



沙芥属(十字花科)的起源、分类与进化研究进展

唐志红¹, 王倩², 何芳兰³, 尉秋实^{3*}

(1 甘肃林业职业技术学院, 甘肃天水 741000; 2 四川大学 生命科学学院, 成都 610039; 3 甘肃省治沙研究所, 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室(培育基地), 兰州 730070)

摘要: 沙芥属(*Pugionium* Gaertn.)最初是从匙荠属(*Bunias*)中分离出来单独建立的属, *ndhF* 系统树表明, 该属和高河菜属(*Megacarpaea*)、*Farsetia*、香雪球属(*Lobularia*)、屈曲花属(*Iberis*)和 *Ionopsidium* 亲缘关系较近, 且和高河菜属构成姐妹关系。自从沙芥属确立以来, 先后发表过沙芥[*P. cornutum* (L.) Gaertn.]、斧形沙芥(*P. dolabratum* Maxim.)、距果沙芥(*P. calcaratum* Kom.)、鸡冠沙芥(*P. cristatum* Kom.)、翅果沙芥(*P. pterocarpum* Kom.)等 5 个种和宽翅沙芥(*P. dolabratum* var. *platypterum* H. L. Yang) 1 个变种, 但形态统计学和分子生物学的证据表明, 沙芥属应该仅包含沙芥(*P. cornutum*)和斧形沙芥(*P. dolabratum*) 2 个形态学物种。基于不同遗传背景的 DNA 分子标记的研究结果进一步表明, 沙芥和斧形沙芥这 2 个形态学物种间的遗传分化明显, 但种间分化的时间并不久远, 它们很可能是更新世以来随中亚和中国西北沙漠发展扩张而形成的 2 个近期分化的姐妹种。该文对沙芥属的系统起源、属下分类和遗传进化方面的研究历史和最新研究进展进行综述, 并提出了研究中存在的问题。

关键词: 种间界定; 形态变异; 遗传分化; 沙芥属

中图分类号: Q949.748.3; Q349+.1

文献标志码: A

Review on the Origin, Taxonomy and Evolution of *Pugionium* Species (Brassicaceae)

TANG Zhihong¹, WANG Qian², HE Fanglan³, YU Qiushi^{3*}

(1 Gansu Forestry Technological College, Tianshui, Gansu 741000, China; 2 College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610039, China; 3 State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070, China)

Abstract: *Pugionium* Gaertn. was originally separated from the genus *Bunias*, and the phylogenetic tree based on *ndhF* sequences suggested that *Pugionium* is sister to *Megacarpaea* and, together they are closely related to *Farsetia*, *Lobularia*, *Iberis* and *Ionopsidium*. Since the establishment of *Pugionium*, a total of five species and one variety (i. e. *P. cornutum* (L.) Gaertn., *P. dolabratum* Maxim., *P. calcaratum* Kom., *P. cristatum* Kom., *P. pterocarpum* Kom. and *P. dolabratum* var. *platypterum* H. L. Yang) have been described under this genus. However, the morphologically statistical methods and molecular evidence showed that only two morphological species, namely *P. dolabratum* and *P. cornutum*, can be warranted. Furthermore, the results based on different DNA markers with contrasting genetic surroundings suggested that the genetic divergences between these two morphological species are very distinct, although the interspecific differentiation time is not too long. It is highly likely that the two sister species of *Pugionium* diverged within the recent Pleistocene in association with the expansion of deserts in central Asia and northern Chi-

收稿日期: 2014-04-10; 修改稿收到日期: 2014-07-01

基金项目: 国家自然科学基金(31060032); 甘肃荒漠植物保护与开发利用科技创新团队项目联合资助

作者简介: 唐志红(1973—), 女, 学士, 副教授, 主要从事植物资源与保护研究。E-mail: tzhqq123@163.com

* 通信作者: 尉秋实, 博士, 副研究员, 主要从事植物系统进化与分子生态学研究。E-mail: yqs528@126.com

na. In this paper, we reviewed the research history and latest progress on the phylogenetic origin, classification, genetic evolution of the genus *Pugionium* Gaertn., and put forward to some problems, inspirations and prospects on the studies of this genus.

Key words: interspecific delimitation; morphological variation; genetic divergence; *Pugionium*

沙芥属(*Pugionium* Gaertn.)是十字花科(Brassicaceae)的一个小属,为亚洲中部蒙古高原沙地特有属^[1],主要分布在甘肃河西走廊、陕北、宁夏河东以及内蒙,在苏联和蒙古西部一带有零星分布,一般生长在固定、半固定或流动沙地上,是典型沙生植物类群^[1-3],也是沙区稀有的野生蔬菜和药用植物^[4]。沙芥属植物起源较早,但分化较晚,形态变异极其复杂,其起源、分类和进化一直受到分类学家的关注和重视,尤其是关键形态学分类性状-角果形态变异的连续性和可塑性给属下分类和种间划分带来了诸多困难,从而导致该属长期以来在分类上存在的混乱和争议^[1-3,5-7]。本文综述了沙芥属起源、分类和进化方面的研究历史和最新研究进展并提出了研究中存在的问题。

1 沙芥属系统起源的研究

十字花科是被子植物中的1个大科,全世界有19个族,包含约350个属3200种^[8-9]。分布在中国荒漠地区的约45属100种^[2]。沙芥属是十字花科中1个小属,因形态相似性,最早被划分到匙芥属(*Bunias*)^[5],但后来发现沙芥属的角果(短角果长卵形,压扁,每侧有1个翅状附属物)明显区别于匙芥属(短角果卵形,小坚果状),因此, Gaertner 于1791年将其从匙芥属中分离出来单独成立了沙芥属 [*Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. Fruct. et Sem. Pl. 2: 291. t. 142. 1791]。《中国植物志》^[9]将其置于独行菜族(Lepidieae)的少蕊组(Sect. *Lepidium*),并和屈曲花属(*Iberis*)、菥蓝属(*Isatis*)、高河菜属(*Megacarpaea*)等靠近,而将匙芥属(*Bunias*)置于乌头芥族(Trib. *Eudidieae*)^[9]。但从沙芥属的确立来看,匙芥属应该是其近缘属,而菥蓝属和 *Sameraria* 由于形态及生境与沙芥属相似,也被认为是沙芥属的近缘属^[3,10]。但这些结论均是基于形态学性状的比较,缺乏更具说服力的分子证据。

Beilstein 等^[8]应用叶绿体 *ndhF* 序列构建了十字花科101个属共114个代表种的系统发育树,这些属(或代表种)涵盖了该科植物19个族中的17个族,其中有97个属构成了21个带有强烈支持率的进化枝,从而较好地解决了十字花科大部分属的系

统进化关系,但该系统树中并未包含沙芥属以及根据形态学性状确定的沙芥属可能的近缘属,如高河菜属等。Yu 等^[7]从 Beilstein 等建立的 *ndhF* 系统树中挑选了37个代表类群(包括21个进化枝的代表类群,中国、中亚和地中海沿岸分布的类群以及形态上与沙芥属可能近缘的类群),与沙芥属及该属的疑似近缘属高河菜属、葶苈属(*Rorippa*)、群心菜属(*Cardaria*)和穴丝芥属(*Coelonema*)一起,以白花菜科(Capparidaceae)的2个代表种(*Cleome rutidosperma* 和 *Polanisia dodecandra*)为外类群^[11-12],重新构建了 *ndhF* 系统树,并以十字花科的起源时间^[11](50 mya)对沙芥属的分化时间进行了估算。结果发现,沙芥属和分布在中亚和喜马拉雅地区的高河菜属以及分布于地中海地区的 *Farsetia*, 香雪球属(*Lobularia*), 屈曲花属和 *Ionopsidium* 亲缘关系较近,6个属构成一个具有高支持率的单系分枝,且沙芥属和高河菜属构成姐妹关系,形成一个具有高度支持率(BP=98%; PP=100%)的单系进化枝。基于分子钟估算的沙芥属及其姐妹属高河菜属间的分化时间约为3.2 mya。

基于分子数据确立的系统关系与形态学划分并不完全吻合。匙芥属和菥蓝属在形态学上应该与沙芥属的亲缘关系较近,但在 *ndhF* 系统树中,这2个属均位于另外2个独立的分支中,但沙芥属和屈曲花属的分子亲缘关系与这2个属形态划分的结果相吻合^[7,9]。另外,根据分子数据确立的沙芥属(独行菜族 Trib. *Lepidieae*)的2个近缘属 *Farsetia* 和 *Lobularia* 在形态分类中均被置于庭荠族(Trib. *Alysseae*)。叶片毛状体一直被作为十字花科植物系统划分的关键性状^[13-15]。Beilstein 等^[8]发现独行菜族植株有单毛、叉状毛或腺毛,有时无毛,而庭荠族的植株密被星状毛或“丁”字毛,偶尔杂有单毛或叉状毛。Ančev 等^[16]在分布于保加利亚庭荠族的11个属中共发现了4种显著不同的毛状体类型:单毛、2~5个分叉的分枝状毛、星状毛和树枝状分枝毛。*Farsetia* 和 *Lobularia* 两属代表种 *F. aegyptica* 和 *L. maritima* 的毛状体均为相同的短“丁”字毛。而 Yu 等^[7]发现沙芥属植物均为单毛,与 *F. aegyptica* 和 *L. maritima* 的短“丁”字毛明显不同^[8]。

Warwick 等^[17] 也认为 *Farsetia* 和 *Lobularia* 应该是单系起源的,分子和形态学性状均支持将其划分为 1 个新成立的族 Trib. *Malcolmieae*^[18]。因此,沙芥属与 *Farsetia*, *Lobularia*, *Iberis* 和 *Ionopsidium* 4 个属的系统关系以及如何理解叶片毛状体在十字花科植物类群中的进化关系仍需要进一步研究。

许多研究认为中亚植物区系是在古地中海退缩和中亚气候开始变得干旱时由古地中海植物区系演化而来的^[19-24]。例如,黄花族(Trib. *Thermopsidae*)中的沙冬青属(*Ammopiptanthus*)就是分布在中亚沙漠中的一个典型代表。沙芥属及其 5 个近缘属(*Megacarpaea*, *Farsetia*, *Lobularia*, *Iberis*, *Ionopsidium* 和 *Conringia*)间断分布于中亚和欧洲,其中一些属以地中海地区为分布中心^[9,25]。应用 *ndhF* 序列推算的沙芥属和 *Megacarpaea*, *Farsetia*, *Lobularia*, *Iberis*, *Ionopsidium* 5 个近缘属间的分化时间在 3.2~8.7 mya 间。此期间由于青藏高原的隆升,中国西北地区干旱带在中新世开始出现,到中新世末期(5.3 mya),中国西北地区的干旱化和冬季风已经形成,中亚气候比以前变得更为干旱^[26-31],并导致上新世中亚沙漠的形成。沙芥属植物可能是随着中国西北地区气候的干旱化和中亚沙漠的形成而发展演化的^[2]。这种关联性进一步说明上新世以来中国西北地质和气候环境的变化极大促进了该地区植物的多样化过程。

2 沙芥属的属下分类研究历史及进展

1791 年 Gaertner 以沙芥为模式种确立了沙芥属(Fruct. et Sem. Pl., 2:291. t. 142),它因其短角果两侧具长翅而明显区别于十字花科其它属^[1]。之后,Maximowicz 于 1880 年在“Bull. Acad. Sci. St. Petersburg. (26(3):426)”中发表了该属一新种——斧形沙芥(*P. dolabratum* Maxim.)。此后的很长时间内再没有新种发表,直到 1932 年 Komarov 在“Bull. Jard. Bot. Acad. Sci. URSS(30:718 et 720)”中 1 次发表了 3 个种,即距果沙芥(*P. calcaratum* Kom.)、鸡冠沙芥(*P. cristatum* Kom.)和翅果沙芥(*P. pterocarpum* Kom.)。中国分类学者杨喜林^[2]对上述种的模式标本进行了考证,并在中国甘肃、宁夏、内蒙等地采集了大量该属标本,在此基础上发表了 1 变种宽翅沙芥(*P. dolabratum* var. *platypterum* H. L. Yang),并对上述 5 种 1 变种的形态特征进行了较详细的描述,建立了分种检索表,对其分布范围也提出了明确的概念,认为蒙古分布的有 2 种,即齿

冠沙芥和翅果沙芥,而在中国分布的有 4 种 1 变种,即沙芥、齿冠沙芥、距果沙芥、斧形沙芥及其变种宽翅沙芥。随后出版的中国植物志^[9]以及中国沙漠植物志^[4]均采用了杨喜林的分类处理。

此后,关于沙芥属的属下分类及其不同种的地理分布一直存在争议。1995 年张秀伏对采自中国磴口的宽翅沙芥模式标本(033 号)及其同号标本进行了详细检查,并和翅果沙芥的描述(模式标本无法找到)进行了细致对比,认为 2 种实为同一种植物,其共同特征是果翅均比心室宽,翅宽而短,因而将其合并为翅果沙芥^[6]。周世权等^[5]对分布在内蒙伊克昭盟、巴彦淖尔盟等地的沙芥属居群进行了定点野外调查,并参看了兰州沙漠研究所、内蒙古大学及内蒙古农业大学植物标本馆的沙芥属植物标本,认为宽翅沙芥和翅果沙芥为同一种植物,同意张秀伏^[6]的归并处理,同时将齿冠沙芥并入斧形沙芥,并首次对沙芥属做了分类修订,认为沙芥属只包含沙芥、斧形沙芥、翅果沙芥和距果沙芥 4 个种,4 种植物在内蒙古均有分布。赵一之^[1]仔细审阅了该属大量标本,并对野外生长的个体进行了详细观察,发现除沙芥角果翅的形状比较稳定外,其它所有种的果翅形状及大小变化很大,果翅有大有小,有长有短,翅端有平截的,斜截的,近圆的,也有锐尖的,翅的宽度从小到大形成连续变异,而且这些变异往往同时出现在同一居群内,甚至同一个体的不同角果间。因此,他将以前描述过的 5 种 1 变种合并为 2 个种,即沙芥(*P. cornutum*)和斧形沙芥(*P. dolabratum*),其中斧形沙芥包含齿冠沙芥、距果沙芥、翅果沙芥和宽翅沙芥,但他的处理仅仅基于对现有标本和野外个体观察的直觉判断,缺乏居群水平上的统计学基础以及其它来自分子生物学的证据。Illarionova^[3]也认为应将距果沙芥并入到斧形沙芥,但承认了翅果沙芥、斧形沙芥和沙芥 3 个种,认为翅果沙芥是蒙古和苏联特有种,这种处理被 Cheo 等^[32]所采用。

Yu 等^[7]对中国沙芥属地理居群进行了广泛考察采样,发现只有沙芥居群在形态上明显区别于其它种居群,另外 4 种 1 变种的形态变异极其复杂,尤其是作为该属关键分类性状的角果,其形态变异具有极大的连续性和可塑性,很难用于种间界定。因此,他们采用形态统计学和 DNA 标记相结合的方法,对来自 16 个居群共 123 个个体的 7 个角果形态指标进行了测量,通过聚类分析发现所有个体聚为明显的两组,一组包括沙芥居群的所有个体,另一组包括其它所有居群的个体,且组内所有个体基本形

成连续的散点分布,无明显的地理居群亚组或按种集聚的亚组,并和沙芥居群明显分离。在此基础上,Yu 等^[7]进一步对每个居群代表个体的核糖体 ITS 进行了扩增和测序,发现该序列共有 2 种变异类型,且 2 种变异在居群和个体间的分化与基于形体统计学基础上的聚类分析结果完全一致:所有沙芥居群的个体拥有一种 ITS 变异类型,而其余所有居群的个体固定另一种相同的 ITS 变异类型。在此基础上,他们将原有沙芥属的 5 个种合并为 2 个种,即沙芥和斧形沙芥,将齿冠沙芥、距果沙芥、翅果沙芥全部并入斧形沙芥。为了进一步确定这种归并处理的合理性,尉秋实^[33]根据现有标本信息,利用野外收集的 5 个代表居群(分别代表 5 个种)的种子进行了人工种植实验,通过对幼苗及 2 年生个体形态性状的统计分析和比较,发现所有 1 年生个体的基生叶为羽状全裂或羽状深裂,但沙芥的小裂片明显宽于其它 4 个种。前者裂片菱形、椭圆形或宽披针形,平均宽为 2 cm,裂片顶端具 1~2 个钝齿;而其余 4 个种的裂片为线形、狭条形或窄披针形,平均宽为 0.3 cm,一回裂片上往往具有 2~3 个二回小裂片,小裂片也成线形或窄披针形。沙芥单叶裂片数和裂片宽度与其余 4 种间具有显著差异,而这 2 个性状(裂片数和裂片宽度)在后 4 个种间的差异不显著。除了叶片形状外,沙芥的株体形态和后四者之间也存在显著差异:沙芥具有 1 个粗壮而明显的主杆,最大高度达 200 cm 以上,基部几乎无分枝,顶部多分枝,团生成头状;其它 4 种具有相同形态特征,最大高度 80 cm 左右,无明显主杆,基部多分枝,形成巨大灌幅,分枝密集斜依,缠结成球状。此外,2 个物种间的日开花高峰也有数小时的差异^[34-35]。尉秋实等^[7,33,36]的研究结果完全支持赵一之^[1]的分类处理,同时和张凤兰^[37]利用遗传距离进行的 UPGMA 聚类结果相一致。2012 年出版的《中国荒漠植物图鉴》首次采用了这一分类处理^[38]。

3 沙芥属植物的进化历史研究

沙芥属植物的进化发展可能和中亚和中国西北沙漠的形成和扩张密切相关^[2,24,39],其 2 个形态学物种^[7]——沙芥和斧形沙芥存在明显的地理分离和生态分化:沙芥主要分布在典型草原带的半固定或流动沙地上,而斧型沙芥主要分布在荒漠及半荒漠地带的流动或半流动沙丘上,两物种在库不齐沙漠和毛乌素沙地一带形成重叠分布区^[1,33]。但在重叠区内两物种占有不同的微生境^[33]:沙芥往往分布在

沙漠深处流动沙丘一带,而斧型沙芥通常分布在植被盖度较高的半固定沙地或荒漠草原中的岛状裸沙地上,两物种的这种分布格局反映了它们对于不同栖息地的偏好,同时表明在西北干旱荒漠气候的形成过程中,沙漠的形成和扩展、生态环境的梯度分化等在导致沙芥属植物形态分化和进化方面可能起到了十分重要的作用^[24,40-41]。随着中亚及中国西北沙漠的扩展和气候环境的变化,沙芥属植物以贺兰山以东的鄂尔多斯高原为中心出现了东西生态分异选择(divergent selection)下的生态分化,形成 2 个近期分化且邻域分布的姐妹种。沙芥和斧形沙芥的形态分化与其微生境差异的对应关系反映了不同环境因素(如沙埋的强度、速度等)所导致的生态分异选择在沙芥属植物分化过程中的重要作用^[42],它们之间形态特征的差异,可能源于各自对不同沙漠生境的适应,如沙芥单一高大的主干可有效防止沙埋^[33,39,43]。

研究表明,更新世气候震荡对许多动植物的进化历史和种群遗传分化产生了重要影响^[44-46]。王倩^[39]应用核糖体 ITS、3 套 cpDNA 片段和 8 个低拷贝核基因序列变异研究了沙芥和斧形沙芥自然分布区内 11 个种群样品的遗传结构和物种分化,发现这 2 个物种在 ITS 序列上有固定性碱基差异,而在 3 个叶绿体 DNA 片段上尚无发现,这一结果与 Yu 等^[7]的研究结果完全一致。在选取的 8 个低拷贝核基因片段中,*Dpa1*、*Rps2*、*Pgic1*、*Cip7* 和 *Cop1* 等 5 个低拷贝核基因座位上的种间分化较低,另外 3 个位点(*Det1*、*MPS33*、*Chs*)上的分化程度相对较高,尤其是与光调节基因表达有关的核基因座位(*Det1*)^[47]表现出了最高的种间分化,表明这些与隔离相关的基因位点很可能经历过较强的选择作用,物种间的谱系筛选进行得较快,而事实上,沙芥和斧形沙芥的开花时间确有差异并可能造成一定程度的种间生殖隔离^[34-35]。Yu 等^[36]应用 SSR 标记对 25 个沙芥属种群的遗传结构分析也表明,两物种间的遗传分化明显,但两物种在重叠分布区存在非对称基因流。ITS 序列(仅 1 个碱基变异)和 cpDNA 序列的高度相似性以及部分叶绿体序列变异在两物种间不完全的谱系筛选模式表明,沙芥和斧形沙芥的分化时间并不久远,它们很可能是随沙漠的发展扩张而形成的 2 个近期分化的姐妹种^[7,36,48-49]。通过对核基因位点的序列变异和 ITS 序列分化的模拟分析显示沙芥和斧形沙芥的分化时间大约在 3.2~3.8 mya 的更新世(Pleistocene),历史上这段时期中国西部发生了大规模的沙丘移动和沙漠扩

张^[50-51],从而引发沙漠内生境的多样化,并导致沙芥属植物的分化和物种形成。

4 沙芥属植物研究中几点启发和思考

(1)关于沙芥属的系统位置问题 沙芥属是十字花科植物中形态性状比较独特的一个类群,尽管 Yu 等^[7]在 Beilstein 等^[8]建立的 *ndhF* 系统树的基础上,初步确定了沙芥属与分布在中亚和喜马拉雅地区的高河菜属亲缘关系最近,与分布在地中海地区的 *Farsetia*、*Lobularia* 和 *Ionopsidium* 的亲缘关系较近,但十字花科中还有 200 多属尚未进行测序和分析,包括独行菜族中的双果芥属(*Megadenia*)、群心菜属(*Cardaria*)以及 Illarionova^[3]认为在形态和沙漠生境上与沙芥属相似的 *Sameraria*。因此,目前还很难确定沙芥属的最近缘属,其起源和系统位置还需要选取更多的属进行分析。另外,Warwick 等^[17]认为沙芥属的 2 个近缘属 *Farsetia* 和 *Lobularia* 应该被划分到基于分子和形态证据建立起来的新族 *Malcolmieae*^[18],Yu 等^[7]也建议将沙芥属及与其近缘的高河菜属、屈曲花属和 *Ionopsidium* 划入这一新族。但这些划分仍需要更多的分子以及形态学方面的证据来支持。

(2)关于近期分化物种的分类问题 物种是分类的基本单元^[52],建立在表型性状基础之上的传统分类学是根据表型特征对不同类群(taxa)植物进行科学的等级划分和命名,建立自然的分类系统,阐明物种间的亲缘关系和进化历史。由于传统分类主要

依赖的是直觉判断而缺乏客观标准,因而不同的分类学者可能会有不同的分种尺度,进而导致许多类群在分类界定上出现争论^[53],尤其是在划分广泛存在杂交、表型可塑性的植物类群以及同域或邻域分布的近期分化类群时常常会产生混乱和争议,甚至产生分类界定上的错误^[53-56]。因此,为了使分类判断尽量符合客观实际,分类学家应同等对待模式标本和居群腊叶标本的分类学价值^[55],并树立居群的概念,通过形态统计学分析做出分类判断。另外,DNA 条形码是近年来发展起来的一个快速、准确鉴定物种的标准新型系统,它可以利用短的 DNA 片段对物种进行快速的识别和界定^[57-58]。Yu 等^[7]在居群水平上将形态统计学和 ITS 标记相结合,较好地解决了沙芥属的属下分类问题,为以后相似植物类群的分类界定提供了一重要参考,同时表明 ITS 序列作为 DNA 条形码在区分近期分化类群方面存在重要价值^[48-49]。

(3)关于沙芥属植物的物种分化问题 从现有研究结果来看,沙芥属应该包含沙芥和斧形沙芥这 2 个姐妹种,它们在形态、生态和遗传上均出现了明显分化,并在地理分布上形成 2 个邻域分布的物种。在未来的工作中,通过对沙芥属基因组范围的研究,可以进一步揭示出究竟是基因组的哪一部分分化程度较高,并有可能调控了这 2 个物种的形态和生理等方面的差异。这对于研究沙芥和斧形沙芥对各自不同生境的适应、揭示沙漠植物的起源和进化历史、探讨邻域物种形成机制都是很有意义的。

参考文献:

- [1] ZHAO Y ZH(赵一之). A taxological revision and floristic analysis of the genus *Pugionium*[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol*(Nat. Sci. Edi.)(内蒙古大学学报·自然科学版),1999,30(2):197-199(in Chinese).
- [2] YANG X L(杨喜林). On some species of Cruciferae in the desert regions of China[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*(植物分类学报),1981,19(2):238-244(in Chinese).
- [3] ILLARIONOVA ID. Synopsis of the genus *Pugionium* Gaertn(Brassicaceae)[J]. *Komarovia*,1999,1:35-37.
- [4] 刘璵心. 中国沙漠植物志(第 2 卷)[M]. 北京:科学出版社,1987:18-25.
- [5] ZHOU SH Q(周世权),LAN D M(兰登明). A revised classification of the genus *Pugionium*[J]. *Journal of Inner Mongolia Forestry College*(内蒙古林业学院学报),1998,20(3):29-31(in Chinese).
- [6] ZHANG X F(张秀伏). Revision of *Pugionium dolabratum* Maxim. var. *platypterum* H. L. Yang[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*(植物分类学报),1995,33(5):502(in Chinese).
- [7] YU Q S, WANG Q, WANG A L, et al. Interspecific delimitation and phylogenetic origin of *Pugionium*(Brassicaceae)[J]. *Journal of Systematics and Evolution*,2010,48(3):195-206.
- [8] BEILSTEIN MA, AL-SHEHBAZ IA, KELLOGG EA. Brassicaceae phylogeny and trichome evolution[J]. *American Journal of Botany*,2006,93(4):607-619.

- [9] 周太炎,郭荣麟,蓝永珍,等. 中国植物志(第 33 卷)[M],北京:科学出版社,1987:68—70.
- [10] SCHULZ OE. Cruciferae[M]//ENGLER A, PRANTL K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. 17b: 227—658. Leipzig: W. Engelmann, 1936.
- [11] KOCH M, HAUBOLD B, MRRCELL-OLDS T. Molecular systematics of the Brassicaceae: evidence from coding plastidic *matK* and nuclear Chs sequences[J]. *American Journal of Botany*, 2001, **88**(3): 534—544.
- [12] HALL J C, SYSTSMA K J, ILTIS H H. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data[J]. *American Journal of Botany*, 2002, **89**(11): 1 826—1 842.
- [13] ROLLINS R C, SHAW E A. The Genus *Lesquerella*(Cruciferae) in North America[M]. Cambridge, Mass, 1973.
- [14] ROLLINS R C, BANERJEE U C. Trichomes in Studies of the Cruciferae[M]//VAUGHAN J G, MACLEOD A J, JONES B M J. The Biology and Chemistry of the Cruciferae, London, 1976.
- [15] ROLLINS R C. The Cruciferae of the Continental North America[M]. Systematics of the mustard family from the Arctic to Panama. - Stanford, Ca, 1993.
- [16] ANČEV M, GORANOVA V. Trichome morphology of eleven genera of the tribe *Alysseae*(Brassicaceae) occurring in Bulgaria[J]. *Willdenowia*, 2006, **36**(1): 193—203.
- [17] WARWICK SI, SAUDER CA, AL-SHEHBAZ IA. Phylogenetic relationships in the tribe *Alysseae*(Brassicaceae) based on nuclear ribosomal ITS DNA sequences[J]. *Botany*, 2008, **86**(4): 315—336.
- [18] AL-SHEHBAZ I A, WARWICK S I. Two new tribes(Dontostemoneae and Malcolmieae) in the Brassicaceae(Cruciferae)[J]. *Harvard Papers in Botany*, 2007, **12**(2): 429—433.
- [19] WU ZH Y(吴征镒), LI X W(李锡文). On the evolution and distribution in Labiatae[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), 1982, **4**(2): 97—118(in Chinese).
- [20] LI X W(李锡文). The geographical distribution of Labiatae in Hengduan Mountains[J]. *Bulletin of Botanical Research*(植物研究), 1989, **9**(2): 103—122(in Chinese).
- [21] LIU J Q, QIU M X, YANG K, *et al.* The geographical distribution of Labiatae in Hengduan Mountains[J]. *Journal of Desert Research*, 1995, **15**: 109—115.
- [22] WANG H CH(王恒昌), SUN H(孙 航). A preliminary study on phytogeography of the trib Thermopsidae(Papilionaceae)[J]. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), 2001, **23**(1): 17—28(in Chinese).
- [23] SUN H(孙 航), LI ZH M(李志敏). Qinghai-Tibet Plateau uplift and its impact on Tethys flora[J]. *Advance in Earth Sciences*(地球科学进展), 2003, **18**(6): 852—862(in Chinese).
- [24] LIU Y X(刘瑛心). A study on origin and formation of the Chinese desert floras[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*(植物分类学报), 1995, **33**(2): 131—143(in Chinese).
- [25] AL-SHEHBAZ I A, BEILSTEIN M A, KELLOGG E A. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae(Cruciferae): an overview[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2006, **259**(2): 89—120.
- [26] ZHENG H B, AN Z S, SHAW J. New contributions to Chinese Plio-Pleistocene magnetostratigraphy[J]. *Physics of the Earth and Planetary Interiors*, 1992, **70**: 146—153.
- [27] HARRISON T M, COPELAND P, KIDD W S F. Raising Tibet[J]. *Science*, 1992, **255**(5 052): 1 663—1 670.
- [28] DING Z L, SUN J M, LIU T S. Preliminary magnetostratigraphy of a thick eolian red clay-loess sequence at Lingtai, the Chinese Loess Plateau[J]. *Geophysical Research Letters*, 1998, **25**(8): 1 225—1 228.
- [29] KLOOTWIJK C T, GEE J S, PEIRCE J W. Neogene evolution of the Himalayan-Tibetan region: Constraints from ODP site 758, northern Ninetyeast Ridge, bearing on climate change[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1992, **95**: 95—110.
- [30] LIU D SH(刘东生), ZHENG M P(郑绵平), GUO ZH T(郭正堂). Initiation and evolution of the asian monsoon system timely coupled with the ice-sheet growth and the tectonic movements in Asia[J]. *Quaternary Sciences*(第四纪研究), 1998, **3**: 194—204(in Chinese).
- [31] GUO Z T, RUDDIMAN W F, HAO Q Z, *et al.* Onset of Asian desertification by 22 Myr ago inferred from loess deposits in China[J]. *Nature*, 2002, **416**(6 877): 159—163.
- [32] CHEO T Y, LU L L, YANG G, *et al.* Brassicaceae: *Pugionium* Gaertner[M]//WU Z Y, RAVEN P H. Flora of China(Vol. 8). Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2001: 38—39.
- [33] 尉秋实. 沙芥属(十字花科)的起源和物种分化[D]. 兰州: 兰州大学, 2009.
- [34] HUANG X M, HAO L Z, HU N B, *et al.* Studies on the breeding system and pollination biology of China species-*Pugionium cornutum* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, **29**: 2 232—2 237.

- [35] 黄修梅. 沙芥与斧形沙芥生理生态适应性及生殖生物学研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- [36] YU Q S, WANG Q, WU G L, *et al.* Genetic differentiation and delimitation of *Pugionium dolabratum* and *Pugionium cornutum* (Brassicaceae)[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2013, **299**(8): 1 355—1 365.
- [37] 张凤兰. 沙芥属植物遗传多样性及其亲缘关系研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009.
- [38] 卢琦, 王继和, 楚建民. 中国荒漠植物图鉴[M]. 北京: 中国林业出版社, 2012: 181—182.
- [39] 王倩. 沙芥属(十字花科)物种界定与物种形成研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [40] SUN H(孙航), LI ZH M(李志敏). Qinghai-Tibet plateau uplift and its impact on Tethys flora[J]. *Advance in Earth Sciences* (地球科学进展), 2003, **18**(6): 852—862 (in Chinese).
- [41] YONG SH P(雍世鹏), ZHU Z Y(朱宗元). A certain fundamental characteristics of gobi desert vegetation in the centre Asia[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol* (Nat. Sci. Ed.) (内蒙古大学学报·自然科学版), 1992, **23**(2): 235—244 (in Chinese).
- [42] SCHLUTER D. The Ecology of Adaptive Radiation[M]. Oxford University Press, Oxford, England, 2000.
- [43] ROOS PJ. Growth and occurrence of the reef coral *Porites astreoides* Lamarck in relation to submarine radiance distribution[D]. PhD thesis, University of Amsterdam, Amsterdam, 1967.
- [44] HEWITT G M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1996, **58**: 247—276.
- [45] HEWITT G M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages[J]. *Nature*, 2000, **405**(6 789): 907—913.
- [46] HEWITT G M. Genetic consequences of climate oscillations in the Quaternary[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Science*, 2004, **359**(1 442): 183—195.
- [47] KUITTINEN H, AGUADÈ M, CHARLESWORTH D, *et al.* Primers for 22 candidate genes for ecological adaptations in Brassicaceae[J]. *Molecular Ecology Notes*, 2002, **2**(3): 258—262.
- [48] WANG Q, YU Q S, LIU J Q. Are nuclear loci ideal for barcoding plants? A case study of genetic delimitation of two sister species using multiple loci and multiple intraspecific individuals[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2011, **49**(3): 182—188.
- [49] WANG Q, RICHARD J A, YU Q S, *et al.* Pleistocene climate change and the origin of two desert plant species, *Pugionium cornutum* and *Pugionium dolabratum* (Brassicaceae), in Northwest China[J]. *New Phytologist*, 2013, **199**(1): 277—287.
- [50] HÖERMANN J, SÜSSENBERGER H. Zur Klimageschichte Hoch- und Ostasiens[J]. *Berliner Geographische Studien*, 1986, **20**: 173—186.
- [51] YANG X P. Desert research in northwestern China—a brief review[J]. *Géomorphologie: Relief, Processus, Environment*, 2006, **4**: 275—284.
- [52] MAYR E. Animal Species and Evolution[M]. Cambridge MA: Harvard University Press, 1963.
- [53] XU B SH(徐炳声). The species problem in plant taxonomy in China[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 1998, **36**(5): 470—480 (in Chinese).
- [54] XU B SH(徐炳声), GU D X(顾德兴). The role of hybridization in plant evolution and methods of recognizing and naming hybrids[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 1986, **4**(4): 385—397 (in Chinese).
- [55] CHEN J K(陈家宽), WANG H Q(王徽勤). The application of the concept and method of population to plant taxonomy[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 1986, **4**(4): 377—383 (in Chinese).
- [56] TANG Y CH(汤彦承), XIANG Q Y(向秋云). A reclassification of the genus *Clematoclethra* (Actinidiaceae) and further note on the methodology of plant taxonomy[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 1989, **27**(2): 81—93 (in Chinese).
- [57] HEBERT P D N, CYWINSKA A, BALL S L, *et al.* Biological identifications through DNA barcodes[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2003, **270**: 313—321.
- [58] HEBERT P D N, RATNASINGHAM S, DEWAARD J R. Barcoding animal life: cytochrome oxidase subunit 1 divergences among closely related species[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2003, **270**(S): 96—99.