

· 研究报告 ·

太行山近期隆升促进太行花属(蔷薇科)谱系分化

陈文娜¹, 李良涛¹, 周璐¹, 姚纲^{2*}

¹河北工程大学园林与生态工程学院, 邯郸 056038; ²华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642

摘要 太行花属(*Taihangia*)是分布于太行山南段的蔷薇科特有属, 含1种(太行花(*T. rupestris*)) 2变种(太行花原变种(*T. rupestris* var. *rupestris*)与缘毛太行花(*T. rupestris* var. *ciliate*)). 然而, 这2个变种的分类地位尚存争议, 且该属的演化历史研究较欠缺。采用质体系统发生基因组学手段构建了太行花属系统发生树, 结合分化时间估算对该属起源演化时间进行推断。结果表明, 太行花属是1个获得很高支持的单系, 太行花2个变种各自形成很好的单系, 支持二者各自独立的分类地位。分化时间估算结果表明, 太行花属在上新世-更新世边界附近时期约 2.6×10^6 年前开始分化, 2个变种内部谱系分支间的分化则主要发生在更新世后期。结合太行山南段在不同地质时期的隆升历史, 认为太行山南段在上新世与更新世期间的快速隆升可能很大程度地促进了太行花属不同谱系分支的分化。研究结果不仅深化了对太行花属植物演化历史的认识, 还为山体隆升促进山地类群多样性形成提供了新的研究案例。

关键词 分化时间, 蔷薇科, 山体隆升, 太行花属, 太行山, 系统发生基因组学

陈文娜, 李良涛, 周璐, 姚纲 (2024). 太行山近期隆升促进太行花属(蔷薇科)谱系分化. 植物学报 59, 763–773.

山地生物类群多样性成因是进化生态学领域长期关注的重要内容之一(Hughes and Atchison, 2015; Ding et al., 2020)。我国山地丰富, 大量生物类群分布于山地环境, 吸引了众多研究者的关注。研究表明山体隆升可能在很大程度上促进了山地类群的物种分化(Zhou et al., 2013; Yu et al., 2014; Zhang et al., 2014; Ye et al., 2019; Ding et al., 2020), 但也有研究显示部分山地类群的多样性形成可能与山体隆升关系不大, 而是随着时间持续稳定地积累(Favre et al., 2016)。因此, 对我国山地类群开展深入研究, 对其进化历史进行深入剖析, 有助于理解山地类群多样性的成因。然而, 相关研究多集中于中国西南山区, 对中国其它地区山地类群多样化历史的研究相对较少。因此, 对西南山区以外的山区生物类群开展研究很有必要。

太行山脉南北绵延于华北平原西缘, 该地区气候类型多样, 地形地貌复杂, 植被类型多样, 蕴藏着丰富的生物资源, 是华北植物区系的重要组成部分(唐伟斌, 2005)。此外, 该地区还是许多生物类群的模式产地,

众多植物物种以“太行”或“太行山”进行分类学命名, 如太行米口袋(*Gueldenstaedtia taihangensis*)、太行菊(*Opisthopappus taihangensis*)、太行梨(*Pyrus taihangshanensis*)、太行山玄参(*Scrophularia taihangshanensis*)、太行花(*Taihangia rupestris*)、太行榆(*Ulmus taihangshanensis*)以及太行白前(*Vincetoxicum taihangense*)。太行山脉地质历史复杂, 在不同地质历史时期发生过多次快速隆升。地质学研究表明, 太行山脉南端的快速隆升主要发生在始新世(Eocene)、中新世(Miocene)至上新世(Pliocene)中期以及早更新世(Pleistocene)晚期至今这3个时期(马寅生等, 2007), 其中发生在更新世的隆升最为明显(吴忱等, 1999)。近期, 有部分研究揭示了太行山在上新世至更新世的隆升可能促进太行山区部分物种或种下谱系分支的分化(Hou et al., 2014; Wang and Yan, 2014; Ye et al., 2021), 但相关研究较少。因此, 对太行山区重要代表性植物类群开展进化生物学研究, 揭示相关类群的遗传分化与太行山脉隆升之间的关联性, 不仅有助于加深太行山区物种多样性形成历史

收稿日期: 2023-11-29; 接受日期: 2024-05-04

基金项目: 河北省教育厅科学研究项目(No.QN2019010)和国家自然科学基金(No.31500180)

* 通讯作者。E-mail: gyao@scau.edu.cn

的理解, 还能丰富对中国境内不同山体隆升事件与生物类群分化历史之间关系的认识。

太行花属(*Taihangia*)隶属蔷薇科(Rosaceae)无尾果族(Colurieae) (Chen et al., 2020), 是太行山南段的特有单种属(俞德浚和李朝奎, 1980)。太行花仅分布于太行山南部靠东缘的河南、河北和山西交界处, 常生于海拔600–1 500 m阴坡山崖石壁之上, 是典型的山地类群(俞德浚和李朝奎, 1980; 王红卫等, 2011)。由于太行花地理分布区狭小, 植株数量有限, 因而在2021年9月7日由国务院批准发布的《国家重点保护野生植物名录》修订版(<http://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210908/162515850572900.html>)中被列为国家二级保护植物。太行花属植物花冠白色, 直径3–4.5 cm, 被誉为绝壁奇花, 观赏价值极高, 是重要的野生草本花卉资源(许桂芳等, 2006; 王建树, 2008)。在Smedmark和Eriksson (2002)基于nrITS与trnL-F序列片段的系统发生分析中, 太行花属、羽叶花属(*Acomastylis*)、无尾果属(*Coluria*)、赤须梅属(*Erythrocoma*)以及冰绒梅属(*Novosieversia*)等类群与路边青属(*Geum*)共同形成1个具有高支持率的单系分支。因此, Smedmark (2006)建议将上述相关属全部纳入路边青属, 成立广义路边青属, 并给予太行花新的组合名称*G. rupestre*。但是这一处理略显草率, 尽管广义路边青属的单系性获得高支持, 但其内部众多分支间的系统关系支持率很低, 相关属是否应全部纳入路边青属的范畴尚存争议。例如, Protopopova等(2023)发现林石草属(*Waldsteinia*)也聚类于广义路边青属, 且与太行花属和无尾果属系统关系很近。然而, 考虑到广义路边青属内部主要分支之间的系统关系, 再结合一系列形态特征及染色体数目等证据, Protopopova等(2023)建议对传统路边青属进行重新界定, 即将非单系的路边青属进行拆分, 从而保留林石草属和太行花属等类群属级分类地位。近年来, 尽管有部分文献资料采纳*G. rupestre*为太行花的学名(Zhao and Gao, 2020), 但更多研究依然支持太行花属独立的属级地位, 并使用其学名*Taihangia* (Li et al., 2017; Sun et al., 2019; Chen et al., 2020; Feng et al., 2022; Protopopova et al., 2023)。基于以上考虑, 本研究接受太行花属的属级地位, 接受*T. rupestris*为太行花的种名。

太行花属仅包含太行花1个物种, 涉及2个变种:

太行花原变种(*T. rupestris* var. *rupestris*)与缘毛太行花(*T. rupestris* var. *ciliate*)。2个变种在叶片形状、叶缘锯齿类型以及叶柄附属毛等形态特征上区别明显(俞德浚和李朝奎, 1980); 在地理分布上也呈现明显的南北分布格局, 前者主要分布于河南, 后者主要分布在山西和河北(王红卫等, 2011)。基于随机扩增多态性DNA (randomly amplified polymorphic DNA, RAPD) (唐敏, 2004; Tang et al., 2010)与简单重复序列(simple sequence repeat, SSR) (段景勉, 2013)等分子标记的分析均支持二者各自作为变种的划分。而基于简单重复序列区间(inter-simple sequence repeat, ISSR)分子标记的分析结果显示这2个变种的单系性均未获得支持(方向民, 2010; 王红卫等, 2011)。Cheng等(2016)基于多个质体基因组序列片段与线粒体基因组序列片段以及Sun等(2019)基于质体片段*psbA-trnH*的分析结果也显示太行花2个变种未形成独立的单系, 二者之间存在遗传分化, 但变异不大。因此, 太行花是否应划分为2个不同的变种, 有待进一步研究。此外, 作为太行山南段的特有植物类群, 太行花属属下谱系分支的多样化历史是否与太行山南段山体隆升事件存在关联, 目前未见相关研究。

近年来, 质体系统发生基因组学分析广泛应用于解析植物类群的系统发生关系(Zhang et al., 2017; Zhao et al., 2021; Yao et al., 2023), 且质体基因组序列在一些近缘种或种下不同谱系分支间系统关系的解析中也提供了丰富的遗传变异信息(He et al., 2021; Xue et al., 2021; Qin et al., 2022)。因此, 本研究在对太行花属2个变种进行多个分布点取样的基础上, 采用质体系统发生基因组学手段重建其系统关系, 并对其起源演化时间进行估算, 以解决2个主要问题: (1) 太行花属2个变种的分类学地位是否能获得质体基因组学数据的支持; (2) 太行花属属下谱系分支的分化主要发生时间及其主要谱系分支的分化是否与太行山南段山体隆升事件存在紧密联系。

1 材料与方法

1.1 类群取样、DNA提取与测序

于2019–2020年在河北省武安市及河南省焦作市等多个分布点对太行花(*Taihangia rupestris* Yu et Li) 2个变种进行野外考察并采样。具体采样信息见表1。在

不影响植株正常生长的前提下进行DNA分子材料取样与凭证标本采集, 将获取的新鲜叶片置于变色硅胶中保存。凭证标本存放于河北工程大学武安科技小院标本室。本研究共采集太行花原变种(*T. rupestris* Yu et Li var. *rupestris*) 2个个体与缘毛太行花(*T. rupestris* Yu et Li var. *ciliate*) 5个个体的分子材料。从NCBI网站([https:// www.ncbi.nlm.nih.gov/](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/))下载太行花原变种3个不同个体和缘毛太行花1个个体的质体全基因组序列数据; 下载蔷薇科其它属共16种植物的质体全基因组序列。参考Zhang等(2017)的蔷薇科系统框架, 本研究将仙女木属(*Dryas*)作为系统树构建的外类群, 所涉及类群及其序列信息见表2。采用改良的CTAB法(Doyle and Doyle, 1987)提取样品总DNA。利用基因组浅层测序方法进行测序。先用超声波打碎总DNA, 筛选序列长度为500 bp的片段进行建库; 基于Illumina HiSeq 2500平台对所筛选的序列片段进行两端测序, 测序读长为150 bp; 每个个体的测序总量约3G。建库与测序过程参考Yao等(2023)的方法。

1.2 质体基因组组装与注释

基于Trimmomatic v.0.32软件(Bolger et al., 2014)对原始数据(raw reads)进行过滤, 参数为默认。以NCBI数据库中已公布的太行花质体全基因组序列(NC_037392)作为参考序列, 采用GetOrganelle软件(Jin et al., 2020a)对新测序个体的质体全基因组序列进行拼接组装。参数如下: -t 30 -R 15 -k 75, 85, 95, 105 -F embplant_pt。组装好的质体全基因组数据用PGA脚本(Qu et al., 2019)进行编码基因组注释, 将注释后的质体基因组序列提交至NCBI数据库并获取序列号(表2), 同时在ScienceDB数据库中备份(doi: 10.57760/sciencedb.j00154.00008)。从所有取样个体的质体全基因组序列中提取83个编码区序列(含79个蛋白质编码区和4个核糖体RNA区)。基于Geneious v.11.1.5软件(Kearse et al., 2012)中的插件MAFFT (Kato and Standley, 2013)对每个序列片段进行比对; 将比对好的所有83个序列片段矩阵进行合并, 联合

表1 本研究新测序的太行花属取样信息

Table 1 Information of materials of *Taihangia* newly sequenced in the present study

Taxon/individual	Vouchers	Locality	NCBI accession number
<i>T. rupestris</i> var. <i>rupestris</i> _YGS01	Chen WN-102	Yidoushui village, Xiuwu Hsien, Henan province, China	OR795017
<i>T. rupestris</i> var. <i>rupestris</i> _YGS02	Chen WN-103	Yidoushui village, Xiuwu Hsien, Henan province, China	OR795018
<i>T. rupestris</i> var. <i>ciliate</i> _ZQG01	Chen WN-104	Zhaiqinggou village, Wu'an City, Hebei province, China	OR795020
<i>T. rupestris</i> var. <i>ciliate</i> _ZQG02	Chen WN-105	Zhaiqinggou village, Wu'an City, Hebei province, China	OR795021
<i>T. rupestris</i> var. <i>ciliate</i> _CYG	Chen WN-106	Chaoyanggou village, Wu'an City, Hebei province, China	OR795019
<i>T. rupestris</i> var. <i>ciliate</i> _FJ	Chen WN-107	Fenjiao village, Wu'an City, Hebei province, China	OR795022
<i>T. rupestris</i> var. <i>ciliate</i> _LG	Chen WN-108	Lianggou village, Wu'an City, Hebei province, China	OR795023

表2 从NCBI数据库下载的质体基因组序列信息

Table 2 Information of the plastid genomes downloaded from NCBI database

Taxon	NCBI accession number	Taxon	NCBI accession number
<i>Acaena pinnatifida</i>	KY419984	<i>Rosa lichiangensis</i>	KY419934
<i>Comarum salesovianum</i>	KY420034	<i>R. persica</i>	KY419918
<i>Dryas drummondii</i>	KY419952	<i>Rubus fockeanus</i>	KY420018
<i>Fallugia paradoxa</i>	KY419999	<i>Ru. niveus</i>	KY419961
<i>Fragaria vesca</i>	JF345175	<i>Sanguisorba officinalis</i>	KY419975
<i>Geum aleppicum</i>	NC_060733	<i>Spenceria ramalana</i>	KY419995
<i>G. macrophyllum</i>	NC_053765	<i>Taihangia rupestris</i> var. <i>rupestris</i>	MZ151697
<i>G. urbanum</i>	ON556622	<i>T. rupestris</i> var. <i>rupestris</i>	NC_037392
<i>Hagenia abyssinica</i>	KY420026	<i>T. rupestris</i> var. <i>rupestris</i>	MK567781
<i>Potentilla purpurea</i>	KY419953	<i>T. rupestris</i> var. <i>ciliate</i>	MZ151698

矩阵用于系统树构建。

1.3 系统发生树构建

基于MrBayes v.3.2.7 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003)和RAxML-HP2v.8.1.12 (Stamatakis, 2006)软件分别采用贝叶斯法(Bayesian inference, BI)和最大似然法(maximum likelihood, ML)构建系统发生树。进行贝叶斯分析前,在jModelTest v.3.7软件(Posada, 2008)中采用修正过的赤池信息量准则(corrected akaike information criterion, AICc)对联合矩阵的最佳碱基替代模型进行筛选,结果为GTR+T+ Γ 。以一棵随机选择的系统树开始运算,共运算4 000 000代,每100代取样1次作为样本构建系统发生树。结果表明,运行链之间的分离频率平均标准差(standard deviation, SD)小于0.01,并且基于Tracer v.1.6.1软件(Rambaut et al., 2014)查验获知所有参数的有效样本大小(effective sample sizes, ESS)数值均超过200,说明所得结果符合运算要求。将最初所得10 000棵系统树作为老化样品舍弃(burn in),对剩余的系统树进行总结,获取其一致性树(consensus tree),并计算所有系统发生节点的支持率,得到后验概率(posterior probability, PP)。最大似然估计基于GTR+ Γ 模型展开,重复运算1 000次后获取所有系统发生节点的自展支持率(bootstrap, BS)。在Figtree v.1.4.2软件中查看系统树。参考Zhao等(2021)的建议,将BS $\geq$ 80%或PP $\geq$ 0.95作为高度支持,70% $\leq$ BS<80%或0.90 $\leq$ PP<0.95为中度支持,BS<70%或PP<0.90为低支持。

1.4 分化时间估算

使用BEAST v.2.6.6软件(Bouckaert et al., 2014)对太行花属属下谱系分支间的起源演化时间进行估算。由于太行花属缺少化石记录,本研究对太行花属之外5个节点进行了时间校准。具体如下:(1) Edelman (1975)报道蔷薇属(*Rosa*)产于始新世早期的化石*Rosa germerensis*,该化石被广泛接受并被用于分化时间估算(Zhang et al., 2017; Chen et al., 2020; Jin et al., 2020b; Vozárová et al., 2021),因此本研究参考前人研究将该化石用于蔷薇族(Roseae)干群(stem node)节点校准,化石时间使用对数正态分布模型(lognormal distribution model)设置,最小时间限

定为47.8 Ma (million years ago) (offset=47.8 Ma),平均值(mean)设置为1.0,标准差(standard deviation, SD)设置为2.0,同时对真实范围的平均值(mean in real space)进行勾选;(2) 参考Zhang等(2017)基于质体基因组学数据对蔷薇科类群进行广泛取样并结合多个化石记录进行分化时间估算的结果,对仙女木亚科(Dryadoideae)与蔷薇亚科(Rosoideae)之间的分化节点进行校准,时间设置为92.9 Ma;(3) 参考Zhang等(2017)所得结果,对路边青属与飞羽木属(*Fallugia*)之间的分化节点进行校准,时间设置为39.1 Ma;(4) 参考Zhang等(2017)所得结果,对龙牙草族(Agrimoniae)冠群分化节点进行校准,时间设置为36.1 Ma;(5) 参考Zhang等(2017)所得结果,对悬钩子族(Rubeae)干群节点进行校准,时间设置为57.8 Ma。后4个校准点的处理均为二次标定(secondary calibration),因此建议参考BEAST软件操作手册,对相关校准点的时间设置均采用正态分布(normal)模型,将所有4个二次校准点的参数Sigma均设置为1.5,平均值均设置为0.0。分化时间采用“生-灭”物种形成模型(birth-death speciation process),并基于对数正态分布的松散分子钟(lognormal relaxed molecular clock)进行估算。马尔科夫链蒙特卡洛(Markov chain Monte Carlo, MCMC)运算500 000 000代,每5 000代取样1次,重复2次独立运算。基于Tracer v.1.6软件对所得参数进行检查,确认所有参数的有效样本大小(ESS)数值均超过200,因此认为结果可靠。基于BEAST软件包中的TreeAnnotator v.1.8.4软件,将最初所得50 000棵系统树作为老化样品舍弃,对剩余的系统树进行总结并计算其一致性,统计相关节点的分化时间。在Figtree v.1.4.2软件中查看结果。

2 结果与讨论

2.1 系统发生分析

基于83个编码区序列构建的序列联合矩阵全长74 587 bp。基于最大似然法与贝叶斯法所得的拓扑结构高度一致(图1),除缘毛太行花形成的单系分支内部有几个节点支持率很低外,其它节点均获得很高的支持率。系统发生分析结果显示,太行花属所有11个个体形成1个支持率很高的单系(BS=100%,

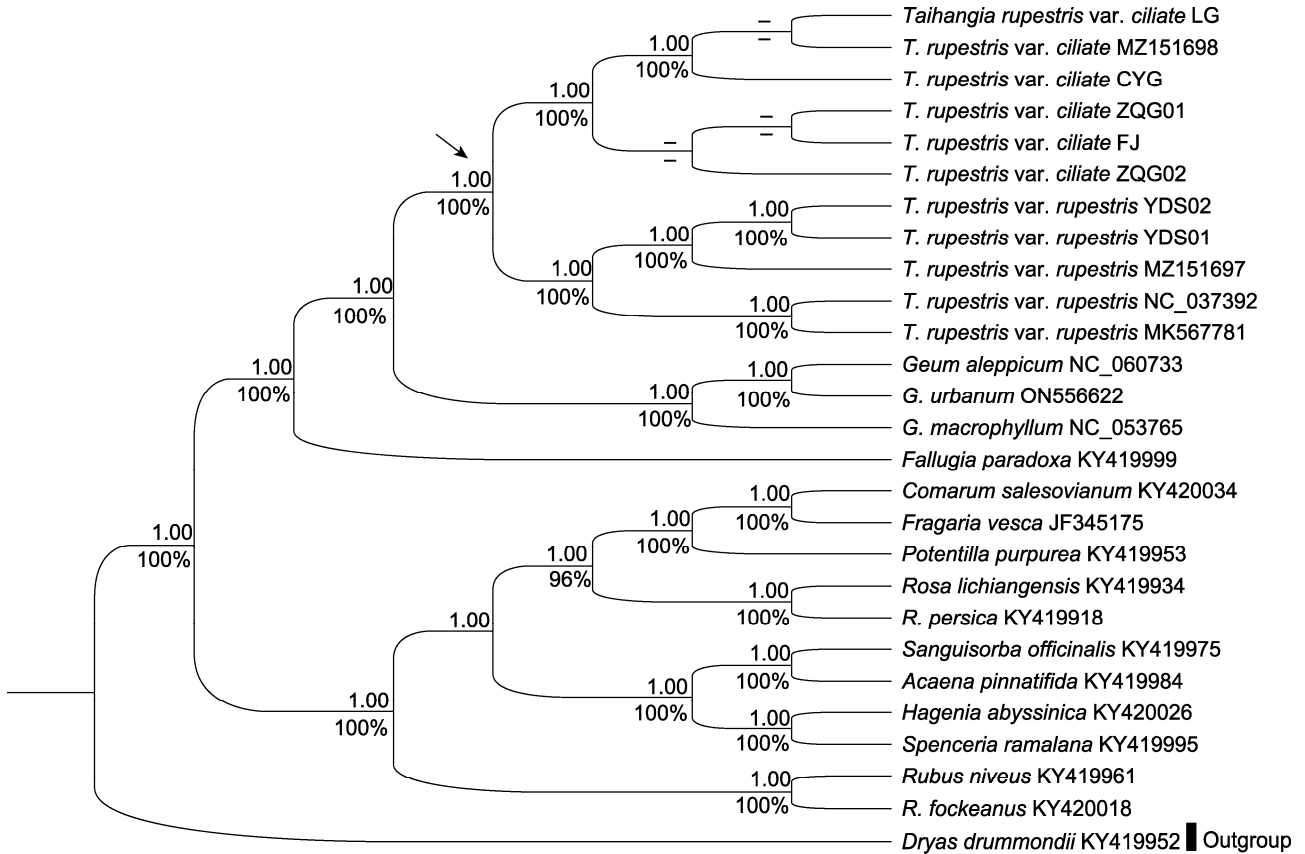


图1 基于83个质体基因序列采用最大似然法构建的系统发生树
系统发生节点附近左侧分支上、下的数字分别表示基于贝叶斯分析所得后验概率值与最大似然法分析所得自展值。—表示该节点未获得支持或后验概率值小于0.50或自展值小于50%。箭头示太行花属冠群节点。

Figure 1 Maximum likelihood (ML) tree inferred from the sequence matrix including 83 plastid genes
Posterior probability in Bayesian inference and bootstrap value in ML analysis are indicated above and below the stem branch of each phylogenetic node, respectively. Dashes denote that the phylogenetic node associated was not supported or posterior probability <0.50 or the bootstrap value <50%. The arrowhead indicates crown node of *Taihangia*.

PP=1.00), 并与路边青属成为具有很高支持率的姐妹群(BS=100%, PP=1.00)。在太行花属中, 太行花原变种与缘毛太行花各自的单系性也都获得很高的支持率(BS=100%, PP=1.00), 其中原变种5个个体之间的系统关系都得到很好的解决并获得很高的支持率(BS=100%, PP=1.00), 但缘毛太行花多个个体间的系统关系未能得到很好的解决, 支持率较低(BS<50%, PP<0.50)。此外, 对于太行花属之外的其它节点, 其系统关系均得到很好的解决并获得很高的支持率。其中除蔷薇属干群节点在最大似然法分析中获得高支持(BS=96%)以外, 其它节点在最大似然法分析中均获得很高的支持率(BS=100%), 相关节点在贝叶斯分析中也获得很高的支持率(PP=1.00)。

2.2 分化时间估算

分化时间估算结果表明, 太行花属所在的无尾果族于古新世早期(约61.80 Ma, 95% highest posterior density, HPD=68.94–57.00 Ma)与其姐妹群分开, 并于始新世早期(约39.1 Ma, 42.00–36.27 Ma)分化出飞羽木属与路边青属-太行花属分支(*Geum-Taihangia* clade) 2个谱系分支。太行花属与路边青属于中新世中期(约15.95 Ma, 23.63–9.52 Ma)分开, 之后在上新世-更新世边界附近时期(约2.60 Ma, 4.99–1.12 Ma)分化出2个主要分支, 即太行花原变种与缘毛太行花。此外, 太行花原变种形成的单系分支在更新世(约1.18 Ma, 2.26–0.50 Ma)开始分化, 缘毛太行花则在更新世(约0.16 Ma, 0.37–0.04 Ma)才开始分化(图2)。

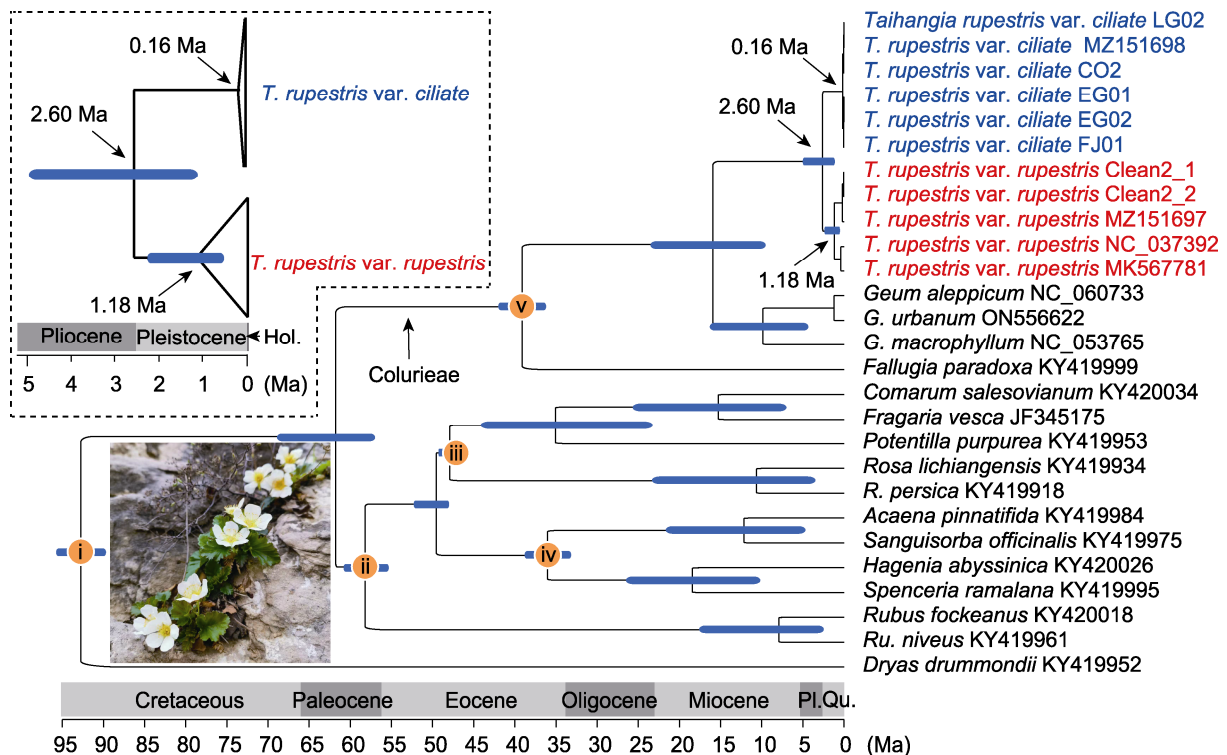


图2 基于83个质体基因构建的序列矩阵和5个时间校准点(i-v)通过BEAST分析所得分化时间
校准点i: 仙女木亚科与蔷薇亚科之间的分化节点; 校准点ii: 悬钩子族干群节点; 校准点iii: 蔷薇族干群节点; 校准点iv: 龙牙草族冠群节点; 校准点v: 路边青属与飞羽木属之间的分化节点。蓝色条块示系统发生节点分化时间95%最大后验密度区间。野外活体图为缘毛太行花。Pl.: 上新世; Qu.: 第四纪(含更新世与全新世); Hol.: 全新世; Ma: 百万年前

Figure 2 Divergence time obtained through BEAST analysis based on the sequence matrix of 83 plastid genes and 5 calibration points (i to v)
Point i: The split between Dryadoideae and Rosoideae; Point ii: Stem node of Rubeae; Point iii: Stem node of Roseae; Point iv: Crown node of Agrimonieae; Point v: Split between *Fallugia* and *Geum*. Blue bars represent 95% highest posterior density for phylogenetic node. The field image belongs to *Taihangia rupestris* var. *ciliate*. Pl.: Pliocene; Qu.: Quaternary (Pleistocene+Holocene); Hol.: Holocene; Ma: Million years ago

2.3 讨论

2.3.1 太行花属系统发生关系与分类处理

太行花属1种2变种的分类学划分一直存在争议。鉴于此,我们对2个变种的取样涉及来自不同分布点的材料或序列数据,并采用质体系统发生基因组学手段对其系统关系进行分析。结果表明,太行花原变种与缘毛太行花各自的单系性都获得了很高的支持($BS=100\%$, $PP=1.00$) (图1),与前人基于过氧化物酶分析(俞德浚和李朝奎, 1983)以及基于RAPD (唐敏, 2004; Tang et al., 2010)和SSR (段景勉, 2013)分子标记开展的遗传多样性分析所得结果一致。研究表明,太行花原变种与缘毛太行花之间已形成明显的遗传分化,本研究结果支持将二者处理为不同分类群的

观点。此外,分化时间估算结果显示二者之间分化时间较晚,约2.6 Ma (图2),且二者形态差异也仅体现在叶这一营养器官上,即太行花原变种叶片呈椭圆形或卵形,顶部圆钝,基部呈截形或圆形,稀阔楔形,边缘有圆齿,粗大钝齿或波状,叶片几乎无毛或在叶基部脉上偶有稀疏柔毛;缘毛太行花叶片呈心状卵形或稀三角卵形,多数基部呈微心形,边缘锯齿深且多,偶有微浅裂,显著具缘毛包裹,叶柄显著被疏柔毛(俞德浚和李朝奎, 1980; 耿霄等, 2009)。这说明二者之间分化历史较短,分化强度不高,因此我们支持将二者处理为种下不同变种的观点。由于本研究获取的序列信息可能并未代表上述2个变种各自野生居群的所有遗传变异信息,因此在进一步扩大取样的情

况下二者是否依然是很好的单系,有待后续进一步确认。

尽管Wang等(2011)基于ISSR标记的分析与段景勉(2013)基于SSR标记的分析采用来源一致的实验材料,但二者所得结果完全不同。前者所得结果显示太行花原变种来自河南黄华山的一个居群聚类于缘毛太行花之中,导致2变种均非单系,且2变种之间遗传差异较小,二者之间存在广泛的基因流;后者所得结果则显示2变种均形成很好的单系分支,且变种之间遗传差异很大,基因流较小,二者分化明显。这说明基于大量核基因序列探讨太行花2变种的分类学地位与遗传多样性格局还有待深入。此外,Cheng等(2016)基于多个线粒体基因组序列片段与质体基因组序列片段所得系统树拓扑结构存在冲突,但均显示太行花2变种存在多个分支且相互混杂,二者各自独立的分类地位未获支持。Sun等(2019)基于质体片段*psbA-trnH*所构建的系统树也显示太行花2变种大量个体形成3个独立的分支,其中原变种形成的1个分支聚类于缘毛太行花内部。但上述2项研究均采用邻接法(neighbor-joining method)构建系统树,该系统树为无根树(unrooted tree),因此所得系统关系可能并非真实的系统演化关系。

2.3.2 太行花属的起源与演化

太行花属作为太行山南段地区重要的代表性单种属植物类群,自其发表以来一直备受关注,前人也曾针对该属的起源与演化问题展开讨论。例如,俞德浚和李朝奎(1983)从太行花的花柱类型、心皮的子房结构和二倍性染色体等原始特性推断太行花属可能是仙女木类群中最原始的类群,属于古老的残遗属。唐敏(2004)认为太行花可能是残存在太行山区的古特有种,由于缺乏竞争力及其它原因导致居群未能进一步扩散,从而成为稀有植物。Chen等(2020)对蔷薇亚科(Rosoideae)类群的分化时间进行估算,发现太行花属所在分支与路边青属所在分支的分化发生在中新世中期约15.46 Ma,这与本研究结果高度相似(约15.94 Ma)(图2)。该研究并未对太行花不同谱系分支之间的分化历史予以阐述,但揭示了太行花属与其姐妹群无尾果属-林石草属分支(*Coluria-Waldsteinia* clade)在中新世后期约10.49 Ma分开,这说明太行花属的起源不早于中新世后期。本研究表明太行花属现

存类群的分化直到上新世-更新世边界附近时期约2.60 Ma才开始发生(图2),说明太行花属的起源时间应处于中新世后期至上新世期间。根据地质历史研究结果,太行山南段曾在中新世至上新世中期及早更新世晚期至今2个时期发生过明显的隆升事件(马寅生等, 2007)。我们认为,太行花属主要生境为太行山南段山崖石壁,其起源可能与太行山南段在中新世至上新世中期的山体隆升事件高度相关。太行花属的近缘类群无尾果属与林石草属也主要分布于亚洲北部地区,因此太行山南段于中新世至上新世中期的隆升可能在一定程度上促进了太行花属与其近缘类群之间的遗传分化。随着对山体特殊环境的适应,太行花属的传粉方式与其近缘类群相比也发生了明显改变,如该属主要以风媒进行传粉,而其近缘类群无尾果属与林石草属主要依靠蚂蚁或其它小昆虫搬运传粉(俞德浚和李朝奎, 1983)。

本研究表明太行花属的冠群分化发生于上新世-更新世边界附近时期约2.60 Ma,但这一分化时间的置信区间(4.99–1.12 Ma)(图2)处于上新世早期至更新世中期,因此该分化事件也可能与太行山南段在上新世或更新世期间的隆升事件有关。此时期太行山南段的山体隆升可能增大了太行花在该地区南北两大居群之间的地理隔离,从而促进二者之间的遗传分化,形成目前2个变种。对于该属2个变种所在单系分支内分化节点或不同分布点居群之间的分化,则主要集中在更新世后期(图2),这与太行山南段于早更新世晚期至今的1次隆升事件在时间尺度上高度吻合。本研究中,缘毛太行花取样居群在更新世末期约0.16 Ma才开始分化,远晚于太行花原变种取样居群开始分化的时间(约1.18 Ma)(图2),这是否与缘毛太行花取样居群存在较大偏差(如早期分化的居群未被涉及)有关,还有待进一步确认。然而,其早期居群的分化时间不会早于该变种与太行花原变种分开的时间,即太行花属冠群分化时间(约2.60 Ma)(图2)。基于本研究所得太行花属属下不同谱系分支的起源与演化时间,我们认为太行山南段于上新世至更新世期间的隆升事件可能在很大程度上促进了太行花不同谱系分支的分化,从而促进其遗传多样性的形成。在上新世至更新世期间太行山发生的山体隆升事件促进该地区部分物种下居群水平分化的案例在其它植物类群中也有报道,如太行菊属(*Opisthopappus*)部分物种

(Wang and Yan, 2014; Ye et al., 2021)以及蚂蚱腿子属(*Myriopholis*)的蚂蚱腿子(*M. dioica*) (Lin et al., 2021); 在部分动物类群中同样有过报道, 如麻蜥属(*Eremias*) (Zhao et al., 2011)和钩虾属(*Gammarus*) (Hou et al., 2014)。上述研究表明, 太行山山体隆升事件可能对该地区众多生物类群的遗传分化及生物多样性的形成起到促进作用, 对该地区生物区系的演化提供了重要的环境驱动力。要深入理解太行山区物种多样性成因以及种下遗传多样性形成的历史与格局, 还需选取更多代表类群开展研究, 尤其应加强对生物类群本身潜在促进因子的探讨。

作者贡献声明

陈文娜: 材料收集, 数据分析, 撰写论文; 李良涛: 材料收集, 论文修改; 周璐: 完成实验, 论文修改; 姚纲: 构思并设计实验, 数据分析, 撰写论文。

参考文献

- Bolger AM, Lohse M, Usadel B** (2014). Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics* **30**, 2114–2120.
- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu CH, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ** (2014). BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput Biol* **10**, e1003537.
- Chen X, Li JL, Cheng T, Zhang W, Liu YL, Wu P, Yang XY, Wang L, Zhou SL** (2020). Molecular systematics of Rosoideae (Rosaceae). *Plant Syst Evol* **306**, 9.
- Cheng YQ, Duan JM, Jiao ZB, Wang GG, Yan FM, Wang HW** (2016). Cytoplasmic DNA disclose high nucleotide diversity and different phylogenetic pattern in *Taihangia rupestris* Yu et Li. *Biochem Syst Ecol* **66**, 201–208.
- Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW** (2020). Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science* **369**, 578–581.
- Doyle JJ, Doyle JL** (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem Bull* **19**, 11–15.
- Duan JM** (2013). The Research on Genetic Diversify and Molecular Phylogeography Population of *Taihangia rupestris* Yu et Li. Master's thesis. Zhengzhou: Henan Agricultural University. pp.1–45. (in Chinese)
- 段景勉** (2013). 太行花种群遗传多样性与分子谱系地理学研究. 硕士论文. 郑州: 河南农业大学. pp. 1–45.
- Edelman DW** (1975). The Eocene Germer Basin Flora of South-central Idaho. Master's thesis. Moscow: University of Idaho. pp. 1–142.
- Fang XM** (2010). Genetic Diversity Study of Rare and Precious Species *Taihangia rupestris*. Master's thesis. Zhengzhou: Henan Agricultural University. pp.1–48. (in Chinese)
- 方向民** (2010). 珍稀植物太行花的遗传多样性研究. 硕士论文. 郑州: 河南农业大学. pp. 1–48.
- Favre A, Michalak I, Chen CH, Wang JC, Pringle JS, Matuszak S, Sun H, Yuan YM, Struwe L, Muellner-Riehl AN** (2016). Out-of-Tibet: the spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae). *J Biogeogr* **43**, 1967–1978.
- Feng Z, Zheng Y, Jiang Y, Li LZ, Luo GM, Huang LF** (2022). The chloroplast genomes comparative analysis of *Taihangia rupestris* var. *rupestris* and *Taihangia rupestris* var. *ciliate*, two endangered and endemic cliff plants in Taihang Mountain of China. *South Afr J Bot* **148**, 499–509.
- Geng X, Ye J, Jian YH, Zhang HM** (2009). Advances on the study of special rare and endangered plant *Taihangia rupestris* in China. *J Anhui Agri Sci* **35**, 8965–8966, 8973. (in Chinese)
- 耿霄, 叶嘉, 焦云红, 张会敏** (2009). 中国特有珍稀濒危植物太行花的研究进展. *安徽农业科学* **35**, 8965–8966, 8973.
- He WC, Chen CJ, Xiang KL, Wang J, Zheng P, Tembrock LR, Jin DM, Wu ZQ** (2021). The history and diversity of rice domestication as resolved from 1464 complete plastid genomes. *Front Plant Sci* **12**, 781793.
- Hou ZG, Li JB, Li SQ** (2014). Diversification of low dispersal crustaceans through mountain uplift: a case study of *Gammarus* (Amphipoda: Gammaridae) with descriptions of four novel species. *Zool J Linn Soc* **170**, 591–633.
- Hughes CE, Atchison GW** (2015). The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains. *New Phytol* **207**, 275–282.
- Jin JJ, Yu WB, Yang JB, Song Y, DePamphilis CW, Yi TS, Li DZ** (2020a). GetOrganelle: a fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes. *Genome Biol* **21**, 241.
- Jin WY, Li HW, Wei R, Huang BH, Liu B, Sun TT, Mabblerley DJ, Liao PC, Yang Y** (2020b). New insights into biogeographical disjunctions between Taiwan and the Eastern Himalayas: the case of *Prinsepia* (Rosaceae). *Taxon* **69**, 278–289.
- Katoh K, Standley DM** (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol Biol Evol* **30**, 772–780.
- Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M,**

- Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Meintjes P, Drummond A** (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* **28**, 1647–1649.
- Li WG, Zhang LH, Zhang YD, Wang GD, Song DY, Zhang YW** (2017). Selection and validation of appropriate reference genes for quantitative real-time PCR normalization in staminate and perfect flowers of andromonoecious *Taihangia rupestris*. *Front Plant Sci* **8**, 729.
- Lin N, Landis JB, Sun YX, Huang XH, Zhang X, Liu Q, Zhang HJ, Sun H, Wang HC, Deng T** (2021). Demographic history and local adaptation of *Myriopholis dioica* (Asteraceae) provide insight on plant evolution in northern China flora. *Ecol Evol* **11**, 8000–8013.
- Ma YS, Zhao X, Zhao XT, Wu ZH, Gao LZ, Zhang YQ, Zhao T, Wu ZH, Yang SZ** (2007). The Cenozoic rifting and uplifting process on the Southern margin of Taihangshan uplift. *Acta Geoscient Sin* **28**, 219–233. (in Chinese)
- 马寅生, 赵逊, 赵希涛, 吴中海, 高林志, 张岳桥, 赵汀, 吴珍汉, 扬守政 (2007). 太行山南缘新生代的隆升与断陷过程. *地球学报* **28**, 219–233.
- Posada D** (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol Biol Evol* **25**, 1253–1256.
- Protopopova M, Pavlichenko V, Chepinoga V, Gnutikov A, Adelshin R** (2023). *Waldsteinia* within *Geums*. I. (Rosaceae): main aspects of phylogeny and speciation history. *Diversity* **15**, 479.
- Qin M, Zhu CJ, Yang JB, Vatanparast M, Schley R, Lai Q, Zhang DY, Tu TY, Klitgård BB, Li SJ, Zhang DX** (2022). Comparative analysis of complete plastid genome reveals powerful barcode regions for identifying wood of *Dalbergia odorifera* and *D. tonkinensis* (Leguminosae). *J Syst Evol* **60**, 73–84.
- Qu XJ, Moore MJ, Li DZ, Yi TS** (2019). PGA: a software package for rapid, accurate, and flexible batch annotation of plastomes. *Plant Methods* **15**, 50.
- Rambaut A, Suchard MA, Drummond AJ** (2014). Tracer version 1.6. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>. 2022-08-10.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP** (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**, 1572–1574.
- Smedmark JEE** (2006). Recircumscription of *Geum* (Coluriaceae: Rosaceae). *Bot Jahrb Syst* **126**, 409–417.
- Smedmark JEE, Eriksson T** (2002). Phylogenetic relationships of *Geum* (Rosaceae) and relatives inferred from the nrITS and *trnL-trnF* regions. *Syst Bot* **27**, 303–317.
- Stamatakis A** (2006). RAxML-VI-HP: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* **22**, 2688–2690.
- Sun X, Wang YP, Liu C, Huang LF** (2019). Molecular identification of *Taihangia rupestris* Yu et Li, an endangered species endemic to China. *South Afr J Bot* **124**, 173–177.
- Tang M** (2004). Conservation Biology of a Rare Herb *Taihangia rupestris* (Rosaceae). PhD dissertation. Beijing: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences (Institute of Botany). pp. 1–127. (in Chinese)
- 唐敏 (2004). 稀有植物太行花的保护生物学研究. 博士论文. 北京: 中国科学院研究生院(植物研究所). pp. 1–127.
- Tang M, Yu FH, Jin XB, Ge S** (2010). High genetic diversity in the naturally rare plant *Taihangia rupestris* Yu et Li (Rosaceae) dwelling only cliff faces. *Pol J Ecol* **58**, 241–248.
- Tang WB** (2005). A floristic analysis of the seed plants in the middle-south area of east slope of Taihang Mountains. *Bull Bot Res* **25**, 366–372. (in Chinese)
- 唐伟斌 (2005). 太行山脉东坡中南段种子植物区系初步分析. *植物研究* **25**, 366–372.
- Vozárová R, Herklötz V, Kovařík A, Tynkevich YO, Volkov RA, Ritz CM, Lunerová J** (2021). Ancient origin of two 5S rDNA families dominating in the genus *Rosa* and their behavior in the canina-type meiosis. *Front Plant Sci* **12**, 643548.
- Wang HW, Cheng YQ, Fang XM, Ye YZ, Zong YY, Cao RZ** (2011). Genetic diversity and differentiation in rare herb species *Taihangia rupestris* (Rosaceae). *Acta Bot Bo-real-Occident Sin* **31**, 45–51. (in Chinese)
- 王红卫, 程月琴, 方向民, 叶永忠, 宗盈盈, 曹荣哲 (2011). 珍稀植物太行花的遗传多态性及其分化. *西北植物学报* **31**, 45–51.
- Wang HW, Fang XM, Ye YZ, Cheng YQ, Wang ZS** (2011). High genetic diversity in *Taihangia rupestris* Yu et Li, a rare cliff herb endemic to China, based on inter-simple sequence repeat markers. *Biochem Syst Ecol* **39**, 553–561.
- Wang JS** (2008). Research review *Taihangia rupestris* as a wild ornamental. *J Anhui Agric Sci* **36**, 6209–6210. (in Chinese)
- 王建军 (2008). 野生珍稀观赏植物太行花的研究. *安徽农业科学* **36**, 6209–6210.
- Wang YL, Yan GQ** (2014). Molecular phylogeography and population genetic structure of *O. longilobus* and *O. taihangensis* (*Opisthopappus*) on the Taihang Mountains. *PLoS One* **9**, e104773.

- Wu C, Zhang XQ, Ma YH** (1999). The Taihang and Yan Mountains rose mainly in Quarternary. *North China Earth Sci* **17**, 1–7. (in Chinese)
- 吴忱, 张秀清, 马永红 (1999). 太行山、燕山主要隆起于第四纪. *华北地震科学* **17**, 1–7.
- Xu GF, Li XW, Meng L, Wang HS** (2006). Resources of main varieties of wild herbal flower of Taihang mountain regions in Henan. *J Anhui Agri Sci* **34**, 2380–2381, 2507. (in Chinese)
- 许桂芳, 李孝伟, 孟丽, 王鸿升 (2006). 河南太行山区主要野生草本花卉资源. *安徽农业科学* **34**, 2380–2381, 2507.
- Xue C, Geng FD, Li JJ, Zhang DQ, Gao F, Huang L, Zhang XH, Kang JQ, Zhang JQ, Ren Y** (2021). Divergence in the *Aquilegia ecalcarata* complex is correlated with geography and climate oscillations: evidence from plastid genome data. *Mol Ecol* **30**, 5796–5813.
- Yao G, Zhang YQ, Barrett C, Xue BE, Bellot S, Baker WJ, Ge XJ** (2023). A plastid phylogenomic framework for the palm family (Arecaceae). *BMC Biol* **21**, 50.
- Ye H, Wang Z, Hou HM, Wu JH, Gao Y, Han W, Ru WM, Sun GL, Wang YL** (2021). Localized environmental heterogeneity drives the population differentiation of two endangered and endemic *Opisthopappus* Shih species. *BMC Ecol Evol* **21**, 56.
- Ye XY, Ma PF, Yang GQ, Guo C, Zhang YX, Chen YM, Guo ZH, Li DZ** (2019). Rapid diversification of alpine bamboos associated with the uplift of the Hengduan Mountains. *J Biogeogr* **46**, 2678–2689.
- Yü TT, Li CL** (1980). *Taihangia* Yu et Li—a new genus of Rosaceae from China. *J Univ Chin Acad Sci* **18**, 469–472. (in Chinese)
- 俞德浚, 李朝奎 (1980). 太行花属——蔷薇科一新属. *中国科学院大学学报* **18**, 469–472.
- Yü TT, Li CL** (1983). The systematic position of genus *Taihangia* in Rosaceae. *J Univ Chin Acad Sci* **21**, 229–235. (in Chinese)
- 俞德浚, 李朝奎 (1983). 蔷薇科太行花属系统位置的研究. *中国科学院大学学报* **21**, 229–235.
- Yu XQ, Maki M, Drew BT, Paton AJ, Li HW, Zhao JL, Conran JG, Li J** (2014). Phylogeny and historical biogeography of *Isodon* (Lamiaceae): rapid radiation in south-west China and Miocene overland dispersal into Africa. *Mol Phylogenet Evol* **77**, 183–194.
- Zhang JQ, Meng SY, Allen GA, Wen J, Rao GY** (2014). Rapid radiation and dispersal out of the Qinghai-Tibetan plateau of an alpine plant lineage *Rhodiola* (Crassulaceae). *Mol Phylogenet Evol* **77**, 147–158.
- Zhang SD, Jin JJ, Chen SY, Chase MW, Soltis DE, Li HT, Yang JB, Li DZ, Yi TS** (2017). Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. *New Phytol* **214**, 1355–1367.
- Zhao F, Chen YP, Salmaki Y, Drew BT, Wilson TC, Scheen AC, Celep F, Bräuchler C, Bendiksby M, Wang Q, Min DZ, Peng H, Olmstead RG, Li B, Xiang CL** (2021). An updated tribal classification of lamiaceae based on plastome phylogenomics. *BMC Biol* **19**, 2.
- Zhao Q, Liu HX, Luo LG, Ji X** (2011). Comparative population genetics and phylogeography of two lacertid lizards (*Eremias argus* and *E. brenchleyi*) from China. *Mol Phylogenet Evol* **58**, 478–491.
- Zhao X, Gao CW** (2020). The complete chloroplast genome sequence of *Rosa minutifolia*. *Mitochondrial DNA Part B* **5**, 3320–3321.
- Zhou Z, Hong DY, Niu Y, Li GD, Nie ZL, Wen J, Sun H** (2013). Phylogenetic and biogeographic analyses of the sino-Himalayan endemic genus *Cyananthus* (Campanulaceae) and implications for the evolution of its sexual system. *Mol Phylogenet Evol* **68**, 482–497.

Recent Uplift of the Taihang Mountains Triggered the Lineage Diversification within the Genus *Taihangia* (Rosaceae)

Wenna Chen¹, Liangtao Li¹, Lu Zhou¹, Gang Yao^{2*}

¹College of Landscape and Ecological Engineering, Hebei University of Engineering, Handan 056038, China; ²College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract *Taihangia* is a monotypic genus of the Rosaceae and endemic to the southern part of Taihang Mountains. Two varieties (*T. rupestris* var. *rupestris* and *T. rupestris* var. *ciliate*) are circumscribed currently under the species *T. rupestris*. However, the taxonomic status of these two varieties is still controversial and very few studies on the evolutionary history of this genus. In this study, a plastid phylogenomic analysis of *Taihangia* was conducted and the temporal evolutionary history of the genus was investigated. The results showed that the monophyly of the genus and also the two varieties were all recovered with strong support. In addition, the genus started to diverge at ca. 2.60 million years ago (Ma) near the Pliocene-Pleistocene boundary, and diversification events within the two varieties were estimated mostly during the late Pleistocene, which is highly consistent in time scale with the recent uplift of the southern part of the Taihang Mountains that occurred during the Pliocene and Pleistocene. Thus, we propose that the uplift of the southern part of Taihang Mountains may have played an important role in triggering the lineage diversification within the genus *Taihangia*. The present study not only enhances our understanding on the evolutionary history of *Taihangia*, but also provides a case study in understanding the relationship between diversification of plant lineages and mountains uplifting occurred in Asia.

Key words divergence times, Rosaceae, mountain uplifting, *Taihangia*, Taihang Mountains, phylogenomics

Chen WN, Li LT, Zhou L, Yao G (2024). Recent uplift of the Taihang Mountains triggered the lineage diversification within the genus *Taihangia* (Rosaceae). *Chin Bull Bot* **59**, 763–773.

* Author for correspondence. E-mail: gyao@scau.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)

通讯作者简介

姚纲, 华南农业大学副教授, 博士。主要研究方向为被子植物经典分类与系统演化; 主持科研项目8项(含国家自然科学基金2项); 发表研究论文60余篇, 其中多篇论文以第一作者或通讯作者身份发表在*Annals of Botany*、*BMC Biology*、*Frontiers in Plant Science*、*Molecular Phylogenetics and Evolution*和*Plant Diversity*等植物学或生物学主流期刊。