

用分支分析方法研究中华猕猴桃与 美味猕猴桃的亲缘关系*

熊治廷

(中国科学院武汉植物研究所, 武汉 430074)

摘要 本文根据形态特征和染色体资料, 以毛花猕猴桃为外类群, 用分支分析法研究美味猕猴桃与中华猕猴桃(含二倍体和四倍体)的亲缘关系, 产生了三个步长相等的 Wagner 树。其中一树能较好地与现有地理分布和细胞学资料吻合。反映出中华猕猴桃二倍体衍生出四倍体类型, 二者具有直接祖裔关系; 美味猕猴桃与中华猕猴桃是已分支发展的两个分类群, 但二者亲缘关系密切, 可能属于同一物种复合体的两个近缘物种。

关键词 中华猕猴桃; 美味猕猴桃; 分支分析

中华猕猴桃 (*Actinidia chinense*) 属于猕猴桃属星毛组完全星毛系 (Sect. *Stellatae*, Ser. *Perfectae*)。李惠林曾将中华猕猴桃区分为两变种^[1]。后进一步被区分为软毛、硬毛和刺毛三变种^[2]。在若干新证据的基础上, 目前硬毛变种被提升为种^[5]或建议定为亚种^[1]。刺毛猕猴桃仅分布于台湾岛, 因受材料限制, 迄今对其研究得较少。最近, 我们在软毛变种中发现了四倍体类型^[7]。显然, 深入研究这一复杂的分类群复合体的系统进化关系, 将为全属的物种形成与演化提供典型实例, 同时为目前猕猴桃遗传育种提供系统学理论基础。本文拟用分支系统学方法具体阐明中华猕猴桃和美味猕猴桃 (*A. deliciosa*) 的亲缘关系, 刺毛猕猴桃与这两类群之间的关系留待获得有关该类群的充分资料后再予以补充。

材料与方 法

根据研究, 同系内另一物种毛花猕猴桃 (*A. eriantha*) 与中华猕猴桃亲缘关系较近^[4]。分支分析中以毛花猕猴桃作为外类群, 以便于判别美味猕猴桃与中华猕猴桃的亲缘关系是否密切。

根据物种生物学观点, 本文以染色体倍性为标准划分进化单位 (Evolutionary unit, EU), 这些单位如下:

中华猕猴桃二倍体 (*A. chinensis* var. *chinensis*, 简称 A2, $2n = 2x = 58$);

中华猕猴桃四倍体 (*A. chinensis* var. *chinensis*, 简称 A4, $2n = 4x = 116$);

美味猕猴桃 (*A. deliciosa*, 简称 AD, $2n = 6x = 174$);

毛花猕猴桃 (*A. eriantha*, 简称 AE, $2n = 2x = 58$)。

分支分析采用简约分析法 (Parsimony analysis)。在 Manhattan 距离矩阵上构建 Wagner 网, 具体算法见 Farris^[8]。用外类群比较法确定 Wagner 树的根。

根据我们对栽培植株的观察, 参考《中国植物志》^[4]的描述, 选择具有系统学价值的

* 本文承蒙梁聘芬教授审阅, 谨致谢忱!

性状用于分支分析。本文用于数值运算的原始数据全部来自作者对栽培植株的实际观测结果。

结果与讨论

共选取17个性状用于分支分析, 其性状状态及其编码如下:

1. 染色体数目 (Chromosome number, $2n$): 58(0), 116(1), 174(2); 2. 花瓣长 (Petal length, mm): $<20(0)$, $\geq 20(1)$; 3. 花瓣颜色 (Petal color): 白 white(0), 红 Red(1); 4. 雄蕊/花 (Anthers/flower): $<100(0)$, 100-200(1), $>200(2)$; 5. 花丝长 (Filament length, mm): $<10(0)$, $\geq 10(1)$; 6. 花粉粒板面直径 (任意单位) (Pollen polar diam., arbitrary unit): $<10(0)$, $\geq 10(1)$; 7. 平均果重 (Fruit average weight, g): $<15(0)$, 15-25(1), $>25(2)$; 8. 果型 (横径/纵径) (Fruit shape, wide diam./length): $<0.75(0)$, $\geq 0.75(1)$; 9. 果皮颜色 (Epicarp color): 绿 green(0), 黄褐 yellow-brown(1); 10. 种子数/果重 (Seed number/fruit weight(g)): $>20(0)$, 10-20(1), $<10(2)$; 11. 种子千粒重 (1000-seed weight, g): $<1.0(0)$, 1.0-1.5(1), $>1.5(2)$; 12. 叶片长 (Leaf length, cm): $<15(0)$, $\geq 15(1)$; 13. 叶片宽 (Leaf breadth, cm): $<10(0)$, 10-15(1), $>15(2)$; 14. 叶: 长/宽 (Leaf: length/breadth): $\geq 1.0(0)$, $<1.0(1)$; 15. 叶柄长 (Petiole length, cm): $<3.5(0)$, 3.5-5.5(1), $>5.5(2)$; 16. 体表被毛类型 (Hair type): 疏软茸毛 Pilose(0), 密被长硬毛 densely hirsute(1), 密被绒毛或棉毛 velutinous(-1); 17. 体表被毛色泽 (Hair color): 黄褐 yellow-brown(0), 乳白 milky-white(1)。

四个类群的17个性状状态编码数据列于表1。

在数据矩阵(表1)上按 Farris 算法^[8]构建 Wagner 网。以毛花猕猴桃为外类群, 产生了3个步长相等的简约树。示于图1。

三个简约树的共同点即外类群 AE 与其他类群之间的分支点早于其他三个类群之间的分支点。这表明同毛

表1 四个类群的性状状态矩阵
Table 1 Character state matrix for four taxa

类群 Taxa	性状 Characters																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
A2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0
A4	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	0
AD	2	1	0	1	1	1	2	0	1	2	2	1	2	0	2	1	0
AE*	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	1

* 外类群 Out-group

花猕猴桃比较, 美味猕猴桃与中华猕猴桃确属内类群。考虑到毛花猕猴桃与中华猕猴桃的近缘性^[4], 图1清楚地证实了美味猕猴桃与中华猕猴桃在系统演化上起源于共同祖先。正是进化史上的这种亲缘关系, 使得二者在形态学上具有较高相似性, 从而导致在分类学上曾被处理为变种^[2]或被建议定为亚种^[1]。

A、B和C三个系统树所反映的类群 A2、A4 和 AD 间的分支关系各不相同。树 A 显示中华猕猴桃 A2 较早与同种四倍体 A4 分支, 而后者与美味猕猴桃属姐妹群。这显然与已知事实不符。据本文资料, A2 和 A4 除了性状 1, 7 和 15 之外, 其他性状完全相同(图1, 表

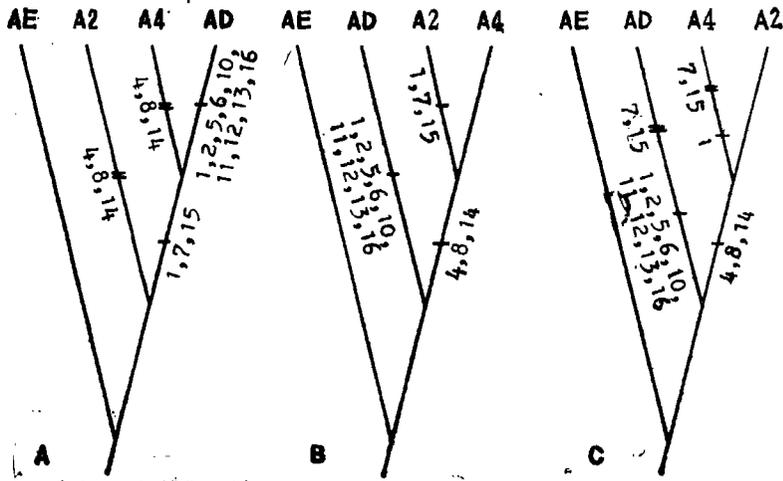


图1 Wagner 树, 示三个类群的分支关系, 分枝上的数字代表简约分析揭示发生了状态变化的性状。单线示近裔共性性状, 双线示平行进化性状。

A、B 和 C 三个树的步长相等。

Fig. 1 Wagner trees showing cladistic relationship among 3 taxa (A2, A4 and AD). Numbers at branch intersections represent character state changes resolved by parsimony analysis. Single lines indicate synapomorphies, double lines indicate parallelisms.

Three trees (A, B and C) have identical lengths (length=28).

1)。虽然目前尚未进行染色体组分析, 二者的染色体倍性差异(性状1)很可能是二倍体染色体组直接加倍的结果, 导致四倍体果实变大(性状7)和叶柄长度增加(性状15), 因为多倍体的普遍效应是使细胞体积变大, 从而致使某些器官大小增加。另一方面, 中华猕猴桃与美味猕猴桃在17个性状中有12个性状存在明显差异或发生了状态变化(图1, 表1)。因此树A所反映的A4与AD的姐妹关系是不合理的。树B显示美味猕猴桃较早与中华猕猴桃分裂, 这一点与细胞学^[19, 7]、形态学和地理分布^[2, 3]所反映的差异是一致的。然而, A4与其直接祖先没有任何性状差异, 而A2却在三个性状上发生了改变(图1)。这意味着二倍体中华猕猴桃是由四倍体衍生的。根据一般的染色体进化观点^[10], 四倍体应由二倍体进化而来。虽然不能排除可逆四倍体的存在, 在未获得A2是由A4衍生的直接细胞遗传学证据之前, 我们认为不直接接受由树B反映的分支关系。树C表明美味猕猴桃较早与中华猕猴桃分支。中华猕猴桃二倍体与其直接祖先没有性状状态改变, 说明A2是四倍体类型的直接祖先。这一点与染色体进化的一般规律吻合。如上所述, 四倍体果实较大和叶柄较长可能是染色体加倍的结果。猕猴桃属内多倍化是广泛存在的^[6], 但只在六倍体美味猕猴桃和四倍体中华猕猴桃类群中产生大型果实, 这意味着二者确实共有某些相同的遗传基础。其间的平行进化(性状7和15)是受此制约的。

树C反映的三类群之间的分支关系得到了地理分布资料强有力的支持。中华猕猴桃与美味猕猴桃东、西分布差异^[2, 3], 表明二者已各自独立演化了相当长一段时期。根据我们尚未发表的染色体研究结果, 已发现的四倍体中华猕猴桃均产于幕阜山和九岭山一带, 一般

分布在海拔800米以上。目前尚不知二倍体和四倍体的完整地理分布情况, 根据果型大小推测, 幕阜山和九岭山地区可能是四倍体的主要分布区或主要分布区之一, 因为国内目前所培育出的大果型中华猕猴桃优株许多源于该地区。如果四倍体中华猕猴桃的分布区确实仅限于这一相对狭小的地区, 那么进一步证明它是由二倍体衍生的类型。

综上所述, 我们认为由简约分析方法产生的三个系统树(图1)中, 树C所反映的分支关系能较好地与目前获得的关于A2、A4和AD三个类群的形态学、细胞学和地理分布等资料吻合, 因而较为可信地反映了三者之间的亲缘关系。根据美味猕猴桃和中华猕猴桃之间这种明显的亲缘关系, 我们认为二种应属同一物种复合体的两个近缘物种。这种处理在反映二者作为独立物种的同时, 亦显示出其间与其他物种相比, 具有更明显的进化近缘关系。

参 考 文 献

- 〔1〕张芝玉, 1983: 中华猕猴桃两变种染色体数目的观察。植物分类学报, 21(2): 161—163。
- 〔2〕梁畴芬, 1975: 猕猴桃的分类。植物分类学报, 13(4): 32—35。
- 〔3〕梁畴芬, 1983: 论猕猴桃植物的分布。广西植物, 3(4): 229—248。
- 〔4〕梁畴芬, 1984: 猕猴桃属。中国植物志, 49(2): 196—268。
- 〔5〕梁畴芬, 福格逊, 1984: 中华猕猴桃硬毛变种学名订正。广西植物, 4(3): 181—182。
- 〔6〕熊治廷, 黄仁煌, 1988: 猕猴桃属十种三变种染色体数目。植物分类学报, 26(3): 245—247。
- 〔7〕熊治廷, 1990: 猕猴桃种间杂种三倍体形态学和减数分裂观察。植物研究, 10(1): 99—103。
- 〔8〕Farris, J. S., 1970: Methods for computing Wagner trees. Syst. Zool. 19: 83—92。
- 〔9〕Li, H. -L., 1952: A taxonomic revision of the genus *Actinidia*. Jour. Arn. Arb. 33: 1—66。
- 〔10〕Stebbins, G. L., 1971: Chromosome evolution in higher plants. Edward Arnold, London。

STUDIES ON THE PHYLOGENETIC RELATIONSHIP BETWEEN *ACTINIDIA CHINENSIS* AND *A.* *DELICIOSA* USING CLADISTIC ANALYSIS

Xiong Zhiting

(Wuhan Institute of Botany, Academia Sinica, Wuhan 430074)

Abstract Based on morphology and chromosome number data, three identical length Wagner trees (length=28) for three evolutionary units, *Actinidia chinensis* (including diploid and tetraploid) and *A. deliciosa* are constructed, using parsimony analysis with species *A. eriantha* as outgroup. One of the three trees, which coincides with the geographical distribution and cytological data of the three taxa, is considered to reflect the true phylogenetic relationship among the taxa. This tree shows that *A. deliciosa* had evolved from *A. chinensis* derived from the diploid of the same species. Although *A. deliciosa* has been revised as a species, it may be one of the members of *A. chinensis* species complex.

Key words *Actinidia chinensis*; *Actinidia deliciosa*; Cladistic analysis.