

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/354617732>

Biogeographical patterns and floral evolution of *Oreocharis* (Gesneriaceae)

Article in *Plant Science Journal* · September 2021

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2021.40379

CITATIONS

0

READS

26

3 authors:



Fang Wen

Guangxi Academy of Sciences

145 PUBLICATIONS 726 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Ming-Xun Ren

Hainan University

53 PUBLICATIONS 385 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Shao-Jun Ling

Hainan University

12 PUBLICATIONS 20 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Evolutionary transition of 'floral conservatism' of Malpighiaceae in Asia: mirror-image flowers of the Asian endemic *Hiptage* as an example [View project](#)



Biodiversity conservation of tropical island plants in Asia [View project](#)

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2021.40379

金璇, 凌少军, 温放, 任明迅. 广义马铃薯苔属的生物地理格局与花部演化[J]. 植物科学学报, 2021, 39(4): 379-388

Jin X, Ling SJ, Wen F, Ren MX. Biogeographical patterns and floral evolution of *Oreocharis* (Gesneriaceae)[J]. *Plant Science Journal*, 2021, 39(4): 379-388

广义马铃薯苔属的生物地理格局与花部演化

金璇¹, 凌少军¹, 温放^{2,3}, 任明迅^{1*}

(1. 海南大学环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228; 2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所国家苦苣苔科种质资源库, 中国野生植物保护协会苦苣苔专业委员会, 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 桂林 541006; 3. 中国苦苣苔科植物保育中心, 中国科学院桂林植物园, 桂林 541006)

摘要: 本文系统总结了广义马铃薯苔属(*Oreocharis*)的地理分布范围和花部特征, 利用核基因 ITS1、ITS2 和叶绿体基因 *trnL-trnF* 重建广义马铃薯苔属主要物种的分子系统关系, 并结合花部特征和地理分布特点分析花部特征的适应性与演化速率。结果显示: 广义马铃薯苔属可分为两个支系, 一个支系主要分布于中国西南地区, 以黄色花冠、雄蕊 4 为主; 另一个支系则集中分布于中国南部与东南部区域, 以紫色花冠为主, 并出现了雄蕊 2 的特化类群。广义马铃薯苔属花冠发生了两侧对称向辐射对称的演化。海南岛分布的所有 4 个物种都是该岛的特有种, 来源于一个共同祖先(可能是花冠亮黄色、花辐射对称), 后期逐渐出现花冠橙红色、两侧对称等性状。高山深谷的地理隔离作用、不同生境的隔离作用以及以不同蜂类传粉者类群的趋异选择是马铃薯苔属物种花部特征多样性演化的主要原因。

关键词: 长蒴苔亚科; 马铃薯苔属; 物种多样性; 花部综合特征; 传粉; 适应演化

中图分类号: Q949.778.4

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)04-0379-10

Biogeographical patterns and floral evolution of *Oreocharis* (Gesneriaceae)

Jin Xuan¹, Ling Shao-Jun¹, Wen Fang^{2,3}, Ren Ming-Xun^{1*}

(1. Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. National Gesneriaceae Germplasm Bank of GXIB, Gesneriad Committee of CWPCA, Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China; 3. Gesneriad Conservation Centre of China, Guangxi Institute of Botany, Guilin 541006, China)

Abstract: We examined the geographical distribution ranges and floral traits of *Oreocharis* and used nuclear ITS1, ITS2 and chloroplast *trnL-trnF* sequences of 58 *Oreocharis* species to construct a phylogenetic tree. We then analyzed the adaptation and evolution of floral traits based on the above data. Results showed the *Oreocharis* could be separated into two clades. Clade A was mainly distributed in Southwest China and predominantly showed yellow corollas with four stamens; Clade B was mainly distributed in South and Southeast China and predominantly showed purple corollas, with several species evolving two stamens. Corolla evolution from zygomorphy to actinomorphy was also detected. All four Hainan-endemic

收稿日期: 2020-11-10, 修回日期: 2021-03-27。

基金项目: 海南热带雨林国家公园综合科考项目(HD-KYH-2020008); 国家自然科学基金项目(41871041); 广西科技计划(桂科AD20159091); 第21批广西“十百千”人才工程第二层次人选支持项目; 海南省普通高等学校研究生创新科研课题(Hyb2019-06)。

This work was supported by grants from the Comprehensive Scientific Research in Hainan Tropical Rainforest National Park (HD-KYH-2020008), National Natural Science Foundation of China (41871041), Guangxi Science and Technology Project (Guike AD20159091), 21st Talent Project of “Ten-Hundred-Thousand” of Guangxi (Candidates of Second Level), and Hainan Provincial Innovative Research Projects of Postgraduates (Hyb2019-06)。

作者简介: 金璇(1992-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物地理与系统进化(E-mail: 18071001210003@hainanu.edu.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: renmx@hainanu.edu.cn)。

Oreocharis taxa originated from a common ancestor with bright yellow and radial corollas, later evolving orange and bilateral corollas. Geographical isolation, soil heterogeneity, and divergent selection on diverse bee pollinators were identified as key factors in the evolution and diversity of floral traits in *Oreocharis*.

Key words: Didymocarpoideae; *Oreocharis*; Species diversity; Floral syndromes; Pollination; Adaptive evolution

苦苣苔科植物是特化适应石灰岩地貌、花部特征多样性极为丰富的一个重要类群^[1, 2]。在新旧世界的热带区域, 苦苣苔科植物与不同动物区系协同进化产生了丰富的特化传粉系统和花部特征, 在花冠形状、对称性、颜色、纹饰、雄蕊特征及繁育系统等方面表现出极大变异, 反映出多样的繁殖策略和演化历史^[3-6]。

原马铃薯苣苔属 (*Oreocharis*) 并入 10 个小型属或单型属 (包括粗筒苣苔属的典型莲座型种) 后形成广义马铃薯苣苔属^[7], 但四数苣苔属 (*Bournea*) 又被独立出来^[8]。广义马铃薯苣苔属现有约 150 个物种 (含种下等级), 集中分布于我国西南地区和海南大部分地区, 且绝大多数为我国狭域特有种^[9]。广义马铃薯苣苔属早期经历了快速的辐射进化, 在花冠形状、花冠颜色和雄蕊类型等方面表现出极大的变异^[1, 7], 其花部结构多样性基本涵盖了长蒴苣苔亚科植物所有的花部特征, 是揭示长蒴苣苔亚科乃至整个苦苣苔科适应进化规律和物种迁移历史的一个重要类群。但在广义马铃薯苣苔属建立之后, 还缺乏对该属物种分布格局、花部特征与繁育系统等的系统整理和归纳。

本文首先总结了广义马铃薯苣苔属的地理分布范围和花部特征, 其次利用核基因和叶绿体基因序列重建了广义马铃薯苣苔属主要物种的分子系统关系, 并结合花部特征和地理分布特点分析该属植物花部特征的适应性与演化规律, 以期揭示广义马铃薯苣苔属花部特征的多样性及演化趋势, 解释该属及苦苣苔科物种多样性形成与维持机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 广义马铃薯苣苔属的物种分布格局

根据 Möller 等^[7] 和温放等^[9] 的文献, 本研究首先整理了广义马铃薯苣苔属的物种名录。其次从

GBIF (Global biodiversity information facility, <http://www.gbif.org/>) 网站以及中国数字植物标本馆 (CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>) 中收集了广义马铃薯苣苔属物种的分布数据, 共收集到 135 个物种的 910 条地理信息数据, 经去重复筛选后获得有效地理信息数据 562 条 (附表 1¹⁾)。利用 DIVA-GIS 7.5.0 软件构建了 1°×1° 的物种分布图, 以揭示广义马铃薯苣苔属植物的多样性分布格局, 确定其物种多样性分布中心。

1.2 花部特征多样性

根据《中国苦苣苔科植物》^[10]、植物智 (www.iplant.cn) 网站、《华南苦苣苔科植物》^[1]、*Flora of China* (www.efloras.org) 以及最近发表的新种, 确定广义马铃薯苣苔属各物种的花部特征。为准确描述广义马铃薯苣苔属所有物种的花冠特征, 根据 Martén-Rodríguez 等^[11] 和 Ling 等^[12] 的方法确定了 10 个花部特征进行研究:

(1) 花冠类型

①筒状: 花冠筒长和檐部等长或为檐部的 1.5 ~ 2.5 倍, 花筒长 0.6 ~ 3.6 cm, 偶尔筒部肿胀, 花开口 0.6 ~ 2 cm; ②细管状: 花冠筒呈细窄的筒状, 花冠筒长为檐部的 2.5 ~ 4 倍或以上, 花筒长 0.7 ~ 2.0 cm, 花开口 0.3 ~ 0.7 cm, 喉部偶尔缢缩, 近基部稍膨大; ③漏斗状: 花冠管底部合成筒状, 向上渐渐扩大至形似漏斗; ④钟状: 花冠筒宽且较短形似钟状, 花冠筒长为檐部的 1 ~ 1.5 倍; ⑤坛状: 花冠筒中部膨大成卵形或圆球形, 花冠筒长约为檐部的 1 倍, 花开口缩小成短颈, 花瓣短小并向四周伸展; ⑥辐状: 花瓣 4 ~ 5 深裂, 花筒短或无花筒, 筒长约为裂片的 1/3。

(2) 花冠颜色: 紫色、黄色、白色、粉色、橙色、绿色或红色。

(3) 花冠对称性: 辐射对称或两侧对称。

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章。

(4)花冠纹饰: 有纹饰或无纹饰, 纹饰即斑点或条纹。

(5)花冠缢缩: 缢缩或不缢缩, 当花管喉部直径明显小于花开口时为缢缩, 反之不缢缩。

(6)花冠弯曲: 弯曲或不弯曲, 当花冠筒弯曲弧度大于 5° 时为弯曲, 反之不弯曲。

(7)可育雄蕊数量: 2、4或5枚。

(8)雄蕊位置: 内藏, 喉部或外露。

(9)雄蕊合生方式: 离生、单对合生或成对合生。

(10)退化雄蕊数量: 0、1、2或3枚。

同时结合已有研究和个人实地观察收集广义马铃薯苔属物种的传粉者。

1.3 广义马铃薯苔属物种的系统关系

本研究在海南岛采集了黄花马铃薯苔 (*O. flavida* Merr.)、毛花马铃薯苔 (*O. dasyantha* Chun)、锈毛马铃薯苔 (*O. dasyantha* Chun var. *ferruginosa* K. Y. Pan) 和迎春花马铃薯苔 (*O. jasminina* S. J. Ling, F. Wen & M. X. Ren) 的新鲜叶片, 硅胶干燥后, 采用改良的 CTAB 法提取叶片总 DNA^[13]。选择变异程度大的核基因片段 ITS1、ITS2^[14] 和叶绿体基因片段 *trnL-trnF*^[15] 进行扩增与序列分析。PCR 反应体系为 25 μ L, 包括: 2.5 μ L 10 \times 缓冲液, 0.5 μ L 10 mmol/L dNTPs, 5 μ mol/L 引物各 0.5 μ L, 0.5 μ L DNA 和 0.5 μ L 5 U/ μ L *Taq* 酶 (Aidlab 公司)。PCR 的反应程序为: 94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min, 94 $^{\circ}$ C 变性 1 min, 55 $^{\circ}$ C 退火 1 min, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1 min, 最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min, 共 35 个循环。扩增产物送测序。

此外, 本研究从 GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/) 网站获得已有的 54 个广义马铃薯苔属物种的 ITS1、ITS2 和 *trnL-trnF* 序列 (附表 2¹⁾) 共同建树, 并根据文献选择与广义马铃薯苔属关系最近的 3 个物种 *Aeschynanthus rhododendron* Ridley、*Cyrtandra pulchella* W. P. Rich ex A. Gray 和狭冠长蒴苔 (*Didymocarpus stenanthos* Clarke var. *stenanthos*) 为外类群进行联合分析^[6, 7]。参照 Ling 等^[16] 的分析方法, 首先使用软件 Bioedit^[17] 进行比对和手工校正, 使用 MEGA 6.5^[18] 软件对序列进行剪切, 两个序列一致性用 PAUP * 4.0a164^[19] 软件检测, 序列的拼接采用 Sequence-

Matrix^[20] 软件完成。基于 AIC 信息准则 (Akaike information criteria)^[21], 采用 MRMODELTEST 2.3^[22] 软件检测最佳碱基替代模型。另外, 最佳碱基替代模型 GTR+I+G 用于构建最大似然树 (ML) 和贝叶斯树 (BI)。采用 MEGA v.6.5 软件构建最大似然树 (ML), Bootstrap 值设为 1000 次。用 Mr-Bayes version 3.1.2^[23] 软件构建贝叶斯树。

1.4 物种分化与花部特征和生境类型的演化

根据广义马铃薯苔属物种的系统发育树确定几大主要支系类群, 使用皮尔逊卡方检验 (Pearson chi-square test), 检测主要花部特征 (花冠类型、颜色和对称性等 10 个特征), 地理分布范围和生境类型 (石灰岩或非石灰岩地貌) 与主要支系类群的相关性。同时, 为分析广义马铃薯苔属的物种分化是否伴随着花部特征、地理分布范围和生境类型的适应变化, 在系统发育树上将 58 个物种的花部特征如花冠颜色以及生境类型 (地理分布范围、石灰岩地貌或非石灰岩地貌) 等数据标注进行比对。

2 结果与分析

2.1 广义马铃薯苔属物种的分布格局

研究发现, 广义马铃薯苔属有约 150 个物种, 集中分布于我国南部且多数为我国特有, 极少数物种如: *O. longituba* W. H. Chen, Q. H. Nguyen & Y. M. Shui、*O. hirsuta* Barnett 和 *O. primuloides* (Miq.) Benth. & Hook. f. ex C. B. Clarke 等物种分布在中南半岛和日本等地。我国西南部和南部的广义马铃薯苔属物种丰富度最高, 具体分布于横断山脉南部和云贵高原西部的大部分区域、我国南部的南岭和莲花山的大部分区域 (图 1)。

在物种多样性方面, 以我国云南省和四川省最高, 其次是贵州省和广西壮族自治区 (以下简称广西)。从物种特有率来看, 以海南省的特有比率最高, 海南岛上马铃薯苔属所有 4 个物种都是该岛特有。按特有种的绝对数量来看, 则是云南、贵州、四川和广西占据前 4 的位置 (图 2)。

2.2 广义马铃薯苔属花部特征多样性

广义马铃薯苔属不同类群花部特征变异极大, 主要表现在花冠类型、花冠颜色、花冠对称性和雄蕊特征等方面, 具体如下:

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章。

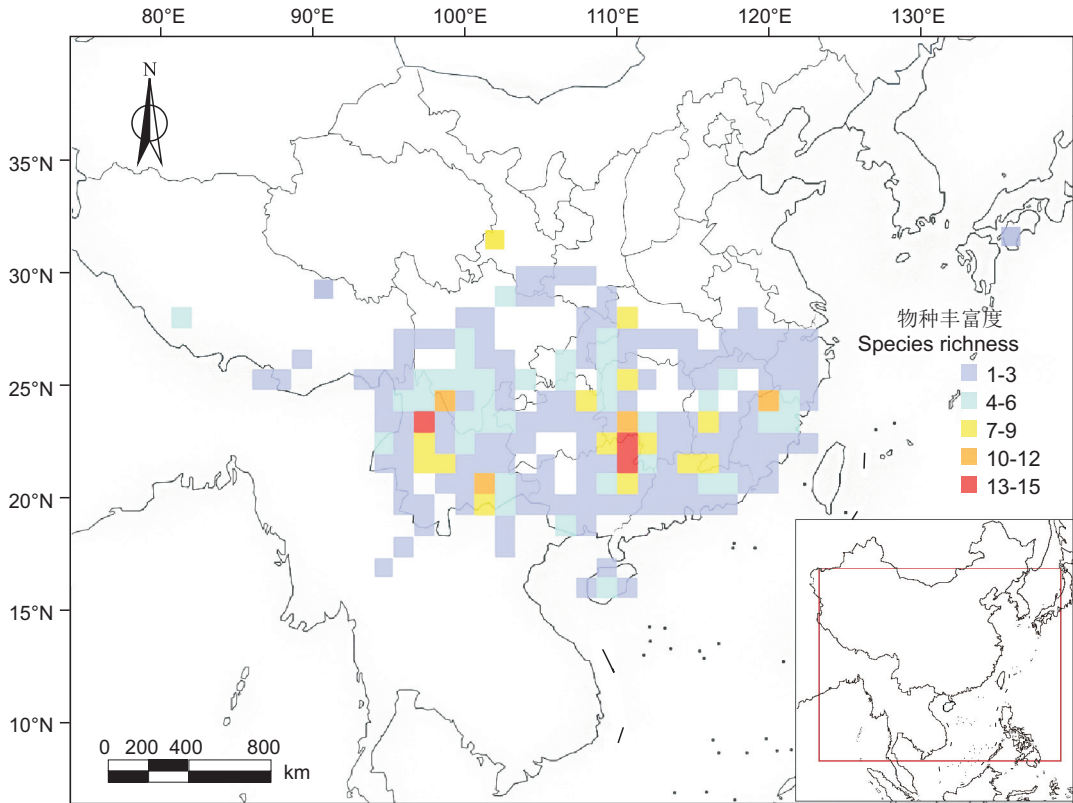


图1 广义马铃薯苔属物种的地理分布格局

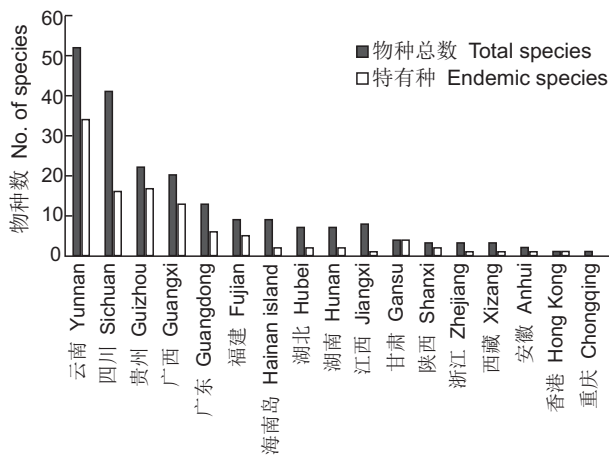
Fig. 1 Geographical distribution patterns of *Oreocharis*

图2 广义马铃薯苔属在不同地区的物种多样性

Fig. 2 Species diversity of *Oreocharis* in different regions

(1) 花冠类型

广义马铃薯苔属物种花冠有6种类型，分别是细管状(71种，占比47.3%)、筒状(46种，30.7%)、漏斗状(14种，9.3%)、钟状(11种，7.3%)、坛状(7种，4.7%)和辐状(1种，0.7%)

(图3，附表3¹⁾，附表4²⁾)。细管状和筒状花冠物种数最多，辐状花冠的物种仅辐花苔(*O. esquirolii* H. Lév.)。

(2) 花冠颜色

广义马铃薯苔属物种花冠颜色有7种，分别为紫色(69种，占比46%)、黄色(62种，41.3%)、白色(7种，4.6%)、粉色(6种，4%)、橙色(4种，2.7%)、绿色(1种，0.7%)和红色(1种，0.7%)(图4)。紫色和黄色花冠最常见，绿色和红色花冠分别只有1个物种，分别是青翠马铃薯苔(*O. flavovirens* X. Hong)和红短檐苔(*O. rubra* (Hand. -Mazz.) Mich. Möller & A. Weber)。

(3) 其它花部特征

①花冠对称性中两侧对称的物种有131个(87.3%)、辐射对称的物种有19个(12.7%)；②花冠纹饰中无纹饰的物种有111个(74%)、有纹饰的物种有39个(26%)；③花冠管无缢缩的物种有120个(80%)、有缢缩的物种有30个(20%)；

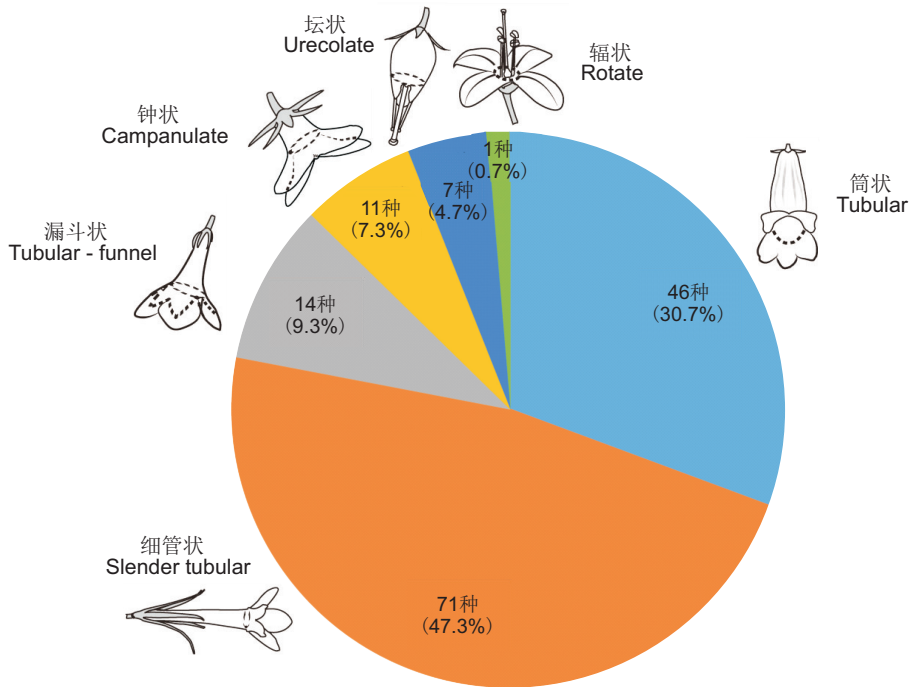


图 3 广义马铃薯苣苔属花冠类型及其百分比
Fig. 3 Floral shapes and percentages of *Oreocharis*

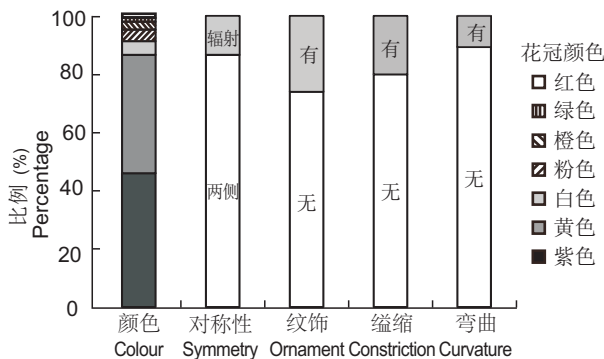


图 4 广义马铃薯苣苔属的主要花部特征
Fig. 4 Main floral traits of *Oreocharis*

④花冠管不弯曲的物种有 134 个 (89.3%) 和弯曲的物种有 16 个 (10.7%) (图 4)。

(4) 雄蕊特征

①雄蕊数量(图 5): 含 4 枚可育雄蕊的物种有 132 个 (88%)、2 枚的物种有 18 个 (12%); ②雄蕊位置: 97 个 (64.7%) 物种雄蕊为内藏、25 个 (16.7%) 物种雄蕊在喉部和 28 个 (18.6%) 物种雄蕊外伸; ③雄蕊合生方式: 76 个 (50.7%) 物种雄蕊全部合生、74 个 (49.3%) 物种雄蕊离生, 其中雄蕊单对合生的物种是异萼直瓣苣苔 (*O. dimorphosepala* (W. H. Chen & Y. M. Shui) Mich. Möller) 和网叶马铃薯苣苔 (*O. rhytidophylla* C. Y.

Wu ex H. W. Li); ④退化雄蕊数量: 1 个的物种有 124 个 (82.7%)、无退化雄蕊的物种有 14 个 (9.3%)、2 个的物种有 7 个 (4.7%) 和 3 个的物种有 5 个 (3.3%)。

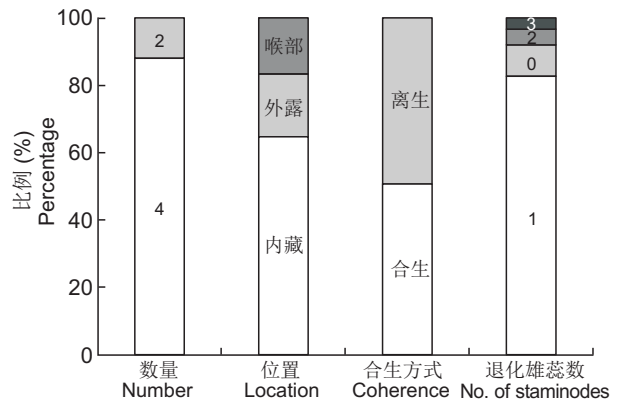


图 5 广义马铃薯苣苔属的雄蕊特征
Fig. 5 Stamen traits of *Oreocharis*

2.3 广义马铃薯苣苔属物种的系统发育关系

研究结果显示, 拼接的 ITS1、ITS2 和 *trnL-trnF* 两个片段长度为 1498 bp, 其中多态性位点有 327 个、简约性信息位点 (parsimony informative sites) 181 个。基于数据集一致性检验, 两个片段间无明显的不一致 ($P > 0.05$)。

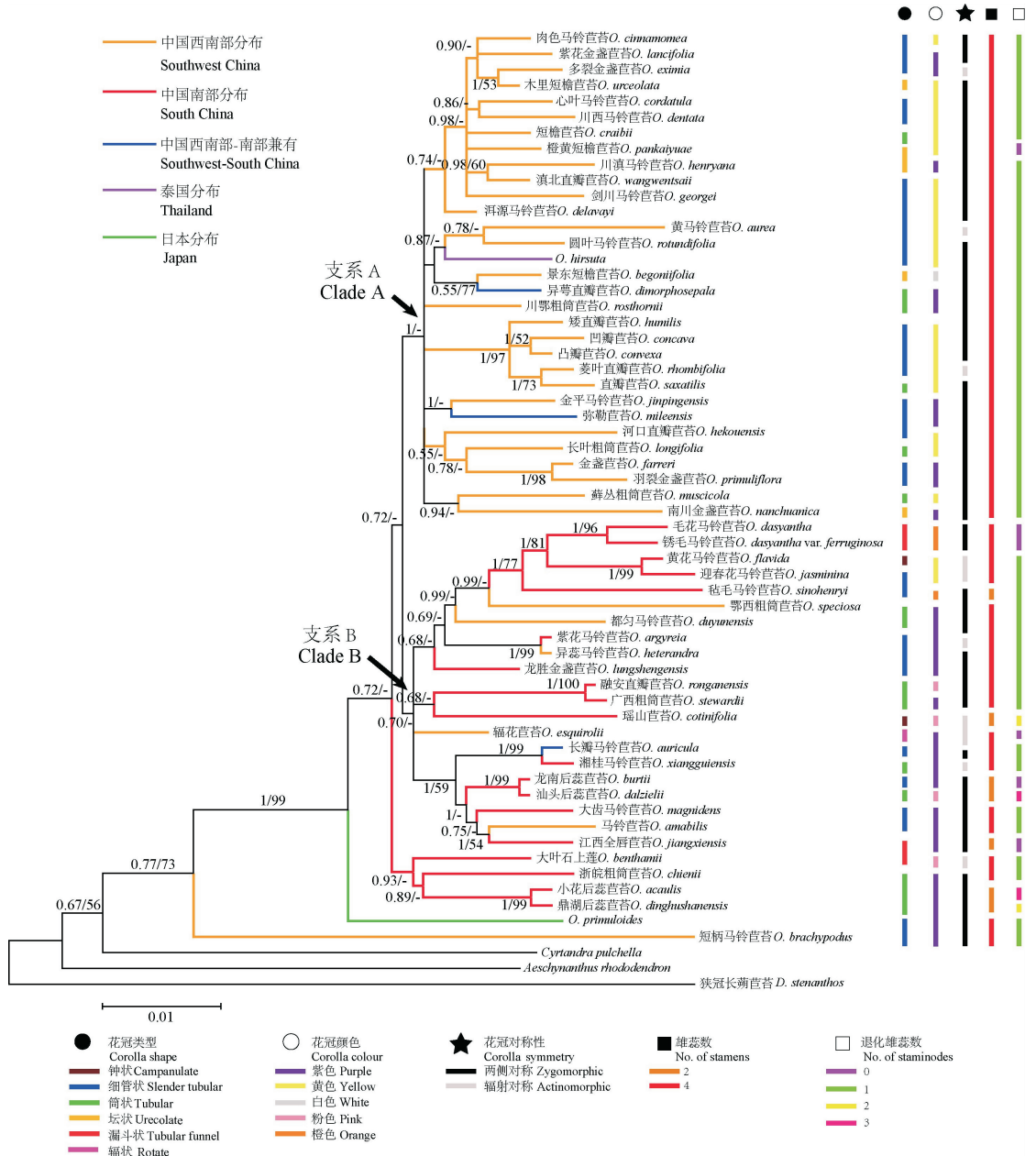
基于广义马铃薯苣苔属 58 个物种构建的系统发
<http://www.plantscience.cn>

育树支持该属为单系类群(图 6)。该属物种可分为两个支系。支系 A 包括: 金盏苣苔 (*O. farreri* (Craib) Mich. Möller & A. Weber)、羽裂金盏苣苔 (*O. primuliflora* (Batalin) Mich. Möller & A. Weber) 和 藓丛粗筒苣苔 (*O. muscicola* (Diels) Mich. Möller & A. Weber) 等 31 个物种, 主要分布在我国西南部, 包括横断山区和云贵高原; 支系 B 包括: 长瓣马铃薯苔 (*O. auricula* (S. Moore) C. B. Clarke)、湘桂马铃薯苔 (*O. xianguiensis* W.

T. Wang & K. Y. Pan) 和大齿马铃薯苔 (*O. magnidens* Chun ex K. Y. Pan) 等 21 个物种, 主要分布在我国东南和中国南部地区, 包括南岭、广西及滇黔桂交接地区等。

2.4 不同支系的分化特征

广义马铃薯苔属两个支系类群与主要特征的皮尔逊卡方检验结果显示: (1) 花冠颜色 ($\chi^2 = 23.765, P < 0.01$) 和地理分布 ($\chi^2 = 25.046, P < 0.01$) 对两个支系形成的影响具有极



分支上方的数字表示后验概率 (PP)/自展值 (BS), PP < 0.5、BS < 50% 的支持率未显示。Numbers above branches indicate posterior probabilities (PP) greater than 0.5/bootstrap support (BS) over 50%.

图 6 基于 ITS1、ITS2 和 trnL-trnF 的广义马铃薯苔属主要物种的系统发育树
Fig. 6 Phylogenetic tree of *Oreocharis* based on ITS1, ITS2 and trnL-trnF sequences

显著差异; (2) 雄蕊数 ($\chi^2 = 5.564, 0.01 < P < 0.05$)、退化雄蕊数 ($\chi^2 = 7.275, 0.01 < P < 0.05$) 和花冠类型 ($\chi^2 = 9.766, 0.01 < P < 0.05$) 对两个支系形成的影响具有显著差异(表 1)。支系 A 主要花部特征为细管状或筒状花管、黄色两侧对称花冠、4 枚雄蕊及 1 枚退化雄蕊, 集中分布于我国西南部区域; 支系 B 主要花部特征为细管状或筒状花管、紫色两侧对称花冠、4 枚雄蕊及 1 枚退化雄蕊, 集中分布于我国南部与东南部区域。

表 1 广义马铃薯苣苔属物种两个分支与地理分布和花部性状的相关性

Table 1 Correlation between geographical distribution and floral traits in two clades of *Oreocharis*

地理分布或花部特征 Geographical distribution or floral trait	分支 Clade		χ^2
	A	B	
花冠颜色			23.765 ***
紫色	10	13	
黄色	20	0	
白色	1	0	
粉色	0	3	
地理分布			25.046 ***
中国西南	28	5	
中国南部	0	10	
中国西南和南部	2	1	
东南亚	1	0	
雄蕊数			5.564 **
2	0	4	
4	31	12	
退化雄蕊数			7.275 **
0	1	3	
1	30	11	
2	0	1	
3	0	1	
花冠类型			9.766 **
筒状	6	6	
细管状	20	7	
漏斗状	0	1	
钟状	0	1	
坛状	5	0	
辐状	0	1	
花冠对称性			1.807
辐射对称	2	4	
两侧对称	29	12	

注: ***, $P < 0.01$ 表示差异极显著; **, $0.01 < P < 0.05$ 表示差异显著。

Notes: ***, $P < 0.01$ indicates extremely significant difference; **, $0.01 < P < 0.05$ indicates significant difference.

3 讨论

3.1 物种分布格局及形成机制

地理隔离是狭域特有种产生的主要原因^[24, 25]。广义马铃薯苣苔属物种多样性中心在我国南部和西南部山区, 与长蒴苣苔亚科物种多样性中心一致^[26], 同时位于我国古特有植物的重要避难所区域^[27], 且多数为狭域特有种。其中, 我国南部分化出鼎湖后蕊苣苔 (*O. dinghushanensis* (W. T. Wang) Mich. Möller & A. Weber)、融安直瓣苣苔 (*O. ronganensis* (K. Y. Pan) Mich. Möller & A. Weber) 和毛梗马铃薯苣苔 (*O. pilosopetiolata* Li H. Yang & M. Kang) 等 30 多个狭域特有种, 西南部分化出木里短檐苣苔 (*O. urceolata* (K. Y. Pan) Mich. Möller & A. Weber)、毛花直瓣苣苔 (*O. trichantha* (B. L. Burt & R. A. Davidson) Mich. Möller & A. Weber) 和河口直瓣苣苔 (*O. hekouensis* (Y. M. Shui & W. H. Chen) Mich. Möller & A. Weber) 等 20 多个狭域特有种(附表 4¹⁾)。同时, 我国南部和西南部也是报春苣苔属 (*Primulina*)、秋海棠属 (*Begonia*)、风筝果属 (*Hiptage*) 物种多样性中心^[28, 29]。我国华南地区上新世和更新世形成山川、河流和河谷等复杂地形结构, 生境高度异质性^[30]、地理隔离作用塑造了极高的物种特有率, 为广义马铃薯苣苔属等众多类群提供了有利的地形条件, 分化出丰富的狭域特有种^[10]。

广义马铃薯苣苔属物种多样性中心拥有大量的喀斯特和丹霞地貌, 有 8 个物种, 如大花石上莲 (*O. maximowiczii* C. B. Clarke var. *maximowiczii*) 专性生长于丹霞地貌, 24 个物种如弥勒苣苔 (*O. mileensis* (W. T. Wang) Mich. Möller & A. Weber) 专性生长于喀斯特地貌(附表 4¹⁾)。虽然喀斯特地貌对苦苣苔科物种分化的积极作用已有大量研究证实^[31], 但丹霞地貌对物种分化的作用以及这两种地貌对苦苣苔科及类似植物的适应分化的作用尚无针对性的研究^[31]。丹霞与喀斯特两种地貌在中国南部和西南部地区交错分布, 导致局域土壤异质性与生境隔离可能是马铃薯苣苔属等苦苣苔科物种适应分化和物种形成的一个重要因素^[31]。因此, 今后的研究需要关注这两类生境对马铃薯苣苔属的物

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章。

种适应分化与物种形成速率等方面的影响。

气候因素对物种形成也有很大作用^[32]，东亚季风的产生(20–15 Ma)是我国华南地区物种快速分化的一个重要原因^[33, 34]，促进了报春苣苔属的物种多样性形成^[35]。同时，季风可将长蒴苣苔亚科、秋海棠属和风筝果属等热带植物从东南亚典型热带地区扩散到我国西南地区(热带北缘)^[36, 37]，并维持了热带北缘的水热条件，使得热带植物在此得以生存和逐渐适应分化^[28, 37]，可能也是马铃薯苣苔属这类适应山区潮湿生境的草本植物局域适应分化和物种形成的主要原因。

中国西南山地和邻近山区为我国西南地区的“天空之岛”(Sky islands)^[38]，促进了翠雀属(*Delphinium*)^[39]、大黄属(*Rheum*)^[40]和红景天属(*Rhodiola*)^[41]等类群物种形成。广义马铃薯苣苔属大多数物种生长于 1000 m 以上的高海拔区域，如海南岛海拔 1200 m 以上的山顶云雾林分化出了多个狭域特有种^[42]。这些物种都分布在高海拔地区，山顶与山顶之间的地理隔离作用以及高海拔特殊条件形成的生境隔离效应是马铃薯苣苔属狭域特有种形成和维持的关键因素^[42]。

3.2 花部特征的适应性与演化特征

被子植物花部特征的丰富变化主要来源于植物与动物传粉者的协同进化^[43]。长蒴苣苔亚科花部特征(花型和花色)往往比较保守^[44, 45]，而马铃薯苣苔属的花部特征却呈现出极高的多样性。马铃薯苣苔属物种均为草本植物、果实结构单一、分布区域集中^[7]，熊蜂、隧蜂、彩带蜂、小蜂和蜾蠃等多样蜂类都被观察到是马铃薯苣苔属的传粉者^[46, 47]。例如小花后蕊苣苔(*O. acaulis* (Merr.) Mich. Möller & A. Weber)通过柱头探出式的雌性先熟方式一次性获得大量异交花粉，为栖息地熊蜂等有效传粉者的不足提供了有效对策^[46]；裂檐苣苔(*O. pumila* (W. T. Wang) Mich. Möller & A. Weber)拥有马铃薯苣苔属中唯一的“S 型”花冠管，配合内藏的花柱和雄蕊，仅具有较小体型和特殊访花行为的昆虫能够实现传粉^[47]。

马铃薯苣苔属没有明显的花蜜和花香，回报物都是花粉^[46, 47]，种间主要差别集中于花部的形态特征。旧世界长蒴苣苔亚科缺少鸟和蝙蝠传粉方式^[12]，以蜂类传粉方式为主。我国南部和西南部蜂类具有极高多样性^[48]，推测马铃薯苣苔属多样化

的花部特征可能是适应不同类型蜂类传粉者的进化后果。因此马铃薯苣苔属物种通过改变花部结构，演化出多种多样的传粉策略适应特殊环境，但该属物种与传粉者的协同进化方式还需开展更多研究。

长蒴苣苔亚科植物的原始类群花冠为辐射对称、两侧对称花冠为演化特征。但后期分化的苦苣苔属(*Conandron*)、四数苣苔属花冠为辐射对称，表明苦苣苔科旧世界类群花冠发生了两侧对称向辐射对称的演化^[49]。马铃薯苣苔属后期分化的多裂金盏苣苔(*O. eximia* (Chun ex K. Y. Pan) Mich. Möller & A. Weber)、黄马铃薯苣苔(*O. aurea* Dunn)和菱叶直瓣苣苔(*O. rhombifolia* (K. Y. Pan) Mich. Möller & A. Weber)等 10 多个物种花冠为辐射对称，表明马铃薯苣苔属花冠发生了两侧对称向辐射对称的演化。

根据主要物种的分子系统关系，广义马铃薯苣苔属的花部特征和地理分布产生了明显分化。研究发现，传粉者的觅食行为取决于花冠颜色^[50]，广义马铃薯苣苔属两个支系花冠颜色的差别表明我国西南部和南部地区蜂类传粉者具有很大差别。西南昆虫区和华南昆虫区组成成分存在很大差异^[51]，所以昆虫区系(传粉者)的差别可能是导致广义马铃薯苣苔属出现支系分化的主要原因，但这一推测需要更多的传粉观察来证实。

海南岛的马铃薯苣苔属演化历史非常特殊，分布的所有 4 个种都是该岛特有种^[12, 16, 42]。其中，毛花马铃薯苣苔及其变种锈毛马铃薯苣苔花冠橙红或橙黄色、两侧对称、花筒漏斗状、花药卵形；黄花马铃薯苣苔的花冠橙色、辐射对称、花筒钟状、拥有马铃薯苣苔属中唯一的马蹄形花药。迎春花马铃薯苣苔花冠完全呈亮黄色、辐射对称、花筒细管状、花药卵形^[42]，可能适应于有长喙的小型蜂类。这 4 个类群拥有共同祖先^[42]，推测来源于海南岛与大陆相接时期的单次扩散。花冠黄色的迎春花马铃薯苣苔与海南岛其他 3 个物种(花冠都是橙红色)在系统关系上距离较远，可能是海南岛上最早分化出来的一个特有种。因此，海南岛上的马铃薯苣苔属原始状态可能是花冠黄色、花冠辐射对称，后期物种隔离分化逐渐演变为花冠橙红色、左右对称。

致谢：感谢广西植物研究所国家苦苣苔科种质资源库与中国野生植物保护协会苦苣苔专业委员会提供材料信息，海南大学硕士生卢涛绘制花冠类型线描图，谭珂博士收集

广义马铃苣苔属物种经纬度数据。

参考文献:

- [1] 韦毅刚. 华南苦苣苔科植物[M]. 南宁: 广西科学技术出版社, 2010.
- [2] Weber A, Clark JR, Möller M. A new formal classification of Gesneriaceae[J]. *Selbyana*, 2013, 31(2): 68–94.
- [3] Harrison CJ, Möller M, Cronk QCB. Evolution and development of floral diversity in *Streptocarpus* and *Saintpaulia* [J]. *Ann Bot*, 2003, 84(1): 49–60.
- [4] Martén-Rodríguez S, Fenster CB, Agnarsson I, Skog LE, Zimmer EA. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation [J]. *New Phytol*, 2010, 188(2): 403–417.
- [5] Perret M, Chautems A, Araujo A, Salamin N. Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences [J]. *Bot J Linn Soc*, 2013, 171(1): 61–79.
- [6] Roalson EH, Roberts W. Distinct processes drive diversification in different clades of Gesneriaceae [J]. *Syst Biol*, 2016, 65(4): 662–684.
- [7] Möller M, Middleton D, Nishii K, Wei YG, Sontag S, Weber A. A new delineation for *Oreocharis* incorporating an additional ten genera of Chinese Gesneriaceae [J]. *Phytotaxa*, 2011, 23(1): 1–36.
- [8] Chen WH, Zhang YM, Guo SW, Zhang ZR, Chen L, Shui YM. Reassessment of *Bournea* Oliver (Gesneriaceae) based on molecular and palynological evidence [J]. *Phytokeys*, 2020, 157(3): 27–41.
- [9] 温放, 黎舒, 辛子兵, 符龙飞, 蔡磊, 等. 新中文命名规则下的最新中国苦苣苔科植物名录 [J]. 广西科学, 2019, 35(1): 1–8.
- Wen F, Li S, Xin ZB, Fu FL, Cai L, *et al.* The updated plant list of Gesneriaceae in China under the new Chinese naming rules [J]. *Guangxi Sciences*, 2019, 35(1): 1–8.
- [10] 李振宇, 王印政. 中国苦苣苔科植物[M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 2005.
- [11] Martén-Rodríguez S, Almarales-astro A, Fenster CB. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers [J]. *J Ecol*, 2009, 97(2): 348–359.
- [12] Ling SJ, Meng QW, Tang L, Ren MX. Pollination syndromes of Chinese Gesneriaceae: a comparative study between Hainan Island and neighboring regions [J]. *Bot Rev*, 2017, 83(1): 59–73.
- [13] Doyle JJ, Doyle JL. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue [J]. *Phytochem Bull*, 1987, 19(1): 11–15.
- [14] White TJ, Bruns TD, Lee SB, Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics [M] // Innis M, Gelfand D, Sninsky J, White TJ, eds. *PCR Protocols: A Guide to Methods and Application*. San Diego: Academic Press, 1990.
- [15] Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA [J]. *Plant Mol Biol*, 1991, 17(5): 1105–1109.
- [16] Ling SJ, Qin XT, Song XQ, Zhang LN, Ren MX. Genetic delimitation of *Oreocharis* species from Hainan Island [J]. *Phytokeys*, 2020, 157(5): 59–81.
- [17] Hall TA. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT [J]. *Nucl Acids Symp Ser*, 1999, 41(1): 95–98.
- [18] Kumar S, Nei M, Dudley J, Tamura K. MEGA: a biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences [J]. *Brief Bioinform*, 2008, 9(4): 299–306.
- [19] Swofford DL. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Version 4.0B10 [CP]. Sunderland: Sinauer Associates, 2003.
- [20] Vaidya G, Lohman DJ, Meier R. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information [J]. *Cladistics*, 2011, 27(2): 171–180.
- [21] Akaike H. Likelihood of a model and information criteria [J]. *J Econometrics*, 1981, 16(1): 3–14.
- [22] Nylander JAA. MrModeltest v2. Program Distributed by the Author [CP]. Uppsala: Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 2004.
- [23] Huelsenbeck JP, Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees [J]. *Bioinformatics*, 2001, 17(8): 754–755.
- [24] Chung KF, Leong WC, Rubite RR, Repin R, Kiew R, *et al.* Phylogenetic analyses of *Begonia* sect. *Coelocentrum* and allied limestone species of China shed light on the evolution of Sino-Vietnamese karst flora [J]. *Bot Stud*, 2014, 55(1): 1.
- [25] Gao Y, Ai B, Kong H, Kang M, Huang HW. Geographical pattern of isolation and diversification in karst habitat islands: a case study in the *Primulina eburnea* complex [J]. *J Biogeogr*, 2015, 42(11): 2131–2144.
- [26] Tan K, Lu T, Ren MX. Biogeography and evolution of Asian Gesneriaceae based on updated taxonomy [J]. *Phytokeys*, 2020, 157(2): 7–26.
- [27] López-Pujol J, Ren MX. China: a hot spot of relict plant taxa [M] // Rescigno V, Maletta S, eds. *Biodiversity Hotspots*. New York: Nova Publishers, 2009.
- [28] 姜超, 谭珂, 任明迅. 季风对亚洲热带植物分布格局的影响 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(10): 1103–1112.
- Jiang C, Tan K, Ren MX. Effects of monsoon on distribu-

- tion patterns of tropical plants in Asia [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(10): 1103–1112.
- [29] 韦毅刚. 广西本土植物及其濒危状况[M]. 北京: 中国林业出版社, 2018.
- [30] An Z, Kutzbach JE, Prell WL, Porter SC. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan plateau since Late Miocene times[J]. *Nature*, 2001, 411(3): 62–66.
- [31] 俞筱押, 李家美, 任明迅. 中国南方苦苣苔科植物在喀斯特地貌和丹霞地貌上的适应分化[J]. *广西科学*, 2019, 26(1): 1–8.
Yu XY, Li JM, Ren MX. Adaptive differentiation of Gesneriaceae on karst and danxia landforms in South China[J]. *Guangxi Sciences*, 2019, 26(1): 1–8.
- [32] Erwin DH. Climate as a driver of evolutionary change[J]. *Curr Biol*, 2009, 19: R575–R583.
- [33] Sun XJ, Wang PX. How old is the Asian monsoon system? Palaeobotanical records from China [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol*, 2005, 222(3/4): 181–222.
- [34] Guo ZT, Sun B, Zhang ZS, Peng SZ, Xiao GQ, et al. A major reorganization of Asian climate by the early Miocene [J]. *Clim Past*, 2008, 4(3): 153–174.
- [35] Kong HH, Condamine FL, Harris AJ, Chen JL, Pan B, et al. Both temperature fluctuations and East Asian monsoons have driven plant diversification in the Karst ecosystems from southern China[J]. *Mol Ecol*, 2017, 26(22): 6414–6429.
- [36] Rohde K. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause [J]. *Oikos*, 1992, 65(3): 514–527.
- [37] Ren MX. The upper reaches of the largest river in Southern China as an “evolutionary front” of tropical plants: evidences from Asia-endemic genus *Hiptage* (Malpighiaceae) [J]. *Collect Bot*, 2015, 34(1): e003.
- [38] 何锴, 蒋学龙. 中国西南地区的“天空之岛”: I 系统地理学研究概述 [J]. *科学通报*, 2014, 59(12): 1055–1068.
He K, Jiang XL. Sky islands of southwest China. I. An overview of phylogeographic patterns [J]. *Chin Sci Bull*, 2014, 59(12): 1055–1068.
- [39] Jabbour F, Renner S. A phylogeny of Delphinieae (Ranunculaceae) shows *Aconitum* is nested within *Delphinium* and that late Miocene transitions to long life cycles in the Himalayas and southwest China coincide with bursts in diversification [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2012, 62(3): 928–942.
- [40] Sun Y, Wang A, Wan D, Wang Q, Liu J. Rapid radiation of *Rheum* (Polygonaceae) and parallel evolution of morphological traits [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2012, 63(1): 150–158.
- [41] Zhang JQ, Meng SY, Allen GA, Wen J, Rao GY. Rapid radiation and dispersal out of the Qinghai-Tibetan Plateau of an alpine plant lineage *Rhodiola* (Crassulaceae) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2014, 77(2014): 147–158.
- [42] Ling SJ, Guan SP, Wen F, Shui YM, Ren MX. *Oreocharis jasminina* (Gesneriaceae), a new species from mountain tops of Hainan Island, South China [J]. *PhytoKeys*, 2020, 157(9): 121–135.
- [43] Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? [J]. *Oikos*, 2011, 120(3): 321–326.
- [44] Möller M, Nampy S, Janeesha AP, Weber A. The Gesneriaceae of India: consequences of updated generic concepts and new family classification [J]. *Rheedea*, 2017, 27(1): 23–41.
- [45] Hilliard OM. The genus *Agalmyla* (Gesneriaceae-Cyrtandroideae) [J]. *Edinb J Bot*, 2002, 59(1): 1–210.
- [46] Guo YF, Wang YQ, Weber A. Floral ecology of *Oreocharis acaulis* (Gesneriaceae): An exceptional case of “preanthetic” protogyny combined with approach herkogamy [J]. *Flora*, 2013, 208(1): 58–67.
- [47] Guo YF, Wang YQ. Floral ecology of *Oreocharis pumila* (Gesneriaceae): a novel case of sigmoid corolla [J]. *Nord J Bot*, 2014, 32(2): 215–221.
- [48] 吴燕如, 何琬, 王淑芳. 云南植物志 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1988.
- [49] Wang YZ, Liang RH, Wang BH, Li JM, Qiu ZJ, et al. Origin and phylogenetic relationships of the Old World Gesneriaceae with actinomorphic flowers inferred from ITS and *trnL-trnF* sequences [J]. *Taxon*, 2010, 59(4): 1044–1052.
- [50] Heiling AM, Herberstein ME, Chittka L. Pollinator attraction: crab-spiders manipulate flower signals [J]. *Nature*, 2003, 421(6921): 334.
- [51] 申效敏, 刘新涛, 任应党, 申琪, 刘晓光, 张书杰. 中国昆虫区系的多元相似性聚类分析和地理区划 [J]. *昆虫学报*, 2013, 56(8): 896–906.
Shen XC, Liu XT, Ren YD, Shen Q, Liu XG, Zhang SJ. The multivariate similarity clustering analysis and geographical division of insect fauna in China [J]. *Acta Ent Sin*, 2013, 56(8): 896–906.

(责任编辑: 周媛)