

獐牙菜亚族植物的系统发育分析

曹倩^{1,2} 徐隆华^{1,3} 王久利^{1,2,4*} 张发起¹ 陈世龙¹

(1. 中国科学院西北高原生物研究所生物适应与进化重点实验室, 西宁 810003; 2. 中国科学院大学, 北京 100039; 3. 山东省济南市农业农村局, 土壤肥料站, 济南 250002; 4. 青海民族大学生态环境与资源学院, 西宁 810007)

摘要 獐牙菜亚族(subtribe Swertiinae)是龙胆科(Gentianaceae)中分类处理较困难的一个亚族。为探讨该亚族各属之间和属内的系统关系,选取了该亚族86种及变种,采用ML和BI方法对样本的叶绿体基因 $matK$ 和 $rbcL$ 片段进行分析,构建了该亚族的系统发育树,用马尔科夫蒙特卡罗算法(MCMC)的分子序列贝叶斯分析推算了该亚族的关键演化时间点。结果显示:①龙胆亚族和獐牙菜亚族各自为单系,且互为姐妹类群;②獐牙菜属、假龙胆属、肋柱花属和喉毛花属均不是单系群,各属的种在系统发育树上互有交叉,特别是獐牙菜属的多个种分别聚到不同的支上,与其它属是并系关系;③獐牙菜亚族49个种在约4 Ma开始形成;④分子数据支持何廷农分类系统对于獐牙菜亚属和多枝亚属的属间划分,部分支持多枝亚属下多枝组和宽丝组的划分;⑤异型花属、獐牙菜属、假龙胆属、喉毛花和肋柱花属的属间分类以及獐牙菜属肉根亚属密花组的系统位置仍需进一步讨论。

关键词 獐牙菜亚族;cpDNA;系统发育;龙胆科

中图分类号: 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2021.03.011

Molecular Phylogeny of Subtribe Swertiinae

CAO Qian^{1,2} XU Long-Hua^{1,3} WANG Jiu-Li^{1,2,4*} ZHANG Fa-Qi¹ CHEN Shi-Long¹

(1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810003; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039; 3. Soil and Fertilizer Workstation of Agricultural and Rural Bureau of Jinan, Jinan 250002; 4. College of Ecological Environment and Resources, Qinghai Nationalities University, Xining 810007)

Abstract It was difficult to classify the Subtribe Swertiinae in both taxonomical and phylogenetic in Gentianaceae. To understand the relationship and phylogeny of intergenetic and intra-genetic of Subtribe Swertiinae, 86 species and variants were performed with maximum likelihood (ML) and Bayesian inference methods (BI) based on the sequences of chloroplast DNA $matK$ and $rbcL$ regions. The key evolution period points of Subtribe Swertiinae were estimated through Bayesian analysis of molecular sequences using MCMC. The phylogenetic relationships of Subtribe Swertiinae inferred from molecular evidence were examined against the taxonomic circumscriptions in Ho Ting-nong system (2015). The result revealed that: ① Subtribe Gentianinae and Swertiinae were monophyletic and sister groups. ② *Swertia*, *Gentianella*, *Comastoma* and *Lomatogonium* were paraphyletic in relation to each other. ③ Speciation of 49 (85.96%) species occurred in succession after 4 Ma, and 39 (68.42%) species occurred in succession after 2.5 Ma. ④ With respect of intra-genetic relationships of *Swertia*, the taxonomic treatment between subgen. *Swertia* and subgen. *Ophelia* were supported by the phylogenies results, while the taxonomic treatment of sect. *Ophelia* and sect. *Platynema* were

基金项目:国家基金委重大国际合作项目(31110103911);青海省科技厅项目(2019-ZJ-976Q)

第一作者简介:曹倩(1977—),女,博士研究生,主要从事青藏高原植物系统学研究。

* 通信作者:E-mail:wang_jiul@163.com

收稿日期:2020-03-25

Foundation item: Under the auspices of the Major International Cooperation Program of the National Natural Science Foundation of China (31110103911); Program of Science and Technology Department of Qinghai Province (2019-ZJ-976Q)

First author introduction: CAO Qian (1977—), female, doctoral student, major in plateau plant systematic and evolution.

* Corresponding author: E-mail:wang_jiul@163.com

Received date: 2020-03-25

partially supported. ⑤ The intergenetic phylogeny of *Sinoswertia*, *Swertia*, *Gentianella*, *Comastoma* and *Lomatogonium* need further study, the systematic position of sect. *Frasera* was still uncertain.

Key words Subtribe Swertiinae; chloroplast DNA; phylogeny; Gentianaceae

獐牙菜亚族(Subtribe Swertiinae)隶属于龙胆科(Gentianaceae),全世界约500余种,东亚和北美大陆是其多样性分布中心。獐牙菜属约有170种,以青藏高原地区分布最为丰富^[1-3]。根据何廷农分类系统^[2],獐牙菜亚族包括獐牙菜属、喉毛花属(*Comastoma* (Wettst.) Yoyokuni)、假龙胆属(*Gentianella* Moench)、扁蕾属(*Gentianopsis* Ma)、大钟花属(*Megacodon* (Hemsl.) H. Smith)、匙叶草属(*Latouchea* Franch.)、口药花属(*Jaeschkea* Kurz)、花锚属(*Halenia* Borkh.)、翼萼蔓属(*Pterygocalyx* Maxim.)、肋柱花属(*Lomatogonium* A.Br.)、异型花属、黄秦艽属(*Veratrilla* (Baill.) Franch.)、辐花属(*Lomatogoniopsis* T. N. Ho et S. W. Liu)、*Bartonia* Willd.和*Obolaria* L.属。

何廷农和刘尚武在20世纪90年代根据花蜜腺的着生位置,以及是否有明显的花冠筒这两组形态特征将龙胆族分为龙胆演化群和假龙胆演化群两个类群^[4]。随后,Struwe^[1]等将龙胆族分为龙胆亚族(Subtrib. Gentianinae)和獐牙菜亚族两个类群,分别与龙胆演化群和假龙胆演化群对应。花冠相邻2个裂片中间是否存在皱襞、是否存在副萼内膜,这两组花部形态差异是鉴别2个亚族的重要特征^[2]。胚胎学证据表明龙胆亚族和獐牙菜亚族互为姐妹类群,前者的胚胎性状为胚胎发育茄型酸浆Ⅱ变型,后者为茄型酸浆变型^[5-8]。分子系统学的研究结果支持獐牙菜亚族为单系类群;*Bartonia*、*Obolaria*、匙叶草属以及大钟花属位于獐牙菜亚族基部;然而该亚族的一些属并非单系群,包括獐牙菜属、假龙胆属、喉毛花属和肋柱花属等;特别是獐牙菜属与其他属成强的并系关系^[1,9-11],此外,解剖学^[3,12-13]、细胞生物学层面的染色体数目分析^[14]、孢粉学的花粉形态^[15]、种皮微形态^[16-19]等研究均不能为獐牙菜亚族内类群的界定提供证据,且反映出獐牙菜属、假龙胆属和肋柱花属都是多系或并系属。可见獐牙菜亚族下的系统关系仍是龙胆科植物学研究中待解决的重大问题。本研究旨在:①梳理獐牙菜亚族下属间关系;②验证獐牙菜属的单系性,并用分子数据对现行的分类系统进行考证;③探讨獐牙菜亚族的关键性演化特征与青藏高原环境变化的关系。

1 材料和方法

1.1 材料

植物材料与数据收集:内类群的实验材料依托本研究组与中国科学院青藏高原生物标本馆(HNWP)多年的野外采集与整理。DNA材料包括野外直接采集硅胶脱水的叶片和直接从标本上采集的叶片。凭证标本保存于HNWP。部分内类群和外类群的目标DNA序列从NCBI的GenBank网站下载而来。实验材料来源及GenBank序列号见附表1。

1.2 实验方法

采用改良的CTAB法^[20]进行总DNA提取。*rbcl*上下游引物分别为1F(ATGTCACCACAAA-CAGAAAC)和724R(TCGCATGTACCTGCAG-TAGC)^[21];*matK*上下游引物分别是390F(CGATCATTCAATATTTTC)和1326R(TCTAGCACAGAAAGTCGAAGT)^[22]。PCR反应体系液为25 μL:2.5 μL的10×PCR Buffer(含1.5 mmol·L⁻¹ MgCl₂),Taq DNA聚合酶(TaKaRa,大连)1个单位,15~30 ng总DNA模板,用双蒸水补足25 μL。PCR扩增反应程序:94℃预变性4 min;30个循环的94℃加热变性1 min,54℃退火45 s,72℃延伸45 s;最后72℃延伸10 min。PCR扩增产物用0.7%琼脂糖凝胶电泳检测,合格的PCR产物交由北京三博远志生物技术有限公司纯化并测序(ABI.3730XL自动测序平台,加拿大)。

1.2.1 测序数据整理

用Chromas v2.6.5(Chromas Technelysim, Helensvale, Australia)程序查看测序数据峰图,加以人工校对;导入MEGA v7.0.26^[23]软件,用MUSCLE^[24]模块对齐;将对齐后的*matK*和*rbcl*序列分别从MEGA v7.0.26上以fasta格式导出文件;用MEGA v7.0.26将两段序列联合,以fasta、nexus格式保存。

1.2.2 遗传多样性与系统发育分析

将联合后的序列分别基于ML和BI法,以龙胆目(Gentianales)茜草科(Rubiaceae)的*Rubia tinctorum*为外类群构建系统发育树。用系统发育研究集成网上计算平台CIPRES(<https://www.phylo.org>)的RAxMLv8.2.10构建ML树,用RAxML软

件优化(GTRCAT命令)核苷酸替代模型,各参数取在线软件的默认值。在构建BI树之前,通过MrMTgui将PAUP与MrModeltest联合运行,Akaike Information Criterion(AIC)结果显示BI分析的最佳模型是GTR+I+G,以随机树为起始树,起始四条马尔科夫链(Markov chain),即三条热链和一条冷链,每隔100代保存一棵树,共运算9 000 000代,丢弃前25%预热(burn-in)树,用余下的树计算一致树和各分支的贝叶斯后验概率(PP, posterior possibility)。

1.2.3 物种分化时间估算

用巴拿马境内的始新世(Eocene)沉积物中*Lisianthus* P. Browne (Trib. Potalieae, Gentianaceae)的孢粉进行时间校正^[25]。分析过程中,剔除附表1中龙胆族之外的类群,仅保留Potalieae族*Lisianthus*属的*L. skinneri*作为外类群,龙胆亚族仅保留秦苳组(*Gentiana* Sect. *Cruciata*)的麻花苳(*Gentiana straminea*)。

基于已获得的叶绿体DNA序列,通过软件包BEAST v1.8.4用马尔科夫蒙特卡洛算法(MCMC)的分子序列贝叶斯分析实现物种分化时间的估算^[26]。首先利用软件包中的BEAUti设置nexus格式序列文件的参数,用MrModeltest选择的最优核苷酸替代模型GTR+I+G;分子钟设为严格分子钟(Strict clock);treeprior设置为Speciation: Yule Process;外类群*Lisianthus*化石校正点的设定方法与Matuszak等^[27]相同,把时间设为33.6 Ma(百万年),标准方差为1.0;通过MCMC分析,迭代10 000 000代,每1 000代进行一次取样。参数设置好之后生成xml格式的BEAST文件。将xml格式文件上传至CIPRES的个人数据库,然后通过CIPRES提供的在线BEAST v1.8.4分析服务运行分析程序。下载运行结果,用BEAST v1.8.4软件包中的TreeAnnotator获得并注释目标树(最佳系统树),burin设置为10%。系统树的查看与编辑处理用软件Fig-Tree v1.4.3完成。通过Tracer v1.5检测各链是否达到收敛。

2 结果与分析

2.1 獐牙菜亚族系统发育

基于*matK*和*rbcL*联合序列用ML法和BI法构建的系统发育树结构高度一致,因此将它们合为一(见图1)。龙胆亚族和獐牙菜亚族各为单系,

并且互为姊妹类群;在獐牙菜亚族植物中,*Obolaria virginica*首先分化出来,位于亚族基部;然后分出扁蕾属,形成单支(Gen. *Gentianopsis*);随后分出*Swertia cordata*独立支;再分出2个并列的分支,分别是獐牙菜属多枝亚属支1(Subgen. *Ophelia* 1)和獐牙菜属獐牙菜亚属支(Subgen. *Swertia*);然后分出*Frasera albicaulis*独立支;其余的獐牙菜亚族植物在系统发育树上形成1个大分支(HS),可以进一步被分为2个分支:HOSSN支由獐牙菜属多枝亚属2(Subgen. *Ophelia* 2)、椭圆叶花锚、歧伞獐牙菜和异形花属组成;SCOGL支包括獐牙菜属多枝亚属物种构成的4个分支(Subgen. *Ophelia* 3、4、5、6)、假龙胆属支(Gen. *Gentianella*)、喉毛花属支(Gen. *Comastoma*)、辐花(*Lomatogoniopsis alpina*)和肋柱花属支(Gen. *Lomatogonium*)。

2.2 物种的分化时间

利用Tracer v1.5查看各参数的分析值,显示BEAST运算的MCMC迭代次数已经满足了有效取样大小(effective sample size, ESS),大于200。BEAST分析基于獐牙菜亚族植物叶绿体DNA片段*rbcL*和*matK*的系统发育树(见图2),系统树上各个分支节点处的数字为相应类群的分歧时间(Ma)。分析结果显示,獐牙菜亚族与龙胆亚族的分化发生于31.13 Ma;*Obolaria*属是獐牙菜亚族中最古老的类群,分化于24.13 Ma;随后扁蕾属于20.96 Ma分化出来;獐牙菜属位于中部,形成系统发育树的主干类群;假龙胆属、喉毛花属、肋柱花属和辐花属组成了獐牙菜亚族中最为进化的类群,分化于10.58~0.11 Ma。獐牙菜亚族49个种(占獐牙菜亚族物种的85.96%)在约4 Ma开始形成(第三纪末期及以后);其中有39个种(占獐牙菜亚族物种的68.42%)在约2.5 Ma开始形成(第四纪)。

3 讨论

3.1 獐牙菜亚族的属间分类系统

*Obliaria*位于亚族的基部。在其他学者的研究中,獐牙菜亚族的基部类群还包括匙叶草属(*Latouchea*)^[9], *Bartonia*^[3,11]和大钟花属(*Megacodon*)^[3]。从地理分布分析,基部类群多是一些地理隔离的单种属或只包含少数种的小属,如*Obliaria*属(1种)和*Bartonia*属(4种)分布在北美;匙叶草属(1种)和大钟花属(2种)分布在中国西南和喜

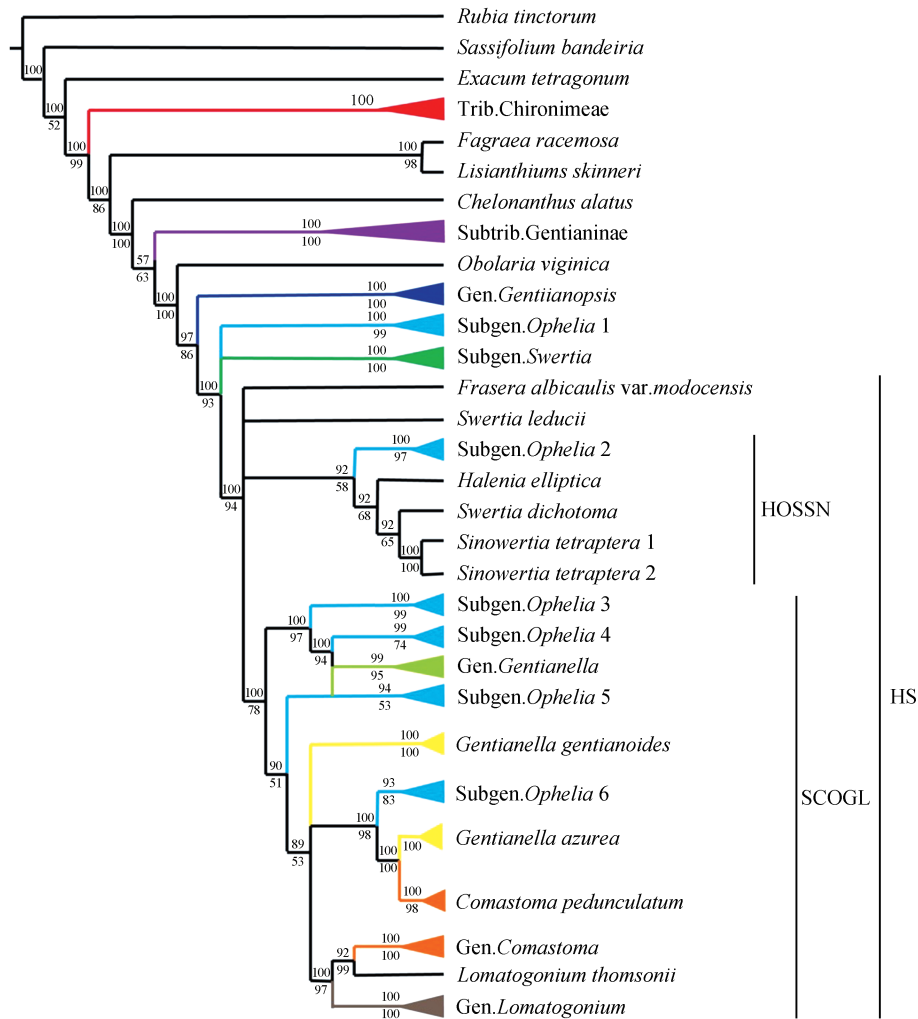


图1 基于 *rbcL* 和 *matK* 序列构建的獐牙菜亚族 BI 和 ML 树

Gen. *Ophelia* 1 等合并类群包含的物种见附表 1

Fig.1 BI & ML tree based on the *rbcL* and *matK* of Swertiinae

The species included in the complex such as Gen. *Ophelia* 1 are shown in Table 1

马拉雅地区。位于该亚族基部的类群还包括扁蕾属 5 个种形成的分支。本研究不涉及翼萼蔓 (*Pterygocalyx volubilis*), 但是在其他学者的研究里^[9, 11, 28], 翼萼蔓嵌入扁蕾分支, 表明两者有最近共同祖先。从形态学角度分析, 除 *Bartonia* 属 (未观察到有花蜜腺) 之外, *Obliaria* 属、大钟花属、匙叶草属、扁蕾属和翼萼蔓的花蜜腺均着生于子房基部, 与外类群龙胆属相同, 有别于獐牙菜亚族其他属 (大多数种的花蜜腺着生于花冠裂片上)。蜜腺着生于子房基部或许是獐牙菜亚族的祖征。

HOSSN 支包括 5 个种, 分别属于花锚属、獐牙菜属和异型花属。异型花与歧伞獐牙菜 (*S. dichotoma*) 的亲缘关系最近, 其次是花锚属。Grise-

bach^[29] 和 马毓泉^[30] 基于花部形态的相似性 (花丝扁平, 基部略扩大; 花小, 花蜜腺在花冠裂片基部) 先后将歧伞獐牙菜与异型花归入腺鳞草属 (*Anagallidium*)。薛春迎等对花锚属与异型花的胚胎学研究显示二者具有子房连接处向内突起、直生胚珠、存在承珠盘等共有衍征^[6, 31], 支持二者有较近的亲缘关系。

SCOGL 支包含的各属表现出强烈的并系关系。该支在形态学上的共同点为花蜜腺着生于花冠裂片上, 有别于基部类群 (蜜腺着生于子房基部或缺失)。SCOGL 支可进一步分为 Subgen. *Ophelia* 3-Subgen. *Ophelia* 4-Gen. *Gentianella* 支和 Subgen. *Ophelia* 5-*Gentianella gentianoides*-Subgen. *Ophelia*

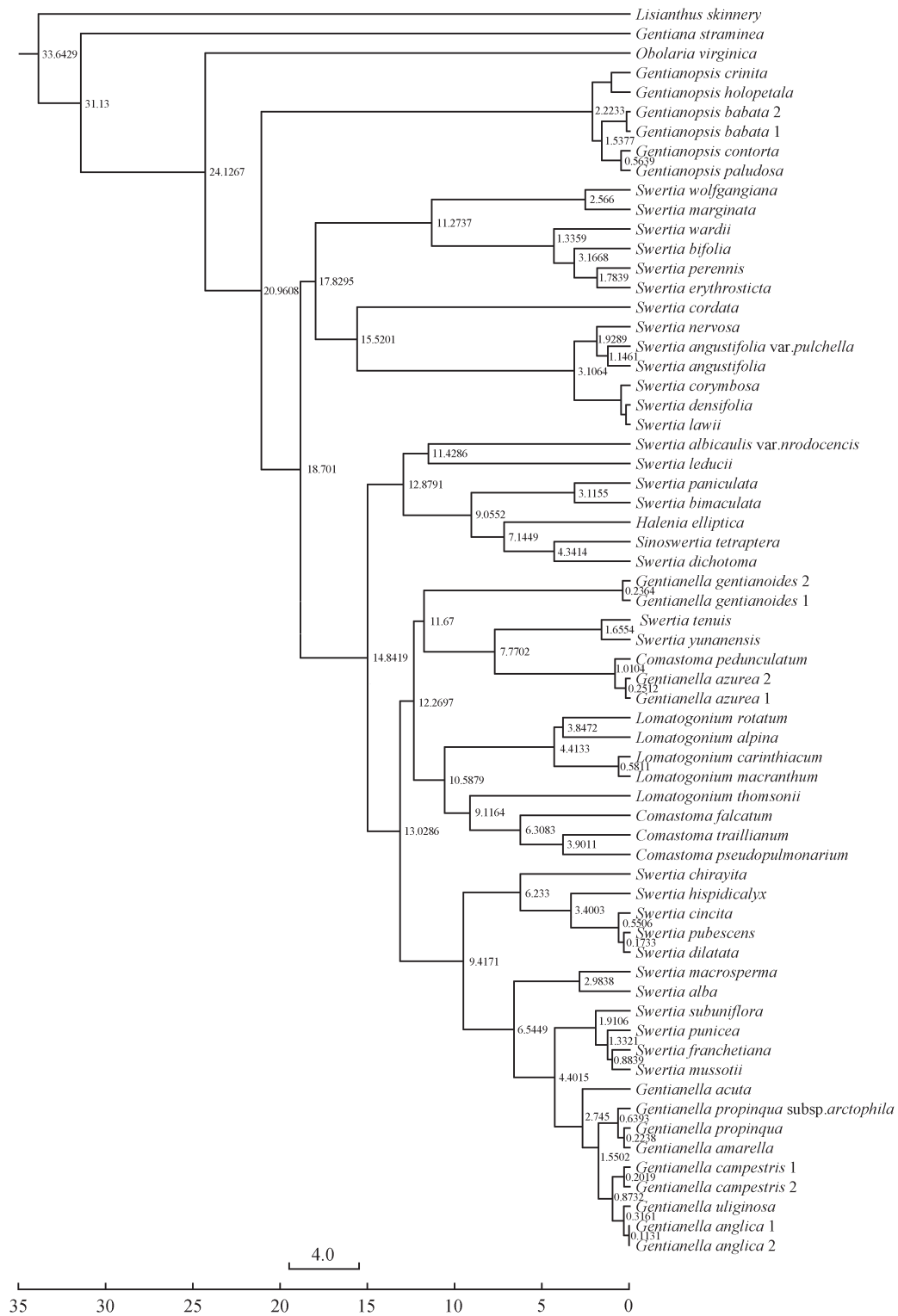


图2 BEAST 实现的分歧时间估算

Fig. 2 Divergence time estimated using BEAST

6-*Gentianella azurea*-*Comastoma pedunculatum*-*Lomatogonium thomsonii*-*Gen. Lomatogonium* 支。下文
中分别讨论。

Subgen. *Ophelia* 3-Subgen. *Ophelia* 4-*Gen. Gen-*

tianella 支由獐牙菜属多枝亚属的部分种(Subgen. *Ophelia* 3、4)和假龙胆属的7个种及变种(*Gen. Gentianella*)构成。聚类结果表明这3个类群拥有一个最近共同祖先。假龙胆属内分类依据花冠

喉部附属物的有无以及花冠筒基部蜜腺的数量(每个裂片1个或2个花蜜腺)^[32]。本研究中假龙胆属独立支的7个种具花冠筒喉部的长流苏状附属物,而游离于该支之外的种(黑边假龙胆(*G. azurea*)与长梗喉毛花(*C. pedunculatum*)则不具备这个特征,表明花冠筒喉部附属物的有无可能是一个较为准确的属间分类依据。独立支中 *G. amarelle*, *G. propinqua* 和 *G. propinqua* subsp. *Arctophila* 具1个腺体,尖叶假龙胆具2个腺体, *G. campestris*, *G. anglica* 和 *G. uliginosa* 的花蜜腺位置和数量未见研究报导,似乎花蜜腺的数量并非可靠的属间分类依据。

Subgen. *Ophelia* 5-*Gentianella gentianoides*-*Gentianella azurea*-*Comastoma pseudooulmonarium*-Subgen. *Ophelia* 6-*Lomatogonium thomsonii*-Gen. *Comastoma*-*Lomatogoniopsis alpina*-Gen. *Lomatogonium* 支成分复杂,5个属的19个种在系统发育树上成为平行分支,不同属的种相互嵌入,呈并系和多系。属间形态分类与分子数据存在一定冲突。以 *Ophelia* 6-*Lomatogonium thomsonii*-Gen. *Comastoma* 支为例,獐牙菜属和肋柱花属具辐状花冠;而喉毛花属具筒状花冠;獐牙菜属的多数种和肋柱花属的雄蕊着生在花冠裂片弯缺处,而喉毛花属的雄蕊着生在花冠筒上。类似的,在 Gen. *Comastoma*-*Lomatogoniopsis alpina*-Gen. *Lomatogonium* 支上,喉毛花属和肋柱花属具花蜜腺,而辐花无花蜜腺。

3.2 獐牙菜属的属下分类系统

獐牙菜属是一个种类繁多的大属,属下分为3个亚属和11个组,包含168个物种^[2]。已有的分子系统学研究表明獐牙菜属是一个复系群^[1,3,9-11]。本研究中,獐牙菜亚属(Subgen. *Swertia*)下獐牙菜组(Sect. *Swertia*)和 *Apterae* 组的植物构成1个单系类群,得到分子数据的强烈支持。多枝亚属(Subgen. *Ophelia*)的植物聚为6支(Subgen. *Ophelia* 1-6),分子数据部分支持多枝组(Sect. *Ophelia*)和宽丝组(Sect. *Platynema*)的划分,但是不支持其余的组间分类。肉根亚属(Subgen. *Poephila*)的 *S. albicauly* 为独立支。

獐牙菜亚属的6个种在獐牙菜亚族系统发育树的基部聚为一支(Subgen. *Swertia*),它们之间显示出密切的亲缘关系。何廷农认为该亚属是獐牙菜属中较为原始的类群,为多年生草本,具有茎单一,不分枝,花大而少等一系列近祖性状^[33]。在同

一支内, *Apterae* 组的4个种聚为一支,獐牙菜组(Sect. *Swertia*)的2个种聚为一支,它们互为姐妹支,进一步佐证了何廷农对这2个组的划分。

多枝亚属是獐牙菜属最大的亚属,包括5个组,89个种。本研究涉及其中3个组的21个种,它们聚为6支(Subgen. *Ophelia* 1-6),下文中将分别讨论它们的分类。

Subgen. *Ophelia* 1 包括多枝组(Sect. *Ophelia*)的6个种和变种(支持率100)。聚类结果支持何廷农对多枝组的划分,该组植物为一年生草本,茎强烈分枝,每个花冠裂片通常具有一个蜜腺,花通常4数^[2]。

Subgen. *Ophelia* 2 包括 *S. paniculata* 和獐牙菜,分别属于宽丝组(Sect. *Platynema*)和多枝组。同一支内还包括椭圆叶花锚-歧伞獐牙菜-异型花支(HOSSN),与 Subgen. *Ophelia* 2 互为姐妹支。这2支植物的亲缘关系很近(支持率92),表明它们有一个共同祖先。

Subgen. *Ophelia* 3 和 Subgen. *Ophelia* 4 同属于一个大的独立支,且离的很近。它们包括了 *Swertopsis* 组的7个种,其中 Subgen. *Ophelia* 3 包括白花獐牙菜(*S. alba*)和大籽獐牙菜(*S. macrosperma*); Subgen. *Ophelia* 4 包括抱茎獐牙菜(*S. franchetiana*)、川西獐牙菜(*S. mussotii*)、紫红獐牙菜(*S. punicea*)和单花獐牙菜(*S. subuniflora*)。聚类结果支持何廷农对 *Swertopsis* 组的划分,花冠裂片具2个腺窝,种子表皮具网纹,种子不具棱脊和翅,花通常5数^[2]。但值得注意的是,同属于 *Swertopsis* 组的云南獐牙菜和细瘦獐牙菜(*S. tenuis*)聚为 Subgen. *Ophelia* 6,且离 Subgen. *Ophelia* 3 和 Subgen. *Ophelia* 4 较远,位于系统发育树上比较进化的位置。

Subgen. *Ophelia* 5 包括多枝亚属宽丝组的4个种和 *Swertopsis* 组的印度獐牙菜(*S. chirayita*),位于系统发育树比较进化的位置。聚类结果部分验证了何廷农的观点,即宽丝组和藏獐牙菜组(Sect. *Kingdon-Wardia*)是獐牙菜属演化程度最高的组,具有花丝基部极度增大、花冠裂片各具一个腺窝和流苏减退等衍征^[33]。本研究不包括藏獐牙菜组植物,故无法显示其系统位置。但在郝厚诚等人的研究中,宽丝组和藏獐牙菜组聚在一起,且位于獐牙菜属比较进化的分支^[11]。

本研究涉及肉根亚属的植物只有密花组(Sect. *Frasera*)的 *S. albicauly*,为独立支。在前人的

分子系统学研究中,密花组位于獐牙菜亚族系统发育树的基部,与獐牙菜属其他植物是并系关系^[3,9,11]。在历史上,密花组植物的划分一直存在争议,多位学者根据不同的形态特征将密花组归入獐牙菜属或从中划出^[2,34-35]。目前关于肉根亚属密花组的分子系统学研究较少,需要引入更多的物种来分析该组的系统位置以及与其他近缘类群之间的关系。

3.3 獐牙菜亚族的系统发育

本研究中青藏高原分布的獐牙菜亚族植物约在 24 Ma 开始形成,相当于第三纪中新世早期。地质证据显示渐新世与中新世之交是青藏高原构造演化的一个关键时期,高原中部在早中新世隆升到接近 3 000 m 高度,所产生的降温效应使青藏高原地区从热带和亚热带环境转为与温带气候一致的温凉环境,草本植物在早中新世开始有了进一步的发展^[36]。在这一时期出现了獐牙菜亚族植物的原始类群,以獐牙菜亚属植物为代表,其特点为多年生草本,茎单一,不分枝,花大而少。

之后的 20 Ma 到 10 Ma 期间,青藏高原进一步抬升,喜马拉雅山脉和天山等山脉有明显的升高,强烈地改变了大气环流,同时全球温度从第三纪中新代中期的最适温度变得有所下降,形成了凉爽、干燥的气候^[37]。这一时期,獐牙菜亚族植物出现了一年生草本,茎有强烈分枝,花小而多的类群,以 Subgen. *Ophelia* 为代表。新的类群在生命周期内可以产生大量种子,因而更能适应变化的环境。在气候适宜的情况下,新物种产生为数众多的后代个体,为大量的变异提供了可能。

10 Ma 至今,青藏高原在第三纪中新世晚期和上新世时期进一步抬升,喜马拉雅山脉阻挡了来自印度洋的几乎全部暖湿气团,青藏高原寒旱化;从 4 Ma 开始,青藏高原受第四纪冰川活动的影响^[38-39]。复杂的地貌和急剧变化的气候造成獐牙菜亚族植物产生许多隔离的小种群,由于分异选择以及随机因素而发生辐射式分化,在相对较短的时间内形成适应于局部环境的新种。辐射式分化的过程最终导致了今日獐牙菜亚族植物的多样性。本研究中 86 种獐牙菜亚族植物中有 49 个种在约 4 Ma 形成,包括 Subgen. *Ophelia* 的一些种、假龙胆属、喉毛花属、福花属和肋柱花属。这一类群是獐牙菜亚族分化最为丰富、生态适应幅度最广的类群,既有高原分布,也有平原分布;同时适应

各类生境,包括高山流石滩、草甸、草原、湿地和森林。

另一个需要回答的问题是为什么獐牙菜亚族不同属间存在可见的、比较稳定的形态变异,在系统进化树上却难以辨认? 多位学者使用不同的基因片段和物种研究獐牙菜亚族的系统发育,均得到大致相同的结果,表现为形态分类系统与分子数据之间存在冲突^[3,9,11]。从进化的角度解释这一问题,新种的形成是一个缓慢的过程,通常要经过几万年的时间,变异经过自然选择和遗传漂变在群体中固定下来,最终成为分化完全的物种,即来自两个最近共同祖先的种,既有形态上的间断,又有生殖隔离,而且各自为单系^[40]。獐牙菜亚族植物的祖先在青藏高原地质和气候剧烈变化的驱动下,发生了快速的辐射进化,表现出丰富的形态性状多样化,如花冠的形状与长度、蜜腺的数量与着生位置、蜜腺附属物及花冠喉部附属物的变异等。但是该类群在相对较短的时间内还没有积累足够的基因序列变异(至少没有足够的可供分子系统发育分析识别的变异);并且基因序列的变异还没有经历遗传漂变的选择而在群体中固定下来。在其他更极端的例子中,维多利亚湖仅有 1.46 万年的历史,但是有超过 500 种慈鲷科鱼类生活于此,而且它们都起源于共同的祖先。这些鱼类有异常快的生殖隔离进化速度,差不多每 1 000 年就产生 1 个新的物种,但是物种之间的 DNA 序列差别很小^[41]。

青藏高原地区也提供了丰富的例子,大量物种与獐牙菜亚族植物有相似的进化史,包括大钟花属、狭蕊龙胆属和双蝴蝶属^[42];川木香属、重羽菊属、黄缨菊属^[43]以及凤毛菊属^[44]等。青藏高原近期抬升导致的气候变化,再加上草本植物快速的替代性,造就了草本植物的快速分化,新的物种呈辐射式增长。青藏高原因此也成为全球植物多样性最高的地区之一,被认为是中国草本植物的摇篮^[45]。

本研究采用的獐牙菜亚族植物主要来自国内,且以青藏高原居多,因此所揭示的该亚族系统演化关系与物种分化时间都存在地域偏向。许多分布于国外地区的类群(*Bartonia*、*Obolaria*、假龙胆属大多数种、獐牙菜属肉根亚属的绝大多数种)并未纳入研究。本实验室下一步将采用基因组技术来解决基因片段分辨率不足的问题,对近缘种

开展群体遗传多样性分析,并用生态位模拟近缘种间是否有明显的生态位分化,以求揭示獐牙菜亚族植物真实的演化过程。

参 考 文 献

- [1] Struwe L, Albert V A. Gentianaceae: systematics and natural history [M]. New York: Cambridge University Press, 2002: 242.
- [2] Ho T N, Liu S W. A worldwide monograph of *Swertia* and its allies [M]. Beijing: Science Press, 2015: 1-4.
- [3] Von Hagen K B, Kadereit J W. Phylogeny and flower evolution of the Swertiinae (Gentianaceae-Gentianeae): homoplasy and the principle of variable proportions [J]. Systematic Botany, 2002, 27(3): 548-572.
- [4] Ho T N, Liu S W. The infrageneric classification of *Gentiana* (Gentianaceae) [J]. Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany, 1990, 20(2): 169-192.
- [5] Chen S L, Ho T N, Liu J Q, et al. Embryology of *Tripterospermum cordatum* (Gentianaceae) [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2000, 22(1): 53-58.
- [6] Xue C Y, Ho T N, Liu J Q. Embryology of *Swertia tetraptera* Maxim. (Gentianaceae) and its systematic implication [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1999, 37(3): 259-263.
- [7] Xue C Y, Ho T N, Liu J Q. Embryology of a Tibetan medicine *Halenia elliptica* [J]. Acta Botanica Yunnanica, 1999, 21(2): 212-217.
- [8] Xue C Y, He T N, Li D Z. Embryology of *Swertia cincta* (Gentianaceae) and its systematic value [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2002, 24(1): 75-81.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] 郗厚诚, 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.
- [12] 薛春迎, 何廷农, 李德铎. 獐牙菜属植物花蜜腺形态及解剖学 [J]. 云南植物研究, 2002, 24(3): 359-369.
- Xue C Y, He T N, Li D Z. Floral nectaries in *Swertia*: anatomy and morphology [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2002, 24(3): 359-369.
- [13] Nemomissa S. Floral character states of the Northeast and Tropical East African *Swertia* species (Gentianaceae) [J]. Nordic Journal of Botany, 1997, 17(2): 145-156.
- [14] Yuan M Y, 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(3-4): 231-247.
- [15] Nilsson S. Pollen morphological studies in the Gentianaceae—Gentianinae [J]. Grana Palynologica, 1967, 7(1): 46-143.
- [16] Kamel E A, Elwan Z A, Loutfy M H A. On the taxonomy of *Gentiana* L. and *Gentianella* Moench. (Gentianaceae): evidence from seed coat morphology and seed protein electrophoresis [J]. Assiut Univ. J. Bot., 2006, 35 (2): 1-13.
- [17] Kataeva T N, Prokopyev A S, Akinina A A, et al. Seed morphology of some species in the family Gentianaceae [J]. Biosciences Biotechnology Research Asia, 2015, 12 (3): 2287-2293.
- [18] Whitlock B A, Silver J, Prince J S. Seed coat morphology in *Gentianopsis* (Gentianaceae) [J]. Rhodora, 2010, 112 (949): 58-79.
- [19] 葛学军. 新疆龙胆科种皮微形态学研究 [J]. 植物研究, 1996, 16(4): 455-458.
- Ge X J. Seed coat micromorphology of Gentianaceae in Xinjiang [J]. Bulletin of Botanical Research, 1996, 16 (4): 455-458.
- [20] Doyle J J, Doyle J L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue [J]. Phytochemical Bulletin, 1987, 19: 11-15.
- [21] Fay M F, Swensen S M, Chase M W. Taxonomic affinities of *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae) [J]. Kew Bulletin, 1997, 52(1): 111-120.
- [22] Cuénoud P, Savolainen V, Chatrou L W, et al. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcl*, *atpB*, and *matK* DNA sequences [J]. American Journal of Botany, 2002, 89(1): 132-144.
- [23] Kumar S, Stecher G, Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets [J]. Molecular Biology and Evolution, 2016, 33 (7): 1870-1874.
- [24] Edgar R C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput [J]. Nucleic Acids Research, 2004, 32(5): 1792-1797.
- [25] Graham A. *Lisianthus* pollen from the Eocene of Panama

- [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1984, 71 (4): 987-993.
- [26] Drummond A J, Suchard M A, Xie D, *et al.* Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 [J]. Molecular Biology and Evolution, 2012, 29(8): 1969-1973.
- [27] 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.
- [28] Favre A, Michalak I, Chen C H, *et al.* Out-of-Tibet: the spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae) [J]. Journal of Biogeography, 2016, 43(10): 1967-1978.
- [29] Grisebach A. Genera et species Gentianearum adjectis observationibus quibusdam phytogeographicis [M]. Stuttgartiae: Bumbibus J. G. Cotta, 1839.
- [30] Marquand C V B. The botanical collection made by captain F. Kingdon Ward in the eastern Himalaya and Tibet in 1924-25 [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1929, 48(321): 149-229.
- [31] Xue C Y, Ho T N, Li D Z. Embryology of *Swertia* (Gentianaceae) relative to taxonomy [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2007, 155(3): 383-400.
- [32] Von Hagen K B, Kadereit J W. The phylogeny of *Gentianella* (Gentianaceae) and its colonization of the southern hemisphere as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation [J]. Organisms Diversity & Evolution, 2001, 1(1): 61-79.
- [33] 何廷农, 薛春迎, 王伟. 獐牙菜属植物的起源, 散布和分布区形成 [J]. 植物分类学报, 1994, 32(6): 525-537. Ho T N, Xue C Y, Wang W. The origin, dispersal and formation of the distribution pattern of *Swertia* L. (Gentianaceae) [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1994, 32(6): 525-537.
- [34] Card H H. A revision of the genus *Frasera* [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1931, 18(2): 245-282.
- [35] Pringle J S. Taxonomic notes on western American Gentianaceae [J]. Sida, 1990, 14(2): 179-187.
- [36] 邓涛, 吴飞翔, 王世骥, 等. 古近纪/新近纪之交青藏高原陆地生态系统的重大转折 [J]. 科学通报, 2019, 64(27): 2894-2906.
- Deng T, Wu F X, Wang S Q, *et al.* Significant shift in the terrestrial ecosystem at the Paleogene/Neogene boundary in the Tibetan Plateau [J]. Chinese Science Bulletin, 2019, 64(27): 2894-2906.
- [37] Miao Y F, Herrmann M, Wu F L, *et al.* What controlled Mid - Late Miocene long-term aridification in Central Asia? — Global cooling or Tibetan Plateau uplift: A review [J]. Earth-Science Reviews, 2012, 112 (3-4): 155-172.
- [38] Li J J, Fang X M. Uplift of the Tibetan Plateau and environmental changes [J]. Chinese Science Bulletin, 1999, 44(23): 2117-2124.
- [39] Mulch A, Chamberlain C P. Earth science: the rise and growth of Tibet [J]. Nature, 2006, 439(7077): 670-671.
- [40] 刘建全. “整合物种概念”和“分化路上的物种” [J]. 生物多样性, 2016, 24(9): 1004-1008. Liu J Q. “The integrative species concept” and “species on the speciation way” [J]. Biodiversity Science, 2016, 24(9): 1004-1008.
- [41] Meyer A, Kocher T D, Basasibwaki P, *et al.* Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences [J]. Nature, 1990, 347(6293): 550-553.
- [42] Chen S Y, Xia T, Wang Y J, *et al.* Molecular systematics and biogeography of *Crawfordia*, *Metagentiana* and *Tripterospermum* (Gentianaceae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences [J]. Annals of Botany, 2005, 96(3): 413-424.
- [43] Wang Y J, Liu J Q, Miede J. Phylogenetic origins of the himalayan endemic *Dolomiaea*, *Diplazoptilon* and *Xanthopappus* (Asteraceae: Cardueae) based on three DNA regions [J]. Annals of Botany, 2007, 99(2): 311-322.
- [44] Zhang X, Deng T, Moore M J, *et al.* Plastome phylogenomics of *Saussurea* (Asteraceae: Cardueae) [J]. BMC Plant Biology, 2019, 19: 290.
- [45] Lu L M, Mao L F, Yang T, *et al.* Evolutionary history of the angiosperm flora of China [J]. Nature, 2018, 554(7691): 234-238.

附表 1 系统发育分析所用的物种材料和 GenBank 序列号

Table 1 Species materials and the GenBank accession number in the phylogenetic analysis

种及个体编号 Species and individual code	序列号 GenBank Accession		分支 Clade
	<i>matK</i>	<i>rbcL</i>	
葶叶獐牙菜 <i>Swertia wardii</i>	KC861244	KX019845	獐牙菜亚属 Subgen. <i>Swertia</i>
二叶獐牙菜 <i>S. bifolia</i>	KC861232	KX019852	獐牙菜亚属 Subgen. <i>Swertia</i>
膜边獐牙菜 <i>S. marginata</i>	KC861235	KX019847	獐牙菜亚属 Subgen. <i>Swertia</i>
华北獐牙菜 <i>S. wolfgangiana</i>	KC861227	KX019843	獐牙菜亚属 Subgen. <i>Swertia</i>
<i>S. perennis</i>	AJ010528 & AJ011457	KX678083.1	獐牙菜亚属 Subgen. <i>Swertia</i>
红直獐牙菜 <i>S. erythrosticta</i> 1	KC861266	KX019849	獐牙菜亚属 Subgen. <i>Swertia</i>
红直獐牙菜 <i>S. erythrosticta</i> 2	KC861267	JF944530	獐牙菜亚属 Subgen. <i>Swertia</i>
显脉獐牙菜 <i>S. nervosa</i>	LM644049	LM644055	多枝亚属 1 Subgen. <i>Ophelia</i> 1
狭叶獐牙菜 <i>S. angustifolia</i>	LM644053	LM644059	多枝亚属 1 Subgen. <i>Ophelia</i> 1
美丽獐牙菜 <i>S. angustifolia</i> var. <i>pulchella</i>	HG917352	HG964542	多枝亚属 1 Subgen. <i>Ophelia</i> 1
<i>S. corymbosa</i>	HG917351	HG964541	多枝亚属 1 Subgen. <i>Ophelia</i> 1
<i>S. densifolia</i> 1	HG917339	HG964529	多枝亚属 1 Subgen. <i>Ophelia</i> 1
<i>S. densifolia</i> 2	HG917343	HG964533	多枝亚属 1 Subgen. <i>Ophelia</i> 1
<i>S. lawii</i>	HG917350	HG964539	多枝亚属 1 Subgen. <i>Ophelia</i> 1
蒙自獐牙菜 <i>S. leduicii</i>	KC861268	KC935903	多枝亚属 2 Subgen. <i>Ophelia</i> 2
<i>S. paniculata</i>	LM644051	LM644057	多枝亚属 2 Subgen. <i>Ophelia</i> 2
獐牙菜 <i>S. bimaculata</i> 1	JF956556	JF944518	多枝亚属 2 Subgen. <i>Ophelia</i> 2
獐牙菜 <i>S. bimaculata</i> 2	JF956557	JF944519	多枝亚属 2 Subgen. <i>Ophelia</i> 2
白花獐牙菜 <i>S. alba</i> 1	KC935911	KC935899	多枝亚属 3 Subgen. <i>Ophelia</i> 3
白花獐牙菜 <i>S. alba</i> 2	KC935912	KC935900	多枝亚属 3 Subgen. <i>Ophelia</i> 3
大籽獐牙菜 <i>S. macrosperma</i> 1	JF956570	JF944536	多枝亚属 3 Subgen. <i>Ophelia</i> 3
大籽獐牙菜 <i>S. macrosperma</i> 2	JF956573	KC935902	多枝亚属 3 Subgen. <i>Ophelia</i> 3
抱茎獐牙菜 <i>S. franchetiana</i>	KC861256	JF944535	多枝亚属 4 Subgen. <i>Ophelia</i> 4
川西獐牙菜 <i>S. mussotii</i>	KC861255	KX019846	多枝亚属 4 Subgen. <i>Ophelia</i> 4
紫红獐牙菜 <i>S. punicea</i> 1	JF956579	JF944543	多枝亚属 4 Subgen. <i>Ophelia</i> 4
紫红獐牙菜 <i>S. punicea</i> 2	JF956577	JF944542	多枝亚属 4 Subgen. <i>Ophelia</i> 4
单花獐牙菜 <i>S. subuniflora</i> 1	KX019837	KX019840	多枝亚属 4 Subgen. <i>Ophelia</i> 4
单花獐牙菜 <i>S. subuniflora</i> 2	KX019838	KX019841	多枝亚属 4 Subgen. <i>Ophelia</i> 4
单花獐牙菜 <i>S. subuniflora</i> 2	KX019839	KX019842	多枝亚属 4 Subgen. <i>Ophelia</i> 4
印度獐牙菜 <i>S. chirayita</i> 1	HG917353	HG964543	多枝亚属 5 Subgen. <i>Ophelia</i> 5
印度獐牙菜 <i>S. chirayita</i> 2	KU859978	KU859981	多枝亚属 5 Subgen. <i>Ophelia</i> 5
毛萼獐牙菜 <i>S. hispidicalyx</i> 1	KP184451	KP184457	多枝亚属 5 Subgen. <i>Ophelia</i> 5
毛萼獐牙菜 <i>S. hispidicalyx</i> 2	KP184453	KP184459	多枝亚属 5 Subgen. <i>Ophelia</i> 5
西南獐牙菜 <i>S. cincta</i>	JF956563	JF944525	多枝亚属 5 Subgen. <i>Ophelia</i> 5
宽丝獐牙菜 <i>S. dilatata</i>	KC861265	KX019850	多枝亚属 5 Subgen. <i>Ophelia</i> 5
毛獐牙菜 <i>S. pubescens</i>	JF956575	JF944540	多枝亚属 5 Subgen. <i>Ophelia</i> 5
云南獐牙菜 <i>S. yunnanensis</i> 1	JF956584	JF944552	多枝亚属 6 Subgen. <i>Ophelia</i> 6
云南獐牙菜 <i>S. yunnanensis</i> 2	JF956585	JF944553	多枝亚属 6 Subgen. <i>Ophelia</i> 6
细瘦獐牙菜 <i>S. tenuis</i> 1	JF956582	JF944547	多枝亚属 6 Subgen. <i>Ophelia</i> 6
细瘦獐牙菜 <i>S. tenuis</i> 2	JF956583	JF944548	多枝亚属 6 Subgen. <i>Ophelia</i> 6
异型花 <i>Sinoswertia tetraptera</i> 1	KC861270	JF944550	HOSSN
异型花 <i>S. tetraptera</i> 2	KC861269	JF944551	HOSSN
歧伞獐牙菜 <i>S. dichotoma</i>	AJ408035	KX019851	HOSSN
椭圆叶花锚 <i>Halenia elliptica</i>	MH116666	MH117563	HOSSN
心叶獐牙菜 <i>S. cordata</i>	KC594672	KX019844	
镰萼喉毛花 <i>Comastoma falcatum</i> 1	KC861271	KC935878	喉毛花属 Gen. <i>Comastoma</i>
镰萼喉毛花 <i>C. falcatum</i> 2	KC861272	KC935879	喉毛花属 Gen. <i>Comastoma</i>
长梗喉毛花 <i>C. pedunculatum</i> 1	KC861273	KC935880	
长梗喉毛花 <i>C. pedunculatum</i> 2	KC861274	KC935881	
<i>C. pseudopulmonarium</i>	KX911141	KX910836	喉毛花属 Gen. <i>Comastoma</i>
高杯喉毛花 <i>C. traillianum</i>	KC861276	KC935882	喉毛花属 Gen. <i>Comastoma</i>
高杯喉毛花 <i>C. traillianum</i>	KC935905	KC935883	喉毛花属 Gen. <i>Comastoma</i>
斑茎蔓龙胆 <i>Crawfordia maculaticaulis</i>	KX911142	KX910837	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
尖叶假龙胆 <i>G. acuta</i>	KX526638	KX527324	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G. amarella</i>	JN966311	JN965558	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>

续附表1 Continued table 1

种及个体编号 Species and individual code	序列号 GenBank Accession		分支 Clade
	<i>matK</i>	<i>rbcL</i>	
<i>G.anglica</i> 1	JN894540	JN891638	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.anglica</i> 2	JN896134	JN893666	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
黑边假龙胆 <i>G.azurea</i> 1	KC861284	KC935884	
黑边假龙胆 <i>G.azurea</i> 2	KC935906	KC935885	
<i>G.bellidifolia</i>	AJ388162 & AJ388232	KT626711	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.campestris</i> 1	JN894539	JN892657	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.campestris</i> 2	JN895553	JN892868	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
密花假龙胆 <i>G.gentianoides</i>	KC861285	KC935886	
密花假龙胆 <i>G.gentianoides</i>	KC861286	KC935887	
<i>G.germanica</i>	AJ406335 & AJ406363	KF997490	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.propinqua</i> 1	JN966313	JN965562	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.propinqua</i> 2	JN966314	JN965564	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.propinqua</i> subsp. <i>arctophila</i>	KC474860	KC482926	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.quinquefolia</i>	AJ406341 & AJ406369	KF496035	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
<i>G.uliginosa</i>	JN895551	JN892866	假龙胆属 Gen. <i>Gentianella</i>
扁蕾 <i>Gentianopsis barbata</i> 1	KC861287	KC935888	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
扁蕾 <i>G.barbata</i> 2	KC861288	KC935889	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
<i>Gentianopsis ciliata</i>	AJ388164 & AJ388234	KM360802	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
迴旋扁蕾 <i>G.contorta</i> 1	KC861289	KC935890	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
<i>G.contorta</i> 2	KC861290	KC935891	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
<i>G.crinita</i>	AJ406345 & AJ406373	KF613047	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
<i>G.holopetala</i>	MF963443	MF963066	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
湿生扁蕾 <i>G.paludosa</i> 1	KC861292	KC935892	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
湿生扁蕾 <i>G.paludosa</i> 2	KC935907	KC935893	扁蕾属 Gen. <i>Getianopsis</i>
辐花 <i>Lomatogoniopsis alpina</i>	KC861239	JQ933391	
<i>Lomatogonium carinthiacum</i> 1	KC935908	KC935895	肋柱花属 Gen. <i>Lomatogonium</i>
<i>L.carinthiacum</i> 2	KC935909	KC935896	肋柱花属 Gen. <i>Lomatogonium</i>
大花肋柱花 <i>L.macranthum</i>	KT280232	KT280127	肋柱花属 Gen. <i>Lomatogonium</i>
辐状肋柱花 <i>L.rotatum</i> 1	KC935910	KC935897	肋柱花属 Gen. <i>Lomatogonium</i>
辐状肋柱花 <i>L.rotatum</i> 2	KC861294	KC935898	肋柱花属 Gen. <i>Lomatogonium</i>
铺散肋柱花 <i>L.thomsonii</i>	KX911144	KX910870	
峨眉双蝴蝶 <i>Tripterispermum cordatum</i>	KX911146	KX527240	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
<i>Metagentiana rhodantha</i>	JN162102	JN162113	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
<i>Saccifolium bandeirae</i>	HQ384550	AJ242609	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
粗茎秦艽 <i>Gentiana crassicaulis</i>	KC861277	KJ947517	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
麻花艽 <i>G.straminea</i>	KC861281	GQ436509	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
达乌里秦艽 <i>G.dahurica</i>	KC861279	KM226715	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
<i>G.acaulis</i>	KU673862	KF602225	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
阿墩子龙胆 <i>G.atuntsiensis</i>	KU512399	KU512521	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
头花龙胆 <i>G.cephalantha</i>	KU512403	KU512519	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
<i>G.cruciata</i>	KJ746189	KJ746282	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
龙胆 <i>G.scabra</i>	JN162093	JN162105	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
<i>G.purpurea</i>	AJ429323	KF602228	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
新疆秦艽 <i>G.walujewii</i>	KU512457	KU512464	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
云南龙胆 <i>G.yunnanensis</i>	KU512458	KU512463	龙胆亚族 Subtrib. <i>Gentianinae</i>
<i>Centaurium erythraea</i>	HM850820	HM849874	Trib. <i>Chironimeae</i>
<i>Blackstonia perfoliata</i>	HM850819	HM849816	Trib. <i>Chironimeae</i>
<i>Cicendia filiformis</i>	HM850824	HM849894	Trib. <i>Chironimeae</i>
<i>Sabatia angularis</i>	HQ384549	JQ592140	Trib. <i>Chironimeae</i>
<i>S.stellaris</i>	KJ773109	KJ773856	Trib. <i>Chironimeae</i>
<i>Lisianthus skinneri</i>	JQ587945	JQ592140	Trib. <i>Chironimeae</i>
<i>Zeltnera muehlenbergii</i>	MF963471	MF963085	Trib. <i>Chironimeae</i>
<i>Obolaria virginica</i> 1	KP642775	KP643633	
<i>Frasera albicaulis</i> var. <i>modocensis</i>	MF963525	MF963160	
藻百年 <i>Exacum tetragonum</i>	LM644054	LM644054	
<i>Chelonanthus alatus</i>	JQ587942	JQ592137	