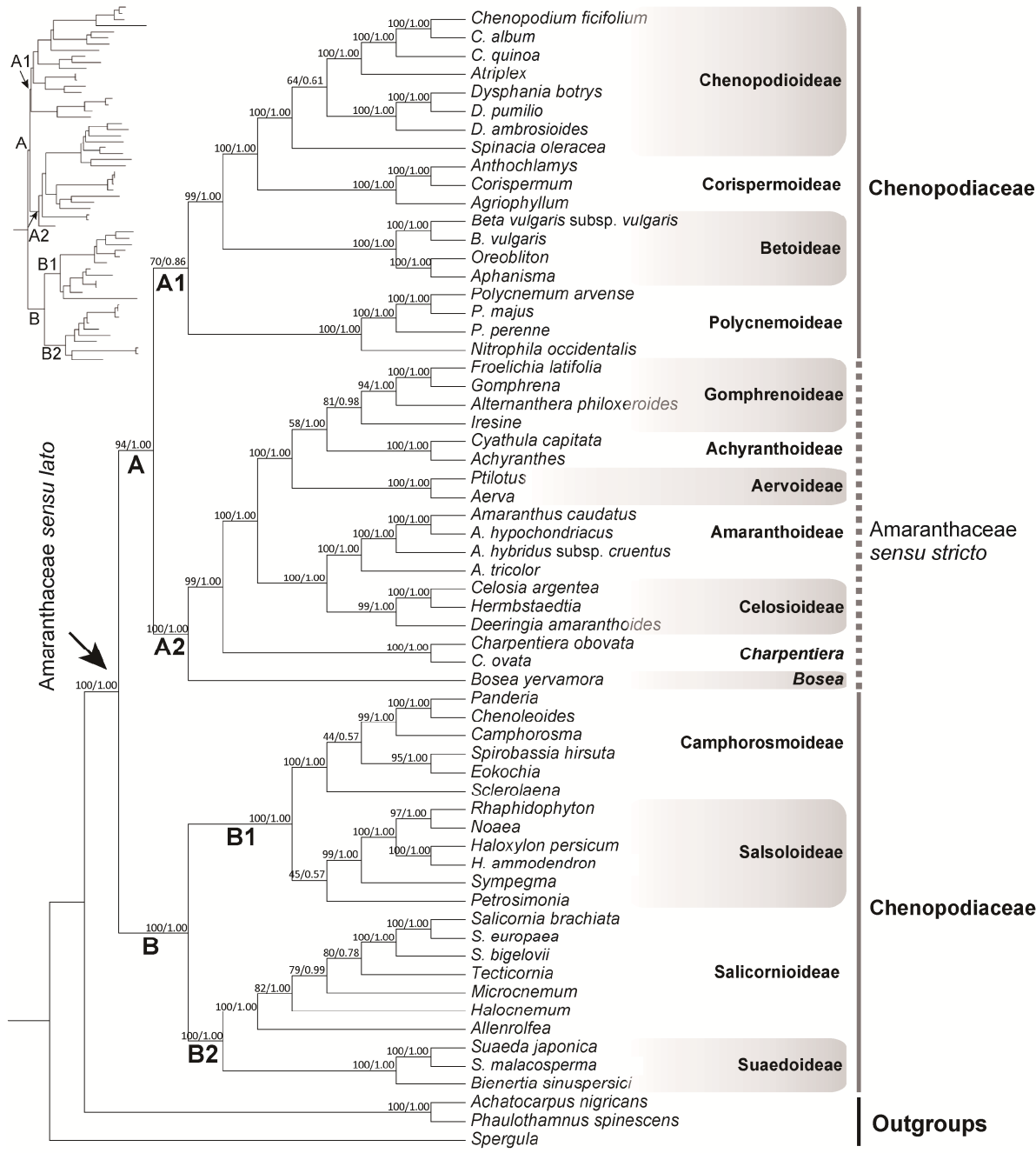


图1 基于8个叶绿体DNA序列片段构建的广义苋科系统发育树
各分支节点上方数字分别代表ML树自展支持率/BI树后验概率。

Figure 1 Phylogeny of Amaranthaceae sensu lato inferred from the combined matrix of eight plastid DNA regions
Bootstrap support value and posterior probability of each node are indicated above branches.

2.3 分化时间估算

分子钟估算结果表明(附表2; 图2), 广义苋科与其姐

妹群玛瑙果科在白垩纪晚期约80.5 Ma (95%最大后验密度(the 95% highest posterior density, HPD)=

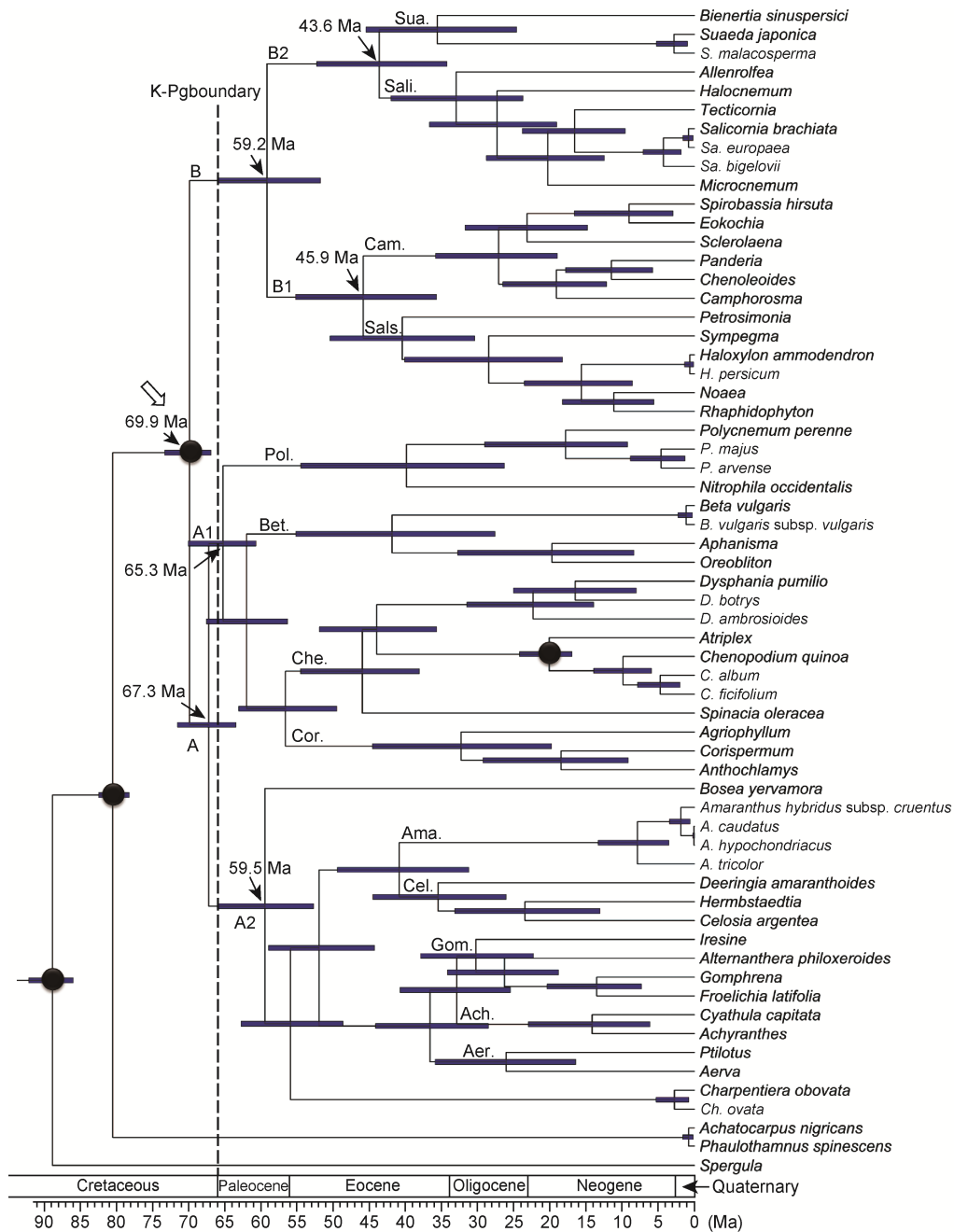


图2 基于8个叶绿体DNA序列片段及4个时间校准点采用BEAST分析所得广义苋科分化时间

黑色圆点表示时间校准点所在位置。空心箭头示广义苋科冠群节点。Ach: 牛膝亚科; Aer: 白花苋亚科; Ama: 苋亚科; Bet: 甜菜亚科; Cam: 樟味藜亚科; Cel: 青葙亚科; Che: 藜亚科; Cor: 虫实亚科; Gom: 千日红亚科; Pol: 多节草亚科; Sali: 盐角草亚科; Sals: 猪毛菜亚科; Sua: 碱蓬亚科

Figure 2 Chronogram based on the BEAST analysis of the combined matrix of eight plastid DNA regions and four calibrations. Calibration points are depicted with black circles. The crown node of Amaranthaceae *sensu lato* is shown by a hollow arrowhead. Ach: Achyranthoideae; Aer: Aervoideae; Ama: Amaranthoideae; Bet: Betoideae; Cam: Camphorosmoideae; Cel: Celosioideae; Che: Chenopodioideae; Cor: Corispermoidae; Gom: Gomphrenoideae; Pol: Polycnemoideae; Sali: Salicornioideae; Sals: Salsoloideae; Sua: Suaedoideae

82.5–78.3 Ma)分开;并于白垩纪末期约69.9 Ma (73.3–67.0 Ma)分化出分支A和分支B。其中,前者于白垩纪/古近纪边界(Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary, 约66.0 Ma)附近时期约67.3 Ma (71.6–63.5 Ma)开始分化形成分支A1与A2,而后者则于古新世(Paleocene)晚期约59.2 Ma (65.9–51.8 Ma)开始分化形成分支B1和B2。此外,分支A于白垩纪/古近纪边界附近时期明显发生过快速分化事件。例如,分支A1干群节点分化(约67.3 Ma (71.6–63.5 Ma))与冠群节点分化(约65.3 Ma (70.1–60.7 Ma))、甜菜亚科与其姐妹群分支的分化(约62 Ma (67.6–56.4 Ma))均位于这一时间节点附近。其它相关分支及众多亚科的分化时间见附表2。

2.4 讨论

2.4.1 苋科与藜科的系统学归属

分子系统学的应用对苋科、藜科系统关系的理解起到了极大的促进作用,亚科、族、属等类群范围的界定不断完善(Kadereit et al., 2003; Müller and Borsch, 2005; Masson and Kadereit, 2013; Sukhorukov et al., 2015; Walker et al., 2018; Yao et al., 2019)。对于苋科与藜科的系统学归属,目前主要有两派观点。一派以APG系统为主,即支持广义苋科的观点(APG IV, 2016; Yao et al., 2019);另一派则支持将传统藜科中的多节草亚科并入狭义苋科,而将藜科核心类群依然接受为藜科(Hernández-Ledesma et al., 2015; Walker et al., 2018)。本研究基于8个叶绿体基因序列分析结果表明,藜科核心类群中的藜亚科、虫实亚科、甜菜亚科、多节草亚科与狭义苋科共同形成一支,而藜科核心类群中其它4个亚科共同形成另一支,且这2个分支均获得很高的支持率。这意味着藜科核心类群并非单系,因此将其依然接受为藜科的观点在本研究中未能获得支持。基于此,我们支持APG系统将狭义苋科与藜科合并为广义苋科的处理。

在Walker等(2018)基于转录组数据构建的石竹目系统发育关系中,传统界定的藜科(含多节草亚科)形成一个单系分支,且与狭义苋科成姐妹群关系。该研究还表明,在藜科系统关系拓扑结构的主干靠基部连续3个节点,均有约75%的基因树并不支持所呈现的拓扑结构,这说明该研究获取的转录组数据中相关基因之间系统发育信号冲突明显,因此所呈现的拓扑

结构可能并未揭示出相关类群真实的进化关系。此外,在Yang等(2018)基于转录组数据所构建的石竹目系统发育关系中,猪笼草科与茅膏菜科关系较近,而与露松科关系较远,且相关节点均获得很高的支持率,这与基于叶绿体基因组数据所得结果一致(Yao et al., 2019)。但Walker等(2018)的研究结果则支持猪笼草科与露松科关系更近,与茅膏菜科关系相对较远,相关节点支持率同样很高。在基于转录组数据的系统发育分析中,猪笼草科、茅膏菜科及露松科之间的系统关系在不同研究中出现明显冲突,可能与相关研究在转录组数据分析背景下所筛选出来用于系统发育树构建的“直系同源基因”存在差异有关,这意味着基于转录组数据筛选出的大量“直系同源基因”所构建的系统发育关系仍然值得商榷。另一方面,在系统发育分析中,基于叶绿体基因序列数据所得结果与核基因序列数据所得结果存在冲突的先例在被子植物类群中普遍存在,这一现象通常被认为可能与杂交、叶绿体捕获以及不完全的谱系分选等进化事件有关(Gurushidze et al., 2010; Yi et al., 2015; Guo et al., 2018)。因此,阐释广义苋科中基于叶绿体数据与核基因数据所得结果存在冲突的原因,将是后期研究中需要关注和探讨的重要问题。

在传统藜科的处理中,Scott (1977a, 1977b)还曾建议将猪毛菜科(Salsolaceae Moq.)和盐角草科(Salicorniaceae J. Agardh)等类群提升至科的水平,但并未被后来学者承认,相关类群在本研究中被证实仍然属于广义苋科的范畴,且嵌套在该科内部。此外,曾被置于藜科的肉叶刺茎藜属(*Sarcobatus* Nees)以及滨藜叶属(*Halophytum* Speg.)均从藜科中分出并独立成科,且与广义苋科系统位置较远。其中肉叶刺茎藜科(Sarcobataceae)隶属石竹目商陆分支(Phytolaccoid clade),与萝卜藤科(Agdestidaceae)成姐妹群关系(Walker et al., 2018; Yao et al., 2019);而滨藜叶科(Halophytaceae)则隶属石竹目马齿苋亚目分支(Portulacineae clade),与龙树科-落葵科分支(Basellaceae-Didiereaceae clade)成姐妹群关系(Yao et al., 2019)。

2.4.2 广义苋科内部系统发育关系

前人针对广义苋科类群开展过广泛的分子系统学研究。目前,基于分子系统学研究结果,该科被界定为

13亚科及2个亚科位置待定的属(见前言部分), 然而到目前为止该科内部主要分支间的系统关系还存在较多问题。基于对该科主要分支进行全覆盖取样并选取8个叶绿体基因序列片段, 本研究表明狭义苋科是很多的单系, 而传统藜科类群形成2个独立分支。针对目前的取样, 除了猪毛菜亚科的单系性支持率很低(MLBS=45%; PP=0.57)以及千日红亚科的单系性获得中度支持(MLBS=81%; PP=0.98)以外, 其它所有亚科的单系性均获得很高的支持(MLBSs \geq 99%; PPs=1.00)。对于亚科之间的系统关系, 除了多节草亚科与(藜亚科-虫实亚科)-甜菜亚科分支间的姐妹群关系支持率较低以外, 其它所有亚科之间的系统关系均获得很高的支持。与前人研究结果(Sukhorukov et al., 2015)相比, 本研所得广义苋科主要分支间系统发育节点的支持率也有很大提升。尤其在Yao等(2019)基于叶绿体系统发育基因组学手段所构建的石竹目系统发育关系中, 狭义苋科与藜亚科-甜菜亚科分支的姐妹群关系支持率较低(MLBS=69%)。而本研究增加类群取样之后, 狭义苋科与((藜亚科-虫实亚科)-甜菜亚科)-多节草亚科分支的姐妹群关系则获得了很高的支持(MLBS=94%; PP=1.00)。这一结果说明在系统发育关系构建中, 一定程度增加取样类群可能比增加分子序列片段更有助于厘清类群间的系统发育关系。

多节草亚科的系统位置在传统分类处理中历来争议很大, 其系统学位置的确定对于广义苋科系统发育关系的理解非常重要。在传统处理中, 该类群曾被置于传统藜科(Ulbrich, 1934; Kühn et al., 1993)或狭义苋科(Soriano, 1944), 甚至石竹科(Moquin-Tandon, 1837)之中。从形态特征上, 该亚科类群花被常干膜质或纸质, 花丝基部合生成管状, 这与狭义苋科类群相似而与藜科不同, 但其花常单生于枝上部的叶腋处又与传统藜科及狭义苋科其它类群均不同(Masson and Kadereit, 2013)。该类群常分布于亚热带至暖温带地区的干旱或盐碱地等开阔生境, 与传统藜科类群极为相似(Masson and Kadereit, 2013)。因此, 多节草亚科曾被认为是联系传统藜科与狭义苋科的中间过渡类群(Bentham and Hooker, 1880)。有时也被认为是联系石竹科指甲草族(Paronychieae)与苋科-藜科联盟的中间过渡类群(Ulbrich, 1934; Kühn et al., 1993)。在分子系统学研究中, 多节草亚科的系统位置也存在争议(见前言部分), 且相关研究揭示的该类

群系统位置的支持率通常较低(Kadereit et al., 2003; Pratt, 2003; Müller and Borsch, 2005; Sukhorukov et al., 2015)。在本研究中, 多节草亚科与狭义苋科以及传统藜科中的藜亚科、虫实亚科、甜菜亚科共同形成一个支持率很高的分支(图1, 分支A), 并与后3个亚科成姐妹群关系(图1, 分支A1), 但该姐妹群关系的支持率较低(MLBS=70%; PP=0.86)。多节草亚科系统关系未能得到很好地解决可能与相关节点经历过快速辐射分化有关, 这不仅从系统发育树所呈现出的该亚科干群节点处存在明显的长短分支情况可以看出(图1), 而且从分子钟估算结果中也不难发现(图2)。建议今后增加取样类群并从基因组层面开展广义苋科类群的系统发育关系研究, 可能有助于确立多节草亚科的系统位置。

赤珠苋属共3种, 主要分布于密克罗尼西亚群岛、塞浦路斯及西喜马拉雅地区; 炬苋树属共6种, 主要分布于夏威夷及土布艾群岛(Stevens, 2001)。然而在亚科水平位置的归属方面, 这2属还有待确定。本研究得出的系统发育关系表明, 赤珠苋属与炬苋树属在广义苋科之中均占据独立的系统位置并在狭义苋科基部依次分出, 且相关节点均获得很高的支持(图1)。从生活型上, 赤珠苋属与炬苋树属均为木本类型, 而狭义苋科则以多年生草本为主, 仅有极少数类群为木本(如青葙族(Celosieae)及鸽苋属(*Chamissoa* Kunth)类群之中的大部分物种)(Müller and Borsch, 2005)。赤珠苋属果实为浆果, 这与狭义苋科浆果苋属(*Deeringia* R. Br.)和多脉苋属(*Pleuropetalum* Hook. f.)等类群相似, 而狭义苋科其它类群及传统藜科类群则以胞果为主(Müller and Borsch, 2005)。因此, 基于本研究得出的系统关系, 结合生活型及形态特征等多方面证据, 我们认为赤珠苋属与炬苋树属都有必要提升为独立的亚科。

2.4.3 苋科及其主要分支的起源与分化

对于广义苋科的起源时间, 前人多项研究均有涉及。Wikström等(2001)研究表明, 该科干群节点起源可能发生在约28、38或40 Ma; 而Kadereit等(2012)认为该科干群起源时间发生在87–47 Ma; Magallón等(2015)则认为该科干群节点可能发生在64.2 Ma (81.8–43.6 Ma)或76.4 Ma (80.5–72.0 Ma)。本研究表明, 该科干群节点起源可能发生在白垩纪晚期约

80.5 Ma (82.5–78.3 Ma)。在广义茛科中, 目前已知最早的可信化石记录为*Polyporina cribraria* Srivastava, 该化石物种为发现于白垩纪晚期马斯里奇特阶(Maestrichtian, 72.1–66.0 Ma)的花粉化石。在形态特征上, 该化石与传统藜科类群(尤其是现存物种*Salicornia australis* Sol. ex F. Muell.)的花粉化石非常相似。该化石发现于加拿大海洋环境向陆地环境的过渡地带, 与现存众多藜科类群的生境也非常相似。此外, 自马斯里奇特阶之后在相似生境中也发现过一系列类似的花粉化石(Muller, 1981; Kadereit et al., 2003)。基于形态特征及其发现地的生境特征, 该花粉化石被广泛接受为广义茛科类群并多次用于该科类群分化时间校准分析(Kadereit et al., 2005; Yao et al., 2019; Li et al., 2019)。因此, 从化石证据角度看, Wikström等(2001)所得结果在时间尺度上明显偏早。而本研究结果在时间区间上与Kadereit等(2012)及Magallón等(2015)所得结果存在很大重叠, 较为一致。另外, 本研究得出广义茛科类群冠群节点分化时间(约69.9 Ma (73.3–67.0 Ma))也与该科中可信的最早化石记录所在地层时间较为一致。

本研究表明, 在广义茛科中, 分支A早期在白垩纪-古近纪边界附近时期(约66 Ma)可能发生过明显的快速分化。该分支于67.3 Ma (71.6–63.5 Ma)开始分化出分支A1与A2, 而分支A1中紧接着在65.3 Ma (70.1–60.7 Ma)分化出多节草亚科及其姐妹群。从显示支长的系统树(图1)上能明显看出, 相关节点存在明显的长短支现象, 意味着此处可能发生过快速辐射演化。在白垩纪-古近纪边界附近时期, 小行星撞击地球使地球环境发生巨大变化, 导致众多生物类群走向灭绝(Schulte et al., 2010), 但同时也为其它幸存者提供了广阔的生存空间, 为众多新的生物物种爆发提供了重要的生态机会。前人研究结果表明众多被子植物类群(如防己科(Menispermaceae) (Wang et al., 2012)、兰科(Orchidaceae) (Givnish et al., 2015)和楝科(Meliaceae) (Koenen et al., 2015))在此时可能都经历过明显的分化。茛科相关分支类群的起源与分化极有可能也与这一事件有关。

参考文献

- 中国科学院中国植物志编辑委员会 (1979). 中国植物志, 第25卷第2分册. 北京: 科学出版社. pp. 241.
- APG IV (2016). An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc* **181**, 1–20.
- Bentham G, Hooker JD (1880). *Genera Plantarum*, Vol. 3. London: Lovell Reeve. pp. 1258.
- Brockington SF, Alexandre R, Ramdial J, Moore MJ, Crawley S, Dhingra A, Hilu K, Soltis DE, Soltis PS (2009). Phylogeny of the *Caryophyllales sensu lato*: revisiting hypotheses on pollination biology and perianth differentiation in the core Caryophyllales. *Int J Plant Sci* **170**, 627–643.
- Christenhusz MJM, Byng JW (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* **261**, 201–217.
- Cronquist A (1988). Caryophyllidae. In: *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, 2nd edn. New York: The New York Botanical Garden. pp. 309–320.
- Cuénoud P, Savolainen V, Chatrou LW, Powell M, Grayer RJ, Chase MW (2002). Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. *Am J Bot* **89**, 132–144.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUTi and the BEAST 1.7. *Mol Biol Evol* **29**, 1967–1973.
- Givnish TJ, Spalink D, Ames M, Lyon SP, Hunter SJ, Zuluaga A, Iles WJD, Clements MA, Arroyo MTK, Leebens-Mack J, Endara L, Kriebel R, Neubig KM, Whitten WM, Williams NH, Cameron KM (2015). Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proc R Soc B Biol Sci* **282**, 20151553.
- Guo X, Thomas DC, Saunders RMK (2018). Gene tree discordance and coalescent methods support ancient intergeneric hybridisation between *Dasymaschalon* and *Friesodielsia* (Annonaceae). *Mol Phylogenet Evol* **127**, 14–29.
- Gurushidze M, Fritsch RM, Blattner FR (2010). Species-level phylogeny of *Allium* subgenus *Melanocrommyum*: incomplete lineage sorting, hybridization and *trnF* gene duplication. *Taxon* **59**, 829–840.
- Hernández-Ledesma P, Berendsohn WG, Borsch T, von Mering S, Akhiani H, Arias S, Castañeda-Noa I, Eggli U, Eriksson R, Flores-Olvera H, Fuentes-Bazán S, Kadereit G, Klak C, Korotkova N, Nyffeler R, Ocampo G, Ochoterena H, Oxelman B, Rabeler RK, Sanchez A, Schlumberger BO, Uotila P (2015). A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order *Caryophyllales*. *Willdenowia* **45**, 281–383.

- Kadereit G, Ackerly D, Pirie MD** (2012). A broader model for C_4 photosynthesis evolution in plants inferred from the goosefoot family (Chenopodiaceae s.s.). *Proc R Soc B Biol Sci* **279**, 3304–3311.
- Kadereit G, Borsch T, Weising K, Freitag H** (2003). Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C_4 photosynthesis. *Int J Plant Sci* **164**, 959–986.
- Kadereit G, Gotzek D, Jacobs S, Freitag H** (2005). Origin and age of Australian Chenopodiaceae. *Org Divers Evol* **5**, 59–80.
- Katoh K, Standley DM** (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol Biol Evol* **30**, 772–780.
- Koenen EJM, Clarkson JJ, Pennington TD, Chatrou LW** (2015). Recently evolved diversity and convergent radiations of rainforest mahoganies (Meliaceae) shed new light on the origins of rainforest hyperdiversity. *New Phytol* **207**, 327–339.
- Kühn U, Bittrich V, Carolin R, Freitag H, Hedge IC, Uotila P, Wilson PG** (1993). Chenopodiaceae. In: Kubitzki K, ed. *Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 2. Berlin: Springer. pp. 253–281.
- Li HT, Yi TS, Gao LM, Ma PF, Zhang T, Yang JB, Gitzen-danner MA, Fritsch PW, Cai J, Luo Y, Wang H, van der Bank M, Zhang SD, Wang QF, Wang J, Zhang ZR, Fu CN, Yang J, Hollingsworth PM, Chase MW, Soltis DE, Soltis PS, Li DZ** (2019). Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nat Plants* **5**, 461–470.
- Magallón S, Gómez-Acevedo S, Sánchez-Reyes LL, Hernández-Hernández T** (2015). A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytol* **207**, 437–453.
- Masson R, Kadereit G** (2013). Phylogeny of Polycnemoideae (Amaranthaceae): implications for biogeography, character evolution and taxonomy. *Taxon* **62**, 100–111.
- Miller MA, Pfeiffer W, Schwartz T** (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. New Orleans, LA: IEEE. pp. 1–8.
- Moquin-Tandon A** (1837). Note sur le genre *Polycnemum* et sur une nouvelle tribu de la famille des Paronychees. *Ann Sci Nat* **7**, 33–42.
- Muller J** (1981). Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot Rev* **47**, 1–142.
- Müller K, Borsch T** (2005). Phylogenetics of Amaranthaceae based on *matK/trnK* sequence data—evidence from parsimony, likelihood, and Bayesian analyses. *Ann Missouri Bot Gard* **92**, 66–102.
- Posada D** (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol Biol Evol* **25**, 1253–1256.
- Pratt DB** (2003). *Phylogeny and Morphological Evolution of the Chenopodiaceae-Amaranthaceae Alliance*. Ph.D. thesis. Ames: Iowa State University. pp. 116.
- Rambaut A** (2012). FigTree version 1.4.0. Available from: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut A, Suchard MA, Drummond AJ** (2014). Tracer v1.6. Available from: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer/>.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP** (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**, 1572–1574.
- Schulte P, Alegret L, Arenillas I, Arz JA, Barton PJ, Bown PR, Bralower TJ, Christeson GL, Claeys P, Cockell CS, Collins GS, Deutsch A, Goldin TJ, Goto K, Grajales-Nishimura JM, Grieve RAF, Gulick SPS, Johnson KR, Kiessling W, Koeberl C, Kring DA, MacLeod KG, Matsui T, Melosh J, Montanari A, Morgan JV, Neal CR, Nichols DJ, Norris RD, Pierazzo E, Ravizza G, Rebolledo-Vieyra M, Reimold WU, Robin E, Salge T, Speijer RP, Sweet AR, Urrutia-Fucugauchi J, Vajda V, Whalen MT, Willumsen PS** (2010). The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* **327**, 1214–1218.
- Scott AJ** (1977a). Nomina conservanda proposita. *Taxon* **26**, 246.
- Scott AJ** (1977b). Reinstatement and revision of Salicorniaceae J. Agardh (Caryophyllales). *Bot J Linn Soc* **75**, 357–374.
- Soltis DE, Smith SA, Cellinese N, Wurdack KJ, Tank DC, Brockington SF, Refulio-Rodriguez NF, Walker JB, Moore MJ, Carlswald BS, Bell CD, Latvis M, Crawley S, Black C, Diouf D, Xi ZX, Rushworth CA, Gitzen-danner MA, Sytsma KJ, Qiu YL, Hilu KW, Davis CC, Sanderson MJ, Beaman RS, Olmstead RG, Judd WS, Donoghue MJ, Soltis PS** (2011). Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *Am J Bot* **98**, 704–730.
- Soriano A** (1944). El género *Nitrophila* en la Argentina y su posición sistemática. *Rev Argent Agron* **11**, 302.
- Stamatakis A** (2006). RAxML-VI-HP: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* **22**, 2688–2690.
- Stevens PF** (2001). Angiosperm Phylogeny Website. Ver-

- sion 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. Available from: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Sukhorukov AP, Mavrodiev EV, Struwig M, Nilova MV, Dzhalilova KK, Balandin SA, Erst A, Krinitsyna AA** (2015). One-seeded fruits in the core Caryophyllales: their origin and structural diversity. *PLoS One* **10**, e0117974.
- Takhtajan A** (1997). Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press. pp. 1–643.
- Ulbrich E** (1934). Chenopodiaceae. In: Engler A, Prantl K, eds. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Vol. 16c. Leipzig: Engelmann. pp. 379–584.
- Walker JF, Yang Y, Feng T, Timoneda A, Mikenas J, Hutchison V, Edwards C, Wang N, Ahluwalia S, Olivieri J, Walker-Hale N, Majure LC, Puente R, Kadereit G, Lauterbach M, Eggli U, Flores-Olvera H, Ochoterena H, Brockington SF, Moore MJ, Smith SA** (2018). From cacti to carnivores: improved phylotranscriptomic sampling and hierarchical homology inference provide further insight into the evolution of Caryophyllales. *Am J Bot* **105**, 446–462.
- Wang W, Ortiz RDC, Jacques FMB, Xiang XG, Li HL, Lin L, Li RQ, Liu Y, Soltis PS, Soltis DE, Chen ZD** (2012). Menispermaceae and the diversification of tropical rainforests near the Cretaceous-Paleogene boundary. *New Phytol* **195**, 470–478.
- Wikström N, Savolainen V, Chase MW** (2001). Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc R Soc B Biol Sci* **268**, 2211–2220.
- Yang Y, Moore MJ, Brockington SF, Mikenas J, Olivieri J, Walker JF, Smith SA** (2018). Improved transcriptome sampling pinpoints 26 ancient and more recent polyploidy events in Caryophyllales, including two allopolyploidy events. *New Phytol* **217**, 855–870.
- Yao G, Jin JJ, Li HT, Yang JB, Mandala VS, Croley M, Mostow R, Douglas NA, Chase MW, Christenhusz MJM, Soltis DE, Soltis PS, Smith SA, Brockington SF, Moore MJ, Yi TS, Li DZ** (2019). Plastid phylogenomic insights into the evolution of Caryophyllales. *Mol Phylogenet Evol* **134**, 74–86.
- Yi TS, Jin GH, Wen J** (2015). Chloroplast capture and intra- and inter-continental biogeographic diversification in the Asian–New World disjunct plant genus *Osmorhiza* (Apiaceae). *Mol Phylogenet Evol* **85**, 10–21.

Phylogenetic Study of Amaranthaceae *sensu lato* Based on Multiple Plastid DNA Fragments

Jiuxiang Huang¹, Wenna Chen², Yuling Li¹, Gang Yao^{1*}

¹South China Limestone Plants Research Center, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; ²College of Landscape and Ecological Engineering, Hebei University of Engineering, Handan 056038, China

Abstract Amaranthaceae *sensu lato*, including Amaranthaceae *sensu stricto* and Chenopodiaceae, is the second largest family in Caryophyllales. However, the family status of Chenopodiaceae is disputable and phylogenetic relationships among all of the subfamilies circumscribed within Amaranthaceae *s.l.* have not been well resolved to date. In the present study, phylogeny of Amaranthaceae *s.l.* was reconstructed based on a comprehensive taxonomic sampling of all 13 subfamilies (59 species) circumscribed using eight plastid DNA fragments, and a molecular dating analysis of the family was also conducted. Results revealed that, the monophyly of Amaranthaceae both in broad and narrow sense was strongly supported, but the monophyly of Chenopodiaceae was rejected. Thus the concept of Amaranthaceae *s.l.* is accepted here. Phylogenetic positions of all subfamilies were all resolved with strong support values, except that the position of the subfamily Polynemoideae was weakly supported. Additionally, the crown age of Amaranthaceae *s.l.* was estimated at ca. 69.9 million years ago (Ma) in the late Cretaceous, and a period of rapid divergence may have occurred near the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary (ca. 66.0 Ma).

Key words Amaranthaceae, Caryophyllales, molecular dating, phylogeny

Huang JX, Chen WN, Li YL, Yao G (2020). Phylogenetic study of Amaranthaceae *sensu lato* based on multiple plastid DNA fragments. *Chin Bull Bot* **55**, 457–467.

* Author for correspondence. E-mail: gyao@scau.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)

附表 1 本研究所用类群名称及 DNA 序列信息

Appendix table 1 Information of taxa name and DNA sequences used in the study

附表 2 采用 BEAST 分析所得广义苋科分化时间

Appendix table 2 Molecular dating results of Amaranthaceae *sensu lato* derived from the BEAST analysis

<http://www.chinbullbotany.com/fileup/1674-3466/PDF/t19-228.pdf>