

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201611031

引文格式: 徐晗, 李振宇, 李俊生. 基于 ITS 序列的中国外来苋属植物系统关系分析 [J]. 广西植物, 2017, 37(2):139-144

XU H, LI ZY, LI JS. Phylogenetic analysis of alien species of *Amaranthus* in China based on ITS sequences [J]. Guihaia, 2017, 37(2):139-144

# 基于 ITS 序列的中国外来苋属植物系统关系分析

徐 晗<sup>1</sup>, 李振宇<sup>2</sup>, 李俊生<sup>1\*</sup>

( 1. 中国环境科学研究院, 北京 100012; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093 )

**摘 要:** 通过 ITS 序列对 21 种中国外来苋属植物进行系统进化关系研究。通过 ITS 序列种间、种内遗传距离分析,发现苋属种间变异为 0~0.055 1,种内变异为 0~0.009 2。使用 TAXON DNA 软件分析 ITS 序列种间、种内变异的分布图看出规律,结果表明苋属 ITS 序列的种间变异适中,种间变异明显大于种内变异。采用最大似然法(ML)构建的系统树将中国苋属分为 5 或 6 个进化支(根据自展支持率取值不同)。异株苋亚属长芒苋和苋亚属刺苋聚类在一起,西部苋和糙果苋单独成为一个进化支。苋亚属中苋组苋亚组反枝苋和绿穗苋亚组鲍氏苋有着更近的亲缘关系,苋组苋亚组尾穗苋和绿穗苋亚组绿穗苋、繁穗苋等亲缘关系更近。白苋亚属分为 2 或 3 个类群,根据自展支持率取值不同,合被苋可以和白苋、北美苋并为一支,也可以单独成为一支。综上所述,该文认为苋属经典分类体系中 3 亚属或 2~3 组的分类地位不成立,建议中国苋属采取 5 组 2 亚组或 6 组 2 亚组的分类体系。5 组 2 亚组分别由长芒苋组、糙果苋组、苋组(苋亚组和绿穗苋亚组)、白苋组和凹头苋组组成。其中,合被苋也可从白苋组分出,单独构成 1 组,形成 6 组 2 亚组的分类体系。表明该序列对苋属大部分种类分类效果较好,对西部苋和糙果苋复合群、绿穗苋复合群以及白苋亚属的分类价值不高。

**关键词:** 苋属, 异株苋亚属, 长芒苋, 西部苋, 糙果苋, ITS 序列, 系统进化**中图分类号:** Q941 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)02-0139-06

## Phylogenetic analysis of alien species of *Amaranthus* in China based on ITS sequences

XU Han<sup>1</sup>, LI Zhen-Yu<sup>2</sup>, LI Jun-Sheng<sup>1\*</sup>

( 1. Chinese Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China; 2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China )

**Abstract:** We collected 21 species of *Amaranthus* and carried out phylogenetic evolutionary studies on ITS sequences of the 21 species of *Amaranthus*. Through interspecific and intraspecific genetic distance analysis of ITS sequences, the values of interspecific variation were 0–0.055 1 and intraspecific variation were 0–0.009 2. Using TAXON DNA software to build bar-coding gap figure of ITS sequences, we could see interspecific variations of *Amaranthus* species were moderation. And inter- and intraspecific variation were overlapping in a few. In addition, five or six clades could be separated on the phylogenetic tree constructed by ML methods (according to the bootstrap value). Such as, *A. plameri* (subgen. *Acnida*) and *A. spinosus* (subgen. *Amaranthus*) clustered together. *A. tuberculatus* and *A. rudis* formed a sole clade jointly. *A. retroflexus* (subgen. *Amaranthus*, sect. *Amaranthus*, subsect. *Amaranthus*) and *A. powellii* (subgen. *Amaranthus*, sect. *Amaranthus*, subsect. *Hybrida*) had more close relationship. *A. caudatus* (subgen. *Amaranthus*, sect. *Amaranthus*, subsect. *Amaranthus*) and *A. hybridus* complex (including *A. hybridus*, *A. cruentus* and *A. hypochondriacus*) (subgen. *Amaranthus*, sect. *Amaran-*

收稿日期: 2016-11-27 修回日期: 2016-12-23

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC1201105) [Supported by the National Key Research Program of China (2016YFC1201105)].

作者简介: 徐晗(1981-),女,内蒙古赤峰市人,博士,助理研究员,主要从事植物分类与生物入侵研究,(E-mail)xuhangin@gmail.com。

\*通信作者: 李俊生,博士,研究员,主要从事生物多样性保护、生物安全评估等研究,(E-mail)lijsh@cares.org.cn。

*thus*, subsect. *Hybrida*) were closer more. Subgen. *Albersia* was divided into two or three groups, *A. polygonoides* could be merged into *A. albus* and *A. blitoides*, or form a sole clade (Clade 6) by itself according to the bootstrap value. Therefore, categories of three subgenus or two to three sections based on traditional classification systems were problematic, we suggested that classification of *Amaranthus* in China should be divided into five sections and two subsections, or six sections and two subsections. The five sections and two subsections respectively were sect. *Saueranthus* including *A. palmeri* and *A. spinosus*, sect. *Acnida* (*A. tuberculatus* and *A. rudis*), sect. *Amaranthus* including subsect. *Amaranthus* (*A. retroflexus* and *A. powellii*) and subsect. *Hybrida* (*A. hybridus*, *A. hypochondriacus*, *A. cruentus* and *A. caudatus*), sect. *Albersia* including *A. blitum*, *A. viridis*, *A. deflexus*, *A. tricolor*, *A. graecizans*, *A. crispus*, *A. tenuifolius* and *A. standleyanus*, and sect. *Blitopsis* including *A. albus*, *A. blitoides*, *A. capensis* and *A. polygonoides*. Most *Amaranthus* Species could be discriminated, only a few allied species (*A. rudis* and *A. tuberculatus* complex, and *A. hybridus* complex) and species under subgen. *Albersia* could not be separated clearly.

**Key words:** *Amaranthus*, subgen. *Acnida*, *A. palmeri*, *A. tuberculatus*, *A. rudis*, ITS sequences, phylogenetic evolution

世界上苋属植物共有 70 多种,其中大部分是世界范围分布杂草,还有少数栽培种和濒危种 (Mosyakin & Robertson, 2003)。苋属植物主要原产北美,少数产自欧洲、西亚、非洲和大洋洲。随着科技发展,尤其是转基因作物的栽培和除草剂的广泛使用,使部分杂草产生了抗除草剂特性,如反枝苋 (*Amaranthus retroflexus*)、绿穗苋 (*A. hybridus*),以及检疫性有害杂草长芒苋 (*A. palmeri*)、西部苋 (*A. rudis*) 和糙果苋 (*A. tuberculatus*),对农业环境造成巨大破坏 (Tranel et al, 2002; Salas et al, 2016)。长芒苋、西部苋和糙果苋原产美国,是北美转基因大豆、玉米农田的主要草害,被称为“超级杂草”,难以防除,其种子容易随粮食贸易跨境传播。我国是美国大豆主要进口国,该类杂草随粮谷传入中国的风险极大,对该类杂草的防范工作势在必行 (徐晗等, 2013)。但苋属杂草种子小,约 1 mm,形态相近,难以识别。笔者已就苋属植物种子开展过形态学研究,发现种子变异大,形态特征不明显,鉴别技术难以掌握,尤其对亚种、变种和杂交种的区分较难 (徐晗等, 2014)。因此,结合其它方法开展苋属植物分类研究十分必要。

有关中国苋属分类体系,有研究者根据花被片数目,将国内苋属植物分为五被组和三被组 (Guan, 1979);根据雄蕊数目把中国苋属分为 3 组 (五蕊组、三蕊组和二蕊组) (樊守金等, 1995)。宋葆华等 (1998, 2000) 根据 RAPD 及 ITS 序列将苋属又分为刺苋组、五蕊组和 2~3 蕊组。Mosyakin & Robertson (1996) 根据花序和花的特征,将三被组从苋亚属 (subgen. *Amaranthus*) 中分开单列为凹头苋亚属 (subgen. *Albersia*), 形成具有 3 个亚属 (subgen. *Acnida*, subgen. *Amaranthus* 和 subgen. *Al-*

*bersia*) 的分类体系。《Flora of China》(2003 年) 收录苋属植物 17 种 (Bao et al, 2003), 分别隶属 2 个亚属或 3 组。截止目前,新发现的苋属植物已有 6 种,包括长芒苋等异株苋亚属种类。对新增亚属后的中国外来苋属植物进行系统梳理,对系统修订和物种鉴定具有重要意义。

ITS 序列已广泛地应用于解决科内不同等级的系统发育和分类问题 (Baldwin et al, 1995), 并被 Kress et al (2005) 选作植物条形码候选序列。宋葆华等 (2000) 已对中国苋属 16 个类群进行过 ITS 序列系统进化发育分析,表明 ITS 序列在苋属属内具有良好的辨识能力。但之前研究的种类不全,存在大量异名问题,因此应对中国苋属整个类群重新进行分类学探讨。本文在近年新发现的苋属外来杂草基础上,结合传统分类体系,对中国苋属植物进行基于 ITS 序列的系统 and 分类学研究。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 材料

自 2005 年至今,我们收集了苋属 21 种 27 个居群的 33 份样品,以及 2 种作为外类群的青葙 (*Celosia argentea*) 和空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 的植株和种子标本。植株标本采自国内,种子标本来自口岸截获的粮谷样品中。此外,还含有来自 GenBank 里苋属 11 个种的 ITS 序列。

### 1.2 样品 DNA 的提取和 PCR 扩增

硅胶干燥的植物叶片或种子约 10 mg, 用 DNA 提取研磨仪 (Retsch MM400, Germany) 研磨 1 min (1 800 r · min<sup>-1</sup>) 后,使用植物 DNA 提取试剂盒 (Tiangen Biotech Co., China) 提取总 DNA。扩增 ITS

表 1 植物材料及来源  
Table 1 Plant materials and origins

植物种名 Plant species	标本和数据来源 Origin	标本采集人(号)/ GenBank 登录号 Voucher/GenBank accession number	植物种名 Plant species	标本和数据来源 Origin	标本采集人(号)/ GenBank 登录号 Voucher/GenBank accession number
白苋 <i>Amaranthus albus</i>	GenBank	JF975856.1/JF975854.1	反枝苋 <i>A. retroflexus</i>	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	H. Xu (2012)
北美苋 <i>A. blitoides</i>	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	H. Xu (2012)		中国天津 Tianjin, China	H. Xu et al (2008)
	GenBank	AF210909.1		中国北京 Beijing, China	Z.X. Li (7488)
凹头苋 <i>A. blitum</i>	中国北京 Beijing, China	H. Xu (2012)、H. Xu (0818)	刺苋 <i>A. spinosus</i>	中国福建 Fujian, China	H. Xu et al (2010)
尾穗苋 <i>A. caudatus</i>	GenBank	AF210907		GenBank	JF975870.1
繁穗苋 <i>A. cruentus</i>	GenBank	AF210911/AF210912	菱叶苋 <i>A. standleyanus</i>	中国北京 Beijing, China	Z.Y. Li (11350)
膨果苋* <i>A. deflexus</i>	西班牙 Spain	H. Xu (2012)	薄叶苋* <i>A. tenuifolius</i>	中国山东 Shandong, China	Y.T. Hou (2008)
广布苋 <i>A. graecizans</i>	中国北京 Beijing, China	Z.X. Li (7610)	皱叶苋* <i>A. crispus</i>	中国河北 Hebei, China	H. Xu et al (2010)
	GenBank	AF210914.1	苋 <i>A. tricolor</i>	中国北京 Beijing, China	H. Xu (2012)
绿穗苋 <i>A. hybridus</i>	中国北京 Beijing, China	H. Xu (1113)		GenBank	AF210915.1
	GenBank	JF975858.1/JF975857.1/ DQ005960.1	糙果苋* <i>A. tuberculatus</i>	中国福建 Fujian, China	H. Xu et al (2010)
千穗谷 <i>A. hypochondriacus</i>	中国贵州 Guizhou, China	H. Xu et al (0601)	西部苋* <i>A. rudis</i>	中国福建 Fujian, China	H. Xu et al (2010)
	GenBank	AF210917		中国江苏 Jiangsu, China	J. G. Fu et al (2011)
长芒苋* <i>A. palmeri</i>	中国北京 Beijing, China	H. Xu et al (2012)	绿穗苋 <i>A. viridis</i>	中国北京 Beijing, China	H. Xu (2008)
	美国 United States	1-8-14928		中国福建 Fujian, China	H. Xu et al (2010)
	阿根廷 Argentina	1-8-14514	青葙 <i>Celosia argentea</i>	中国北京 Beijing, China	H. Xu (2011)
	中国福建 Fujian, China	H. Xu et al (2010)	空心莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	中国重庆 Chongqing, China	Z. Y. Li (2010)
合被苋 <i>A. polygonoides</i>	GenBank	AF210920.1			
鲍氏苋* <i>A. powellii</i>	中国北京 Beijing, China	Z.X. Li (4161)			
	GenBank	KP318861.1/KC747438.1/ KC747436.1			

注: \* 为中国新发现/口岸截获的外来苋属植物。

Note: \* Indicates newly recorded alien *Amaranthus* plants or intercepted by ports of entry in China.

序列(ITS1、5.8S 和 ITS2)通用引物为 ITS1 (5'-TC-CGTAGGTGAACCTGCGG-3') 和 ITS4 (5'-TCCTC-CGCTTATTGATATGC-3')。PCR 反应体积 25  $\mu$ L,体系包含  $MgCl_2$  2  $\mu$ L (25 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>), dNTP 2  $\mu$ L (2.5 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>), PCR 缓冲液 2.5  $\mu$ L (10 $\times$ ), 引物各为 1.0  $\mu$ L (2.5  $\mu$ mol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>), 聚合酶 1.0 U, 总 DNA 1  $\mu$ L (约 30 ng)。扩增程序: 94  $^{\circ}$ C 变性 5 min; 94  $^{\circ}$ C 变性

1 min, 55  $^{\circ}$ C 退火 1 min, 72  $^{\circ}$ C 延伸 90 s (进行 30 个循环); 72  $^{\circ}$ C 延伸 10 min。PCR 产物经琼脂糖凝胶电泳检测合格后, 由上海生物工程技术服务有限公司测序, 扩增引物同时作为测序引物进行双向测序。

### 1.3 数据处理方法

测序后所得峰图采用 Codon Code Aligner V 2.06 校对拼接。ITS 序列范围依据长芒苋 (GenBank

序列号:KF493784.1、KC747433.1 和 KP318856.1) 界定。排好的序列使用 MEGA6.0 系统发育分析软件进行分析,应用最大似然法 (Maximum Likelihood)、邻接法 (Neighbour-Joining)、与最小进化法 (Minimum-Evolution) 构建 ITS 系统树。在基因信息分析中,空位作缺失处理。所有自展分析重复 1 000 次,以检验树拓扑结构的可靠性。使用 TAXON DNA 软件 (Slabbinck et al, 2008) 分析序列种内、种间变异并作 barcoding gap 图。

## 2 结果与分析

### 2.1 ITS 序列种内、种间变异分析

中国外来苋属植物 ITS 序列 (包括 ITS\_1、5.8S rDNA、ITS\_2) 长度变异不大 (仅相差 3 bp), 5.8S rDNA 区在苋属内无长度差异。ITS\_1 区的变异位在属内有 41 个, ITS\_2 区有 25 个, 5.8S 区有 3 个。简约性信息位在 ITS\_1 区有 32 个, ITS\_2 有 18 个, 5.8S 区有 3 个。分析 ITS 序列种间、种内变异情况, 结果表明种间变异为 0~0.055 1, 种内变异为 0~0.009 2。使用 TAXON DNA 软件分析候选序列, 并做 barcoding gap 图 (图 1)。从种间、种内变异的分布图看出, 苋属 ITS 序列的种间变异适中, 种间、种内变异也有相互重叠的地方。该序列对苋属大部分种类分类效果较好, 对近似种以及白苋亚属的分类价值不高。

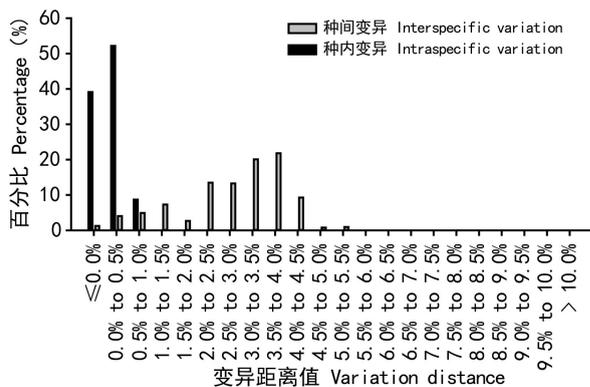


图 1 ITS 序列的 barcoding gap 图

Fig. 1 Barcoding gap of ITS sequences

### 2.2 ITS 序列系统树的比较和分析

用最大似然法、邻接法、最小进化法分别构建 ML 树、NJ 树和 ME 树, 除 ML 树对野生苋 (*A. hybri-*

*cus*) 和栽培苋 (*A. hypochondriacus*、*A. cruentus* 和 *A. caudatus*) 的区分与 NJ 树和 ME 树不同外, 三种树对其余类群构建的拓扑结构基本一致 (自展支持率不同) (图 1)。NJ 树和 ME 树结构基本一致 (自展支持率略有不同)。三个系统树均表明苋属为一个单系起源类群。后续对研究结果的描述和讨论依据 ML 树。据 ML 系统树, 苋属属内自展支持率在 75% 以上的单系类群进化支共 6 个, 其中一个进化支只含一个物种合被苋 (*A. polygonoides*)。自展支持率在 69% 以上的进化支为 5 个, 合被苋并入 clade 2 中 (图 2)。

## 3 讨论

苋属属下等级的划分一直存在争议。根据花被片和雄蕊数目, 前人将中国苋属分为 2~3 组 (Guan, 1979; 樊守金等, 1995), Mosyakin & Robertson (1996) 则将北美苋属分为 3 个亚属 9 个组。结合 RAPD 和 ITS 序列信息, 中国苋属分为 3 组 (五蕊组、2~3 蕊组和刺苋组) (宋葆华等, 1998, 2000)。本文在新增物种基础上进行的, 基于 ITS 序列研究的系统发育研究表明, 苋属分为 3 个亚属, 亦或 2~3 组的分类体系并不成立。

### 3.1 异株苋亚属 (*subgen. Acnida*)

被划为异株苋亚属的长芒苋、西部苋和糙果苋原产美国, 近年随粮食贸易传入我国。该雌雄异株种类的出现, 为中国苋属植物的系统分类研究提供了新的素材。研究发现, 根据雌雄异株特征划为异株苋亚属的长芒苋与西部苋和糙果苋分开, 与雌雄同株种类刺苋聚为一支, 且高达 88% 的自展支持率。形态上, 长芒苋和刺苋均具有花被片 5、苞片长且尖锐直刺、苗期带白色 V 型的叶片等特征。此外, 刺苋花序上的不规则排列也与其它雌雄同株苋种不同。刺苋雌花位于叶腋球状花序, 雄花位于顶端穗状花序, 在某种程度上表现出向雌、雄异株类型过渡的迹象 (Mosyakin & Robertson, 1996)。

西部苋 (*Amaranthus rudis*) 和糙果苋 (*A. tuberculatus*) 与长芒苋分开, 以 97% 的支持率并在一起成为单独的进化支, 与其它分支互为姊妹群。根据雌花花被片数目及等位酶实验, Sauer (1967, 1972) 认为西部苋和糙果苋分属两个独立的物种。而 Robertson (1981) 经过长期观察, 认为西部苋起源于美国坦克萨斯到爱荷华密西西比河流域西部的大平原,

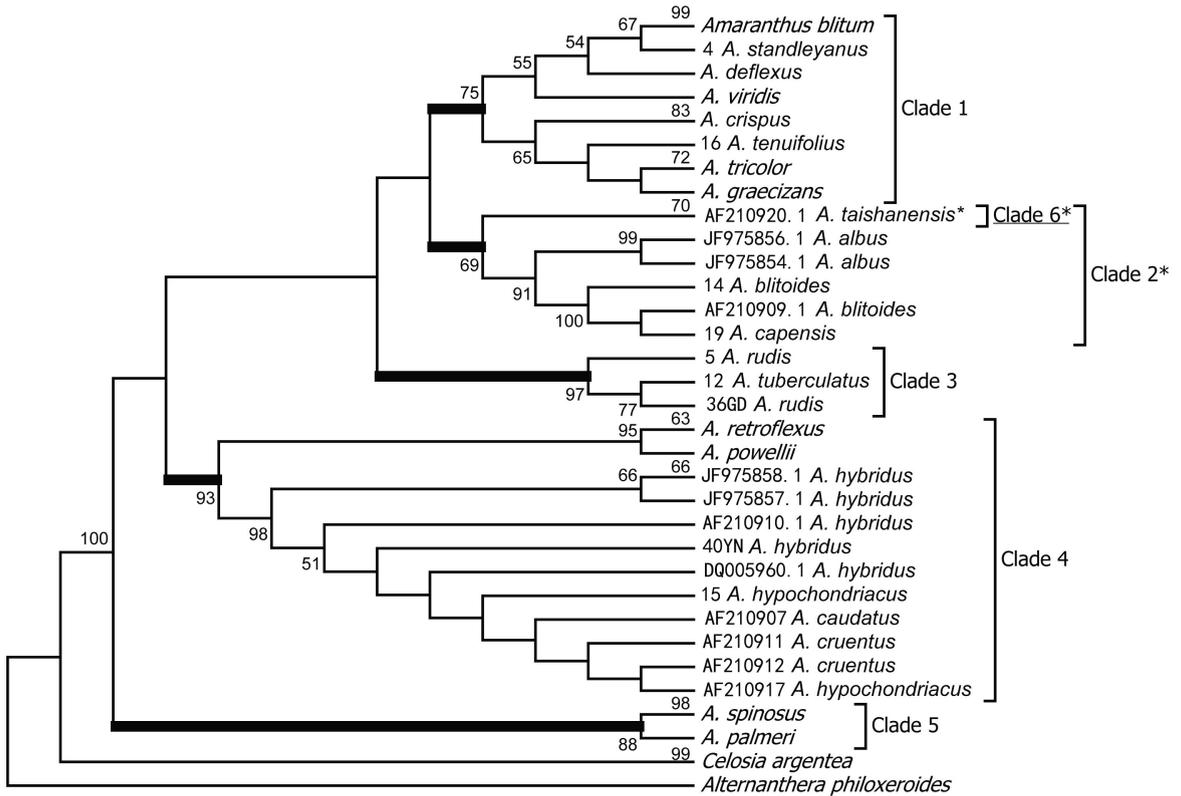


图 2 用最大似然法 (Maximum Likelihood) 构建的苋属植物分子系统发育树 \* *A. taishanensis* = *A. polygonoides*; 当自展支持率大于 75% 的拓扑结构认为可信时, 合被苋 (*A. polygonoides* = *A. taishanensis*) 单独作 Clade 6 处理。

Fig. 2 Molecular phylogenetic tree of *Amaranthus* based on Maximum Likelihood method \* *A. taishanensis* is a synonym of *A. polygonoides*; *A. polygonoides* regards as Clade 6 solely when the bootstrap value is greater than 75%.

糙果苋起源于密苏里和田纳西北部至五大湖一带。两个种间杂交频繁, 产生大量难以归类的中间型, 认为应属于一个类群 (Robertson, 1981)。Pratt & Clark (2001) 经形态学研究, 建议将西部苋归到糙果苋中, 两个种作为复合种来处理。Costea & Tardif (2003) 则将西部苋作为糙果苋的种下变种 (*A. tuberculatus* (Moq.) Sauer var. *rudis* (Sauer) Costea & Tardif)。本文 ITS 序列分析显示西部苋和糙果苋种间差异不大。形态上, 西部苋胞果周裂、1~2 花被片、雌花花序间生有小叶、叶片黄绿或绿色并长椭圆型的特征, 与糙果苋胞果不裂、无花被片、雌花花序细长无小叶、叶片深绿色并狭长椭圆型的特征相区别, 但二者的雄株却难以区分。综合考虑, Costea & Tardif (2003) 的建议更为合理, 即将西部苋作为糙果苋的变种来处理。

### 3.2 苋亚属 (subgen. *Amaranthus*)

苋属的亚属等级划分中, 苋亚属的分类地位最明确, 但该亚属内部分类争议较多。其中, 亚属内隶属于刺苋组 (sect. *Centrusa*) 的刺苋与异株苋亚属长

芒苋聚在一起。苋亚属苋组 (sect. *Amaranthus*) 苋亚组 (subject. *Amaranthus*) 的反枝苋和绿穗苋亚组 (subject. *Hybrida*) 的鲍氏苋以 95% 的支持率聚在一起。反枝苋和鲍氏苋分别以 66% 和 63% 的自展值分为两支。而苋组苋亚组的尾穗苋和绿穗苋亚组的绿穗苋、千穗谷和繁穗苋以 98% 的支持率聚在一起。4 个物种间 ITS 序列碱基差异小, 难以区分。Sammour et al (1993) 通过种子总蛋白的分析将繁穗苋和千穗谷作为绿穗苋的亚种处理。Coon (1977) 认为广义的绿穗苋应包括繁穗苋、千穗谷和尾穗苋。宋葆华等 (2000) 建议将繁穗苋、千穗谷和尾穗苋划为绿穗苋种下变种。结合绿穗苋等 4 种苋花被片、苞片以及花序等相似的形态特征, 以及反枝苋与鲍氏苋具有的苞片较硬并长于花被片, 且该特征能与绿穗苋等 4 种苋相区分的特点。本文建议将反枝苋与鲍氏苋并作新的亚组, 尾穗苋与绿穗苋、繁穗苋和千穗谷并作一个亚组。

### 3.3 白苋亚属 (subgen. *Albersia*)

列为白苋亚属 (三被组或 2~3 蕊组) 的物种以

75%和69%的支持率分别组成 Clade 1 和 Clade 2 两支。Clade 1 和 Clade 2 间 47%的自展支持率并不支持白苋亚属的分类地位。Clade 1 由凹头苋等 8 种苋组成,8 种苋之间花序、花被片、苞果等形态差异较大。如菱叶苋雌花花被片数目为 5,薄叶苋无花被,而其余种类花被片为 3。这种种间形态特征缺乏规律性,ITS 序列差异小的特点,导致 Clade 1 中各物种间的系统进化关系仍不明确。Clade 2 由合被苋、白苋(*A. albus*)和北美苋(*A. blitoides*)组成,以 69%的支持率划为一支。其中,白苋和北美苋的亲缘关系更近(91%),均具有腋生花序、3~4 花被片,胞果周裂的特征,推测二者可能源于一个共同的祖先。而合被苋的分类地位还应结合 Clade 1 以及其它物种进一步明确。

综上所述,根据 ITS 序列分析结果,结合形态特征,本文认为中国外来苋属应分为 5 组 2 亚组或 6 组 2 亚组。按 5 组 2 亚组的分类方法,原异株苋亚属分作 2 组[组的拉丁文名均沿用 Mosyakin 和 Robertson(1996)在苋属分类体系中使用的组名],由长芒苋组(sect. *Saueranthus*)(*A. palmeri* 和 *A. spinosus*)和糙果苋组(sect. *Acnida*)(*A. tuberculatus* 和 *A. rudis*)组成。原苋亚属构成 1 组(sect. *Amaranthus*),组内分为 2 亚组,分别为苋亚组(subsect. *Amaranthus*)(*A. retroflexus* 和 *A. powellii*)和绿穗苋亚组(subsect. *Hybrida*)(*A. hybridus*, *A. hypochondriacus*, *A. cruentus* 和 *A. caudatus*)。原白苋亚属分为 2 组,由白苋组(sect. *Albersia*)(*A. albus*, *A. blitoides*, *A. capensis* 和 *A. polygonoides*)和凹头苋组(sect. *Blitopsis*)(*A. blitum*, *A. viridis*, *A. deflexus*, *A. tricolor*, *A. graecizans*, *A. crispus*, *A. tenuifolius* 和 *A. standleyanus*)组成。其中,合被苋(*A. polygonoides*)也可从白苋组分出,单独构成 1 组(sect. *Pyxidium*),可形成 6 组 2 亚组的分类体系。

## 参考文献:

BALDWIN BG, SANDERSON MJ, PORTER JM, 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on angiosperm phylogeny [J]. *Ann MO Bot Gard*, 82: 247-277.  
BAO BJ, BORSCH T, CLEMANTS SE, 2003. *Amaranthaceae* [M]//Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 5: 415-430.  
COON MP, 1977. The status of *Amaranthus hybridus* L. in south America [J]. *Cienc Nat (Quito)*, 18:80-87.  
COSTEA M, TARDIF FJ, 2003. Conspectus and notes on the genus *Amaranthus* (Amaranthaceae) in Canada [J]. *Rhodora*, 105: 260-281.

FAN SJ, ZHAO ZT, LI FZ, 1995. The study on *Amaranthus* taxonomy in China [M]// Shandong Plant Research. Beijing: Beijing Science and Technology Press: 26-28. [樊守金, 赵遵田, 李法曾, 1995. 中国苋属植物分类学研究 [M]//山东植物研究. 北京: 科技出版社:26-28.]  
GUAN KJ, 1979. *Amaranthaceae* [M]// Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol. 25. Beijing: Science Press: 204-206. [关克俭, 1979. 苋科 [M]// 中国植物志. 第 25 卷. 北京: 科学出版社: 204-206]  
KRESS WJ, WURDACK KJ, ZIMMER EA, et al, 2005. Use of DNA barcodes to identify flowering plants [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 8369-8374.  
MOSYAKIN SL, ROBERTSON KR, 1996. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* (Amaranthaceae) [J]. *Ann Bot Fenn*, 33: 275-281.  
MOSYAKIN SL, ROBERTSON KR, 2003. *Amaranthus* [M]// FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE. Flora of North America and North of Mexico. New York: Oxford University Press, 4: 405-410.  
PRATT DB, CLARK LG, 2001. *Amaranthus rudis* and *A. tuberculatus*, one species or two? [J]. *J Torrey Bot Soc*, 128(3): 282-296.  
ROBERTSON KR, 1981. The genera of Amaranthaceae in the Southeastern United States [J]. *J Arnold Arb*, 62: 267-313.  
SALAS RA, BURGOS NR, TRANEL PJ, et al, 2016. Resistance to PPO-inhibiting herbicide in *Palmer amaranth* from Arkansas [J]. *Pest Manag Sci*, 72(5):864-869.  
SAMMOUR RH, HAMMOUD MA, ABD ALLA SA, 1993. Electrophoretic variations in *Amaranthus* [J]. *Bot Bull Acad Sin*, 34: 37-42.  
SAUER JD, 1967. The grain amaranths and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 54:103-137.  
SAUER JD, 1972. The dioecious amaranths: a new species name and major range extensions [J]. *Madrono*, 21: 426-434.  
SLABBINCK B, DAWYNDT P, MARTENS M, et al, 2008. Taxon gap: a visualization tool for intra-and inter-species variation among individual biomarkers [J]. *Bioinformatics*, 24: 866-867.  
SONG BH, ZHANG Q, ZHANG H, et al, 1998. Phylogeny of genus *Amaranthus* reconstructed by RAPD fingerprinting [C]// Presented at the 65th Anniversary of the Botanical Society of China. Beijing: China Forestry Press:116. [宋葆华,张荃,张慧,等,1998. 基于 RAPD 指纹图谱重构苋属系统发育关系 [C]// 第 65 届中国植物学会大会论文. 北京: 中国林业出版社: 116]  
SONG BH, CHEN ZD, WANG XQ, 2000. Sequence analysis of the ITS region of nuclear ribosomal DNA (nrDNA) in Chinese *Amaranthus* and its systematic utility [J]. *Acta Bot Sin*, 11:1184-1189. [宋葆华, 陈之端, 汪小全, 等, 2000. 中国苋属 nrDNA 的 ITS 序列分析及其系统学意义 [J]. *植物学报*, 11:1184-1189.]  
TRANEL J, WASSOM J, JESCHKE R, et al, 2002. Transmission of herbicide resistance from a monoecious to a dioecious weedy *Amaranthus* species [J]. *Theor Appl Genet*, 105(5): 674-679.  
XU H, LI ZY, LIAO F, et al, 2014. Seed morphological studies on the genus of *Amaranthus* in China [J]. *Plant Quarant*, 2:33-38. [徐晗, 李振宇, 廖芳, 等, 2014. 苋属杂草种子形态学研究 [J]. *植物检疫*, 2:33-38.]  
XU H, SONG Y, FAN XH, et al, 2013. Invasion risk and suitability analysis of three kinds of *Acnida* weeds (Subgen. *Acnida* L.) in China [J]. *Plant Quarant*, 4:20-23. [徐晗, 宋云, 范晓虹, 等, 2013. 3 种异株苋亚属杂草入侵风险及其在我国适生性分析 [J]. *植物检疫*, 4:20-23.]