

西藏红景天属一新变种——嘉黎红景天

汪 豪^{1,2}, 兰小中³, 邓洪平^{1,2*}

(1 西南大学 生命科学学院 资源植物保护与种质创新重庆市重点实验室, 重庆北碚 400715; 2 重庆市科学技术研究院低碳与生态环保研究中心, 重庆 401123; 3 西藏农牧学院 药用植物研究中心, 西藏林芝 860000)

摘 要: 全国第四次中药资源普查于西藏自治区嘉黎县、芒康县调查中, 在海拔 4 000~5 000 m 灌木丛的石灰岩上发现了一种红景天属植物, 该种在形态上与矮生红景天 [*Rhodiola humilis* (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu] 较近, 但花序顶端伞房状、花茎约 7~13 枝, 基生叶先端锐尖, 萼片长三角形, 叶片和萼片先端具深粉红色浅囊等独有的特征, 与后者不同。分子生物学证据表明, 与矮生红景天 (*R. humilis*) 和异鳞红景天 [*Rhodiola smithii* (Hamet) S. H. Fu] 近缘。基于形态学与分子生物学证据, 特将它描述为矮生红景天 (*R. humilis*) 新变种, 命名为嘉黎红景天 [*Rhodiola humilis* (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu var. *jialiensis* H. Wang, X. Z. Lan & H. P. Deng]。

关键词: 红景天属; 嘉黎红景天; 新变种; 西藏

中图分类号: Q949.751.1 文献标志码: A

A New Variety of *Rhodiola* in Tibet——*Rhodiola humilis* (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu var. *jialiensis* H. Wang, X. Z. Lan & H. P. Deng

WANG Hao^{1,2}, LAN Xiaozhong³, DENG Hongping^{1,2*}

(1 Chongqing Key Laboratory of Plant Resource Conservation and Germplasm Innovation, Institute of Resources Botany, School of Life Sciences, Southwest University, Beibei, Chongqing 400715, China; 2 Chongqing Research Center for Low Carbon and Ecological Environment, Chongqing Academy of Science & Technology, Chongqing 401123, China; 3 Medicinal Plants Research Center, Tibet Agriculture and Animal Husbandry University, Nyingchi, Tibet 860000, China)

Abstract: By the fourth survey of Chinese medicinal resources in Jiali County and Mangkang County of Tibet Autonomous Region, a *Rhodiola* plant was discovered on the limestone of bushes at an altitude 4 000–5 000 m, which is morphologically similar to *Rhodiola humilis* (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu, but it is unique characteristics in inflorescence aterminal cymose, flowering stems closed to 7–13 branches, caudex leaves apex acute, sepals long triangular, apex organs of leaves and sepals dark pink finely mammilla, et. al, which is not same as *R. humilis*. Molecular biology evidence indicates that phylogeny is associated with *R. humilis* and *Rhodiola smithii* (Hamet) S. H. Fu. Based on morphological and molecular biological evidence, we described it as a new variety, named *Rhodiola humilis* (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu var. *jialiensis* H. Wang, X. Z. Lan & H. P. Deng.

Key words: *Rhodiola*; *Rhodiola humilis* (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu var. *jialiensis* H. Wang, X. Z. Lan & H. P. Deng; new variety; Tibet

收稿日期: 2019-05-29; 修改稿收到日期: 2019-11-20

基金项目: 科技部国家科技基础平台国家标本平台——教学标本子平台运行服务资助项目(2005DKA21403-JK); 中央本级重大增减支项目(2060302); 国家自然科学基金(81660628)

作者简介: 汪 豪(1994—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物系统进化与保护生物学研究。E-mail: 956419550@qq.com

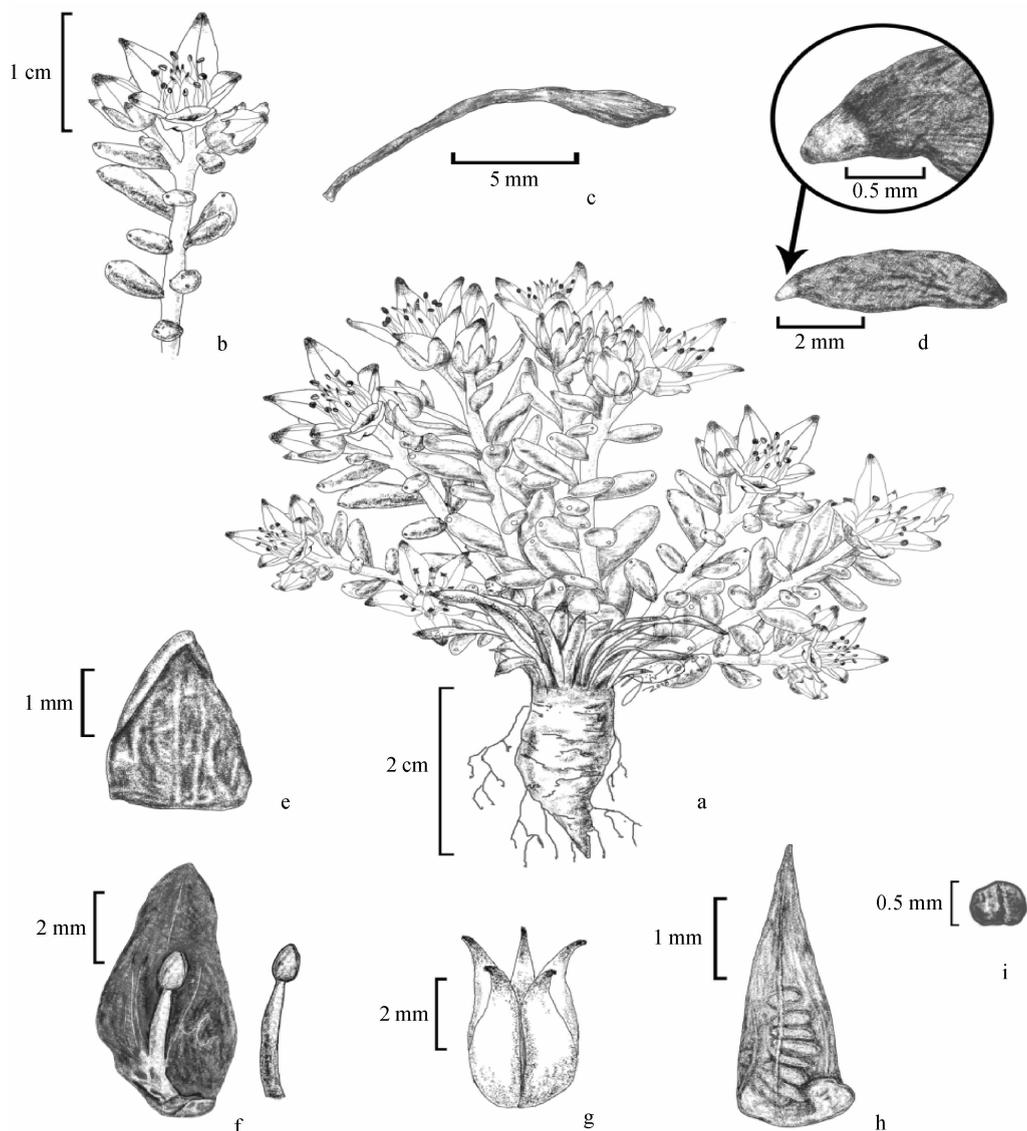
* 通信作者: 邓洪平, 博士生导师, 教授, 主要从事植物系统进化与保护生物学研究。E-mail: denghp@swu.edu.cn

红景天为景天科红景天属(*Rhodiola* L.)多年生草本或亚灌木植物,以全草或根、根茎入药^[1]。全世界约 96 种,主要分布于喜马拉雅山脉中部到青藏高原和欧洲阿尔卑斯山的高山地区,中国有 73 种 2 亚种 7 变种,约占世界红景天种质资源总量的 80%,分布于东北、华北、西北及西南,除少数种生长于海拔 2 000 m 左右的高山草地、林下灌丛或沟旁岩石附近,大部分种生长在海拔约 3 500~5 000 m 的砾石坡或山谷岩石(石灰岩和花岗岩)上^[2-3],其中西藏约有 32 种,2 变种^[4-5]。2013~2015 年全国第

四次中药资源普查西藏自治区野外调查中,在西藏嘉黎县和芒康县发现了一种红景天属植物。通过查阅相关文献^[2-9]、结合野外记录、形态学拍照和比较及分子生物学证据分析等,特将它描述为矮生红景天一新变种。

1 嘉黎红景天 (新变种,图 1、2)

Rhodiola humilis (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu var. *jialiensis* H. Wang, X. Z. Lan & H. P. Deng, var. nov. (Figs. 1, 2)



a. 植株; b. 花序; c. 基生叶; d. 茎生叶(圆圈内为先端浅囊); e. 萼片; f. 花瓣及雄蕊; g. 心皮 5 数; h. 心皮; i. 鳞片

图 1 嘉黎红景天手绘图

a. Plant; b. Inflorescence; c. Caudex leaf; d. Stem leaf (the apex finely mammilla was shown in the circle);
e. Sepal; f. Petal and stamens; g. Five carpels; h. Carpel; i. Squamule

Fig. 1 Hand drawing of *R. humilis* var. *jialiensis*

Similar to *Rhodiola humilis* (HK. f. et Thoms.) S. H. Fu, with difference in that inflorescence a terminal cymose or single, the number of flowering stems more than that of *R. humilis* and closed to 7–13 branches, caudex leaves apex acute, sepals long triangular, apex organs of leaves and sepals dark pink finely mammilla.

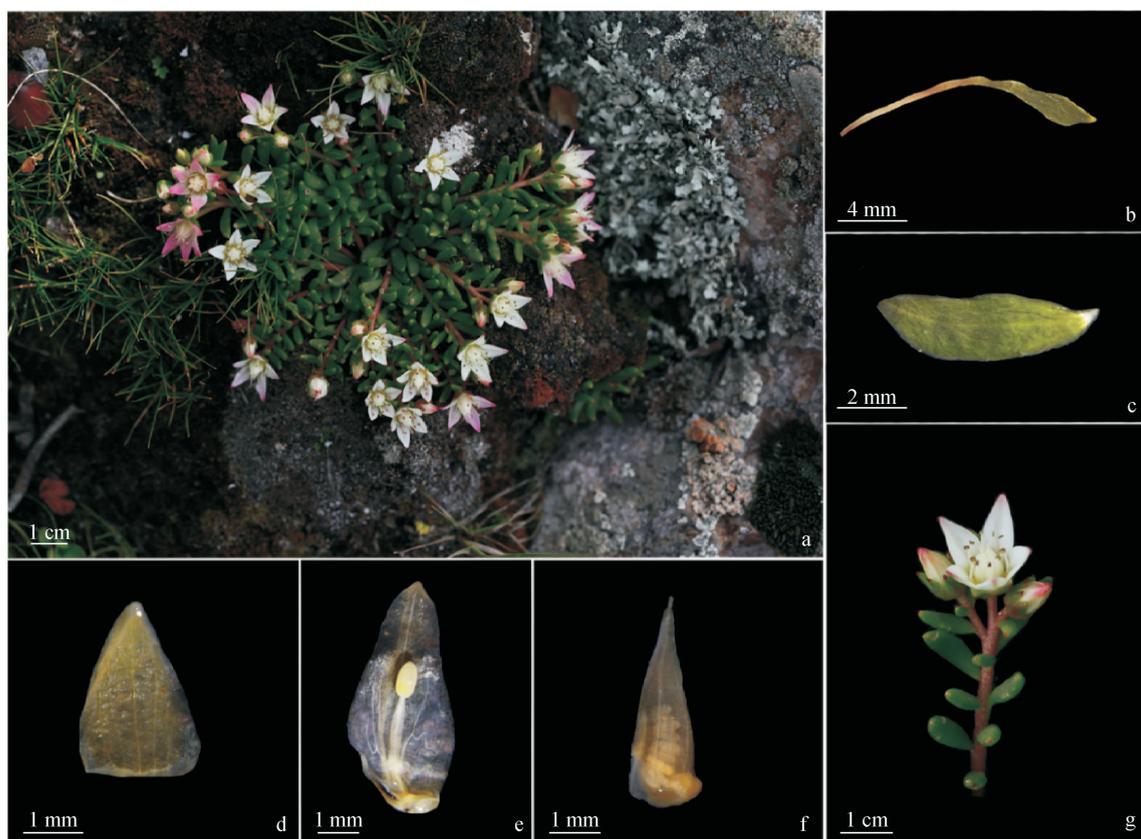
新变种与原变种矮生红景天(*R. humilis*)相近似,但花序顶端伞房状或稀单生、花茎约 7~13 枝,基生叶先端锐尖,萼片长三角形,叶片和萼片先端具深粉红色浅囊等特征而区别于后者。

China. Tibet (西藏): Jiali County (嘉黎县), Aza Town (阿扎镇), alt. 4 479. 1 m, In the shrubland (林下灌丛中), 2014-08-05, X. Z. Lan (兰小中) 542422140805227LY (Holotype in SWNTU); Mangkang County (芒康县), Cuowa Town (措瓦镇), alt. 4 097. 2 m, 2013-08-04, X. Z. Lan (兰小

中) 542129130804213LY (Paratype in SWNTU)。采集位置见图 3。

2 分子生物学证据

为了使分类数据充分、可信、可靠,对嘉黎红景天和原变种矮生红景天,以及相关类群进行 ITS 分子证据分析。采用生工植物 DNA 提取试剂盒(离心柱型)提取标本叶片 DNA,核糖体 DNA 中的内转录间隔区(ITS)用正向引物 ITS1,反向引物 ITS4^[10]扩增。PCR 程序设定为 94 °C 预变性 4 min,94 °C 变性 1 min,53 °C 退火 1 min,72 °C 延伸 1 min,24 个循环,72 °C 再延伸 8 min^[11]。扩增产物通过 UV 凝胶成像仪观察,并由 Sangon Biotech(中国上海)完成测序。为阐明新变种的系统分类地位,基于近期发表的论文^[12],我们选择了内类群为红景天属的 53 个种(含新变种)与来自景天属的堪察加费菜 [*Phedimus kamtschaticus* (Fischer) t Hart] 作为



a. 生境; b. 基生叶; c. 茎生叶; d. 萼片; e. 花瓣及雄蕊; f. 心皮; g. 花序

图 2 嘉黎红景天生境及各部位

a. Habitat; b. Caudex leaf; c. Stem leaf; d. Sepal; e. Petal and stamen; f. Carpel; g. Inflorescence

Fig. 2 Habitat and diverse tissues of *R. humilis* var. *jialiensis*

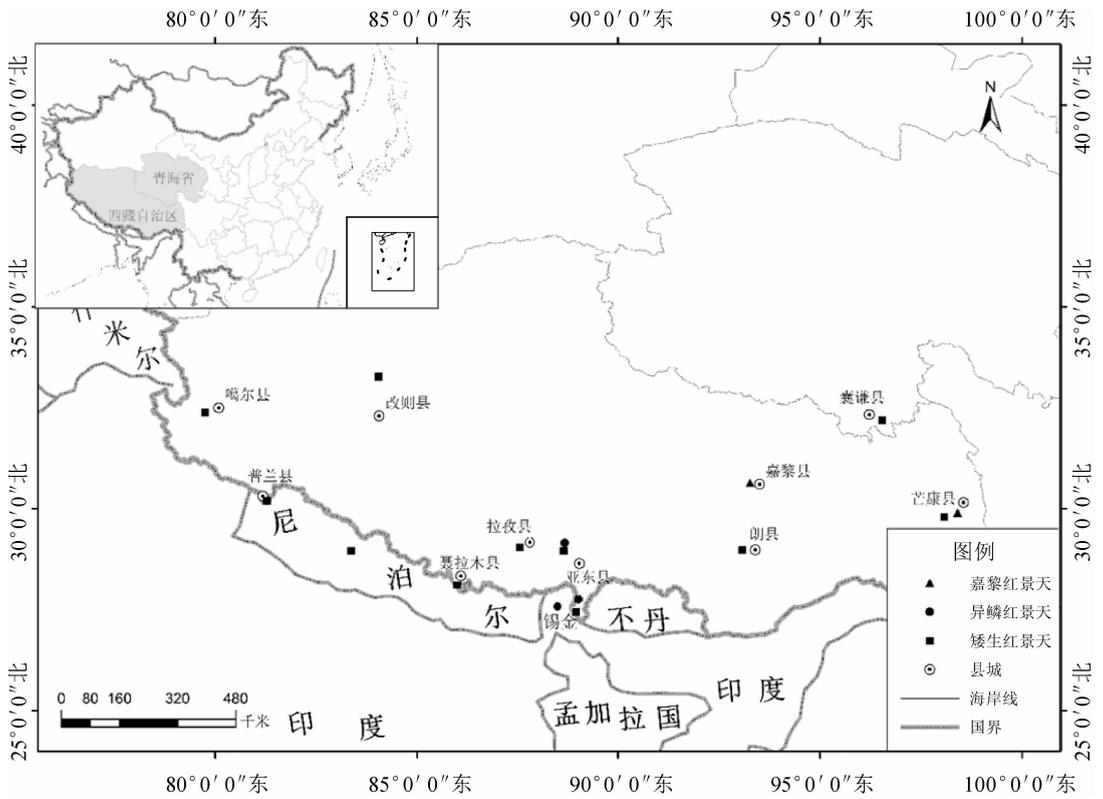


图 3 嘉黎红景天与近缘种分布图

Fig. 3 Distribution map of *R. humilis* var. *jialiensis* and related species

表 1 物种名称、采集地和 GenBank 分类号、登录号

Table 1 Collecting species name, place and GenBank taxon numbers and accession numbers used in this study

种名 Species	采集地 Source locality	分类号 Taxon No.	登录号 Accession No.	碱基数 Base pairs/bp
背药红景天 <i>R. hobsonii</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442773	KF113701	605
矮生红景天 <i>R. humilis</i>	中国 西藏 Tibet, China	203006	KF113702	605
异鳞红景天 <i>R. smithii</i>	中国 西藏 Tibet, China	1168312	KF113724	605
四轮红景天 <i>R. prainii</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442778	KF113711	605
托花红景天 <i>R. stapfii</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442783	KF113726	605
柱花红景天 <i>R. semenovii</i>	吉尔吉斯斯坦 Kyrgyzstan	666566	JQ228603	599
小丛红景天 <i>R. dumulosa</i>	中国 北京 Beijing, China	203002	KF113693	606
长鳞红景天 <i>R. gelida</i>	中国 新疆 Xinjiang, China	1439918	KJ569933	612
四裂红景天 <i>R. quadrifida</i>	中国 青海 Qinghai, China	487764	KF113714	605
粗糙红景天 <i>R. scabrada</i>	中国 四川 Sichuan, China	1442780	KF113720	605
优秀红景天 <i>R. nobilis</i>	中国 西藏 Tibet, China	203011	KF113708	605
短柄红景天 <i>R. brevipetiolata</i>	中国 四川 Sichuan, China	1442765	KF113686	606
西藏红景天 <i>R. tibetica</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442785	KF113728	605
长鞭红景天 <i>R. fastigiata</i>	中国 西藏 Tibet, China	203003	KF113695	605
黄芩红景天 <i>R. litwinowii</i>	中国 新疆 Xinjiang, China	1529567	KJ569942	609
喜马红景天 <i>R. himalensis</i>	中国 西藏 Tibet, China	203005	KF113700	605
西川红景天 <i>R. alsia</i>	中国 青海 Qinghai, China	627969	KF113683	606
美花红景天 <i>R. calliantha</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442766	KF113688	605
红景天 <i>R. rosea</i>	加拿大 新不伦瑞克 New Brunswick, Canada	203015	KF113716	605

续表 1 Continued Table 1

	种名 Species	采集地 Source locality	分类号 Taxon No.	登录号 Accession No.	碱基数 Base pairs/bp
	库页红景天 <i>R. sachalinensis</i>	中国 吉林 Jilin, China	265354	KF113718	605
	大花红景天 <i>R. crenulata</i>	中国 西藏 Tibet, China	242839	KF113691	605
	齿叶红景天 <i>R. serrata</i>	中国 西藏 Tibet, China	203016	KF113721	605
	异齿红景天 <i>R. heterodonta</i>	中国 西藏 Tibet, China	203004	KF113699	605
	根出红景天 <i>R. cretinii</i>	尼泊尔 Nepal	203001	AB088588	670
	狭叶红景天 <i>R. kirilowii</i>	中国 北京 Beijing, China	203008	KF113705	605
	紫绿红景天 <i>R. purpureoviridis</i>	中国 西藏 Tibet, China	203013	KF113712	605
	异色红景天 <i>R. discolor</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442768	KF113692	608
	柴胡红景天 <i>R. bupleuroides</i>	中国 西藏 Tibet, China	202997	KF113687	605
	粗茎红景天 <i>R. wallichiana</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442787	KF113730	604
	宽果红景天 <i>R. eurycarpa</i>	中国 甘肃 Gansu, China	1442769	KF113694	605
	大果红景天 <i>R. macrocarpa</i>	中国 四川 Sichuan, China	203009	KF113707	605
	云南红景天 <i>R. yunnanensis</i>	中国 云南 Yunnan, China	203019	KF113731	599
	菱叶红景天 <i>R. henryi</i>	中国 陕西 Shannxi, China	1442772	KF113698	610
	长圆红景天 <i>R. forrestii</i>	中国 云南 Yunnan, China	1442770	KF113696	596
	裂叶红景天 <i>R. sinuata</i>	中国 云南 Yuannan, China	203017	KF113723	605
内类群 Ingroup	巴塘红景天 <i>R. tieghemii</i>	中国 四川 Sichuan, China	1442786	KF113729	606
	圣地红景天 <i>R. sacra</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442779	KF113719	605
	互生红景天 <i>R. alterna</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442763	KF113684	606
	菊叶红景天 <i>R. chrysanthemi folia</i>	中国 西藏 Tibet, China	202998	KF113689	605
	卵萼红景天 <i>R. ovatisepala</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442777	KF113710	605
	六叶红景天 <i>R. sexi folia</i>	中国 西藏 Tibet, China	1442781	KF113722	605
	昆明红景天 <i>R. liciae</i>	中国 云南 Yunnan, China	1442774	KF113706	604
	亚查红景天 <i>R. atsaensis</i>	中国 四川 Sichuan, China	1442764	KF113685	608
	唐古红景天 <i>R. tangutica</i>	中国 青海 Qinghai, China	1442784	KF113727	605
	甘南红景天 <i>R. gannanica</i>	中国 甘肃 Gannan, China	1442771	KF113697	606
	日本红景天 <i>R. ishidae</i>	日本 山形县 Yamagata, Japan	203007	AB088600	670
	<i>R. amabilis</i>	尼泊尔 Nepal	202996	AB088587	670
	<i>R. nepalica</i>	尼泊尔 Nepal	203010	AB088598	670
	<i>R. integrifolia</i>	美国 阿拉斯加 Alaska, USA	626089	KF113703	605
	<i>R. rhodantha</i>	美国 怀俄明州 Wyoming, USA	626094	KF113715	605
	嘉黎红景天 1 <i>R. humilis</i> var. <i>jialiensis</i> 1	中国 西藏 Tibet, China	2692712	MN886597	687
	嘉黎红景天 2 <i>R. humilis</i> var. <i>jialiensis</i> 2	中国 西藏 Tibet, China	2692712	MN886598	689
外类群 Outgroup	堪察加费菜 <i>Phedimus kamtschaticus</i>	日本 北海道 Japan; Hokkaido	91120	AB088612	676

外类群,上述物种的 ITS 序列数据均来自 GenBank (表 1)。DNA 序列比对用 CLUSTAL X ver. 1.83^[13]和 MEGA X^[14]软件完成,并在 BioEdit v. 7.0.9^[15]软件上进行适当的手动调整,以减少缺失和插入。对排列好的序列数据使用 MrBayes v. 3.0b4^[16]进行贝叶斯系统发育推理(BI)。该区域(ITS)被分配的核苷酸取代模型,由 Modeltest v. 3.06中的 Akaike 信息标准(AIC)确定^[17]。

通过贝叶斯系统发育树分析,我们获得了 53 个分支单元,包括 52 个内类群和 1 个外类群。构建的系统发育树涵盖了背药红景天组、报春红景天组、异鳞红景天组、四轮红景天组、柱花红景天组、四裂红景天组、红景天组、三裂红景天组的物种,每个分支分别得到相应的支持率(图 4)。来自 2 个不同居群的嘉黎红景天 *R. humilis* var. *jialiensis* 1 和 *R. humilis* var. *jialiensis* 2 与 *R. humilis* 聚成支持率

矮生红景天、嘉黎红景天和异鳞红景天分种检索表

- 1. 基生叶发达,具明显叶片(叶片脱落后,深棕色叶柄宿存) 2
- 2. 基生叶有柄,长 9 mm,茎生叶 4~5 × 约 1 mm; 花单生或 2~花 *R. humilis* 矮生红景天
- 2. 基生叶有柄,长 10~13 mm; 茎生叶 4~11 × 1~3 mm; 伞房状花序或稀单生
..... *R. humilis* var. *jialiensis* 嘉黎红景天
- 1. 基生叶不发达,显为二型,小型的变为鳞片状,大型具明显叶片,茎生叶 7~14 × 1.3~2.2 mm; 伞房状花序
..... *R. smithii* 异鳞红景天

为 1 的单系分支,这说明新变种能与 *R. humilis* 区分开;同时,它还与 *R. smithii* 形成了一个分支,支持率为 0.93,说明它也与异鳞红景天近缘。因此,我们将这 3 个物种在形态学上进行了详细的区别特征比较(表 2),并基于定距式编制规则建立了三者的分种检索表来进行区分。

3 讨 论

2013 年 8 月在全国第四次中药资源普查西藏自治区野外调查中,在芒康县措瓦镇采集到了该红景天属植物,因其发达的基生叶、茎生叶互生且无柄、细长的花茎及花药基生等特征,初步鉴定为矮生红景天,进一步观察发现其花序顶端伞房状或稀单生,花茎较多约 7~13 枝,基生叶先端锐尖,萼片长三角形,叶片与萼片先端具深粉红色浅囊等特征又与矮生红景天不同。在 2014 年 8 月的资源普查中,又在嘉黎县的阿扎镇采集到了同类植物。随后,将这些标本带回西南大学自然标本馆(SWNTU)保存,经过对这些标本进行整理鉴定、形态学拍照和比较,ITS 序列分子生物学证据分析等,均与矮生红景天相近似。矮生红景天分布于中国青海和西藏,尼泊尔,锡金等地^[2-3],嘉黎红景天目前只发现于西藏嘉黎县和芒康县,从两者的分布地上看,两者的分布区有少数重叠,均生长在海拔约 4 000 m 高寒地带的石灰岩和砂砾岩上。一方面,由于石灰岩地质构造的特殊性,使其极易产生隔离而独特的微环境,另一方面,红景天大多呈斑块状分布在山系的各个山顶,因河谷、水域等地形分割,呈镶嵌状分布,导致环境具有较大程度的异质性^[18]。基于生长与分布环境的差异性,使得嘉黎红景天与矮生红景天存在明显差异。基于上述理由,将其定为矮生红景天的一新变种——嘉黎红景天。

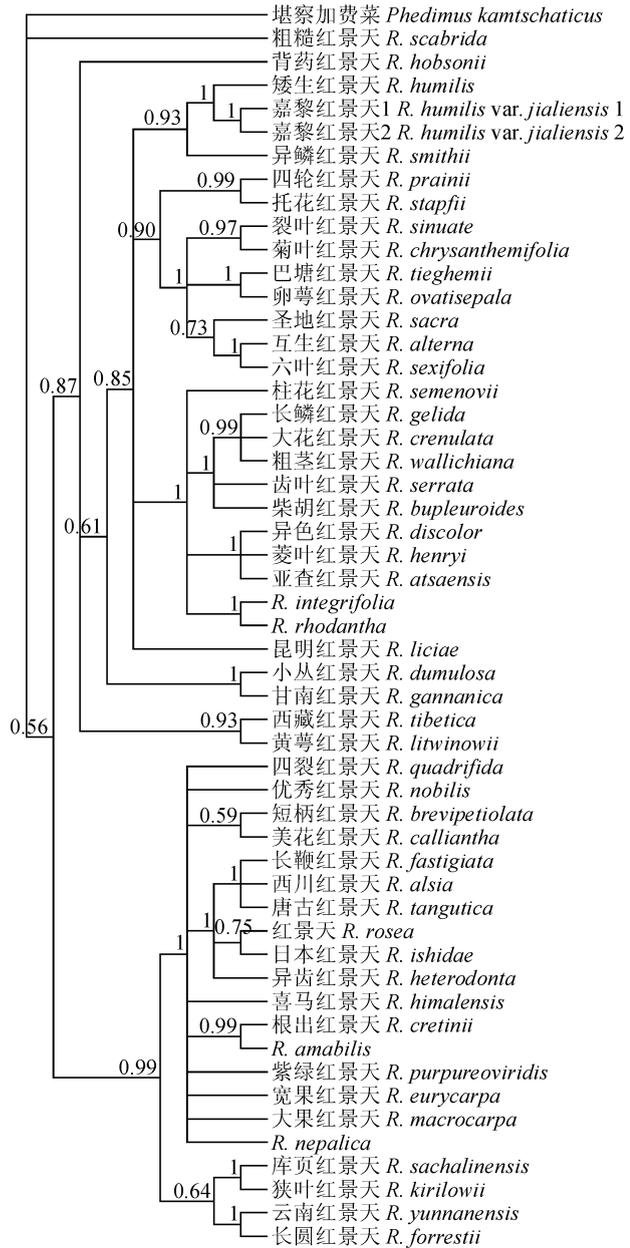


图 4 基于 ITS 数据的红景天属贝叶斯树
Fig. 4 Bayesian consensus phylogram of *Rhodiola* based on ITS data

表2 嘉黎红景天与矮生红景天、异鳞红景天区别特征比较

Table 2 Morphological comparison of diagnostic characteristics of *R. humilis* var. *jialiensis* with *R. humilis* and *R. smithii*

性状 Trait	嘉黎红景天 <i>R. humilis</i> var. <i>jialiensis</i>	矮生红景天 <i>R. humilis</i>	异鳞红景天 <i>R. smithii</i>
花茎 Flowering stems/cm	7~13分枝,长2.8~5.5 7-13 branches,2.8-5.5 long	2~6分枝,长2.5 2-6 branches,2.5 long	——
基生叶 Caudex leaves/mm	叶柄线形,约10~13;叶片椭圆状披针形或线状倒披针形,约5~10×1.5~2.5;先端急尖; Linear petiole ca. 10-13; leaf blade elliptic-lanceolate or linear-oblongate, ca. 5-10×1.5-2.5; apex acute	叶柄长约9;叶片线状倒披针形至菱形,约6×1.5;先端截形; Petiole ca. 9; leaf blade linear-oblongate to -rhomboid, ca. 6×1.5; apex subacute	鳞片状,外面的三角状半圆形,里面宽线形,长5.5~35;宽1.5~3×0.3~0.8;先端有长尾; Outer ones scalelike, triangular-suborbicular; inner ones leaflike; petiole 5.5-35; leaf blade linear to oblong, 1.5-3×0.3-0.8; apex long caudate
茎生叶 Stem leaves /mm	线状椭圆形,约4~11×1~3;先端急尖; Linear-elliptic, ca. 4-11×1-3; apex acute	线状椭圆形,约4~5×1;两端狭; Linear-elliptic, 4-5×ca. 1; narrowed at both ends	狭卵形到卵状线形,7~14×1.3~2.2;先端钝; Narrowly ovate to ovate-linear, 7-14×1.3-2.2; apex obtuse
花序 Inflorescences	伞房状花序(3~花)或稀单生; Corymbiform (3-flowered) or single	单生或2~花; 1- or 2-flowered	伞房状花序,花疏生; Corymbiform, lax
萼片 Sepals/mm	长三角形 3.5~5×1~2.5;先端微急尖; Long triangular 3.5-5×1-2.5; apex slightly acute	卵状长圆形 3×1.5;先端钝或尖; Ovate-oblong 3×1.5; apex obtuse to acute	披针形,2.5~4×1~1.8; Lanceolate, 2.5-4×1-1.8
顶端附属物 Apex attachments	叶、萼片先端具浅囊; Leaves, sepals, apex are with deep pink finely mammillate	——	叶先端具线形或长圆形附属物; Leaves apex are with linear or oblong mammillate

参考文献:

- [1] 李涛,何璇,汪元娇. 红景天属药用植物的形态分类比较研究[J]. 华西药学杂志, 2015, **30**(4): 450-451.
LI T, HE X, WANG Y J. Comparative study on morphology classification of the medical plants of *Rhodiola*[J]. *West China Journal of Pharmaceutical Sciences*, 2015, **30**(4): 450-451.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第34卷)[M]. 北京:科学出版社, 1984: 31-220.
- [3] FU K T, OHBA H. Flora of China (vol. 8) [M]. Beijing: Science Press, 2001: 202-268.
- [4] 吴征镒. 西藏植物志(第2卷)[M]. 北京:科学出版社, 1985: 412-682.
- [5] 季宇彬,耿欣,汲晨锋. 红景天研究进展[J]. 天津中医药, 2007, **24**(1): 81-85.
JI Y B, GENG X, JI C F. The development of *Rhodiola* research[J]. *Tianjin Journal of Traditional Chinese Medicine*, 2007, **24**(1): 81-85.
- [6] 四川植物志编辑委员会. 四川植物志(第21卷)[M]. 成都:四川科学技术出版社, 2012: 268-344.
- [7] 傅书遐. 中国景天科植物的新种及新组合[J]. 植物分类学报, 1965, **10**(增刊 I): 111-128.
FU S X. Species et combinations novae *Crassulacearum sinicarum*[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1965, **10**(Additamentum I): 111-128.
- [8] LI T, ZHANG H. A new species of *Rhodiola* (Crassulaceae) from western Sichuan, China[J]. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*, 2010, **20**(1): 53-56.
- [9] 云南植物志编辑委员会. 云南植物志(第8卷)[M]. 北京:科学出版社, 1997: 134-209.
- [10] WHITE T J, BRUNS T, LEE S, et al. PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications [M]. San Diego: Academic Press, 1990: 315-322.
- [11] 崔晋龙,任晓琳,王梦亮. 2个产地红景天 rDNA-ITS 序列及亲

- 缘关系分析[J]. 药物分析杂志, 2015, **35**(10): 1704-1708.
CUI J L, REN X L, WANG M L. rDNA-ITS sequence analysis and genetic relationship of *Rhodiola* spp. from two major producing areas [J]. *Chinese Journal of Pharmaceutical Analysis*, 2015, **35**(10): 1704-1708.
- [12] ZHANG J Q, MENG S Y, WEN J, et al. Phylogenetic relationships and character evolution of *Rhodiola* (Crassulaceae) based on nuclear ribosomal ITS and plastid *trnL-F* and *psbA-trnH* sequences[J]. *Systematic Botany*, 2014, **39**(2): 441-451.
- [13] THOMPSON J D, GIBSON T J, PLEWNIAK F, et al. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools[J]. *Nucleic Acids Research*, 1997, **25**(24): 4876-4882.
- [14] KUMAR S, STECHER G, LI M, et al. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, **35**(6): 1547-1549.
- [15] HALL T. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT[J]. *Nucleic Acids Symposium Series*, 1999, 41: 95-98.
- [16] RONQUIST F, HUELSENBECK J P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models[J]. *Bioinformatics*, 2003, **19**(12): 1572-1574.
- [17] POSADA D L, CRANDALL K A. Modeltest: testing the model of DNA substitution [J]. *Bioinformatics*, 1998, **14**(9): 817-818.
- [18] 王强,阮晓,李荷迪,等. 珍稀药用资源植物红景天研究现状、问题与对策[J]. 自然资源学报, 2007, **22**(6): 880-889.
WANG Q, RUAN X, LI H D, et al. Research status, questions and strategies of rare medicinal plant *Rhodiola* L. [J]. *Journal of Natural Resources*, 2007, **22**(6): 880-889.