

象牙参属（姜科）物种形成与适应性演化研究进展



杨琳, 牟凤娟*

西南林业大学林学院, 云南昆明 650224

摘要: 象牙参属 *Roscoea* 植物是评估全球生物多样性热点地区物种形成模式的理想类群, 其系统发育近缘属为距药属 *Cautleya*, 二者受喜马拉雅-青藏高原早期快速隆升及其引起的气候变化影响, 于新世晚期至渐新世早期 (约 30-40 Ma) 分离分化。象牙参属起源于印度阿萨姆邦, 于渐新世至中新世时 (约 22-25 Ma) 分裂为 2 个分支, 并于 13-38 Ma 分离为 2 个各自独立进化的谱系。该属物种形成机制多种多样, 主要包括生态位差异 (大花象牙参 *Roscoea humeana* 与早花象牙参 *R. cautleoides*)、地理隔离 (藏象牙参 *R. tibetica*)、杂交 (耳叶象牙参 *R. auriculata*)、萌芽物种形成 (昆明象牙参 *R. kunmingensis*、尼泊尔象牙参 *R. nepalensis*) 等, 同时出现了与传粉昆虫协同进化 (象牙参 *R. purpurea*、大花象牙参 *R. humeana*、早花象牙参 *R. cautleoides* 等) 或由异交转向自交 (高山象牙参 *R. alpina*、长柄象牙参 *R. debilis*、无柄象牙参 *R. schneideriana* 等) 的适应性演化繁殖策略。

关键词: 象牙参属; 物种形成; 系统发育; 地理生物学; 适应性演化

DOI: [10.57237/j.life.2023.03.004](https://doi.org/10.57237/j.life.2023.03.004)

Research Progress on Speciation Mechanism and Adaptive Evolution of *Roscoea* (Zingiberaceae)

Yang Lin, Mou Fengjuan*

Faculty of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: The genus *Roscoea* is an ideal taxa for evaluating speciation patterns in global biodiversity hotspots. It is related to the genus *Cautleya* based on the phylogenetic relationship, and they were divided by the early rapid uplift of Himalayan-Tibet Plateau and the associated climate change, in the late Eocene to the early Oligocene (~30-40 Ma). *Roscoea* originated in Assam, India and both was separated into two clades in the Oligocene/Miocene boundary (about 22-25 Ma), while two lineages were formed and have been evolving independently (about 13-38 Ma). The Speciation mechanism of *Roscoea* is diverse, mainly including geographical isolation (e.g. *R. tibetica*), differences on ecological niche (e.g. *R. humeana* and *R. cautleoides*), hybridization (e.g. *R. auriculata*) as well as budding speciation (e.g. *R. kunmingensis* and *R. nepalensis*). Meanwhile, some adaptive evolutionary breeding strategies appeared, for instance, co-evolution with pollinating insects (e.g. *R. purpurea*, *R. humeana* and *R. cautleoides*) or self-pollination shifting from outcrossing (e.g. *R. alpina*, *R. debilis*, and *R. schneideriana*).

Keywords: *Roscoea*; Speciation; Phylogeny; Biogeography; Adaptive Evolution

*通信作者: 牟凤娟, moufengjuan@126.com

1 引言

物种形成, 常指通过分裂、杂交或多倍体等方式形成新物种, 是地球生物多样性形成的关键进化过程, 也是进化生物学领域的核心问题[1, 2]。象牙参属 *Roscoea* 植物为多年生草本, 是姜科 Zingibereae 中一个比较进化的类群[3], 不同于分布于热带或亚热带的大部分姜科植物, 该属植物喜干燥、凉爽环境, 主要分布从于巴基斯坦到中国西南部 1200-4880 m 的高海拔地区[4-8], 该地区属中国-喜马拉雅森林亚区的核心区域, 即横断山-东喜马拉雅地区, 是泛北极植物区中植物种类最丰富、最古老的地区之一[9-12], 因而象牙参属是评估全球生物多样性热点地区物种形成模式的理想类群之一[13]。本文旨在研究近年来象牙参属物种形成的相关文献, 总结并初步回答以下三个问题: (1)象牙参属与其近缘属如何分离分化? (2)哪些因素驱动象牙参属植物物种形成? (3)象牙参属植物的演化表现如何?

2 象牙参属及其近缘属亲缘关系

2.1 形态学证据

依据传统形态学, 象牙参属植物的近缘类群为姜花属 *Hedychium* [14, 15], 目前有多项研究表明两者有一定的亲缘关系, 但不属于同一单系群, 象牙参属的近缘类群应为距药姜属 *Cautleya*, 二者组成 1 个单系群, 属 Zingibereae 亚科 *Hedychium* 分支[6, 7, 16]。象牙参属与距药姜属、姜花属、直唇姜属 *Pommerechia* 和喙花姜属 *Rhynchanthus* 均属于 Zingibereae 亚科 *Hedychium* 分支, 在喜马拉雅山区均有分布, 每个苞片均有 1 朵花, 花具有侧生退化雄蕊和二裂唇瓣的结构, 但象牙参属和距药姜属的花粉粒具有长突起 (long-spined), 直唇姜属和喙花姜属的花粉粒则具有点状突起 (spineless) [16, 17]。象牙参属植物与红苞距药姜 *Cautleya spicata* 间存在一些微小的形态差异, 前者无叶柄、侧生花冠裂片与唇瓣分离, 后者有叶柄、侧生花冠裂片与唇瓣相连约 1/2 长等; 但两者均有管状叶鞘, 非花期或果期时极易混淆[4, 18]。

2.2 细胞学证据

象牙参属的近缘属距药姜属的染色体基数为 $x=17$ [17, 19], 但其后的多项研究证明其染色体基数应为

$x=12$ 或 13 [8, 16, 20-23], 姜科 *Hedychium* 分支中仅有姜花属的染色体基数为 $x=17$ [24, 25]。耳叶象牙参 *Roscoea auriculata* 与象牙参 *R. purpurea* 的染色体数为 $2n=24$, 而高山象牙参 *R. alpina* 与红苞距药姜 *Cautleya spicata* 的染色体数为 $2n=26$; 象牙参属与距药姜属染色体基数为 $x=12$ 或 $x=13$, 暗示二者的亲缘关系较姜花属更近, 而染色体数目与花性状、分布范围等有关: 与 $x=12$ 的类群相比, $x=13$ 的植株更矮小, 叶片和苞片更短, 每一花序上花朵更少, 且象牙参属分布于 2000-2200 m 地区, 而距药姜属分布于 2250-2500 m 地区[21, 23]。

2.3 分子系统学证据

依据姜花属及其相关属的系统发育关系, 象牙参属与距药姜属是近缘属 (BS=92%, DI=7), 直唇姜属/喙花姜属分支与象牙参属/距药姜属分支亲缘关系较近[7, 8, 16]。此外, Ngamriabsakul 等[6]选取象牙参属 15 个种 (高山象牙参、耳叶象牙参、*R. australis*、*R. brandisii*、头花象牙参 *R. capitata*、早花象牙参 *R. cautleoides*、*R. ganeshensis*、象牙参、先花象牙参 *R. praecox*、大花象牙参 *R. humeana*、无柄象牙参 *R. schneideriana*、绵枣象牙参 *R. scillifolia*、藏象牙参 *R. tibetica*、*R. tumjensis*、苍白象牙参 *R. wardii*) 为内类群 (ingroup taxa), 将距药姜属的 2 个种 (距药姜 *Cautleya gracilis* 和红苞距药姜) 及姜黄属 *Curcuma* 的 2 个种 (阿玛达姜黄 *C. amada* 和小花姜黄 *C. parviflora*) 为外类群 (outgroup taxa), 利用 nrITS 构建象牙参属系统发育树, 发现姜黄属和象牙参属间存在 33 个差异位点 (character changes) (BS=100, DI>3), 而距药姜属和象牙参属间只存在 9 个差异位点 (BS=99, DI>3), 且后者形态更相似、分布区重叠更大, 相较之下, 象牙参属与距花姜属的亲缘关系较姜黄属更近。

象牙参属和距药姜属主要分布在泛喜马拉雅地区 (Pan Himalayan) 高海拔山区, 前者分布于海拔 1200-4880 m 之间, 后者则介于海拔 900-3100 m 间[26, 27], Wu [28] 认为象牙参属和距药姜属的分布模式均为喜马拉雅-西藏造山运动 (Himalayan-Tibetan orogeny) 的结果。Zhao 等[29]在 Ngamriabsakul 等[6]的基础上进行全方位采样, 结合象牙参属与距药姜属的生物学特性、系统发育和分子分化年代测定, 与地质事件发生

时间相匹配，结果再次支持这 2 个属为一个单系，其共同祖先与姜花属分离分化于始新世中期（the middle Eocene, 约 40-50 Ma），与喜马拉雅-青藏高原的早期隆起及气候变化有关；2 属分离分化于始新世晚期至渐新世早期（the late Eocene to the early Oligocene, 约 30-40 Ma），与喜马拉雅-青藏高原的第二次快速隆升有关。

3 象牙参属及其近缘属的分化机制

郭毅和吴七根[3]发现中国象牙参属的分布区冬季温度低、旱季十分干燥，且多个种常分布于河谷荒滩，该属植物的直立根茎退化显著，养分贮藏功能也由根茎转移至块根，设想这一形态变化缘由从古新世持续至第四纪的喜马拉雅造山运动，原本生活于（亚）热带暖湿气候的姜科植物为适应生境变化而衍生出象牙参属这一分支。Ngamriabsakul 等将象牙参属 nrITS 数据与其分布记录和地质历史信息结合，研究表明其为

单系群，可能起源于印度阿萨姆邦（Assam, India），沿最近的喜马拉雅山脉、中南半岛高山，分别向西、东两个方向扩散，构成“喜马拉雅分支”（Himalayan clade）与“中国分支”（Chinese clade）2 个类群[6, 22]，二者由 4 个差异位点区分开，但亲缘关系较远（BS=59%，DI=1），地理分布在喜马拉雅（Himalaya, HIM）和中南半岛北部（the north of Indochinese, NIC）横断山脉之间不连续，在雅鲁藏布江附近呈间断分布（brahmaputra gap）[5, 6]，而唯一出现在雅鲁藏布江两岸的藏象牙参目前存在争议，有学者提出将其划分为 2 个种[4, 30, 31]。Zhao 等[13, 29]的研究结果则进一步表明 2 分支于渐新世与中新世的交界点（the Oligocene/Miocene boundary, 约 22-25 Ma）开始分裂，与印度洋板块和亚欧板块侧向挤压有关，NIC 的中国分支可能来自 HIM 的喜马拉雅分支；并于约 13-38 Ma 分离成不同谱系，两谱系间无共同单倍体，间隔约 500 km。

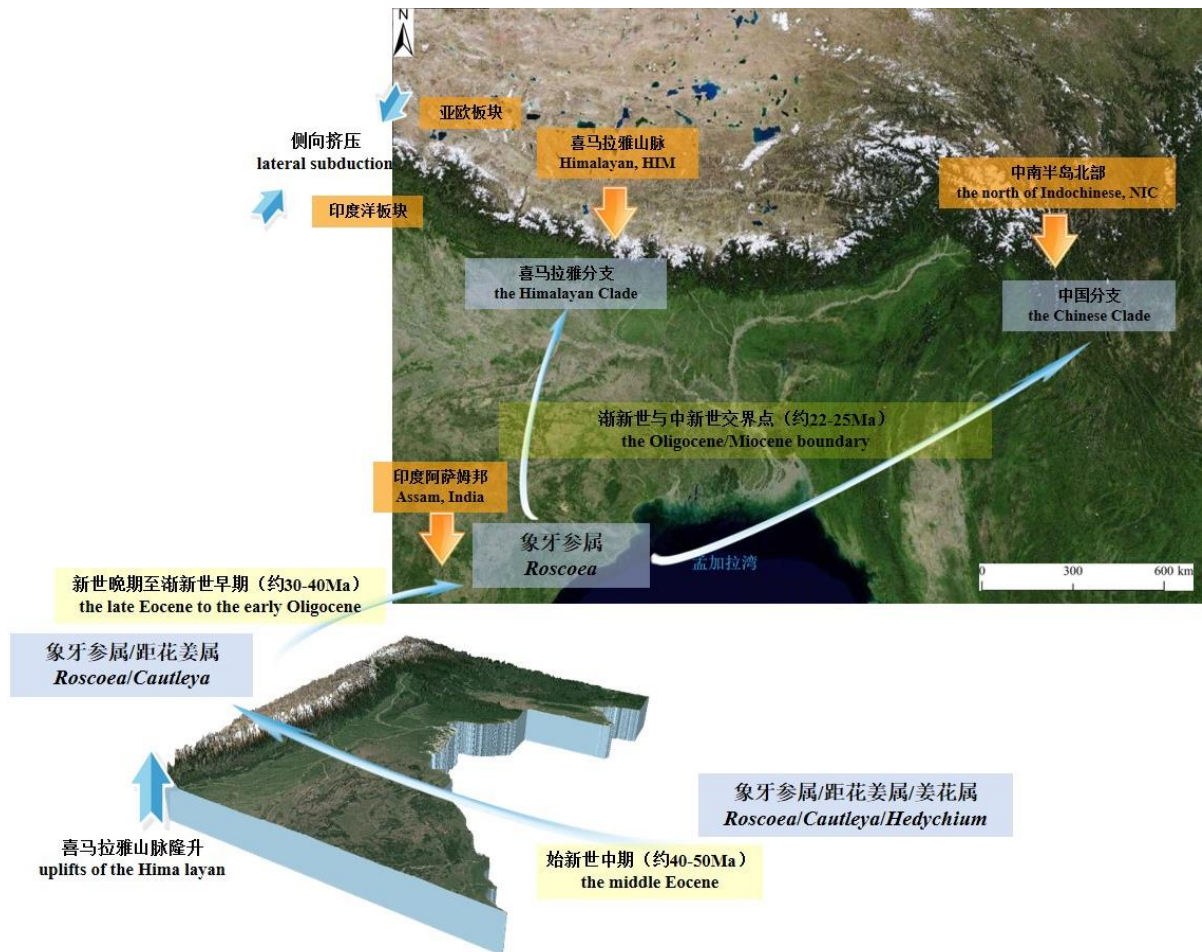


图 1 象牙参属植物及其近缘属的分化机制

Figure 1 The differentiation mechanism of the genus *Roscoea* and its closed genera

值得一提的是, 尽管距药姜属与象牙参属有大范围的分布重叠区, 却有着不同的物种丰富度和地理分布。距药姜属仅包括 5 个物种, 且在 HIM 和 NIC 连续分布; 而物种丰富的象牙参属 (22 种) 却被分成两个大类群, 相隔约 500 km [5, 6, 27, 32]。对此, 考虑两者的繁殖策略给出解释: 距药姜属是陆生/附生、昆虫授粉的多年生植物, 具有鲜艳的红色蒴膜, 会被鸟类取食并传播种子, 不形成根茎状块茎; 而象牙参属植物的有效授粉昆虫正逐渐减少, 主要靠蚂蚁传播种子, 或转移根茎状块茎为块根, 常进行营养繁殖[5, 33, 34], 同时也反映出象牙参属植物种子的传播能力极为有限, 可能会因地质板块的突然分裂或移动而形成多个类群[29]。

4 象牙参属植物的物种形成机制

4.1 生态位差异

大花象牙参 *Roscoea humeana* 和早花象牙参 *R. cautleoides* 为典型的相邻群体, 分布于横断山脉地区 (HMR), 共同组成一个单系群, 在横断山-长江地区附近有重叠分布区, 但前者分布区的海拔较后者高[35], 二者亲缘关系相近而形态差异显著, 具有类似授粉综合征, 种间存在杂交带且已形成杂交个体, 也即两物种间发生了基因渐渗, 基因流主要从早花象牙参流入大花象牙参[13]。在分析分子测序数据的基础上, 利用分子钟 (BEAST) 和隔离-迁移模型 (IM) 估算种内分化时间, 结合物种分布建模 (ENM) 进行物种生态位分化检验, 研究表明二者分化于第四纪中晚期 (the middle and late Quaternary) (0.01-1.48 Ma), 由第四纪气候振荡引起生态位差异所导致, 使二者存在基因流动的情况下也能维持形态差异, 并推断大花象牙参在冰川期早先处于低海拔, 间冰期时转移至高海拔, 余留物种则形成了低海拔的早花象牙参[13, 35]。

4.2 地理隔离

藏象牙参是唯一同时出现在雅鲁藏布江两岸的象牙参属植物, 可作为该属东、西部种群分离的有证据, 该种群内部变异很大, 靠近不丹的西岸种群有许多特异的形态特征, Ngamriabsakul 等推测其代表一个新的分类单元, 且种源关系可能更接近喜马拉雅分支[5]; Cowley [4]也曾提议应深入研究将藏象牙参西岸种群独立分为一个亚种的必要性。Ngamriabsakul 与

Newman 结[30]合形态学、分布区及 nrITS 分子证据, 提出将雅鲁藏布江西岸藏象牙参种群划分为新种——不丹象牙参。Li 等[31]利用 fastsimcoal 2 进行基因流与有效种群规模变化的模型测试, 结果表明藏象牙参符合“综合物种” (integrative species) 概念, 其本身应分为 2 个各自独立进化的谱系 (lineage), 命名为 L 谱系与 T 谱系, 提出将 L 谱系命名为新种 *Roscoea lingbaoshanensis*; 两谱系亲缘关系较远, 具不同生态位, 分化于约 15.4 Ma, 但并非由于长时间的差异选择, 设想可能是隐形多样性 (cryptic diversity) 所致, 即高表型可塑性 (high phenotypic plasticity) 使得不同环境中的不同谱系, 其形态性状等表面连续; 两谱系基因流动发生于约 1.1 Ma, 为最近二次接触的结果, 可能与二者的分布范围及其在新环境中的适应性进化有关。

4.3 自然杂交

Zhao 等[6]在 Ngamriabsakul 等[13]的基础上采用密集种群水平抽样策略进行更广泛的采样, 并增加分子标记, 利用 nrITS 和 2 个 cpDNA 片段进一步扩展分析, 结果表明: 耳叶象牙参核糖体系统发育 (nuclear ribosomal phylogenies) 与叶绿体系统发育 (chloroplast phylogenies) 不一致, 存在 3 个杂合位点, 认为该物种形成可能由杂交导致, 象牙参/不丹象牙参 *Roscoea bhutanica* 分支为其亲本祖先 (parental progenitor), 高山象牙参/尼泊尔象牙参 *R. nepalensis/R. tumjensis* 为其母系遗传供体 (maternal donor), 并根据形态和分布区初步判断象牙参与高山象牙参最有可能为其亲本祖先; 耳叶象牙参/大花象牙参与无柄象牙参在 cpDNA 系统发育树中组成一个近缘分支, 认为由不完全谱系分类 (incomplete lineage sorting, ILS) 所致。

4.4 萌芽物种形成

昆明象牙参 *Roscoea kunmingensis* 与藏象牙参在系统发育中属于同一分支, 前者较后者分支更长, 但二者分布相隔、表型不同、花期不同、主要繁殖方式均为自交, 以上现象均表明昆明象牙参可能经萌芽物种形成 (budding speciation) 来自于藏象牙参, 类似地, 尼泊尔象牙参也可能经由萌芽物种形成来源于高山象牙参[13], 这是一种尚未被正式命名的物种形成方式, 指新物种在近期内起源于祖先物种分布范围内或边缘处, 新物种的系统发育分支长度较祖先物种长, 其中新物种为单系,

祖先物种为副系[36], 曾有研究指出台湾云杉 *Picea morrisonicola* 经由此方式来源于青杆 *P. wilsonii* [37]。

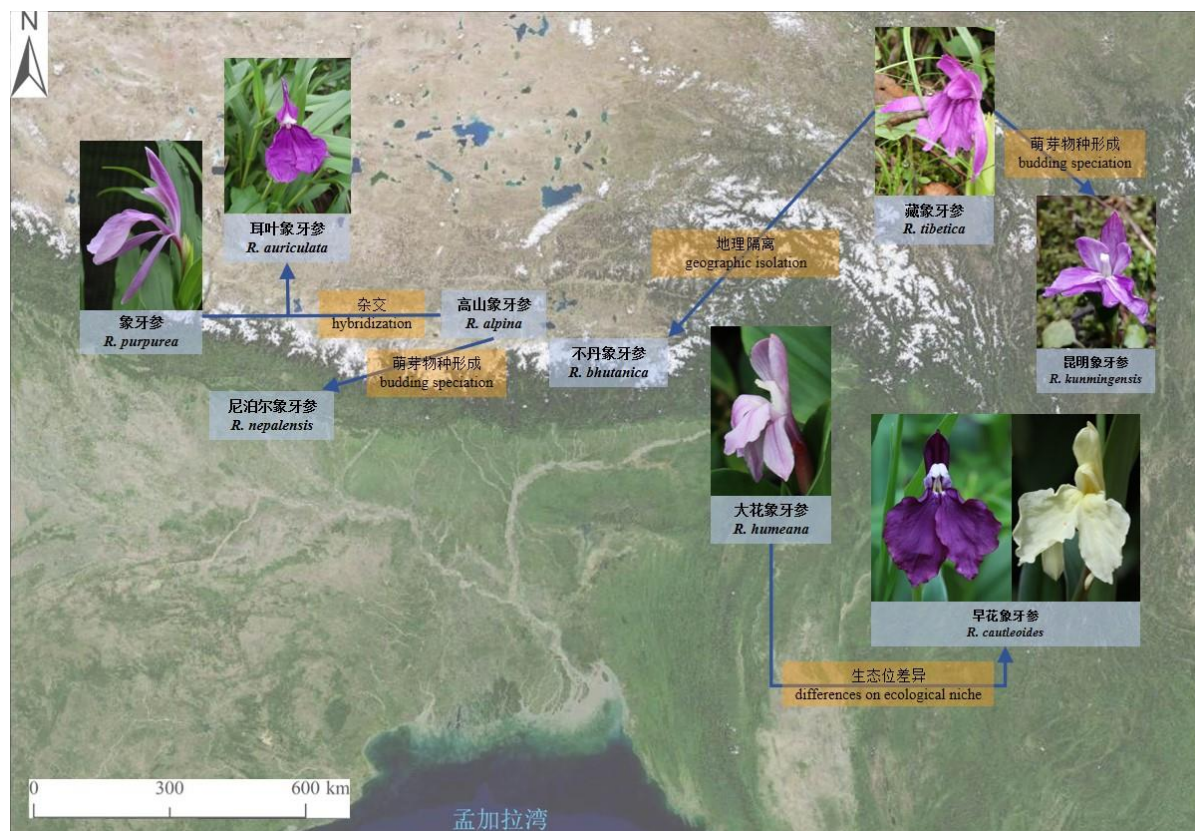


图2 象牙参属植物物种形成机制

Figure 2 Research on speciation mechanism of the genus *Roscoea*

5 象牙参属植物的繁殖适应性演化

5.1 较原始类群与昆虫协同进化

象牙参是 HIM 与 NIC 地区最古老的象牙参属物种之一[5, 38], 喜马拉雅-印度 (Himalayan-India) 与喜马拉雅-尼泊尔 (Himalayan-Nepal) 地区尚存在长喙昆虫取食其花蜜并传粉[39-41]。2012-2014 年, Paudel 等对喜马拉雅-尼泊尔地区象牙参的不同种群进行广泛观察, 并对其中 2 个居群进行为期两年的人工授粉实验, 评估授粉昆虫的觅食行为、访问频率和授粉效率, 发现长喙蜂虻 *Philoliche longirostris* 是象牙参的高效专一授粉者, 二者互惠共生 (mutualism), 后者需依靠前者授粉才能成功繁殖; 象牙参具有自交亲和性, 但缺乏自主自交 (autonomous self-pollination) 和无融合生殖 (apomixis) 的能力, 其自然种群的坐果率受授粉者数量限制, 但单花花期较姜科其他物种更长 (平均 4.95 d, $n=40$), 以此确保授粉率; 同时, 长喙蜂虻的长喙与象

牙参的花冠管协同进化, 二者对彼此的表型选择是其进化与物种形成的主要因素之一[41]。

郭毅与吴七根从形态解剖学的角度, 根据其根茎中脉韧皮部极端维管束帽与基本薄壁组织呈全联合、半连合或分离这一稳定解剖特征, 结合中脉韧皮部极端维管束帽横切面形状相似程度及大中小型侧脉数目比例关系等次要特征, 将大花象牙参与早花象牙参划分为同一类群[3]。通过对喜马拉雅-中国地区 (Himalayan-China) 大花象牙参和早花象牙参进行野外观察和人工授粉实验, Zhang 等[6]发现二者均有细长的花冠管, 这是一种典型的为适应长喙昆虫花蜜取食习惯的花粉综合征, 但在其开花期内, 几乎没有具长口器的高效授粉者出现, 只是偶有普通蜂类 (generalist bees); 同时, 根据 Ngamriabsakul 等[42]提出的“象牙参属植物可能起源于印度阿萨姆邦, 后沿最近的山脉传播”这一理论, 推测二者早期依靠某长喙昆虫授粉, 但随着喜马拉雅-中国地区长喙昆虫减少甚至消失, 不得不进化出较姜科其他物种更长的花期,

并广泛接受和适应其他昆虫传粉的能力，以此作为生存繁殖的补偿机制。Paudel 等[41]认为正如象牙参属分裂为两谱系，印度洋板块和亚欧板块侧向挤压也使得长喙蜂虻种群间产生地理隔离，导致植物与授粉昆虫间的空间不匹配问题，并通过量化象牙参花冠管和长喙蜂虻喙长的变化，发现前者平均比后者长 30-40%，佐证了两者互惠共生、协同进化的假设[43]。

此外，Paudel 等[44]还观察到高山象牙参花期内同时被芫菁属 *Mylabris* sp. 昆虫和突缘长喙天蛾 *Macroglossum nycteris* 两种昆虫访问，在评估其觅食行为、访问频率和授粉效率的基础上，测定了高山象牙参花的光谱信号，结果显示尽管高山象牙参以自主自交作为主要繁殖策略，且芫菁属也是有效授粉者，但无融合生殖；高山象牙参花的光谱信号中反射了大量的紫外线及更长波长的辐射，而同甲壳类昆虫一般喜好红光波段的花，认为二者互相作用过程中进化出了与众不同的视觉处理类型。

5.2 较进化类群繁殖策略的演化趋势

郭毅与吴七根[3]将长柄象牙参 *Roscoea debilis* 与无柄象牙参划分为同一类群。对云南临沧长柄象牙参的研究发现：其柱头位于花药的 2 个花粉囊中间，花粉破裂而出后聚集在柱头周围而很少进入，尽管无法发生不融合生殖，但其自然种群具有良好的自主自交能力，因而不受授粉者数量限制，更有可能传播至授粉昆虫密度低的地区；既能自交也能异交，且自交发生于异交后，即延迟自交；自主自交发生于开花后第 3

天，柱头形成一球状液滴，第 4 天继续增大并渗入附近的花粉粒，从而诱导花粉萌发，是一种非花药-柱头接触机制（ASC）驱动是自交模式[34]。2005-2007 年间，对无柄象牙参云南丽江甘海子（3120 m）、文笔峰（2760 m）、象山（2500 m）及丽江高山植物园（2830 m）4 个自然种群的授粉者排除实验（pollinator exclusion experiments），研究发现：无柄象牙参开花时大多数花的钩状柱头向花药弯曲，属于典型的花药-柱头接触机制（ASC）驱动的自主自交模式；自主自交一般发生在开花 2 d 后，此前此后均可能发生异交，属于竞争自交；累计近交衰退为 0.026，配子折扣成本低甚至无[45]；致使其进化出自主自交繁殖策略的原因主要是当地主要传粉昆虫减少甚至消失，且花期与当地雨季高峰期一致，频繁降水导致异交繁殖效率大大降低[33]。

经野外测量、超景深显微镜观察和石蜡切片染色，王雯婧等[46]对早花象牙参和无柄象牙参的蜜腺结构进行对比研究，发现以异交为主的早花象牙参蜜腺体积大、具有明显的特化区域、花蜜糖浓度高，而以自交为主的无柄象牙参蜜腺体积较小甚至退化、不分泌花蜜；其他无长喙昆虫作为传粉媒介的象牙参属植物，如苍白象牙参、藏象牙参、先花象牙参、大理象牙参 *Roscoea forrestii*、苍山象牙参 *R. cangshanensis* 和昆明象牙参，均能分泌花蜜，因而认为无柄象牙参是象牙参属唯一无泌蜜功能的植物；推测具有完整蜜腺且能分泌花蜜是象牙参属植物的原始特征，蜜腺退化则是自然选择的结果。

表 1 象牙参属植物繁殖方式的适应性演化

Table 1 Research on adaptive evolution of the Genus *Roscoea*

物种（种群）	主要繁殖方式	补偿机制	蜜腺	无融合生殖现象	演化程度	参考文献
象牙参 <i>R. purpurea</i>	异交， <i>P. longirostris</i> 为专一高效授粉者，两者互惠共生	单花花期长，平均约 4.95d	-	否	原始	Paudel et al., 2015, 2016
大花象牙参 <i>R. humeana</i>	兼有异交与自主自交	单花花期长，平均约 6d；多授粉者	-	否	原始	Zhang et al., 2010
早花象牙参 <i>R. cautleoides</i>	兼有异交与自主自交	单花花期长，平均约 8d；多授粉者	体积大，花蜜糖浓度高	否	原始	Zhang et al., 2010; 王雯婧, 2022
高山象牙参 <i>R. alpina</i>	ASC 驱动的自主自交	多授粉者	-	否	较进化	Paudel et al., 2017
长柄象牙参 <i>R. debilis</i>	非 ASC 驱动的延迟型自主自交	-	-	否	进化	Fan & Li, 2012
无柄象牙参 <i>R. schneideriana</i>	ASC 驱动的竞争型自主自交	-	体积小，无花蜜分泌	否	进化	Zhang & Li, 2008; 王雯婧, 2022

6 总结

- (1) 象牙参属的近缘属为距药姜属, 二者分离分化主要受地质活动影响。相较于姜花属、直唇姜属、喙花姜属和姜黄属, 目前包括形态学、细胞学及分子系统学等多方面的证据都支持象牙参属的近缘类群为距药姜属, 二者为一个单系群, 主要受喜马拉雅-青藏高原早期快速隆升及其引起的气候变化影响, 于始新世中期 (约 40-50 Ma) 与姜花属分离, 并于新世晚期至渐新世早期 (约 30-40 Ma) 各自分离, 同时, 二者不同的繁殖策略及种子传播能力也会导致其地理分布与进化方向上的差异。
- (2) 象牙参属自身受地质活动和气候振荡影响分为两大分支, 基因流方向为喜马拉雅分支流向中国分支。象牙参属起源于印度阿萨姆邦, 受印度洋板块与亚欧板块挤压的影响, 于渐新世至中新世时 (约 22-25 Ma) 分裂为以雅鲁藏布江为界的 2 个分支, 向西为位于喜马拉雅山 (HIM) 的喜马拉雅分支, 向东为位于中南半岛北部 (NIC) 的中国分支, 进而于 13-38 Ma 分离为间隔 500 km 的 2 个谱系。象牙参属中国分支的物种可能来自于喜马拉雅分支, 经历快速辐射后仍存在基因流动与渗入, 典型物种如低海拔的早花象牙参来自于高海拔的大花象牙参, 但造成前者情况的主要原因是第三纪的喜马拉雅造山运动, 而后者主要原因是第四纪气候震荡导致的生态位差异。
- (3) 驱动象牙参属物种形成的机制多种多样, 主要为大型地质活动及强气候变化, 同时产生了一系列适应性演化繁殖策略。例如, 藏象牙参本身因地理隔离分为 2 个不同的新种, 大花象牙参和高山象牙参杂交形成耳叶象牙参, 藏象牙参、高山象牙参经萌芽物种形成分别演化为昆明象牙参、尼泊尔象牙参, 但此类说法仍存在不同程度的争议, 尚需进一步研究确定结论。研究较为深入、较具说服力的驱动机制是从生殖生态学出发的适应性演化研究, 相对原始的物种具有长花冠管等授粉综合征、依赖异交进行繁殖、受授粉者数量和种类限制、传粉系统特化, 如象牙参、大花象牙参、早花象牙参等; 反之, 相对进化的种群以自主自交为主、具有

一系列的补偿繁殖机制、蜜腺退化等, 如长柄象牙参、无柄象牙参等, 但尚未发现进化至可发生无融合生殖的物种。

参考文献

- [1] Coyne J. A., Orr H. A. Speciation [M]. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2004: 545.
- [2] Butlin R., Bridle J., Schluter D. Speciation and patterns of diversity [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2009: 333.
- [3] 郭毅, 吴七根. 象牙参属 (*Roscoea* Smith) 营养器官的比较解剖 [J]. 中国科学院华南植物研究所集刊, 1991, 7: 39-51.
- [4] Cowley E. J. A revision of *Roscoea* (Zingiberaceae) [J]. Kew Bulletin, 1982, 36(4): 747-777.
- [5] Cowley E. J. The genus *Roscoea* [M]. London: The Royal Botanic Gardens, Kew, 2007: 198.
- [6] Ngamriabsakul C., Newman M. F., Cronk Q. C. B. Phylogeny and disjunction in *Roscoea* (Zingiberaceae) [J]. Edinburgh Journal of Botany, 2000, 57(1): 39-61.
- [7] Ngamriabsakul C., Newman M. F., Cronk Q. C. B. The phylogeny of tribe Zingibereae (Zingiberaceae) based on ITS (nrDNA) and trnL-F (cpDNA) sequences [J]. Edinburgh Journal of Botany, 2004, 60(3): 483-507.
- [8] Kress W. J., Prince L. M., Williams K. J. The phylogeny and a new classification of the gingers (Zingiberaceae): Evidence from molecular data [J]. American Journal of Botany, 2002, 89(10): 1682-1696.
- [9] Wu Z. Y., Wu S. G. A proposal for a new floristic kingdom (realm)-the E. Asiatic kingdom, its delimitation and characteristics [M]. Beijing: China Higher Education Press, 1996: 3-42.
- [10] Qiu Y. X., Fu C. X., Comes H. P. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2011, 59(1): 225-244.
- [11] Chen Y. S., Deng T., Zhou Z., Sun, H. Is the East Asian flora ancient or not? [J]. National Science Review, 2018, 5(6): 920-932.
- [12] 卢瑞森. 中国-日本森林植物区系广布类群大百合属 (*Cardiocrinum*) 的物种形成与亲缘地理学研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2020,

- [13] Zhao J.-L., Zhong J.-S., Fan Y.-L., Xia Y.-M., Li Q.-J. A preliminary species-level phylogeny of the alpine ginger *Roscoea*: Implications for speciation [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2017, 55(3): 215-224.
- [14] Roscoe W. W. Monandrian Plants of the Order Scitamineae [M]. Liverpool, England: George Smith, 1828: 152.
- [15] Turritt W. B. *Hedychium coronarium* and allied species [J]. Royal Gardens, Kew, 1914, 1914(10): 368-372.
- [16] Wood T. H., Whitten W. M., Williams N. H. Phylogeny of *Hedychium* and related genera (Zingiberaceae) based on ITS sequence data [J]. Edinburgh Journal of Botany, 2000, 57(2): 261-270.
- [17] Chen Z. Y. Evolutionary patterns in cytology and pollen structure of Asian Zingiberaceae [M]. In: Holm-Nielsen H., Nielsen I. C., Balslev H., eds. Tropical Forest. Beijing: Academic Press, 1989: 185-191.
- [18] Spearing J. K. A note on closed leaf-sheaths in Zingiberaceae-Zingiberoideae [J]. Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh, 1977, 35: 217-220.
- [19] Sharma A. K., Bhattacharyya N. K. Cytology of several members of Zingiberaceae and a study of the inconstancy of their chromosome complement [J]. La Cellule, 1959, 59: 229-346.
- [20] Mehra P. N., Sachdeva S. K. Cytological observations on some W. Himalayan Monocots: IV. several families [J]. Cytologia, 1976, 41(1): 31-53.
- [21] Mehra P. N., Sachdeva S. K. Cytological observations on some East-Himalayan monocots [J]. Cytologia, 1979, 44(1): 233-240.
- [22] Searle R. J., Hedderson T. A. Monocots-systematics and evolution: A preliminary phylogeny of the Hedychieae tribe (Zingiberaceae) based on ITS sequences of the nuclear rRNA cistron [M]. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing, 2000: 710-718.
- [23] Ngamriabsakul C. A Chromosomal study of *Roscoea* and *Cautleya* (Zingiberaceae): phylogenetic implications. Walailak Journal of Science and Technology, 2004, 1(2): 70-86.
- [24] Mukherjee I. Chromosome studies of some species of *Hedychium* [J]. The botanical magazine, Tokyo, 1970, 83(985): 237-241.
- [25] 陈忠毅, 陈升振, 黄少甫. 国产姜科植物的染色体计数(2) [J]. 广西植物, 1984, 4(1): 13-18.
- [26] Kumar S. The genus *Cautleya* Royle (Zingiberaceae) in India [J]. Indian Botanical Society, 1994, 73(3/4): 195-197.
- [27] Wu D. L., Kai L. Zingiberaceae. In: Wu Z. Y., Raven P. H., Hong D. Y. eds. Flora of China, vol. 24 [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2000: 362-366.
- [28] Wu T. L. Phytogeography of the Zingiberaceae [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 1994, 2(2): 1-14.
- [29] Zhao J. L., Xia Y. M., Cannon C. H., Kress W. J., Li Q. J. Evolutionary diversification of alpine ginger reflects the early uplift of the Himalayan-Tibetan Plateau and rapid extrusion of Indochina [J]. Gondwana Research, 2016, 32: 232-241.
- [30] Ngamriabsakul C., Newman M. F. A new species of *Roscoea* Smith. (Zingiberaceae) from Bhutan and southern Tibet [J]. Edinburgh Journal of Botany, 2000, 57(2): 271-278.
- [31] Li L., Zhang J., Lu Z. Q., Zhao J. L., Li Q. J. Genomic data reveals two distinct species from the widespread alpine ginger *Roscoea tibetica* Batalin (Zingiberaceae) [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2020, 59(6): 1232-1243.
- [32] Auvray G., Newman M. F. A revision of *Cautleya* (Zingiberaceae) [J]. Edinburgh Journal of Botany, 2010, 67(3): 451-465.
- [33] Zhang Z. Q., Li Q. J. Autonomous selfing provides reproductive assurance in an alpine ginger *Roscoea schneideriana* (Zingiberaceae) [J]. Annals of Botany, 2008, 102(4): 531-538.
- [34] Fan Y. L., Li Q. J. Stigmatic fluid aids self-pollination in *Roscoea debilis* (Zingiberaceae): a new delayed selfing mechanism [J]. Annals of botany, 2012, 110(5): 969-975.
- [35] Zhao J. L., Gugger P. F., Xia Y. M., Li Q. J. Ecological divergence of two closely related *Roscoea* species associated with late Quaternary climate change [J]. Journal of Biogeography, 2016, 43(10): 1990-2001.
- [36] Crawford D. J. Progenitor-derivative species pairs and plantspeciation [J]. Taxon, 2010, 59(5): 1413-1423.
- [37] Zou J., Sun Y., Li L., Wang G., Yue W., Lu Z., Wang Q., Liu J. Populationgenetic evidence for speciation pattern and gene flow between *Picea wilsonii*, *P. morrisonicola* and *P. neoveitchii* [J]. Annals of Botany, 2013, 112(9): 1829-1844.
- [38] Zhao J. L. Phylogeny and Phylogeography of *Roscoea* (Zingiberaceae) [D]. Mengla: Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, University of Chinese Academy of Sciences, 2012.
- [39] Fletcher T. B., Sen S. K. A veterinary entomology for India, part XIV [J]. Journal of Veterinary Science and Animal Husbandry, 1931, 1: 192-199.
- [40] Dierl W. Zur Nahrungsaufnahme von *Corizoneuralongirostris* (Hardwicke) (Diptera: Tabanidae) [J]. KhumbuHimal, 1968, 3: 76-81.

- [41] Paudel B. R., Shrestha M., Dyer A. G., Zhu X. F., Abdusalam A., Li Q. J. Out of Africa: evidence of the obligate mutualism between long corolla tubed plant and long-tongued fly in the Himalayas [J]. *Ecology and evolution*, 2015, 5(22): 5240-5251.
- [42] Zhang Z. Q., Kress W. J., Xie W. J., Ren P. Y., Gao J. Y., Li Q. J. Reproductive biology of two Himalayan alpine gingers (*Roscoea* spp., Zingiberaceae) in China: pollination syndrome and compensatory floral mechanisms [J]. *Plant biology* (Stuttgart, Germany), 2010, 13(4): 582-589.
- [43] Paudel B. R., Shrestha M., Burd M., Adhikari S., Sun Y. S., Li Q. J. Coevolutionary elaboration of pollination-related traits in an alpine ginger (*Roscoea purpurea*) and a tabanid fly in the Nepalese Himalayas [J]. *The New Phytologist*, 2016, 211(4): 1402-1411.
- [44] Paudel B. R., Shrestha M., Dyer A. G., Li Q. J. Ginger and the beetle: Evidence of primitive pollination system in a Himalayan endemic alpine ginger (*Roscoea alpina*, Zingiberaceae) [J]. *PloS One*, 2017, 12(7): e0180460.
- [45] Lloyd D. G. Self-fertilization and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1992, 153(3): 370-380.
- [46] 王雯婧, 陈虹帆, 邵国峻, 廖虹, 赵建立, 李庆军. 自交与异交象牙参属植物的蜜腺结构及其生物学意义 [J]. *植物研究*, 2022, 42(3): 364-372.