



# 龙胆族(龙胆科)分类与进化研究进展

孙姗姗, 付鹏程\*

(洛阳师范学院 生命科学院, 河南 洛阳 471934)

**摘要:** 龙胆是著名的高山植物, 广布世界温带地区, 不仅可作药用, 也可用于园艺观赏。龙胆科分为 6 个族, 其中龙胆族占龙胆科物种数的一半以上; 龙胆族包括龙胆亚族和獐牙菜亚族, 分类与进化方面的相关研究众多。随着分子生物学在龙胆族研究中的应用, 近些年对多个类群进行了研究并发表了多个新属和新种。该文从属间和属内两个层次梳理了龙胆族近年来在分类和进化研究中的最新进展, 总结了新发表的类群。并分析了现存的问题, 重点强调在今后的研究中用特别注意以下几点: (1) 形态性状的准确掌握对龙胆族的研究至关重要; (2) 发表新类群应当谨慎; (3) 单拷贝核基因有助于解析龙胆族复杂的系统发育关系; (4) 关注杂交和多倍化等在龙胆族进化中的作用。

**关键词:** 龙胆族; 龙胆亚族; 獐牙菜亚族; 分类学

**中图分类号:** Q949.775.4      **文献标志码:** A

## Study on Taxonomy and Evolution of Gentianeae (Gentianaceae)

SUN Shanshan, FU Pengcheng\*

(College of Life Science, Luoyang Normal University, Luoyang, Henan 471934, China)

**Abstract:** Gentianaceae are famous alpine plants and distributed widely in temperate regions of the world. They are used in medicine as well as in gardening. Gentianaceae contain six tribes, in which Gentianeae (includes subtribe Gentianeae and Swertiinae) takes up more than a half of the species in Gentianaceae. Amounts of studies about taxonomy and evolution have performed in Gentianeae, especially after technology of molecular biology has been widely applied in this group. Here, we review recent studies that reported the taxonomy and evolution in Gentianeae. The new genera and taxa in Gentianeae were summarized as well. Finally, we highlight some open questions for future researches of taxonomy and evolution of Gentianeae (1) morphological character is important for taxonomy and evolution studies; (2) publication of new species should be cautious; (3) single-copy nuclear gene should be used in phylogenetics; (4) hybridization and polyploidization should be paid more attention in the evolution of Gentianeae.

**Key words:** Gentianeae; taxonomy; evolution

龙胆科(Gentianaceae)是一个世界性分布的大科, 主要分布在北半球温带和寒温带; 根据 Struwe 等<sup>[1]</sup>在 2002 年提出的分类系统, 该科包含 87 属约 1 615~1 688 种。龙胆与报春花、杜鹃花通称为高

原“三大名花”, 具有园艺观赏价值; 同时, 龙胆族中的多种植物具有除湿散风、止痛利便和清肝明目的功效, 常用于中药和藏药。基于形态学和分子系统学研究, Struwe 等<sup>[1]</sup>将龙胆科分为 6 个族, 即藻百

收稿日期: 2018-12-06; 修改稿收到日期: 2019-01-25

基金项目: 国家自然科学基金(31600296)

作者简介: 孙姗姗(1989—), 女, 博士, 讲师, 主要从事植物物种分化研究。E-mail: sss823129@126.com

\* 通信作者: 付鹏程, 副教授, 主要从事植物进化研究。E-mail: fupengc@sina.com

年族(Exaceae)、Chironieae, 龙胆族(Gentianeae)、Helieae、Potalieae 和 Saccifolieae。其中龙胆族的种类最多,达到 939~968 种,占龙胆科的 57%左右。龙胆科在中国共有 20 属 419 种,分别隶属于藻百年族、龙胆族和 Chironieae;其中以龙胆族种类最多,共有 15 属 410 种,集中分布在西南山岳地区<sup>[2]</sup>。在龙胆科中,龙胆族的形态特征为无柄或近无柄的柱头,相对大的单粒的花粉粒,胚珠分布于整个子房壁<sup>[1]</sup>。龙胆族分为两个亚族,即龙胆亚族(subtribe Gentianeae)和獐牙菜亚族(subtribe Swertiinae)。

龙胆族的形态性状研究比较全面,其孢粉学<sup>[3-4]</sup>、花部解剖<sup>[5-6]</sup>、种子表面特征<sup>[7-8]</sup>、染色体特征<sup>[9]</sup>等,在龙胆属和獐牙菜属及其近缘属的专著中<sup>[10-11]</sup>中已有全面的总结。龙胆族的分类历史较为复杂,Struwe 等<sup>[1]</sup>和 Ho & Liu<sup>[10-11]</sup>中已做过细致梳理。

在经典形态学分类的基础上,随着分子系统学研究的不断深入,龙胆族的系统发育学研究取得了诸多进展,类群间的系统发育关系日渐清晰,并发表了数个新属和新类群。因此,本文回顾了国内外龙胆族分类和进化研究中的最新进展,为龙胆族的系统发育、生物地理、物种形成及应用研究等提供参考;同时,总结了分类和进化研究中尚存在的问题,对龙胆族未来的研究进行了展望。

1 龙胆亚族研究进展

1.1 龙胆亚族内的属间研究

龙胆亚族的典型特征是花瓣裂片间有褶、花萼裂片间常具萼内膜。Struwe 等<sup>[1]</sup>基于 trnL intron、matK 和 ITS 序列的分析,结合形态学和前期研究<sup>[12]</sup>,将龙胆亚族分为龙胆属(*Gentiana*)、蔓龙胆属(*Crawfurdia*)和双蝴蝶属(*Tripterospermum*)共 3 属,中国均产。

Ho 等<sup>[13]</sup>基于形态特征,发表了新属——狭蕊龙胆属(*Metagentiana*)。随后基于 ITS 和 trnL intron 序列,探讨了狭蕊龙胆属与近缘类群的关系,发现狭蕊龙胆属是多系群,其与蔓龙胆属和双蝴蝶属相互交叉,3 个属均不是独立的属,三者共同构成一个单系,是龙胆属的姊妹群<sup>[14-15]</sup>。当更多的物种包含进来后,用 ITS 和 atpB-rbcL 序列重建系统发育树,发现狭蕊龙胆属仍是多系群,有 3 个支系,但蔓龙胆属和双蝴蝶属是单系群,是独立的属<sup>[16]</sup>。随后基于 ITS 和 atpB-rbcL 序列的研究,从狭蕊龙胆属中将毛脉狭蕊龙胆(*M. souliei*)和条纹狭蕊龙胆

(*M. striata*)独立出来组成新属 *Sinogentiana*,其他类群仍保留在狭蕊龙胆属中<sup>[17]</sup>。

利用 ITS 和 atpB-rbcL 序列的分子系统学研究发现,龙胆属的耳褶龙胆组(sect. *Otophora*)与蔓龙胆属和双蝴蝶属关系比龙胆属更近<sup>[16]</sup>。随后该作者结合 ITS、atpB-rbcL 和 trnL-F 序列的分子系统学研究和形态特征,将耳褶龙胆组独立为新属 *Kuepferia*<sup>[17]</sup>。

因此,根据现有研究,龙胆亚族现包含 6 个属,由基部类群到衍生类群的顺序分别是龙胆属、*Kuepferia*、狭蕊龙胆属、蔓龙胆属、*Sinogentiana* 和双蝴蝶属,其中龙胆属与其他 5 属互为姊妹群。

龙胆亚族的物种分化研究表明,*Kuepferia* 和 *Sinogentiana* 适应干冷环境,生态位狭窄;狭蕊龙胆属和蔓龙胆属由于种子传播能力弱,分布区狭窄;双蝴蝶属不但生态位宽,而且种子传播机制有效,致使该属分布范围很广<sup>[18]</sup>。因此,生态位宽度和传播能力在物种形成中的作用可能比地质变动更大。亚热带的龙胆亚族类群在 16~35 百万年前起源于青藏高原东南边缘,双蝴蝶属在 2.7~8.8 百万年前起源于青藏高原东南边缘,随后扩散至中国中东部、日本、东南亚和西亚等地,并确定了其扩散路线<sup>[19]</sup>。

1.2 龙胆亚族内的属内研究

龙胆属是龙胆科的第一大属,广布在全世界温带地区的高山地带,以中国-喜马拉雅地区为分布中心和分化中心<sup>[20-21]</sup>。该属植物起源于青藏高原地区,随着高原隆升和气候变化不断发生分化,并扩散到中国东部、欧洲、美洲和澳洲<sup>[21]</sup>。龙胆属在分类学上是一个复杂且较为困难的属,也是龙胆科中研究最多的一个属,不同学者提出了不同的分类系统<sup>[10]</sup>,目前已从该属陆续独立出来 3 个属。最新的分类系统由何廷龙在龙胆属世界性专著<sup>[10]</sup>中提出,将龙胆属分为 15 组 22 个系,共有 362 种,中国有 248 种。15 个组分别是耳褶龙胆组(sect. *Otophora*)、秦艽组(sect. *Cruciata*)、头花组(sect. *Monopodiae*)、多枝组(sect. *Kudoa*)、高山龙胆组(sect. *Frigidae*)、叶萼组(sect. *Phyllocalyx*)、匍茎组(sect. *Isomeria*)、微籽组(sect. *Microsperma*)、sect. *Gentiana*、sect. *Calathianae*、sect. *Cimnalis*、龙胆草组(sect. *Pneumonanthe*)、柱果组(sect. *Dolichocarpa*)、小龙胆组(sect. *Chondrophyllae*)和喉毛组(sect. *Fimbricorona*)。其中前 12 个组为多年生类群,后 3 个组为一年生类群。除欧洲的 3 个组 sect. *Gentiana*、sect. *Calathianae*、sect. *Cim-*

inalis 外,其余 12 个组中国均产<sup>[10]</sup>。由于耳褶龙胆组已独立为新属 *Kuepferia*<sup>[17]</sup>,龙胆属目前有 14 个组 20 个系共 350 种。随着新属和新类群的发表,以及更多的系统发育研究,龙胆属的分类系统有待进一步修订。

龙胆属内的系统发育关系目前已基本清楚,仅在部分类群中存在争议。已有的系统发育研究<sup>[22-23]</sup>表明,多枝组并不是一个单系类群,其中的密叶系与其他组关系更近,轮叶系与华丽系无法在系统发育树中分开;台湾轮叶龙胆是否归属于轮叶系目前也尚不清楚<sup>[10, 23]</sup>,有待进一步研究。DNA 条形码研究表明,ITS 和 matK 的双条形码组合可作为龙胆属的标准条形码,可将龙胆属 6 个组共 30 个物种较准确划分到组<sup>[24]</sup>,但对于种的鉴定尚无法解决。

随着高通量测序技术的普及,龙胆属中采用叶绿体全基因组的系统发育研究中逐渐增多。随着龙麻花茛的叶绿体全基因组被测序和分析<sup>[25]</sup>,龙胆属中已有粗茎秦艽、粗壮秦艽<sup>[26]</sup>、秦艽<sup>[27]</sup>、达乌里秦艽、管花秦艽、黄管秦艽<sup>[28]</sup>、线叶龙胆<sup>[29]</sup>、蓝玉簪龙胆、天蓝龙胆、倒锥花龙胆、山景龙胆、华丽龙胆、六叶龙胆、短柄龙胆<sup>[22]</sup>共 15 个物种的叶绿体全基因组发表,这些物种集中在秦艽组和多枝组。通过叶绿体全基因组结构的比较分析表明,两个组的叶绿体基因组结构整体保守,但在多枝组中存在 *ndh* 基因缺失,且发现多枝组中的密叶系与秦艽组的变异模式相同,而不同于多枝组其他类群<sup>[22]</sup>。

秦艽组是龙胆属中研究最多的组。通过形态学、染色体特征和分子生物学,对粗茎秦艽与西藏秦艽进行了种间界定,发现 2 个近缘种在分子水平界定清晰,形态上的相似源于多倍化<sup>[30]</sup>。用叶绿体片段对秦艽组进行系统学和生物地理学的研究表明,秦艽组是近期分化的单系群,青藏高原是该组的起源地<sup>[31]</sup>。对于秦艽组中的广布种麻花茛,基于叶绿体片段和 ITS 研究了该种在青藏高原地区的群体遗传结构,发现其种内分化较大,冰期后由青藏高原台面往外扩张<sup>[32]</sup>。该组物种常作药用,其药材分类与鉴别研究见孟杰等<sup>[33]</sup>综述。

多枝组中除了系统发育研究,对部分物种也进行了群体遗传学研究。在线叶龙胆中,基于叶绿体片段和核 SSR 标记的群体遗传学研究表明,该种分为西北和东南 2 个支系,在青藏高原东南边缘和高原台面存在两处避难所,种群历史受到冰期的显著影响<sup>[34]</sup>。长萼龙胆因花萼裂片长于萼筒与近缘种线叶龙胆区分开,但形态分析和群体遗传学研究表

明,该种应作为线叶龙胆的异名处理<sup>[35]</sup>。多枝组轮叶系以茎生叶 3~7 枚轮生与其他类群区分开,然而野外考察发现叶轮生性状在居群中变异很大,种间界定困难,该系的系统分类仍有待进一步研究<sup>[35]</sup>。

高山组中,基于 ISSR 标记研究了阿墩子龙胆(*G. atuntsiensis*)和多花龙胆(*G. striolata*)的群体遗传结构和遗传分化,发现 2 个种聚成 2 组,但种间遗传分化低,可能是由于地理隔离产生的近期快速成种所致<sup>[36]</sup>。

小龙胆组是龙胆属内物种最多的一个组,组下分为 10 个系,共有 163 种<sup>[10]</sup>,也是分类最困难的组。小龙胆组内仅有的系统发育学研究支持该组是一个单系群,但无法评估物种间的关系,表明该组经历了快速进化<sup>[37]</sup>。

欧洲特有组 sect. *Ciminalis* 的群体遗传研究较为全面。Diadema 等<sup>[38]</sup>基于 ITS 序列研究了 *G. ligustica* 的种群遗传结构,表明该种经历了隔离和遗传漂变,并确定了其冰期避难所。该组全部 7 个物种的群体遗传学研究表明,生长于石灰质土壤的 5 个物种比生长于硅质土壤的 2 个物种的遗传分化程度更高,可能是由于在阿尔卑斯山边缘避难所本地适应和分化产生;同时发现 ITS 比叶绿体片段能更好地将不同物种区分开<sup>[39-40]</sup>。

### 1.3 龙胆亚族的新类群

龙胆属中近年来共发表了 3 个新种和 1 个变种。龙胆草组中发表了新种——兴安龙胆(*G. hsinganica*)<sup>[41]</sup>,其茎生叶 3 枚轮生,而叶轮生性状仅在多枝组轮叶系中出现,因而该种对龙胆属系统发育研究具有重要意义。小龙胆组中发现 2 个新种和 1 个变种。一个是 *G. kurumbae*<sup>[42]</sup>,其与青藏高原广布种糙毛龙胆近似;另一个是纤茎龙胆(*G. gracilis*)<sup>[43]</sup>,仅见于高黎贡山,笔者也曾在其模式地采集到该类群;一个变种是白花假水生龙胆,与原变种的区别在于变种的花冠白色,喉部具黄色条纹<sup>[44]</sup>。小龙胆组种类众多,经历了快速辐射<sup>[37]</sup>,分类难度极大;因此建议在形态学的基础上结合分子系统学证据,尤其是高通量测序数据,因为该组物种难以用少数 DNA 片段区分开<sup>[37]</sup>。

除龙胆属外,在西藏发现了蔓龙胆属的 2 个新种——林芝蔓龙胆(*C. nyingchiensis*)和裂膜蔓龙胆(*C. lobatilimba*)<sup>[45]</sup>。在锡金发现了 *Kuepferia* 属 *K. pringlei* 的 2 个变种,与原变种在植株形态、叶形、褶形态和花数上存在差异<sup>[46]</sup>。双蝴蝶属在中国四川和印度尼西亚分别发现了 2 个新种 *T. mac-*

ulatum 和 *T. tanatorajanense*, 通过形态性状比较和 PCA 分析, 确认了新种在花萼及其裂片、花冠颜色及斑点等与近缘种存在显著区别<sup>[47]</sup>。

## 2 獐牙菜亚族研究进展

### 2.1 獐牙菜亚族内的属间研究

相较于龙胆亚族, 獐牙菜亚族是一个更复杂的大类群。根据 Struwe 等<sup>[1]</sup>的分类系统, 獐牙菜亚族包含 14 个属共 579~608 种, 包括獐牙菜属 (*Swerelia*)、喉毛花属 (*Comastoma*)、假龙胆属 (*Gentianella*)、扁蕾属 (*Gentianopsis*)、花锚属 (*Halenia*)、口药花属 (*Jaeschkea*)、匙叶草属 (*Latouchea*)、肋柱花属 (*Lomatogonium*)、大钟花属 (*Megacodon*)、翼萼蔓属 (*Pterygocalyx*)、黄秦艽属 (*Veratril*)、*Bartonia*、*Frasera* 和 *Obolaria*, 其中 11 个属中国均产, 匙叶草属为中国特有属<sup>[2, 11]</sup>。何廷农等学者沿用了该分类系统, 并增加了獐牙菜亚族新发表的 2 个属, 即辐花属 (*Lomatogoniopsis*)<sup>[48]</sup> 和异型株属 (*Sinoswertia*)<sup>[49]</sup>, 2 属均为中国所特有。因此, 在獐牙菜亚族的 16 个属中, 中国产 13 属, 包含 3 个特有属。

獐牙菜亚族虽在形态上变化多样, 但以花瓣裂片间无褶、花萼裂片间没有萼内膜等特征, 与龙胆亚族易于区分。獐牙菜亚族内分为 2 个类群, 即辐花类 (Rotate group) 和管花类 (Tubular group)<sup>[50]</sup>。辐花类的花冠和花萼辐射对称, 蜜腺裸露或藏于流苏状或管状附属物中; 管花类的花冠和花萼管状, 蜜腺裸露或缺失<sup>[10]</sup>。辐花类包括獐牙菜属、肋柱花属、辐花属和异型株属, 管花类则包括剩下的属。

虽然形态上可将獐牙菜亚族分为 2 个大类群, 但分子系统学研究表明獐牙菜亚族内的多个类群是明显的复系群, 与形态性状差异并不对应<sup>[6, 11-12, 16, 51-54]</sup>。Chassot 等<sup>[52]</sup>结合叶绿体序列和 ITS 序列进行系统发育研究, 表明獐牙菜属与其他近缘属是明显的并系, 其散布在 9 个支系中, 因此推测獐牙菜属是獐牙菜亚族的主干类群, 由此衍生出了其他或单系或并系的近缘属。*Latouchea* 和 *Obolaria* 亲缘关系近, 位于獐牙菜亚族基部<sup>[52]</sup>, 扁蕾属随后分出, 形成单支<sup>[53]</sup>。也有研究认为 *Bartonia* 位于獐牙菜亚族的最基部<sup>[54]</sup>。除去基部类群, 叶绿体序列数据支持獐牙菜亚族植物在系统发育树上形成 3 个主要分支, 獐牙菜属的 *Ophelia* 亚属和獐牙菜亚属各成一支, 另一支包括獐牙菜属、假龙胆属、喉毛花属、肋柱花属、花锚属等类群; 喉毛花属和肋柱花属明显各自聚合, 但仍有部分物种游离于相应

属的聚合支之外<sup>[53-54]</sup>。形态分析表明, 在基部类群中, 种子多有皱、刺或翅, 染色体基数为 13, 而在衍生类群中种子多光滑, 染色体基数小于 13<sup>[51]</sup>。

獐牙菜属是该亚族最大的属, 属下分为 3 个亚属 11 个组, 包含 168 个物种<sup>[11]</sup>。已有的大量研究均表明, 獐牙菜属是一个复系群<sup>[6, 11-12, 16, 51-54]</sup>。王久利<sup>[54]</sup>基于叶绿体片段的系统发育研究表明, 亚属 *Ophelia* 并非单系, 其成员种凌乱地分布在演化树的不同分支上, 个别物种自成一支, 有些物种表现出了与假龙胆属、喉毛花属、花锚属更近的亲缘关系; 亚属 *Poephila* 也与假龙胆属、喉毛花属、肋柱花属、花锚属等聚成一支。

鉴于獐牙菜亚族复杂的系统发育关系, DNA 条形码研究尤为引人注目。孙瑶等<sup>[55]</sup>基于獐牙菜亚族 25 种植物的研究发现, ITS 和 matK 的双条形码组合可准确鉴别物种, 推荐其为獐牙菜亚族的标准条形码。而用 ITS2 序列构建 6 种假龙胆属植物的系统发育树, 可将 6 者完全分开<sup>[56]</sup>。但这些条形码有待用更多的类群进行检验, 因为曾在系统发育树上明确显示为单系群的喉毛花属、扁蕾属和假龙胆属<sup>[12]</sup>, 随着研究物种的增加, 仍有部分物种游离于相应属的聚合支之外<sup>[54]</sup>。

### 2.2 獐牙菜亚族内的属内研究

獐牙菜亚族下的属内研究较少。异型花属仅异型花 1 个种, 基于 ISSR 的群体遗传研究表明, 异型花种内遗传多样性和遗传分化程度高, 可能经历了严重的瓶颈效应, 基因流弱<sup>[57]</sup>。大钟花属的形态特征介于龙胆亚族和獐牙菜亚族之间, 其蜜腺在子房基部, 与龙胆亚族相同; 但花冠裂片间没有褶, 又与獐牙菜亚族相同。分子系统学分析表明大钟花属与獐牙菜亚族的关系更近<sup>[12]</sup>。Ge 等<sup>[58]</sup>用 ISSR 研究了喜马拉雅以东的大钟花居群, 发现其居群间遗传分化程度大, 可能是由于冰期后生境片段化小种群发生遗传漂变所致。

### 2.3 獐牙菜亚族的新类群

在中国福建发现了单花獐牙菜 (*S. subuni flora*), 通过形态描述和分子系统学分析, 确定了该新种的系统发育位置<sup>[59]</sup>。肋柱花属发表了新种——四川肋柱花 (*L. sichuanense*)<sup>[60]</sup> 和 1 个变种——橙黄肋柱花 (*L. rotatum* var. *aurantiacum*)<sup>[61]</sup>, 另将 1 个变种密序肋柱花 (*L. rotatum* var. *floribundum*) 提升为一个独立种短萼肋柱花 (*L. floribundum*)<sup>[61]</sup>, 但对于变种的发表和处理缺乏强有力的证据。因在花色上存在稳定差异, 花锚属发表了卵

萼花锚的一个变型——玉花卵萼花锚<sup>[62]</sup>。

### 3 问题与展望

龙胆族是一个庞大而又复杂的类群,已有的研究在形态、系统发育和群体遗传方面进行了大量的尝试,目前龙胆亚族的系统发育关系已相对清晰,但獐牙菜亚族的系统发育关系中则有大量问题尚未解决,同时两个类群的群体遗传学研究均相对滞后。已有的研究也暴露出一些问题,主要有以下几个方面。

形态性状的准确掌握对分类研究至关重要。龙胆族在性状上的变异很大,在龙胆属和獐牙菜属中尤为明显。不仅仅在叶形、褶形态、花色<sup>[44]</sup>等数量性状上存在连续变化,在花数、叶数等质量性状中也存在较大变异<sup>[35, 41, 46]</sup>。虽然目前 DNA 条形码能准确鉴定到组或少数种<sup>[24, 55-56]</sup>,但随着物种数目的增加,DNA 条形码在龙胆族内尚无法准确鉴定到物种。因此,形态性状依然是龙胆族分类和进化研究的根本基础。对于龙胆族这一变异较大的类群,必须采用基于居群的物种概念<sup>[63]</sup>,在居群水平而不是个体水平考察其性状变异,以便准确把握其分类特征,从而准确鉴别物种。鉴定错误在龙胆族中屡见不鲜,如四川蔓龙胆(*C. tibetica*)<sup>[16]</sup>、翼萼狭蕊龙胆(*M. pterocalyx*)<sup>[16-17]</sup>均出现了鉴定错误后纠正的情况。此外,由于龙胆族的分类历史复杂,学名众多,存在很多异名或无效名,导致在极少数文献中的物种名有误<sup>[64]</sup>,未能在分类学专著<sup>[1-2, 10]</sup>中找到。

发表新类群时应慎之又慎。龙胆族类群具有一定的复杂性,类群的性状变异大,拟发表新种时,如果没有对其近缘种的模式标本和群体标本作充分的了解,没有野外居群考察和分子系统学证据,仓促发表新种容易给该类群分类增加困难。部分新种发表年份较早,仅有形态描述,缺乏分子系统学证据,如蔓龙胆属<sup>[45]</sup>、肋柱花属<sup>[60]</sup>等,应在以后的系统发育研究中应加以验证。部分新类群发表时仅基于植物标本,如变种橙黄肋柱花;而将变种直接提升为一个独立种时<sup>[61]</sup>,缺乏野外居群考察和分子系统学证据,需谨慎对待。在发表新类群时,不仅需要基于居群的、详细的形态描述,也需要确定新类群的系统发育位置,Favre 等<sup>[47]</sup>和 Chen 等<sup>[59]</sup>在这方面提供了较好的范例。此外,由于龙胆族广布全世界,在发表新类群时,应先充分了解世界范围内近缘类群的

特征,而不能仅仅局限于当地或国内。如在台湾发表的特有种 *G. tarokoensis*<sup>[65]</sup>,其与菲律宾的 *G. luzoniensis* 非常类似,区别仅在于其花冠中部有斑点,因此在何廷龙系统中将其处理为变种 *G. luzoniensis* var. *tarokensis*<sup>[10]</sup>。

单拷贝核基因有助于解析龙胆族复杂的系统发育关系。单拷贝核基因在分子系统学中具有重要价值,相较于普通核基因,其可减少旁系同源基因的影响<sup>[66]</sup>。由于植物基因组存在大量重复基因,导致筛选单拷贝核基因的难度较大<sup>[67]</sup>。但随着高通量测序技术的发展,在全基因组水平开发大量单拷贝核基因已经可以实现<sup>[68-69]</sup>,并在多个类群的系统发育研究中得到运用<sup>[70]</sup>。然而,龙胆族中尚无单拷贝核基因的研究。獐牙菜亚族在分类上尚存在大量问题,目前多个属的单系性尚未确定,反映出该类群复杂的进化过程。因此,对于快速分化成种的类群如龙胆族尤其是獐牙菜亚族,为解决其系统发育关系,大量的单拷贝核基因应得到广泛的应用。由于叶绿体数据和核基因数据构建的系统发育树往往并不一致<sup>[51]</sup>,因此两者的整合分析尤为重要。同时,对于属内或组内的近缘类群,种群遗传学能从更深层次解析其系统关系和进化过程。

此外,应关注杂交和多倍化在龙胆族进化中的作用。杂交和多倍化是物种形成的重要方式之一,尤其是在青藏高原地区<sup>[71]</sup>。龙胆族物种在自然界的杂交较为普遍,已发现并确认自然杂交在多个物种间存在<sup>[72]</sup>。多倍化在龙胆族中非常普遍,甚至在一个物种的不同居群间也存在倍性差异,如线叶龙胆<sup>[10]</sup>。然而,目前有核型与倍性资料的物种只占龙胆族物种的一小部分<sup>[10, 73-74]</sup>,而对于居群水平的倍性研究则更少。

龙胆族植物多分布于山岳地区,往往交通不便、环境恶劣,给野外工作带来了挑战;同时该类群多为晚花植物,种子采集不便,核型与倍性研究存在客观困难。但为更好地理解该类群的进化过程,种群的形态特征和核型与倍性等基础资料非常重要。前人已做了大量优秀的工作,这些既是我们研究工作的重要基础,也是我们研究的榜样。随着高通量测序技术的日益普及,应在扎实做好基础资料收集的基础上,积极运用新的技术手段,为龙胆族的分类和进化研究注入新的活力。

**致谢:**感谢青海民族大学王久利博士对文章提出的修改意见。

参考文献：

[1] STRUWE L, KADEREIT JW, KLACKENBERG J, *et al.* Systematics, character evolution, and biogeography of Gentianaceae, including a new tribal and subtribal classification [M]. In: STRUWE L, ALBERT VA. *Gentianaceae—Systematics and Natural History*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002: 21-309.

[2] HO T N, PRINGLE JS. Gentianaceae[M]// In: WU Z Y, RAVEN PH, *Flora of China*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden, 1995: 16.

[3] 孙大川. 龙胆族花粉形态与系统演化的研究[D]. 西宁:中国科学院西北高原生物研究所, 1996.

[4] NILSSON S. Gentianaceae: a review of palynology [M]// STRUWE L, ALBERT V A (eds). *Gentianaceae*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002: 377-497.

[5] 陈世龙, 何廷龙, 刘建全, 等. 蔓龙胆属及其相关类群的花部解剖学研究[J]. 高原生物集刊, 1999, **14**: 35-46.

CHEN S L, HE T N, LIU J Q, *et al.* Studies on floral anatomy of *Crawfurdia* Wall. and its related taxa (Gentianaceae) [J]. *Acta Biological Plateau Sinica*, 1999, **14**: 35-46.

[6] 薛春迎. 龙胆科獐牙菜亚族一些关键系统学问题的研究[D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所, 2003.

[7] BOUMAN F, COBB L, DEVENTE N, *et al.* The seeds of Gentianaceae[M]//STRUWE L, ALBERT V A. *Gentianaceae*. Cambridge: Cambridge University Press, : 498-572.

[8] 陈世龙, 何廷农. 双蝴蝶属和蔓龙胆属(龙胆科)种子表面特征的研究[J]. 西北植物学报, 2002, **22**(1): 37-42.

CHEN S L, HE T N. Surface features of seeds in *Tripterospermum* and *Crawfurdia* (Gentianaceae) [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, **22**(1): 37-42.

[9] 刘建全, 何廷农. 喉毛花属(龙胆科)植物的染色体特征及其系统学意义[J]. 高原生物集刊, 2002, **14**: 15-23.

LIU J Q, HE T L. Chromosomal characteristics of *Comastoma* (Gentianaceae) and their systematic significance[J]. *Acta Biological Plateau Sinica*, 2002, **14**: 35-46.

[10] HO TN, LIU SW. A Worldwide Monograph of *Gentiana*[M]. Beijing: Science Press, 2001: 116-129.

[11] HO TN, LIU SW. A worldwide monograph of *Swertia* and its allies[M]. Beijing: Science Press, 2015.

[12] YUAN Y M, KÜPFER P. Molecular phylogenetics of the subtribe Gentianinae (Gentianaceae) inferred from the sequences of internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1995, **196** (3-4): 207-226.

[13] HO T N, CHEN S L, LIU S W. *Metagentiana*, a new genus of Gentianaceae[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2002, **43**: 83-91.

[14] 陈生云, 陈世龙, 夏 涛, 等. 用 nrDNA ITS 序列探讨狭蕊龙胆属及其近缘属(龙胆科)的系统发育[J]. 植物分类学报, 2005, **43**(6): 491-502.

CHEN S Y, CHEN S L, XIA T, *et al.* Phylogeny of *Metagentiana* and related genera (Gentianaceae) inferred from nuclear ribosomal ITS sequences [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2005, **43**(6): 491-502.

[15] CHEN S Y, XIA T, WANG Y J, *et al.* Molecular systematics and biogeography of *Crawfurdia*, *Metagentiana* and *Tripterospermum* (Gentianaceae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences[J]. *Annals of Botany*, 2005, **96** (3): 413-424.

[16] FAVRE A, YUAN Y M, KÜPFER P, *et al.* Phylogeny of subtribe Gentianinae (Gentianaceae): Biogeographic inferences despite limitations in temporal calibration points[J]. *Taxon*, 2010, **59**(6): 1701-1711.

[17] FAVRE A, MATUSZAK S, SUN H, *et al.* Two new genera of Gentianinae (Gentianaceae): *Sinogentiana* and *Kuepferia* supported by molecular phylogenetic evidence[J]. *Taxon*, 2014, **63**(2): 342-354.

[18] MATUSZAK S, FAVRE A, SCHNITZLER J, *et al.* Key innovations and climatic niche divergence as drivers of diversification in subtropical Gentianinae in southeastern and eastern Asia[J]. *American Journal of Botany*, 2016, **103**(5): 899-911.

[19] MATUSZAK S, MUELLNER-RIEHL A N, SUN H, *et al.* Dispersal routes between biodiversity hotspots in Asia: the case of the mountain genus *Tripterospermum* (Gentianinae, Gentianaceae) and its close relatives[J]. *Journal of Biogeography*, 2016, **43**(3): 580-590.

[20] 吴征镒, 孙 航, 周浙昆, 等. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2010: 346-349.

[21] FAVRE A, MICHALAK I, CHEN C, *et al.* Out-of-Tibet: the spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae)[J]. *Journal of Biogeography*, 2016, **43**(10): 1967-1978.

[22] SUN S S, FU P C, ZHOU X J, *et al.* The complete plastome sequences of seven species in *Gentiana* sect. *Kudoa* (Gentianaceae): insights into plastid gene loss and molecular evolution[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, **9**: 493.

[23] MISHIBA K I, YAMANE K, NAKATSUKA T, *et al.* Genetic relationships in the genus *Gentiana* based on chloroplast DNA sequence data and nuclear DNA content[J]. *Breeding Science*, 2009, **59**(2): 119-127.

[24] LIU J, YAN H F, GE X J. The use of DNA barcoding on recently diverged species in the genus *Gentiana* (Gentianaceae) in China[J]. *PLoS One*, 2016, **11**(4): e0153008.

[25] NI L, ZHAO Z, XU H, *et al.* The complete chloroplast genome of *Gentiana straminea* (Gentianaceae), an endemic species to the Sino-Himalayan subregion[J]. *Gene*, 2016, **577** (2): 281-288.

[26] NI L, ZHAO Z, XU H, *et al.* Chloroplast genome structures in *Gentiana* (Gentianaceae), based on three medicinal alpine plants used in Tibetan herbal medicine[J]. *Current Genetics*, 2017, **63**(2): 241-252.

[27] WANG X F, YANG N, SU J, *et al.* The complete chloroplast genome of *Gentiana macrophylla* [J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2017, **2**(2): 395-396.

[28] ZHOU T, WANG J, JIA Y, *et al.* Comparative chloroplast genome analyses of species in *Gentiana* section *Cruciata* (Gentianaceae) and the development of authentication markers[J]. In-

- ternational Journal of Molecular Sciences, 2018, **19**(7): 1 962.
- [29] FU P C, ZHANG Y Z, GENG H M, *et al.* The complete chloroplast genome sequence of *Gentiana lawrencei* var. *farreri* (Gentianaceae) and comparative analysis with its congeneric species[J]. *PeerJ*, 2016, **4**: e2540.
- [30] 张小兰, 葛学军, 刘建全, 等. 粗茎秦艽与西藏秦艽(龙胆科)种间的形态学、染色体与分子界定[J]. 植物分类学报, 2006, **44**(6): 627-640.
- ZHANG X L, GE X J, LIU J Q, *et al.* Morphological, karyological and molecular delimitation of two gentians: *Gentiana crassicaulis* versus *G. tibetica* (Gentianaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2006, **44**(6): 627-640.
- [31] ZHANG X L, WANG Y J, GE X J, *et al.* Molecular phylogeny and biogeography of *Gentiana* sect. *Cruciata* (Gentianaceae) based on four chloroplast DNA datasets[J]. *Taxon*, 2009, **58**(3): 862-870.
- [32] LU Z, CHEN P, BAI X, *et al.* Initial diversification, glacial survival, and continuous range expansion of *Gentiana straminea* (Gentianaceae) in the Qinghai-Tibet plateau[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2015, **62** (1 119): 219-228.
- [33] 孟杰, 陈兴福, 宋九华, 等. 龙胆属秦艽组植物分类与鉴别研究进展[J]. 中草药, 2013, **44**(16): 2 330-2 335.
- MENG J, CHEN X F, SONG J H, *et al.* Research progress in classification and identification of sect. *Cruciata* Gaudin in *Gentiana* (Tourn.) L. [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2013, **44**(16): 2 330-2 335.
- [34] FU P C, YA H Y, LIU Q W, *et al.* Out of refugia: population genetic structure and evolutionary history of the alpine medicinal plant *Gentiana lawrencei* var. *farreri* (Gentianaceae) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2018, **9**: 564.
- [35] 郑斌. 龙胆属头花组和多枝组的分类学研究——兼论《湖北植物志》中两种龙胆的分类学地位[D]. 武汉: 中国科学院武汉植物园, 2017.
- [36] ZHANG X L, YUAN Y M, GE X J. Genetic structure and differentiation of *Gentiana atunsiensis* WW Smith and *G. striolata* TN Ho (Gentianaceae) as revealed by ISSR markers [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2007, **154** (2): 225-232.
- [37] YUAN Y M, KÜPFER P. The monophyly and rapid evolution of *Gentiana* sect. *Chondrophyllae* Bunge s. l. (Gentianaceae): evidence from the nucleotide sequences of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1997, **123**(1): 25-43.
- [38] DIADEMA K, BRETAGNOLLE F, AFFRE L, *et al.* Geographic structure of molecular variation of *Gentiana ligustica* (Gentianaceae) in the Maritime and Ligurian regional hotspot, inferred from ITS sequences[J]. *Taxon*, 2005, **54**(4): 887-894.
- [39] KROPF M, COMES H P, KADEREIT J W. Long-distance dispersal vs vicariance: the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada[J]. *The New Phytologist*, 2006, **172**(1): 169-184.
- [40] CHRISTE C, CAETANO S, AESCHIMANN D, *et al.* The intraspecific genetic variability of siliceous and calcareous *Gentiana* species is shaped by contrasting demographic and recolonization processes[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2014, **70**: 323-336.
- [41] 于景华, 何浩, 张宝友, 等. 中国内蒙古龙胆属一新种——兴安龙胆 (*Gentiana hsinganica*) [J]. 植物研究, 2012, **32**(1): 1-3.
- YU J H, HE H, ZHANG B Y, *et al.* A new species of *Gentiana* L. - *G. hsinganica* from Inner Mongolica, China[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2012, **32**(1): 1-3.
- [42] ANILKUMAR K A, KUMAR K P, UDAYAN P S. *Gentiana kurumbae*, a new species of Gentianaceae from the Western Ghats of Kerala, India[J]. *Taiwania*, 2015, **60**(2): 81-85.
- [43] 杨少永, 杜凡, 王娟. 龙胆属 1 新种——纤茎龙胆[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2008, **28**(5): 1-2.
- YANG S Y, DU F, WANG J. A new species of genus *Gentiana*-*Gentiana gracilis* [J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 2008, **28**(5): 1-2.
- [44] 朱强, 李志刚, 宋景景, 等. 假水生龙胆一新变种——白花假水生龙胆[J]. 西北植物学报, 2011, **31**(10): 2 129-2 130.
- ZHU Q, LI Z G, SONG J J, *et al.* *Gentiana pseudo-aquatica* var. *albiflora* —A new variety of Gentianaceae from Ningxia of China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, **31**(10): 2 129-2 130.
- [45] 郑维列, 姚淦. 西藏蔓龙胆属(龙胆科)二新种[J]. 植物分类学报, 1998, **36**(5): 452-462.
- ZHENG W L, YAO K. Two new species of *Crawfordia* (Gentianaceae) from Xizang (Tibet), China[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1998, **36**(5): 452-462.
- [46] MAITY D, DEY S K, FAVRE A. Two new varieties of *Kuepferia pringlei* (Gentianaceae) from Sikkim Himalaya[J]. *Nordic Journal of Botany*, 2016, **34**(5): 578-583.
- [47] FAVRE A, MATUSZAK S, MUELLNER-RIEHL AN. Two new species of the Asian genus *Tripterospermum* (Gentianaceae) [J]. *Systematic Botany*, 2013, **38**: 224-234.
- [48] 何廷农, 刘尚武. 辐花属——龙胆科一新属[J]. 中国科学院大学学报, 1980, **18**(4): 466-468.
- HE T N, LIU S W. *Lomatogoniopsis* T. N. Ho et S. W. Liu—A new genus of Gentianaceae[J]. *Journal of University of Chinese Academy of Sciences*, 1980, **18**(4): 466-468.
- [49] 何廷农, 刘尚武, 刘建全. 青藏高原一新特有属: 异型株属及其传粉模式[J]. 植物分类与资源学报, 2013, **35**(3): 393-400.
- HE T N, LIU S W, LIU J Q. A new Qinghai-Tibet Plateau endemic genus *Sinoswertia* and its pollination mode[J]. *Plant Diversity and Resource*, 2013, **35**(3): 393-400.
- [50] SMITH H. Notes on Gentianaceae[J]. *Notes of Royal Botany Garden Edinburgh*, 1965, **26**(2): 237-258.
- [51] CHASSOT P, NEMOMISSA S, YUAN Y M, *et al.* High paraphyly of *Swertia* L. (Gentianaceae) in the Gentianella-lineage as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2001, **229**(1-2): 1-21.

[52] LIU J Q, CHEN Z D, LU A M. A preliminary analysis of the phylogeny of the Swertiinae (Gentianaceae) based on ITS data[J]. *Israel Journal of Plant Sciences*, 2001, **49**(4): 301-308.

[53] 郝厚诚, 孙 瑶, 薛春迎. 基于 ITS 和 matK 序列的獐牙菜亚族(龙胆科龙胆族)分子系统学[J]. *植物分类与资源学报*, 2014, **36**(2): 145-156.

XI H C, SUN Y, XUE C Y. Molecular phylogeny of Swertiinae (Gentianaceae-Gentianeae) based on sequence data of ITS and matK[J]. *Plant Diversity and Resources*, 2014, **36**(2): 145-156.

[54] 王久利. 异型花及其近缘类群的分子系统学研究[D]. 西宁: 中国科学院西北高原生物研究所, 2018.

[55] 孙 瑶, 郝厚诚, 薛春迎. 獐牙菜亚族植物 DNA 条形码研究[J]. *华中师范大学学报(自然科学版)*, 2013, **47**(4): 551-557.

SUN Y, XI H C, XUE C Y. DNA barcoding of plants of Swertiinae[J]. *Journal of Central China Normal University (Natural Sciences)*, 2013, **47**(4): 551-557.

[56] 李振华, 龙 平, 朱 虹, 等. 基于 ITS<sub>2</sub> 序列鉴定 6 种假龙胆属及 3 种近缘属植物[J]. *中国现代中药*, 2014, **16**(9): 724-729.

LI Z H, LONG P, ZHU H, *et al.* Molecular identification of six kinds of *Gentianella* plants based on ITS<sub>2</sub> sequence[J]. *Modern Chinese Medicine*, 2014, **16**(9): 724-729.

[57] YANG L C, ZHOU G Y, CHEN G C. Genetic diversity and population structure of *Swertia tetraptera* (Gentianaceae), an endemic species of Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2011, **39**(4-6): 302-308.

[58] GE X J, ZHANG L B, YUAN Y M, *et al.* Strong genetic differentiation of the East-Himalayan *Megacodon stylophorus* (Gentianaceae) detected by inter-simple sequence repeats (ISSR) [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2005, **14**(4): 849-861.

[59] CHEN B H, WANG J L, CHEN S L. *Swertia subuniflora* (Gentianaceae), a new species from Fujian, China[J]. *Phytotaxa*, 2016, **280**(1): 36-44.

[60] 祝正银. 四川肋柱花属(龙胆科)一新种[J]. *广西植物*, 2000, **20**(4): 323-324.

ZHU Z Y. A new species of *Lomatogonium* (Gentianaceae) from Sichuan[J]. *Guihaia*, 2000, **20**(4): 323-324.

[61] 赵一之. 内蒙古肋柱花属植物分类及其地理分布研究[J]. *植物研究*, 2004, **24**(1): 7-8.

ZHAO Y Z. The research on classification and geographical distribution of *Lomatogonium* in Inner Mongolia[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2004, **24**(1): 7-8.

[62] 曹 倩, 付鹏程, 王久利, 等. 花锚属一新变型——玉花卵萼花锚[J]. *西北植物学报*, 2018, **38**(12): 2 334-2 335.

CAO Q, FU P C, WANG J L, *et al.* A new form of the genus *Halenia* (Gentianaceae) in Sichuan, China[J]. *Acta Botanica Borreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(12): 2 334-2 335.

[63] 洪德元. 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念[J]. *生物多样性*, 2016, **24**(9): 979-999.

HONG D Y. Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept[J]. *Biodiversity Science*, 2016, **24**(9): 979-999.

[64] 努尔巴衣·阿不都沙勒克, 买热木尼沙·艾孜则. 新疆龙胆属植物及其地理分布[J]. *干旱区研究*, 2000, **17**(2): 42-49.

NURBAY · ABDUSALIH, MIIRNISA · EZIZ. The research and geographical distribution of *Gentiana* in Xinjiang [J]. *Arid Zone Research*, 2000, **17**(2): 42-49.

[65] CHEN C H, WANG J C. Revision of the genus *Gentiana* L. (Gentianaceae) in Taiwan[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 1999, **40**: 9-38.

[66] DUARTE J M, WALL P K, EDGER P P, *et al.* Identification of shared single copy nuclear genes in *Arabidopsis*, *Populus*, *Vitis* and *Oryza* and their phylogenetic utility across various taxonomic levels [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2010, **10**(1): 61.

[67] SOLTIS D E, ALBERT V A, LEEBENS-MACK J, *et al.* Polyploidy and angiosperm diversification[J]. *American Journal of Botany*, 2009, **96**(1): 336-348.

[68] LEMMON A R, LEMMON E M. High-throughput identification of informative nuclear loci for shallow-scale phylogenetics and phylogeography[J]. *Systematic Biology*, 2012, **61**(5): 745-761.

[69] LEMMON E M., LEMMON A R. High-throughput genomic data in systematics and phylogenetics[J]. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2013, **44**(1): 99-121.

[70] BOGARÍN D, PÉREZ-ESCOBAR O A, GROENENBERG D, *et al.* Anchored hybrid enrichment generated nuclear, plastid and mitochondrial markers resolve the *Lepanthes horrida* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) species complex[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2018, **129**: 27-47.

[71] WEN J, ZHANG J Q, NIE Z L, *et al.* Evolutionary diversifications of plants on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Frontiers in Genetics*, 2014, **5**(4): 1-16.

[72] LI X J, WANG L Y, YANG H L, *et al.* Confirmation of natural hybrids between *Gentiana straminea* and *G. siphonantha* (Gentianaceae) based on molecular evidence[J]. *Frontiers of Biology in China*, 2008, **3**(4): 470-476.

[73] YUAN Y M. Karyological studies on *Gentiana* section *Crucitata* Gaudin (Gentianaceae) from China [J]. *Caryologia*, 1993, **46**(2-3): 99-114.

[74] YUAN Y M, KÜPFER P, ZELTNER L. Chromosomal evolution of *Gentiana* and *Jaeschkea* (Gentianaceae), with further documentation of chromosome data for 35 species from western China[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1998, **210**: 231-247.

(编辑:潘新社)