

97.19(4)
331-341

3088(1)

云南植物研究 1997; 19(4): 331-341
Acta Botanica Yunnanica207 1113x 01P 004 331-415
锦鸡儿属种系发生关系重建的探讨*

张明理

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

Q949.751.9

A

摘要 基于形态学、染色体、花粉形态 24 个特征, 采用分支系统学方法研究锦鸡儿属(*Caragana*) 的种系发生关系。根据分支图结果, 将锦鸡儿属 72 种排列成 12 系 5 组。分支图也表达出分类群演化关系, 对 Moore (1968) 种系发生方案提出了修改, 重建了本属的种系发生关系。

关键词 锦鸡儿属, 分支系统学, 分类系统, 种系发生关系

A RECONSTRUCTING PHYLOGENY IN CARAGANA (FABACEAE)

Zhang Mingli

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204)

Abstract Based on the morphology, chromosome number and pollen morphological characters, a cladistic analysis is presented to reconstruct the phylogeny with respect to Moore (1968) for *Caragana*. About seventy two species in *Caragana* are recognized by the author and regarded as OTUs or terminal taxa. The results indicate that the infrageneric classification system could be treated as twelve series and five sections. Of them, Sect. *Bracteolatae* M. L. Zhang and Sect. *Spinosa* are erected and combined. Sect. *Bracteolatae* is treated mainly from Komarov's Ser. *Bracteolatae*. Sect. *Spinosa* includes Ser. *Acanthophyllae* Pojark., Ser. *Spinosa* Kom. and Ser. *Dasphyllae* Pojark. According to two evolutionary trends in *Caragana*, namely, the foliage from pinnate to palmate and the rachis from deciduous to persistent, Moore (1968) properly designed a two dimensional plan phylogenetic scheme of *Caragana*. In the present paper, Moore's phylogenetic scheme is modified in combination with the cladograms. Sect. *Bracteolatae* and series of Sect. *Spinosa* etc. are located in the suitable positions of the modified phylogenetic scheme. Ser. *Chamlagu* is classified into Sect. *Frutescentes*, so together with Ser. *Frutescentes* and Ser. *Pygmaeae* it forms a clade.

Key words *Caragana*, Cladistics, Classification system, Phylogenetic relationship

锦鸡儿属 *Caragana* 是 P. J. Fabricius 1763 年根据林奈 1753 年在《Species Plantarum》中 *Robinia caragana* L. 为模式确定的 (Polhill, 1981)。经过前苏联著名植物学家 Komarov (1908) 系统地奠基性专著工作, 及以后各地植物志的补充, 如印度植物志 (Baker, 1876), 前苏联植物志 (Pojarkova, 1945), 西巴基斯坦植物志 (Ali, 1977), 欧洲植物志 (Ball, 1978), 西藏植物志 (李沛琼等, 1983), 中国植物志 (刘瑛心, 1993) 等。目前研究种系发生关系和地理分布的基础和现状大致是 (1) 分类工作已基本完善, 大约有 72 种

* 国家自然科学基金资助项目 (39370049) 和中国博士后科学基金资助项目

1997-01-06 收稿, 1997-03-25 接受发表

(不含种下等级), 分布也已清楚; (2) 分类系统主要沿袭 Komarov (1908) 系的等级, 系的概念比较明确, 由于各家对性状的加权不同, 因而分类处理亦有所不同, 亦有组和亚属等等级的建立 (Sanczir, 1980; Gorbunova, 1984; 赵一之, 1993); (3) 各种实验分类学证据, 以染色体、花粉形态积累较多, 但与系统排列无明确的相关性; (4) 自从 Moore (1968) 对 Komarov (1908) 有关起源演化观点进行修正并提出一个种系发生方案以来, 相继也有新的观点涉及此类问题。笔者根据我们对锦鸡儿属植物野外考察、采集、查阅标本馆标本以及对某些地区的研究 (张明理, 1997; 张明理等, 1993), 认为讨论属内种系发生关系和地理分布需要进一步探讨的问题涉及到以下几个方面: (1) 某些关键性状的加权处理及其对系统安排的意义; (2) 属内系 (series) 或组 (section) 级分类群之间的系统学关系; (3) 种系发生关系与地理分布的一致性 (congruence); (4) 分布格局、生态适应对起源演化的意义。本研究将围绕这些问题, 采用分支系统学和生物地理学量化方法, 全面分析有关形态性状, 结合染色体、花粉形态性状, 分析组间、系间的系统排列及其演化关系, 分析地理分布式样并且解释这些分布式样的成因, 探讨有关起源、演化问题。

本文将应用分支系统学的理论和方法进行种系发生关系的研究。

1 分支分析

1.1 分类群

根据本属分类学研究 (赵一之, 1993; 刘瑛心, 1993; Yakovlev *et al.*, 1986, 1985, 1984; Gorbunova, 1984; Sanczir, 1980; Ali, 1974; Komarov, 1947, 1908; Pojarkova, 1945), 经整理, 认为本属约有 72 种。它们被当作 OTUs 或终端分类群 (terminal taxa)。

1.2 性状和极性

锦鸡儿属植物已有许多性状分析的积累。本文主要分析一般形态学及一些染色体、花粉形态性状。所选取的性状都较为稳定, 大多是建立分类系统、制作检索表的公认的重要性状。主要依据是:

(1) 形态解剖学依据 根据 Dormer (1945) 对蝶形花亚科形态解剖学资料, 认为小叶多的类群是原始类群, 确定羽状叶类群是原始类群, 而假掌状叶类群是演化类群。

(2) 生态适应 认为寒化和旱化特征为衍征, 叶轴宿存硬化, 叶片狭小, 小灌木、矮灌木, 花梗短缩, 荚果小为衍征。与寒化和旱化相关的性状, 如花萼齿尖、长, 子房具毛, 荚果内壁具毛为衍征。

(3) 外类群比较 与锦鸡儿属近缘的盐豆木属 *Halimodendron*, 其花萼钟状, 花梗簇生, 荚果颈长, 龙骨瓣近圆形; 丽豆属 *Calophaca*, 其叶轴脱落, 花梗簇生, 翼瓣无耳等外类群所具有的性状被用以参考性状的极性确定。

(4) 属内出现的特化变异 翼瓣耳很长, 与爪近等长, 或双耳, 旗瓣椭圆形、狭卵圆形, 花萼基部具囊或明显偏斜等被认为是特化变异, 因而是衍征。

(5) 染色体数目 绝大多数黄耆亚族 *Astragaleae* 中的种类染色体数目为 2 倍体 $2n=16$, 锦鸡儿属大部分种类也是 2 倍体。因此认为 2 倍体是原始特征, 3 倍体种是杂交种, 认为它比 4 倍体更演化一些。

(6) 花粉形态 根据本属花粉形态特征, 参照 Walker (1980) 对被子植物花粉形态的一般演化趋势, 确定了花粉外壁纹饰及三孔沟沟的变异 3 个性状的极性。

依据上述考虑, 确定性状极性如表 1。

表 1 性状选取和极性的确定

Table 1 The characters selected and their polarity determination

1 习性	灌木 > 1 m (0), 灌木 0.5~1.0 m (1), 矮、垫状灌木 < 0.5 m (2)
2 小叶片长	> 1 cm (0), < 1 cm (1)
3 小叶长/宽	< 2 (0), 2~3 (1), > 3 (2)
4 小叶着生方式	羽状复叶 (0), 假掌状复叶 (1)
5 小叶对数	4~10 (0), (2) 3~4 (1), 2 (包括假掌状) (2)
6 叶轴	全部脱落 (0), 长枝宿存硬化、短枝脱落或弱存 (1), 全部宿存硬化 (2)
7 叶轴长	> 2 cm (0), 1~2 cm (1), < 1 cm (2)
8 花萼形状	钟状 (0), 钟状管形、管状 (1)
9 花萼齿/筒长	< 1/3 (0), 1/3~1/2 (1), 近等 (2)
10 花萼基部	不具囊、不明显偏斜 (0), 具囊、明显偏斜 (1)
11 花梗长	> 2 cm (0), 1~2 cm (1), < 1 cm (2)
12 花梗着生方式	簇生或并生 (0), 单生 (1)
13 花梗上关节所在位置	中上部 (0), 下部或无 (1)
14 花冠颜色	黄色 (0), 红色、紫红色等 (1)
15 旗瓣形状	宽圆形、宽倒卵形 (0), 宽披针形、狭倒卵形 (1)
16 翼瓣耳/爪	< 1/3 短耳 (0), 1/3~1/2 (1), 近等、长耳 (2)
17 子房具毛	无毛 (0), 有毛 (1)
18 荚果长	> 3 cm (0), < 3 cm (1)
19 荚果颈长	颈伸出花萼筒 (0), 无颈 (1)
20 荚果内壁具毛	无毛 (0), 有毛 (1)
21 染色体数目	2 倍体 $2n=16$ (0), 4 倍体 (1), 3 倍体或其它 (2)
22 花粉外壁纹饰	小穿孔 (0), 网状 (1)
23 花粉外壁纹饰	较模糊 (0), 较清晰 (1)
24 三孔沟	沟较浅、短 (0), 沟较深、长 (1)

1.3 简约性和一致性分析

分类群和特征组成运算矩阵, 即 72 种和 20 个(附录 2 中前 20 个)形态特征组成一矩阵, 某些个别性状未知或不详的打“?”号。已获得染色体和花粉形态特征的某些种类, 即附录 2 中具有 24 个特征状态的种类, 亦被考虑组成 35 种和 24 个特征作为组、系间关系深入分析的补充。

采用 Hennig 86 程序软件进行简约性分析(parsimony analysis)(Farris, 1988), 选择 mh, mh*, ie 和 bb, bb*。一致性分析(consensus analysis)应用 Nelsen 选择。对上述两组矩阵分别进行分析, 以 mh、Nelsen 分析的分支图(cladogram)被选用, 分别见图 1, 图 2。图 1, 图 2 中种类称为 OTUs 或终端分类群, 计算机自动标记上种名的前 10 个拉丁学名字母, 可分清种名。

2 结果与讨论

2.1 计算结果

在进行简约性分析时, mh*, ie 或这两个选择另加 bb, bb*, 得到的等步长的分支图中终端分类群有过多的“并列”现象, 分支图数目极其繁多, 最终还是终端分类群多有并列现象, Ci 和 Ri 偏低, 这是分支分析中因为数据结构不和谐而造成的不理想结果。本文分析中除了数据结构原因外, 还主要因为分类群与特征数目之比太大的缘故, 即 $72:20=3.6$ 。笔者试算, 20 个性状, 大约 OTUs 有 36 个时, 就产生较多的 OTUs 并列现象。因此, 72 个种类, 可划分为不同的矩阵计算, 例如图 3, 它事实上是假掌状叶类群的一个分支图。

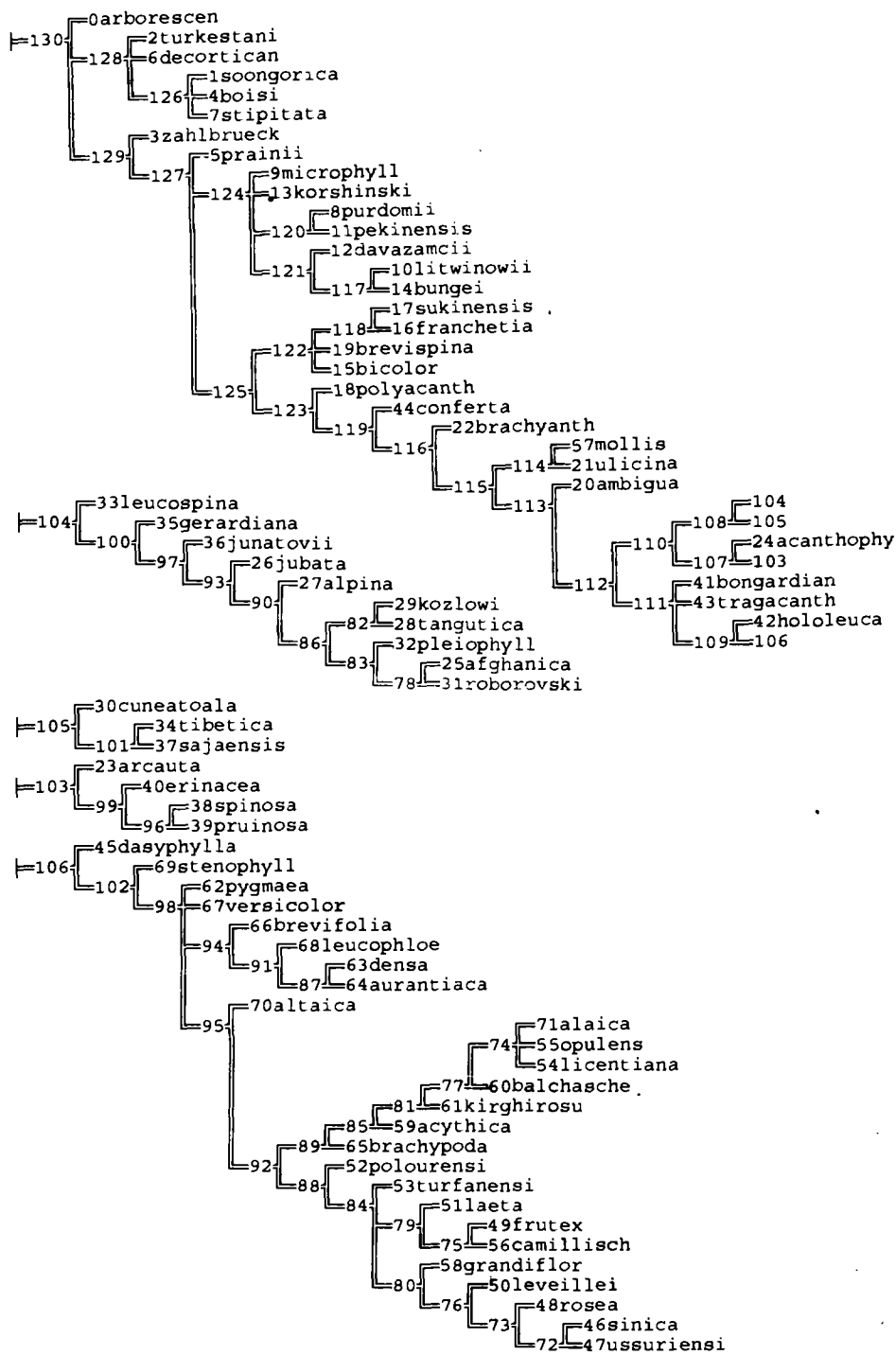


图1 锦鸡儿属72种20个性状的分支图, mh, Melson 选择, L=168, CI=0.16, RI=0.72

Fig. 1 Nelson consensus of two parsimonious cladograms obtained from the 72 species and 20 characters as in Appendix 2, mh option, L=168, CI=0.16, RI=0.72

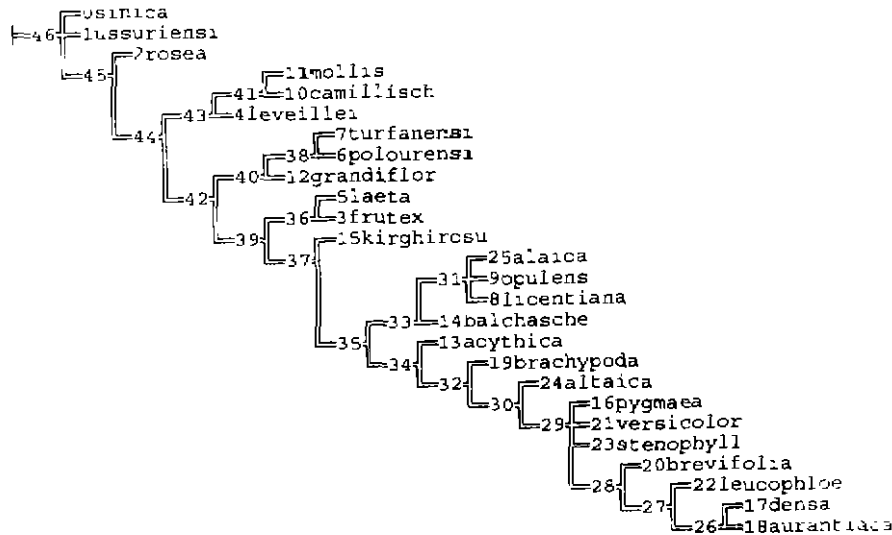


图2 锦鸡儿属 35 种 24 个性状的分支图, mh, Melson 选择, $L = 128$, $CI = 0.25$, $RI = 0.65$

Fig. 1 Nelson consensus of two parsimonious cladograms obtained from the 35 species and 24 characters as in Appendix 2, mh option, $L = 128$, $CI = 0.25$, $RI = 0.65$

2.2 分类系统

本文根据分支分析的结果, 建立一个新等级, 结合前人工作, 对本属分类系统的安排如附录, 设 5 组 12 系。如性状分析时所述, 基本上考虑了各家分类系统对关键性状的选择, 试图得到一个平衡的综合的分析结果。以下对一些问题进行讨论。

如本文分析所示, 小叶对数及小叶着生方式, 羽状叶和掌状叶类型是建立分类系统的重要标准, 特别是在组一级的排列上, 是最重要的加权性状。与 Gorbunova(1984)的观点相同。

与各家分类系统相一致, 本文几个分支图表示, Sect. Caragana 和 Sect. Frutescentes 与其它组的界限较为明确, 分别排列在分支图的开始和末尾。Sect. Caragana 的种类小叶羽状叶多数, 叶轴脱落, 多为较高的灌木, 叶轴较长, 花萼钟状(但 Ser. Microphyllae 花萼大多管状), 花萼齿短, 花梗较长, 关节一般在中上部, 荚果内壁一般无毛(Ser. Microphyllae 荚果内壁通常有毛), 荚果较长, 有的果颈伸出花萼外, 如 *C. stipitata*, *C. purdomii*, 染色体数目已报道的均为二倍体 $2n = 16$, 花粉形态外壁纹饰多为小穿孔、模糊, 大多是中生种, 保持了较多相对原始的性状, 排列在分支图的最先分化的位置。

Sanczir(1980) 把本属分为 3 组。除了上述 2 组外, 所余一组 Sect. Tragacanthoides 是本文分析的重点。首先设立一组 Sect. Bracteolatae, 含 2 系, Ser. Bracteolatae, Ser. Ambiguae。此组溯源于 Komarov(1909)的 Ser. Bracteolatae Kom., 后来 Sanczir(1980)又将其分为 3 系, Gorbunova(1984)作 Subsect. Longspina 处理。Ser. Bracteolatae 羽状叶多数, (4)5~10 对, 这一特征与 Sect. Caragana 中的种类相同; 叶轴硬化成刺或成粗刺, 它们是这一系两个最明显的特征, 尚有叶轴长, 花萼钟状, 萼齿较长, 花梗多较长, 翼瓣耳多有变异, 如双耳, 翼瓣耳与爪近等长, 子房和荚果内壁具毛等特征组合, 分布在横断山和沿喜马拉雅, 是适应寒化的结果(张明理, 1997)。Ser. Ambiguae 小叶对数减少为(2)3~5 对, 其它特征与 Ser. Bracteolatae 相近, 在巴基斯坦俾路支特有分布。此组内两个系不仅有形态上的差异, 地理分布上亦有各自不相重叠的分布区。

长枝叶和短枝叶羽状复叶, 多数, 叶轴全部或大部宿存并硬化的类群, 称为宿轴类(赵一之 1993), 事实

上,自 Komarov(1908)以来, Pojarkova(1945), Sanczir (1980), Gorbunova(1984)和刘瑛心(1993)等围绕着 Ser. *Tragacanthoides* 和 Ser. *Jubatae* 划分类群。然而,由于 Komarov(1909)、Pojarkova(1945)等把 *C. tragacanthoides* 及其近缘种置于 Ser. *Tragacanthoides* 中,致使这两个系与其它系的界线较为模糊或混乱。在本文分析中,宿轴类与其它类群包括 *C. tragacanthoides* 等近缘种分开。因此赞成 Gorbunova(1984)和赵一之(1993)的处理,对宿轴类作一组,采用赵一之(1993)对组的命名,即 Sect. *Jubatae* Y. Z. Zhao。在组下,赵一之(1993)强调荚果内具毛或无毛在组中分系的标准。这样,本文分支结果支持赵一之(1993)对本组的清理,并且认为在标本馆或野外亦有了较为客观的分系、分种标准。

在 Sanczir(1980)的 Sect. *Tragacanthoides* 中,除了上述两组外,其余部分,本文拟以一组 Sect. *Spinosae* 处理,其中三系,基本上沿用 Pojarkova(1945)的系统。这三个系,除了形态差异外, Ser. *Acanthophyllae* 由于小叶(3)4~5 对,花萼筒钟状,与 Sect. *Bracteolatae* 和 Sect. *Jubatae* 相近。而 Ser. *Spinosae* 和 Ser. *Dasyphyllae* 由于小叶对数已减少为 2~3(4)对,短枝叶假掌状叶,萼筒管状,而与 Sect. *Frutescentes* 相近。因此,组内系的分化也是很明显的。

在 Sect. *Frutescentes* 中,我们主张以花萼基部具囊等为主要特征而设立的 Ser. *Grandiflorae* 应予归并,因为本文分析中已注意到并且考虑进去了这一性状,而结果并不能把此类与其它系分开,在 Pojarkova(1945)、刘瑛心(1993)系统的 Ser. *Frutescentes* 中, *C. rosea*, *C. frutex*, *C. turfanensis*, *C. camilli-schneideri*, *C. licentiana* 等种类花萼基部就具深囊或明显偏斜,其它一些性状在两系间亦有交叉和连续变异,因此,以此性状为主或加上其它性状似不足以作为成立系的根据。

Ser. *Chamlagu* 是属内染色体 3 倍体类型的典型代表,含 2 种, *C. sinica* 分布在东亚我国华中、华东、云贵高原等地, *C. ussuriensis* 分布在乌苏里江流域及前苏联远东地区,是非寒化、旱化的一个特殊类型。这个系予与保留,与 Moore (1968)的观点相同,认为从 Ser. *Frutescentes* 分出是妥当的。在此基础上,本文结果基本同意赵一之(1993)的处理,即以叶片宽窄将这一组分分成两大类,但认为 Ser. *Chamlagu* 应予以分出。

2.3 种系发生关系

植物实验分类证据为分类、种系发生或系统发育提供了有价值的资料(Stuessy, 1990),例如染色体倍性变化。锦鸡儿属目前积累的证据,以染色体(Moore, 1968; 张寿洲, 1988)和花粉形态(张明理等, 1996)积累较多。Moore(1968)曾以染色体数目为基础讨论了锦鸡儿属的种系发生关系,在他的 Ser. *Arborescentes*, Ser. *Microphyllae* 中种类全为 2 倍体,又依据 Ser. *Chamlagu* 是 3 倍体类群的事实,认为它是杂交种和过渡类群。花粉形态亦从花粉外壁纹饰、3 孔沟裂等的特征变化,说明羽状叶类群到假掌状叶类群的变化趋势。但这里须指出,根据目前积累的证据,虽然它们或多或少地提供了有用资料,但其对分类系统和演化关系的作用仍是有限性的(张明理等, 1996; Moore, 1968),远不如一些一般形态学特征变异明显,如羽状叶多对到 2 对到假掌状叶、叶轴脱落到宿存硬化,花梗长到短到不具花梗、花萼钟状到管状等。

分支图表达的 Sect. *Caragana* 展布在树基部,而 Sect. *Frutescentes* 在“树梢”位置,说明羽状叶多数、叶轴脱落的 Sect. *Caragana* 原始,是较早分化的类群,而假掌状叶、叶轴硬化的 Sect. *Frutescentes* 是晚分化出来的演化类群,这一点与 Moore(1968)以来,如 Sanczir(1979)、徐朗然等(1989)、赵一之(1993)和张明理等(1993)的观点一致,从而进一步论证了 Komarov(1909)认为羽状叶 2 对或假掌状叶种类 *C. sinica* 原始的观点是不妥当的。

除了肯定 Sect. *Caragana* 和 Sect. *Frutescentes* 分别在分支图的根部和顶部,其余 3 组演化的次序,本文分支图结果说明依次是 Sect. *Bracteolatae*---Sect. *Spinosae*---Sect. *Jubatae*。但是这并不意味着某一个组从某一个组衍生出来,只是表明原始(演化)的类群拥有较多的较原始(演化)性状。例如, Sect. *Bracteolatae* 可能是由于 Ser. *Bracteolatae* 具有(4)5~10 对小叶,而与 Sect. *Caragana* 相近,但 Ser. *Bracteolatae* 中种类叶轴宿存并硬化且成粗刺,是横断山和喜马拉雅中适应高寒生态环境的结果,因而又反映出其特化的一面。Sect. *Jubatae* 类群中种类羽状叶,但长枝叶和小枝叶均硬化宿存,是锦鸡儿属内的一组

特殊类群, 与 Sect. *Bracteolatae* 关系近一些。Sect. *Spinosa* 羽状叶已缩减为(2)3~4 对, 显然是较演化的一组, 但其中 Ser. *Acanthophyllae* 却接近 Sect. *Jubatae*。



图 3 假掌状叶类群 Sect. *Frutescentes* 及 20 个性状的分支图, mh, Nelson 选择, L=53, CI=0.35, RI=0.70

Fig. 3 Nelson consensus of two parsimonious cladograms obtained from Sect. *Frutescentes* which is the palmate group and 20 characters as in Appendix 2, mh option, L=53, CI=0.35, RI=0.70

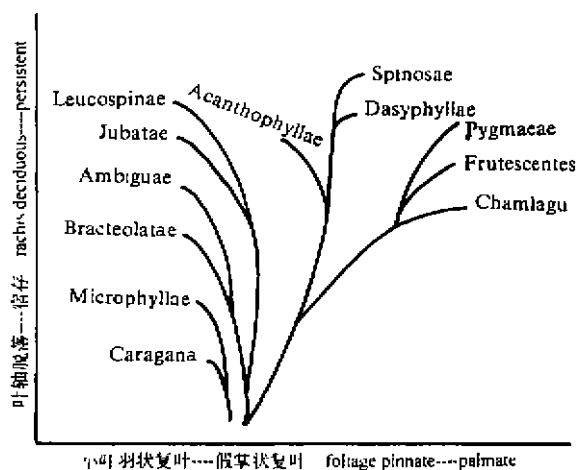


图 4 一个重建的锦鸡儿属种系发生关系图

Fig. 4 A reconstructed phylogenetic tree for *Caragana*

得到的结果如图 3, 演化次序是 Ser. *Chamlagu*---Ser. *Frutescentes*---Ser. *Pygmaeae*。实际上 *C. sinica*, *C.*

假掌状叶类群 Sect. *Frutescentes* 在本文分析中处理成 3 个系, 在分支图图 1 图 2 中演化关系是 Ser. *Pygmaeae*---Ser. *Frutescentes*---Ser. *Chamlagu*。但在种系发生方案中(图 4)却有所变化并且恰好倒置了演化方向。原因是 Ser. *Chamlagu* 两个种在本组中有明显较多的原始(0)性状, 但同时由于 Ser. *Pygmaeae* 中一些种类与 Sect. *Spinosa* 某些种类相近, 有较多的相同性状, 由于这两方面的原因, 造成数据结构变化并且形成上述现象。笔者曾试把 Sect. *Frutescentes* 中全部种类作为一个数据分析矩阵, 完全不改变数据极性和编码, 得

ussurensis 在种类居群中, 亦有大量的羽状叶 2 对、叶片宽大、倒卵形, 所以, 有的学者把它看作是羽状叶类群向假掌状叶类群之间的过渡 (Moore, 1986)。 *C. sinica* 还被当作是 *C. microphylla* 和 *C. rosea* 的杂交种 (Moore, 1968)。这里只着重谈 *Ser. Chamlagu* 的相对原始性。这与 Sancez (1980) 的种系发生关系图的安排一致。

我们再来比较本文分支图与 Moore (1968) 种系发生方案。Moore (1968) 当时主要是依据形态学特征和染色体数目而建立种系发生方案的, 他认为 *Ser. Arborescentes*, *Ser. Microphyllae* 中种类均为 2 倍体, 证实了这些羽状叶多数、叶轴脱落类群的原始性。但他也讲染色体数目提供给种系发生方案的价值是有限的。其次, Moore (1968) 依据的 Pojarkova (1945) 系统对于一些系、种的排列现在看来不是很自然、完备的。再次, 这一方案中缺少青藏高原和喜马拉雅的类群。本文讨论锦鸡儿属的种系发生关系, 试图考虑和弥补 Moore (1968) 当时考虑问题的局限性。

根据以上对分支图及其组、系间的演化关系的分析, 看来 Moore (1968) 种系发生方案基本上是经得起检验和可信的, 尤其把类群置于小叶变异和叶轴变异所构成的二维演化空间, 种系分化的关系更为直观明了。这是 Moore (1968) 种系发生方案的一大特点, 事实上也是锦鸡儿属内分化变异的两个关键方向。然而, 正如上述, 由于这一种系发生方案所依据分类系统等的局限性, 本文根据分支分析结果, 在 Moore (1968) 种系发生方案的基础上进行了修改, 主要是 *Sect. Bracteolatae*, *Sect. Spinosae* 有关系的位置及 *Ser. Chamlagu* 的处理 (图 4)。这里强调 Moore (1968) 锦鸡儿种系发生方案作为本文的分析基础的合理性和局限性, 同时亦强调锦鸡儿属植物显著的形态分化及我们对其 20 个形态性状的选取, 图 4 表达了我们对锦鸡儿属种系发生关系的分析结果和看法。

致谢 承蒙吴征镒教授亲切指导并审阅初稿, 汤彦承、陈书坤、李恒、杨昌友、徐克学诸教授, 梁爱萍、桑涛两博士在计算、俄文阅读和分类系统命名等方面给予帮助和赐教。

参 考 文 献

- 中国科学院植物研究所古植物室译 (Walker J W 著), 1980. 孢粉学译丛. 北京: 科学出版社, 91
- 刘瑛心, 1993. 锦鸡儿属. 中国植物志第 42 卷 1 分册. 北京: 科学出版社, 13~67
- 李沛琼、倪志诚, 1985. 锦鸡儿属. 见: 吴征镒主编. 西藏植物志第二卷. 北京: 科学出版社, 779~789
- 张寿洲, 1988. 内蒙古八种锦鸡儿染色体数目初报. 内蒙古大学学报, 19(3): 552~553
- 张明理, 1997. 青藏高原和喜马拉雅锦鸡儿属植物的地理分布. 植物分类学报, 37(2): 136~147
- 张明理、王常如, 1993. 秦岭和黄土高原地区锦鸡儿属的表征, 分支和生物地理学的探讨. 云南植物研究, 15(4): 332~338
- 张明理、田希姪、宁建长, 1996. 锦鸡儿属植物花粉形态及其分类意义. 植物分类学报, 34(4): 397~409
- 赵一之, 1993. 中国锦鸡儿属的分类学研究. 内蒙古大学学报, 24(6): 631~653
- 徐朗然、郝秀英, 1989. 黄土高原和秦岭山地锦鸡儿属植物的分类和地理分布. 西北植物学报, 9(2): 92~101
- Ali S J, 1977. *Caragana*. In Nasir E, Ali S J, eds. Flora of West Pakistan. 100. Karachi: Univ. of Karachi. 97~103
- Ball P W, 1978. *Caragana*. In: Tutin T G et al, eds. Flora European. 2. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 108
- Baker J G, 1876. Leguminosae. In: Hooker J D, ed. Flora of British and India. II: 56~306
- Dormer E J, 1945. An investigation of the taxonomic value of shoot structure with special references of the Leguminosae. *Ann Bot N S*, 9: 141~161
- Farris J S, 1988. Hennig 86, version 1.5. New York
- Gorbunova N N, 1984. De generis *Caragana* Lam. (Fabaceae) notae systematicae. *Nov Sist Vyssh Rast*, 21: 92~100
- Komarov V L, 1908. Generis *Caragana* monographia. *Acta Horti Petrop*, 29(2): 177~388

- Komarov V L, 1947. V L Komarov Oprea selecta. Mosquae: Acad Sci URSS, 159~342
- Moore R J, 1968. Chromosome numbers and phylogeny in *Caragana* (Leguminosae). 46, 1513~1522
- Pojarkova A I, 1945. *Caragana*. In: Komarov ed. Flora of USSR, 11. Moscow & Leningrad
- Polhill R M, 1981. Galegeae. In: Polhill R M, Raven P H eds. *Advances in legume systematics*, part 1. Kew: The Royal Bot Gard, 357~363
- Sanczir Cz, 1979. Genus *Caragana* Lam. (systematic, geography, phylogeny and economic significance in study on flora and vegetation of P. R. Mongolia. Vol.1. Ulan-Bator: Academic Press, 233~388
- Sanczir Cz, 1980. Outline of *Caragana* Lam. species--Tr. *Inst Bot Acad P R Mongolia*, 4: 106~123
- Stuessy T F, 1990. Plant taxonomy. New York: Columbia University Press
- Yakovlev G P, Svjazena O A, 1984. On the species of the genus *Caragana* (Fabaceae). *Bot Zhu*, 69(3): 353~358
- Yakovlev G P, Svjazena O A, 1985. On the species of the genus *Caragana* (Fabaceae). *Bot Zhur*, 70(7): 909~916
- Yakovlev G P, Svjazena O A, 1986. On some species of the genus *Caragana* (Fabaceae). *Bot Zhur*, 71(4): 480~484

附录 1 锦鸡儿属的分类系统

Appendix 1 A classification system of *Caragana*

Sect.1 *Caragana*

Ser.1 *Caragana*

Ser.2 *Microphyllae* (Kom.) Pojark.

Sect.2 *Bracteolatae* (Kom.) M.L.Zhang

Ser.3 *Bracteolatae*

Ser.4 *Ambiguae* Sancz.

Sect.3 *Jubatae* Y. Z. Zhao

Ser.5 *Jubatae*

Ser.6 *Leucospinae* Y.Z.Zhao

Sect.4 *Spinosae* Y.Z.Zhao

Ser.7 *Acanthophyllae* Pojark.

Ser.8 *Spinosae*

Ser.9 *Dasyphyllae* Pojark.

Sect.5 *Frutescentes* (Kom.) Sancz.

Ser.10 *Chamlagu* Pojark.

Ser.11 *Frutescentes*

Ser.12 *Pygmaeae* Kom.

Sect. *Bracteolatae* (Kom.) M.L.Zhang st. nov. ----Ser. *Bracteolatae* Kom. In Act. Hort Petrop 29(2).286.1908----Sect. *Tragacanthoides* (Pojark.) Sancz. In Stad. Pl. Veg Mongol 1: 277. 1979.excl. Ser. *Australiae* Sancz. l.c.277.1979; Ser. *Ambiquae* Sancz. l.c. 277 1979; Ser. *Brevispinae* Sancz. l.c. 277.1979----Sect. *Longispinae* Gorb. In Nov. Sist. Vyssh Rast 21:98.1984. excl. Subsect *Longispinae* Gorb. l.c. 99.1984.

具小苞片, 花萼齿长, 荚果内外具毛。

Bracteolatae, dentes calycis longi, legumina intus et extra villosa.

Typus: *C. bicolor* Kom

附录 2 分支分析原始数据矩阵

Appendix 2 An original data matrix for Caragana cladistics, 72 species and 24 characters

	00000000111111112222
	123456789012345678901234
<i>C. arborescens</i> Lam.	0000000000000000100000
<i>C. soongorica</i> Grub.	0000100000010000101?
<i>C. turkestanica</i> Kom.	00001000000100000010
<i>C. zahlbruckneri</i> Schneid.	00000000001000000010?000
<i>C. boisi</i> Schneid.	000000000001000010100100
<i>C. prainii</i> Schneid.	01000010001000000010
<i>C. decorticans</i> Hemsl.	010000000001000000100??
<i>C. stipitata</i> Kom.	00000000001100001000
<i>C. purdomii</i> Rehd.	01000001001000001000
<i>C. microphylla</i> Lam.	010000010010000000100000
<i>C. litwinowii</i> Kom.	01100001001100000010
<i>C. pekinensis</i> Kom.	010000010010000010110000
<i>C. davazamcii</i> Sancez	0110000010010000000100???
<i>C. korshinskii</i> Kom.	010000010011000001100???
<i>C. bungei</i> Ldb.	001010010011001001100???
<i>C. bicolor</i> Kom.	010001001000000110110111
<i>C. franchetiana</i> Kom.	010001001011000110110111
<i>C. sukinensis</i> Schneid.	010001001011001110110???
<i>C. polyacantha</i> Royle	11000100102010001011
<i>C. brevispina</i> Royle	0100010010100001?0110???
<i>C. ambigua</i> Stocks	11001110102110001111
<i>C. ulicina</i> Stocks	1100211010110010?111
<i>C. brachyantha</i> Rech. f.	?1001110102000?1111
<i>C. arcuata</i> Liou f.	11001111002110000110
<i>C. acanthophylla</i> Kom.	110011010001000001100???
<i>C. afghanica</i> Kitam.	2100111110211??7010
<i>C. pubata</i> (Pall.) Poir.	101002011021110111100111
<i>C. alpina</i> Liou f.	00101201202110011??7011
<i>C. tangutica</i> Maxim. ex Kom.	000012010011100110100111
<i>C. kuzlowi</i> Kom.	10001201002110010010
<i>C. cuneato-alata</i> Liou f.	01001201002110101???
<i>C. roborowskyi</i> Kom.	110012111021101101100???
<i>C. pterophylla</i> (Regel) Pojark.	110002011021101100100???
<i>C. leucospina</i> Kom.	11001201102110001?11
<i>C. tibetica</i> Kom.	212012010021101011110110
<i>C. gerardiana</i> Royle ex Benth.	111012011020100011110000
<i>C. junatovii</i> Gorb.	21100201102110011111?000
<i>C. sajanensis</i> Ni	21100221002110101111
<i>C. spinosa</i> (Linn.) DC.	202011010020100001101???
<i>C. pruinosa</i> Kom.	10201111002110000110
<i>C. ermacea</i> Kom.	10101111002010101101111
<i>C. hongardiana</i> (F. et M.) Pojark.	11101101002110011111
<i>C. hololeuca</i> Bunge ex Kom.	211021110021100111110???

续附录 2

<i>C. tragacanthoides</i> (Pall.) Pour.	11201121002110111111
<i>C. conferta</i> Benth. ex Baker	?0101100102010?110110??
<i>C. dasycphylla</i> Pojark.	21102121002110010010?001
<i>C. sinica</i> (Buc'hoz) Rehd	001021100011011000102101
<i>C. ussuriensis</i> (Regel) Pojark.	001021100010011000102??
<i>C. rosea</i> Turcz. ex Maxim.	101121110111011000100100
<i>C. frutex</i> (Linn.) C. Koch	011121110110000001101000
<i>C. levetiller</i> Kom.	10112121011110101011
<i>C. laeta</i> Kom.	010121110120001000100??
<i>C. polourensis</i> Franch.	21112111012110000010?100
<i>C. turfanensis</i> (Krassn.) Kom.	11112111012110100010?000
<i>C. licentiana</i> Hand.-Mazz.	21112121011000001011?010
<i>C. opulens</i> Kom	211121210111000000100111
<i>C. camilli-schneideri</i> Kom.	0001211101100000101111??
<i>C. mollis</i> (DC.) Bess.	10012111111100001111
<i>C. grandiflora</i> (M. B.) DC	111121110111101000100??
<i>C. acythica</i> (Kom.) Pojark.	21112121011110100110
<i>C. balchaschensis</i> (Kom.) Pojark.	21112121011100100010
<i>C. kirghisorum</i> Pojark	11112121011100100110
<i>C. pygmaea</i> (Linn.) DC.	212121210021100011110010
<i>C. densa</i> Kom.	012121110021100100100011
<i>C. aurantiaca</i> Koehne	112121210021100100100110
<i>C. brachypoda</i> Pojark.	212121210121101001100100
<i>C. brevifolia</i> Kom	112121210021100001100110
<i>C. versicolor</i> Benth.	212121210021100001100111
<i>C. leucophloea</i> Pojark	01212121002110010110?011
<i>C. stenophylla</i> Pojark.	212121200021100101101111
<i>C. altaica</i> (Kom.) Pojark	202121110021101001100??
<i>C. altaica</i> Pojark.	?1112121001100000010