

宜昌橙系统地位：基于多维度独立亚属的论证



吴亚妮¹, 贺相田¹, 孟庭耀², 牟凤娟^{1,3,*}

¹西南林业大学林学院, 云南昆明 650224

²西南林业大学生物与食品工程学院, 云南昆明 650224

³红河学院生物科学与农学学院, 云南蒙自 661199

摘要: 宜昌橙 (*Citrus cavaleriei*) 作为芸香科 (Rutaceae) 柑橘属 (*Citrus*) 中具有重要育种价值与独特分类地位的野生种质资源, 其系统学地位长期存在争议, 其主要争议点在宜昌橙是归属于大翼橙亚属还是柑橘亚属, 或是独立成类。为厘清其分类地位, 本研究通过文献查阅, 整合了形态学比较、分子系统学分析、细胞学观察及生态适应性评估等多维度分析方法。多证据皆表明了宜昌橙是一个独立的演化单元, 在形态上宜昌橙的翼叶比例、花部结构和种子特性等特征显著区别于大翼橙亚属和柑橘亚属。分子系统学上确认其构成一个独立的系统发育分支, 其特有的遗传多样性模式与抗寒基因资源也进一步支持其独立的亚属地位。核型分析显示, 宜昌橙的染色体结构具有明显独特性。此外, 其独特的适应性及其狭域高山生态位与其他柑橘类群形成了有效的生殖隔离。因此, 综合数据支持将宜昌橙设立为柑橘属下的一个独立亚属。此结论不仅厘清了宜昌橙长期的分类学争议, 也为柑橘属分类系统的完善和宜昌橙种质资源的保护与利用提供理论依据。

关键词: 宜昌橙; 系统地位; 分子系统学; 生态适应性

DOI: [10.57237/j.life.2025.03.001](https://doi.org/10.57237/j.life.2025.03.001)

Systematic Position of *Citrus cavaleriei*: Argument for an Independent Subgenus Based on Multidimensional Evidences

Wu Yani¹, He Xiangtian¹, Meng Tingyao², Mou Fengjuan^{1,3,*}

¹College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

²College of Biological Science and Food Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

³College of Biological and Agricultural Sciences, Honghe University, Mengzi 661199, China

Abstract: *Citrus cavaleriei*, a wild germplasm resource within the genus *Citrus* of the Rutaceae family, holds significant breeding value and a unique taxonomic position. Its systematic status has long been debated, primarily concerning whether it belongs to the *Citrus* subgenus *Papeda*, the *Citrus* subgenus *Metacitrus*, or should be classified as a distinct

基金项目: 广义宜昌橙的系统演化与生物地理起源研究 (基金号: 31400181).

*通信作者: 牟凤娟, moufengjuan@126.com

收稿日期: 2025-10-29; 接受日期: 2025-12-12; 在线出版日期: 2025-12-24

<http://www.lifescitech.org>

genus. To clarify its taxonomic status, this study integrated multi-dimensional research methods—including literature review, comparative morphology, molecular phylogenetic analysis, cytological observation, and ecological adaptability assessment. A multi-evidence framework demonstrates that *C. cavaleriei*, constitutes an independent evolutionary unit. Morphologically, its winged leaf proportions, floral structures, and seed characteristics distinctly differ from both *C. subgenus Papeda* and *C. subgenus Metacitrus*. Molecular systematics confirms it forms an independent phylogenetic branch, with its unique genetic diversity patterns and cold-tolerant gene resources further supporting its distinct subgenus status. Karyotype analysis reveals markedly unique chromosomal architecture in *C. cavaleriei*. Furthermore, its unique adaptations and restricted alpine ecological niche create effective reproductive isolation from other citrus groups. Therefore, comprehensive data support establishing *C. cavaleriei* as an independent subgenus within *Citrus*. This conclusion not only resolves long-standing taxonomic controversies surrounding *C. cavaleriei* but also provides a theoretical basis for refining the *Citrus* taxonomic system and conserving and utilizing its germplasm resources.

Keywords: *Citrus cavaleriei*; Systematic Status; Molecular Phylogenetics; Ecological Adaptability

1 引言

宜昌橙 (*Citrus cavaleriei* H. Léveillé ex Cavalerie, syn. *C. ichangensis* Swingle) 隶属芸香科 (Rutaceae) 柑橘属 (*Citrus*)。作为柑橘属中具有显著原始特性的类群, 宜昌橙 (Lectotype, P. J. Cavalerie 2936, P5240963) 自 1911 年被发表以来[1], 其独特的形态特征和生态适应性就引起了植物学界的关注。而有关宜昌橙在柑橘属中的分类地位一直是植物分类学领域的争议话题, 形态学上根据其翼叶和花部结构产生两种观点: 大翼橙亚属 (*C. subgen. Papeda*) 与后生柑橘亚属 (*C. subgen. Metacitrus*)。同工酶分析上, 根据其独特的生物型将其归为独立亚属[2, 3], 而近年的分子数据则未明确其归类问题, 但都表明了宜昌橙与柑橘属的两个亚属都存在某些亲缘关系[4, 5]。关于宜昌橙系统地位的争议不仅影响了柑橘属系统演化框架的构建, 还制约了其种质资源的保护与利用, 需要进行综合性的探讨。

宜昌橙作为柑橘属中较原始类群, 明确宜昌橙的分类地位对于柑橘属的起源、演化路径以及物种间的亲缘关系具有关键作用。宜昌橙作为中国国家二级保护野生植物, 明确宜昌橙的分类地位对于种质资源的保护和利用具有重要意义, 加之宜昌橙优良的抗逆基因对于抗逆柑橘新品种培育具有重要价值。基于此,

本文综合形态学、遗传学、细胞学及生态适应性多维度证据, 系统论证了宜昌橙独立亚属地位的分类证据, 解决了其分类争议, 也为其他分类争议类群提供参考。

2 宜昌橙现有分类观点

2.1 归入大翼橙亚属 (*Citrus subgen. Papeda*)

Swingle 和 Reece 将柑橘分为两个亚属, 即大翼橙亚属 (*Papeda*) 和真正柑橘亚属 (*Eucitrus*), 认为宜昌橙应归入大翼橙亚属[6], 主要依据是两者在形态上相似, 都具大翼叶、木质化长刺且果实苦涩。生化分析上, 宜昌橙与大翼橙的代谢物质其含量与组成存在相似性 (具柠檬烯与芳樟醇且含量相似)。在分子系统学上, 宜昌橙在核基因上可能与大翼橙类存在一定的相似性, 但缺乏直接的核基因证据。该观点虽在国际上获得多数认可, 但大翼橙亚属为总状花序, 而宜昌橙为单花, 两者在花部结构方面的差异的不可忽视 (表 1)。

表 1 宜昌橙属于大翼橙亚属的依据

分类学	分类依据		局限性	参考文献
	宜昌橙	大翼橙亚属		
形态学	翼叶较大、果实不可食用, 汁胞有酸油点	翼叶大、果实酸苦, 汁胞酸油点	形态易受环境影响, 不同地理种群形态有变异	[6] [7]

分类学	分类依据		局限性	参考文献
	宜昌橙	大翼橙亚属		
孢粉学	花粉极轴长 25-28 μm 赤道轴长 24-26 μm 网眼略大, 网脊较窄	花粉极轴长 31-33 μm , 赤道轴长 23-26 μm , 网眼略大, 网脊较窄	仅对比单一种群, 样本不充分	[8] [9]
生物化学	柠檬烯 35%-40% 芳樟醇 10%-15%	柠檬烯 38%-42% 芳樟醇 12%-16%	精油成分受生长环境(光照、土壤)影响大	[10]
分子系统学	AFLP 分子标记: 宜昌橙与大翼橙聚类 COS Marker 分子标记: 宜昌橙与大翼橙聚类		未结合叶绿体基因、全基因组数据, 分子标记覆盖度有限	[11] [12]

2.2 归入后生柑橘亚属 (*Citrus* subgen. *Metacitrus*)

日本学者 Tanaka 将柑橘属分为原生 (*Archicitrus*) 以及后生 (*Metacitrus*) 两个亚属, 属内分为 163 种, 认为宜昌橙应归为后生柑橘亚属[13]。形态上, 宜昌橙

为单花结构, 与柑橘亚属 (*Citrus* subgen. *Citrus*) 的多数种类相似, 与大翼橙亚属的花序结构差异显著。孢粉学上, 宜昌橙与柑橘亚属的宽皮柑橘 (*C. reticulata*) 花粉形状相似都为长球形, 分子系统学上, 宜昌橙的叶绿体基因组更接近于柑橘亚属, 认为宜昌橙可能是宽皮柑橘的祖先。但 Tanaka 系统因“过度拆分”且缺乏遗传学证据, 并未获国际广泛认可(表 2)。

表 2 宜昌橙归入后生柑橘亚属依据

分类学	分类依据		局限性	参考文献
	宜昌橙	柑橘亚属		
形态学	无花序、果皮宽松	花单生、果皮厚且宽松	形态特征存在属内重叠, 部分柑橘亚属物种也有类似形态, 特异性不足	[13] [14]
孢粉学	极轴长 20-30 μm 赤道轴长 18-25 μm 花粉形状近长球形	极轴长 25-32 μm 赤道轴长 14-21 μm 花粉形状长球形	仅对比部分分类群, 花粉形态易受发育阶段影响	[15]
	RAPD 与 cpDNA RFLP 标记: 宜昌橙与宽皮柑橘类显著高于与大翼橙组物种的相似性			[16]
	cpDNA 序列片段 (rbcL-ORF106、psaA-trnS、trnH-trnK、trnD-trnT): 显示宜昌橙与宽皮橘类群聚类		未结合核基因, 无法反映核基因介导的杂交/渐渗事件, 不同研究采用的基因片段或分析方法略有差异, 结论需进一步验证	[17]
分子系统学	cpDNA 序列片段 (atpB、rbcL-atpB、rps16、trnL-F、rps4-trnT、StrnK、trnD-psbM、trnG): 宜昌橙与宽皮橘关系较近。 叶绿体 matK 基因: 表明宜昌橙与宽皮柑橘聚类			[18]
	单拷贝核基因+叶绿体 SSR: 表明宜昌橙属于柑橘亚属			[19]
	叶绿体全基因组: 宜昌橙与宽皮橘的叶绿体亲缘关系最近			[20]
				[21]

2.3 柑橘属中独立亚属分类

方德秋和章文才基于同功酶分析, 认为宜昌橙明显区别于大翼橙亚属, 应为一个独立亚属—“宜昌橙亚属”[2]。后续的学者在分子、形态-细胞、化学等多维度的研究上, 都认为宜昌橙的各项特征与现有亚属差异显著, 且达到亚属级分类阈值[3, 22, 23], 全基因组

数据进一步表明, 宜昌橙在柑橘属具有重要的演化地位和独特的遗传特征, 宜昌橙是一个古老且独立的物种, 属于柑橘属早期分化类群[4, 5, 24]。但其全基因组数据是在属一级以上的研究, 未对宜昌橙这个物种进行全基因数据的研究, 后续还需更多的全基因组数据予以支撑(表 3)。

表 3 宜昌橙为独立亚属的依据

分类学	分类依据	局限性	参考文献
孢粉学	宜昌橙 白花宜昌橙单独单独成组(P/E 接近 1), 孔沟数 5 条 含 GUT 慢迁移条带, GOT 为“慢带型” 具特有酶基因型和遗传中介性	大翼橙区 (P/E=1.55,)、宽皮柑橘区 (P/E=1.43), 孔沟数 4 条 大翼橙亚属: 无 GUT 慢迁移条带, GOT 为“快带型” 柑橘亚属: 无 GUT 慢迁移条带, GOT 为 “中带型”	白花宜昌橙的样本代 表性不足, 维度单一 [15]
分子生 化 学	2 条 St 染色体, 中等油胞密度 宜昌橙的类黄酮 (具特有苷)、香精油 (具特有单萜) 柠檬烯含量 (42.3%–58.2%) 介于二者 之间, 且含有大翼橙亚属特征的倍半萜 和柑橘亚属常见的单萜 SSR 标记 (7 对): 宜昌橙为早期分化类群, 为过渡类群 全基因组重测序表明: 宜昌橙介于原始柑橘与栽培种之间	大翼橙亚属: St 染色体多, 高油胞密度 柑橘亚属: 无 St 染色体, 低油胞密度 其他柑橘无此成分 大翼橙亚属: 柠檬烯 20.7%–25.2% 柑橘亚属: 柠檬烯含量 70%–90%	样本地理代表性不 足: 未涵盖西南、西 北的边缘种群, 无法 排除“种群特异性”对 结论的影响 [2]
分子系 统学	核质基因组分析: 否定大翼橙亚属归属, 应为过渡类群 泛基因组+功能基因: 宜昌橙是柑橘属的早期分化类群 单倍型基因组: 宜昌橙为柑橘属早期分化类群, 非典型大翼橙亚属	分类仅停留在“过渡 类群”, 未明确演化功 能关联, 未涉及形态 功能基因验证, 宜昌 橙全基因组数据有 限, 无法明确其等位 基因的演化差异	[23]
			[25] [26] [24] [4] [5]

2.4 柑橘属中的未定地位

对于宜昌橙的系统地位大多数学者仍是未明确的, 只提出宜昌橙更接近于柑橘属中的某一类, 未确定其亚属地位, 并未提出分类修订建议, 但其研究结果为宜昌橙系统演化提供了新参考, 在形态与代谢物质上, 宜昌橙与柠檬 (*Citrus limon*)、枸橼 (*C. medica*) 间

的关系更亲近, 在分子系统学上, 宜昌橙的遗传物质既有柑橘亚属的存在 (叶绿体基因), 也渗入了大翼橙亚属 (核基因), 其核基因组分与枳 (*Poncirus trifoliata*) 更为相似, 这种细胞核与细胞器基因组之间的系统发育冲突, 也暗示宜昌橙可能经历复杂的杂交事件, 进一步表明宜昌橙分类地位需要重新审视 (表 4)。

表 4 宜昌橙在柑橘属中未定地位的依据

分类法	分类依据	分类指向关系	参考文献
形态学	综合形态 (翼叶大小、花部结构、果实形态等) 相容性分析, 其性状组合独特	未明确亚属归属, 但有独特形态特征集	[27]
孢粉学	花粉粒为大型、网眼大、网脊中窄 叶绿体 <i>rbcL</i> 基因 核基因 (如 ITS、SSR 等标记) cpSSR + EST-SSR 标记	与柠檬、枸橼的关系亲近 与枳的亲缘关系较近	[28] [29]
分子系 统学	6 个低拷贝核基因 (MDH、P12、ATC、LGT、CTV11、HYB) 叶绿体基因组 (matK、ndhF、ycf1 等) 叶绿体基因 (cpInDel + cpSSR 标记) 叶绿体基因组 (LSC、SSC、IR 区域)	与莽山野橘、元橘关系较近 是由宽皮橘和大翼橙杂交而来 是连接大翼橙组与宽皮柑橘类的过渡 类群, 可能是一个独立分支 cpInDel 支持与宽皮柑橘类近缘 cpSSR 支持与红河大翼橙等聚类 与柚、酸橙、柠檬等聚类,	[30] [31] [32] [33] [34] [35]

基于现有的分类体系 (图 1), 各种分类手段均存在明显局限性。形态学分类主要依赖表型特征, 虽具直观性, 却普遍忽视种群内遗传分化的实质。生化分

析手段虽能提供功能层面的区分依据, 但易受环境因子调控。分子系统学研究虽能揭示遗传差异, 却常局限于单一基因片段或有限分子标记, 缺乏与形态、生

态及细胞学特征的系统性整合。此外, 现有分类框架普遍未纳入细胞结构特征及生态适应性性状, 致使分类体系在反映类群间真实演化关系与适应机制方面存

在不足。因此, 需要融合形态、遗传、细胞、生态等多维度证据, 重新界定其分类地位。



图 1 宜昌橙现有分类观点

3 宜昌橙独立亚属的多维度证据

3.1 形态学独特性: 原始特征的差异

对比宜昌橙与柑橘属现有两个亚属的核心形态特征, 发现其植株、叶片、花果等 3 个层面均呈现出一系列独特的形态特征, 属于两个亚属之间的过渡形态, 这些特征使得宜昌橙明显区别于柑橘属内其他亚属物种, 为独立亚属地位提供形态学支撑 (图 2)。

3.1.1 植株形态特征

宜昌橙为大灌木或小乔木, 树势强健, 树木介于两者之间, 刺长而坚硬, 接近柑橘属 (*Citrus*) 的原始特征, 大翼橙亚属的多数物种植株为高大乔木, 相较于宜昌橙, 其树势更为旺盛, 具有长而锐利的刺。而柑橘亚属 (*C. subgen. Citrus*) 多数植物为多为小乔木或灌木, 其树冠更为紧凑, 刺多退化或无刺。

3.1.2 叶片特征

宜昌橙的翼叶表现出多样性, 不同地区, 其翼叶分化明显, 在高纬度地区翼叶表现得更为狭窄[36, 37], 而典型的大翼橙亚属植物, 如箭叶橙 (*Citrus hystrix*) 的翼叶极宽, 边缘锯齿明显, 而宽皮柑橘类翼叶较小或不明显 (图 2a)。

3.1.3 花与果实特征

宜昌橙花为单生, 颜色多样, 大翼橙亚属植物花为花序结构, 柑橘亚属的花为单花。宜昌橙果实较小、果皮较厚, 果肉极少且粗糙, 不可食用, 种子单胚, 大翼橙亚属果实中小型, 果肉少, 汁胞不发达, 味极酸苦, 种子单胚性, 柑橘亚属果实大小多变, 从极小到极大, 果肉饱满, 囊瓣易分离, 汁胞发达, 种子多胚 (图 2a)。

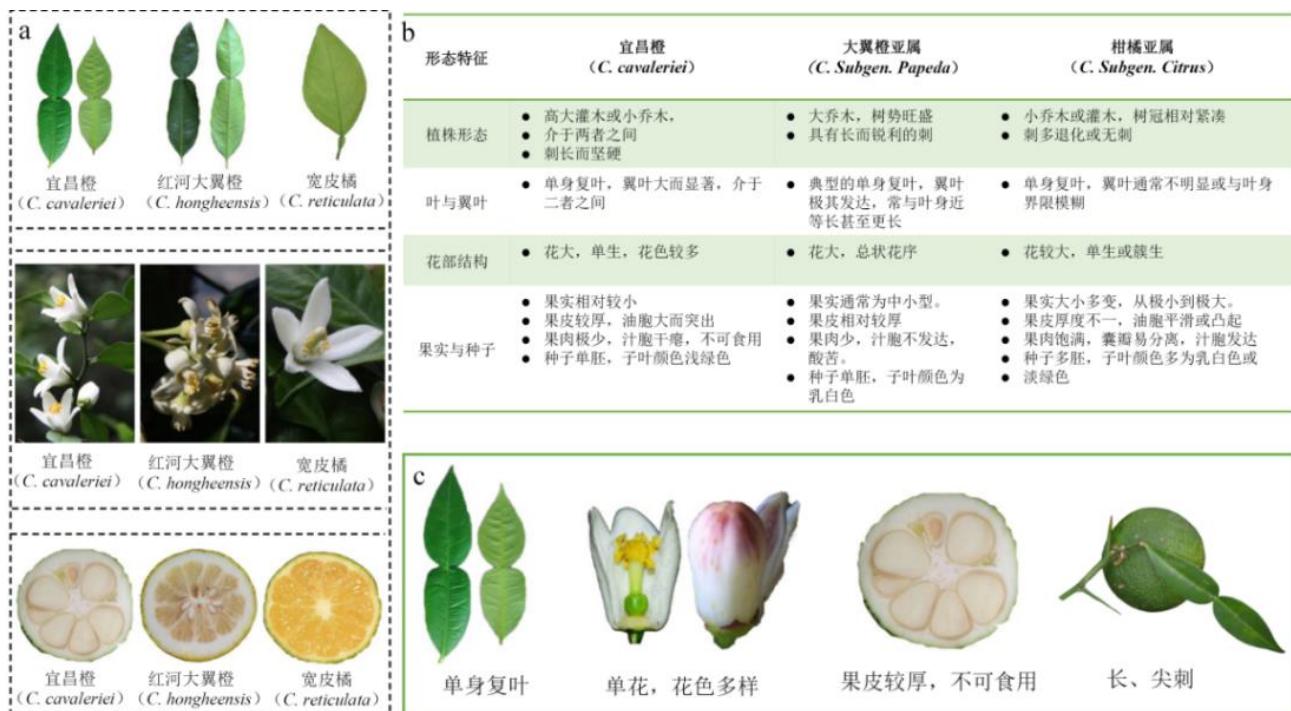


图 2 宜昌橙独立演化的形态学证据

a-b, 宜昌橙与大翼橙亚属、柑橘亚属植物枝、叶、花、果实形态对比；c, 宜昌橙各部分形态

3.2 分子学数据：独立演化分支的支持

基于目前的研究，在不同的基因水平上都表明宜昌橙与现有亚属遗传距离显著，且形成独立系统发育分支，为独立亚属地位提供分子数据支撑。

3.2.1 叶绿体与核基因组数据

核基因显示宜昌橙兼具大翼橙和宽皮柑橘的遗传成分[32]，但与柑橘属早期分化的莽山野柑（*Citrus mangshanensis*）、枳的亲缘关系更近[30]，而叶绿体基因显示不同的地理种群有不同的分化结果，宜昌橙元江种群更接近大翼橙类（*Papeda*），宜昌、武陵山种群则更接近宽皮柑橘，但整体上宜昌橙仍属于柑橘属基部类群[5]，但仅依靠叶绿体基因数据或一些低拷贝核基因，得出的结果存在着局限性，叶绿体 DNA 仅反映母系历史，无法代表全基因组关系，而某些低拷贝核基因会受到杂交和祖先多态性的干扰，基于此，表明了宜昌橙并不是单纯属于某一亚属类，其可能是介于大翼橙亚属和柑橘亚属之间，具有过渡性特征[18]，侧面印证了宜昌橙的独立分支地位。

3.2.2 杂交起源与分化时间

宜昌橙可能起源于古老且复杂的杂交事件（图 3a）。

有研究推测，元江种群为宜昌橙的原始种群，其母系可能是柑橘亚属的早期祖先（叶绿体证据），父系则可能是大翼橙亚属的某类早期物种（核基因证据）[5, 32]。后续的杂交事件是宜昌橙与柑橘类物种杂交产生了可育后代：香橙（*Citrus junos*）、香圆（*C. wilsonii*），但其自身基因库却保持了较高的纯化度，未受到基因渐渗的影响，这为其独立分类地位提供了间接支持。在其演化时间上，宜昌橙的分化时间约为 8-6Ma，晚于枳属（*Poncirus*）（12Ma），早于柑橘亚属中枸橼（*Citrus medica*）、柚（*C. maxima*）与宽皮橘（*C. reticulata*）（3-4 Ma），表明了宜昌橙是一个复杂且原始的物种，具有独立的演化历史（图 3b）[24]。

3.2.3 全基因组数据

全基因层面的分析能提供更全面、科学的结论，是当前解析物种演化与分类的有力手段。基于全基因组的研究认为宜昌橙与其他柑橘物种（宽皮柑橘、柚、香橼）高度分化，具有独特的遗传特征，是一个独立野生种[38]，后续的全基因数据皆证实了宜昌橙是柑橘属中早期分化的野生类群，在柑橘演化系统中处于基部位置[24, 4, 5]，这为其作为独立演化分支的地位提供了直接且关键的证据（图 3c）。

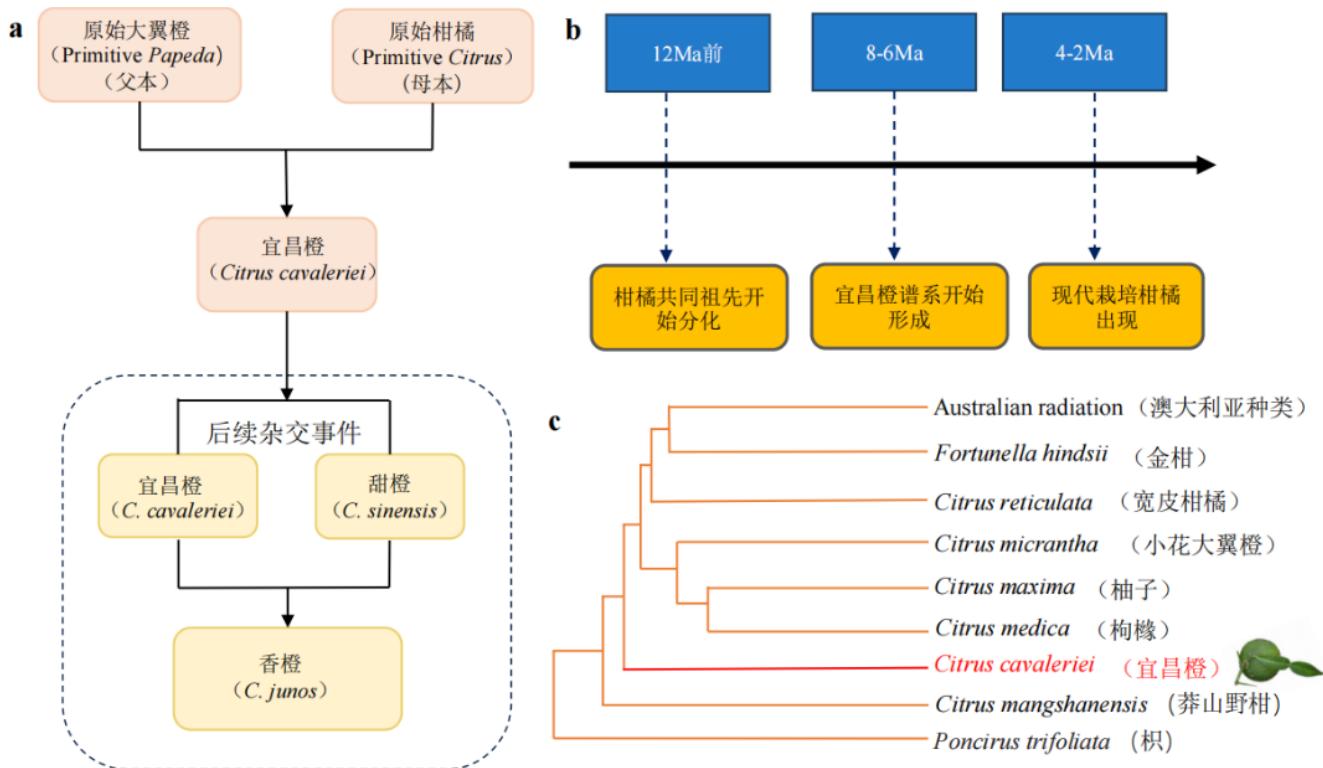


图 3 宜昌橙独立演化的分子证据

a, 宜昌橙杂交起源猜测 b, 宜昌橙系统演化时间 c, 宜昌橙位于柑橘属基部 (参考 Wu et al. 2018)

3.3 细胞学依据: 染色体的独特性

柑橘属多数物种染色体数目都为 $2n=2x=18$ ，但核型结构存在显著差异，宜昌橙的核型特征与现有亚属分化，为其独立亚属地位提供了细胞学证据（表 5）。

3.3.1 染色体带型分析

研究表明，宜昌橙的染色体形态与核型结构展现岀独特的物种特性。宜昌橙的染色体形态、核型结构（染色体相对长度、着丝粒位置、臂比）与大翼橙亚属和柑橘亚属明显分化[39, 40]，还具有独特的随体染色体（第 7 号），其结构属于二者之间。

3.3.2 核型演化分析

柑橘属核型遵循“从对称核型向不对称核型演化”的经典趋势，且核型不对称程度与类群演化阶段密切相关。研究表明，三者的核型不对称系数从低到高依次为，大翼橙亚属 51.96%，宜昌橙 53.49%，柑橘亚属 59.37%，同时，其近端部着丝粒染色体（St）比例远超出大翼橙亚属与柑橘亚属[41]，这一特征表明，宜昌橙核型是向柑橘亚属过渡的趋势，核型分化是长期独立演化的结果，而非近期杂交或环境诱导的短期变异所致，证明了宜昌橙为柑橘属早期分化类群的演化地位。

表 5 宜昌橙与柑橘属其他亚属的细胞学特征对比

细胞学指标	宜昌橙 (<i>Citrus cavaleriei</i>)	大翼橙亚属 (<i>C. subgen. Papeda</i>)	柑橘亚属 (<i>C. subgen. Citrus</i>)
染色体数目	$2n=2x=18$	$2n=2x=18$	$2n=2x=18$
核型公式	$12m+4sm+2St$	$10m+6sm+2St$	$14m+4sm$
核型类型 (Stebbins)	1A	2A	1A
不对称系数 (As.K%)	53.49%	51.96%	59.37%
最长/最短染色体比	1.79	1.85	1.62
随体染色体	有 (第 7 号)	无	无

3.4 生态适应性：生境隔离与生理特化

宜昌橙特有的高海拔、耐寒、耐贫瘠生境，以及与之匹配的适应性形态与生理特征，与柑橘属中的其他亚属形成显著生态位分化，支持其独立亚属地位。

3.4.1 生态环境与分布特点

宜昌橙呈现“西南-中部山区狭域分布”特征（图 4d），核心分布区位于中西南部的高海拔山区[42]，其生境主要在海拔 800-2500 m 的高山陡崖缝隙、岩石裸露地带和林缘沟谷等（图 4a-b），与柑橘属现有亚属形成明确的生境隔离。大翼橙亚属物种多集中于热带湿润区域，依赖高温高湿环境，而柑橘亚属则偏好低海拔丘陵或平原，适应温暖开阔的生态系统。这种生境分化从空间上阻断了宜昌橙与其他亚属物种的自然接触，为其独立演化提供了地理基础。

3.4.2 生态适应性特征

宜昌橙展现出针对高海拔恶劣环境的而表现出特征：(1) 偏好阴湿微环境，能在林缘散射光或半阴

坡稳定生长，区别于多数柑橘物种对充足光照的需求，(2) 耐寒性突出，可耐受短期-10 °C 低温，远高于大翼橙亚属与真正柑橘亚属，能应对高海拔冬季低温，(3) 耐贫瘠能力强，根系可在岩石缝隙的浅薄土层中吸收养分，能适应山区土壤肥力低、保水能力差的特点。这些适应性特征是长期自然选择的结果，既帮助宜昌橙占据了其他柑橘物种无法生存的生态位，也是其独立于现有亚属的重要生态依据。

3.4.3 演化地理学特性

宜昌橙的演化路径是以云南元江的原始种群为起点，沿长江、珠江流域的支流向上游及中游山区扩散，在武陵山脉一带形成多样性中心，而后向周围扩散，最终形成现有分布格局（图 4c）[5]。但受地理隔离（高山屏障）、瓶颈效应及遗传漂变等影响，隔绝了宜昌橙与其他亚属物种的基因交流[36, 43]，从而使得宜昌橙群体内的遗传多样性显著高于群体间，符合“地理隔离驱动亚属级分化”的经典模式，在演化历史维度印证了其作为独立类群的合理性。

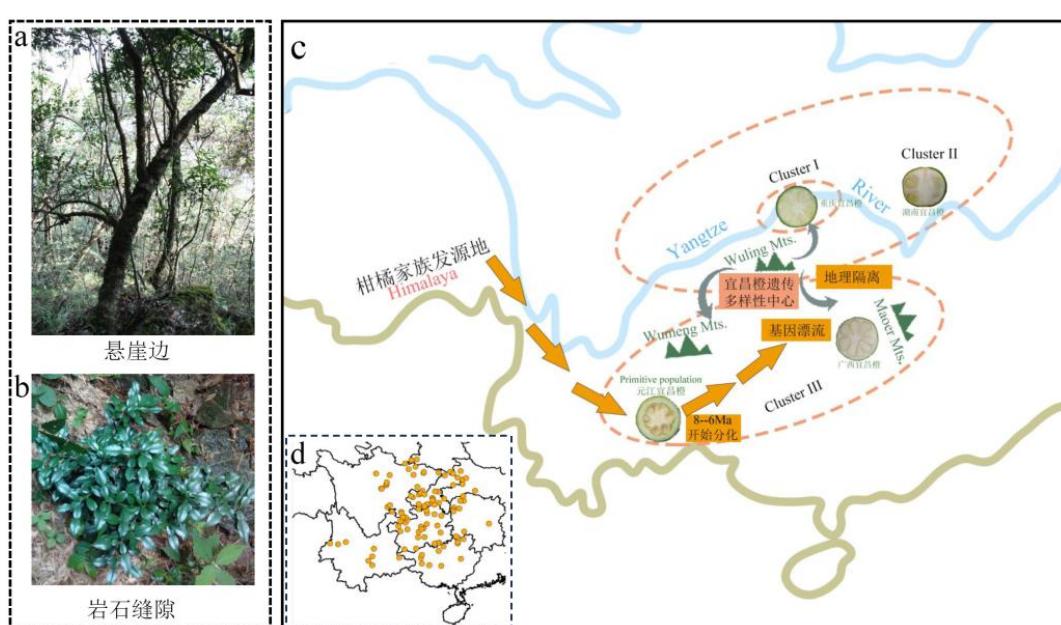


图 4 宜昌橙独立演化的生态适应性证据

a-b, 宜昌橙生境；c, 宜昌橙起源系统演化推测；d, 宜昌橙的分布

4 现有分类体系的局限性

早期对于宜昌橙的分类是依赖单个性状进行的

（依据翼叶特征将其归入大翼橙亚属，依据花序特征将其置于后生柑橘亚属），但这传统方法太过绝对，仅依据翼叶或花序特征，无法全面反映宜昌橙在整个

柑橘属中的独特地位和演化关系, 导致分类归属的偏差, 限制对其分类地位的准确理解, 因此形态学数据需要结合生物化学、分子标记及生态位等多方面的验证。分子系统学是当前关键的分类手段, 但同时需要注意功能基因是否表达为分类性状, 避免“基因中心主义”, 分子数据同样需结合形态或生态验证。宜昌橙的演化模式呈现出“镶嵌演化”的特点, 因此, 单一手段的认定结果是具有局限性, 需要结合遗传演化和其生态适应性进行综合判断, 形成一种更加综合全面(形态+分子+化学+生态)的分类方法。

5 结论与展望

通过形态学、遗传学、细胞学生物化学及生态适应性的多维度分析: 宜昌橙在形态特征上具有的独特性状, 在遗传水平上形成独立的系统发育分支以及独特的抗寒基因资源, 在细胞学特征上表现出不对称核型与随体染色体, 在生态适应性上占据高海拔、耐寒的独特生态位。这些证据共同表明, 宜昌橙已达到柑橘属亚属级分类单元的分化程度, 应设立为独立亚属: 宜昌橙亚属。虽从多维度论证了宜昌橙的独立亚属地位, 但仍存在以下不足: 分子系统学研究的样本量有待扩大, 尤其是宜昌橙不同地理种群与柑橘属近缘属(如枳属、金柑属 *Fortunella*)的对比分析, 宜昌橙的全基因组测序尚未完成, 其抗逆基因(如耐寒基因 COR、CBF)的挖掘与功能验证仍需深入, 以从基因组水平揭示其独立演化的分子机制, 宜昌橙的化石记录缺失, 无法推断其准确起源时间与演化历史, 需结合古气候数据与分子钟分析, 完善其演化时间线。未来的研究方向可从宜昌橙全基因组入手, 解析其与其他亚属的基因组结构差异, 从种群遗传学分析宜昌橙不同地理种群的遗传多样性与分化程度, 为种质资源保护提供精准指导, 或通过人工杂交实验, 验证宜昌橙与其他亚属的杂交亲和性, 明确其生殖隔离程度, 进一步支撑独立亚属地位。

参考文献

- [1] Mabberley D J, Kodela P G. Lectotypification of *Citrus cavaleriei* H. Lév. ex Cavalerie (Rutaceae: Aurantioideae). *Telopea*, 2015, 18: 115-119. <https://doi.org/10.7751/telopea8510>
- [2] 方德秋, 章文才. 应用同工酶进行宽皮柑桔分类及其进化

研究 [J]. 武汉植物学研究, 1992, 10(4): 305-312.

- [3] 林正奎, 华映芳. 中国特有的宜昌橙叶精油成分及其分类地位 [J]. 四川日化, 1994(4): 9-12.
- [4] Huang Y, He J-X, Xu Y-T, et al. Pan-genome analysis provides insight into the evolution of the orange subfamily and a key gene for citric acid accumulation in *Citrus* fruits [J]. *Nature Genetics*, 2023, 55(11): 1964-1975. <https://doi.org/10.1038/s41588-023-01516-6>
- [5] Wang F, Wang S, Wu Y, et al. Haplotype-resolved genome of a *Papeda* provides insights into the geographical origin and evolution of *Citrus* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, 67(2): 276-293. <https://doi.org/10.1111/jipb.13819>
- [6] Swingle W T, Reece C. The botany of *Citrus* and its wild relatives. In: Reuther W, Batchelor L D, Webber, J J (ed.), *The Citrus Industry*, Vol. 1 [M]. Berkeley: University of California Press, 1967: 190-430.
- [7] 曾勉. 对柑桔分类的認識体会和整理的意见 [J]. 中国果树, 1960, 2(2): 31-37.
- [8] 朱立武. 对《柑桔三属左右线分类系统》的商榷 [J]. 西南农业大学学报, 1986, 30(1): 129-132.
- [9] 唐艳, 武晓晓, 刘冰浩, 等. 广西姑婆山野生柑橘资源花粉形态观察及其系统分类学研究 [J]. 西北植物学报, 2018, 38(6): 1065-1071. <https://doi.org/10.7606/j.issn.1000-4025.2018.06.1065>
- [10] 林正奎, 华映芳. 柑桔属 11 个类群叶精油成分与系统进化关系 [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1992, 41(2): 133-139.
- [11] 熊光明. 应用 AFLP 分子标记对柑橘属 (*Citrus*) 植物进行鉴别与系统分类研究 [D]. 武汉: 西南农业大学, 2002.
- [12] 王炯, 龚桂芝, 彭祝春, 等. 基于 COS Marker 分析柑橘属及其近缘、远缘属植物的遗传与进化 [J]. 中国农业科学, 2017, 50(2): 320-331. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2017.02.011>
- [13] Tanaka T. Fundamental discussion of *Citrus* classification [J]. *Stud Citrol*, 1977(14): 1-6.
- [14] 蒋聪强. 论柑橘三属左右线分类系统 [J]. 西南农学院学报, 1983: 10-23.
- [15] 武晓晓, 唐艳, 邓崇岭, 等. 柑橘不同种属花粉形态观察 [J]. 果树学报, 2018, 35(7): 794-801. <https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsxb.20170355>.
- [16] Nicolosi E, Deng Z-N, Gentile A, et al. *Citrus* phylogeny and genetic origin of important species as investigated by molecular markers [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100(8): 1155-1166. <https://doi.org/10.1007/s001220051419>

- [17] Abkenar A A, Isshiki S, Tashiro Y. Phylogenetic relationships in the “true *Citrus* fruit trees” revealed by PCR-RFLP analysis of cpDNA [J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, 102(2): 233-242. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2004.01.003>
- [18] Bayer R J, Mabberley D J, Morton C, et al. A molecular phylogeny of the orange subfamily (Rutaceae: Aurantioideae) using nine cpDNA sequences [J]. *American Journal of Botany*, 2009, 96(3): 668-685. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800341>
- [19] Penjor T, Yamamoto M, Uehara M, et al. Phylogenetic relationships of *Citrus* and its relatives based on MatK gene sequences [J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062574>
- [20] Yang X, Li H, Yu H, et al. Molecular phylogeography and population evolution analysis of *Citrus ichangensis* (Rutaceae) [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2017, 13(1): 1-16. <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1113-4>
- [21] Zhang Z-H, Long C-R, Jiang Y, et al. Characterization of the complete chloroplast genome of Yuanjiang wild Ichang papeda (*Citrus cavaleriei*) in China [J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2020, 5(3): 3349-3350. <https://doi.org/10.1080/23802359.2020.1820397>
- [22] 钟广炎, 叶荫民. 柑桔植物的数值分类学研究 [J]. 植物分类学报, 1993, 31(3): 252-260.
- [23] Baccati C, Gibernau M, Paoli M, et al. Chemical variability of peel and leaf essential oils in the *Citrus* subgenus *Papeda* (Swingle) and few relatives [J]. *Plants*, 2021, 10(6): 1117. <https://doi.org/10.3390/plants10061117>
- [24] Wu G A, Terol J, Ibanez V, et al. Genomics of the origin and evolution of *Citrus* [J]. *Nature*, 2018, 554(7692): 311-316. <https://doi.org/10.1038/nature25447>
- [25] 庞晓明, 胡春根, 邓秀新. 用 SSR 标记研究柑橘属及其近缘属植物的亲缘关系 (英文) [J]. 遗传学报, 2003, 30(1): 81-87.
- [26] Wang X, Xu Y-T, Zhang S-Q, et al. Genomic analyses of primitive, wild and cultivated *Citrus* provide insights into asexual reproduction [J]. *Nature Genetics*, 2017, 49(5): 765-772. <https://doi.org/10.1038/ng.3839>
- [27] 周志钦, 蒋聰強. 柑桔属植物若干分类群的分支分析 [J]. 中国柑桔, 1994, 23(1): 3-6. <https://doi.org/10.13938/j.issn.1007-1431.1994.01.001>
- [28] 叶荫民, 孔焱, 郑向红. 柑桔花粉形态的研究 [J]. 中国农业科学, 1982, 23(5): 62-99.
- [29] Penjor T, Anai T, Nagano Y, et al. Phylogenetic relationships of *Citrus* and its relatives based on rbCL gene sequences [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2010, 6(6): 931-939. <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0302-1>
- [30] 武晓晓, 邓崇岭, 陈传武, 等. 基于重测序的广西野生宜昌橙资源遗传多样性分析 [J/OL]. 分子植物育种: 1-18. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240605.1754.008>
- [31] 王福生, 江东. 应用 cpSSR 和 EST-SSR 标记进行柑橘特异种质资源遗传背景研究 [J]. 园艺学报, 2010, 37(3): 465-474. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2010.03.018>
- [32] Ramadugu C, Pfeil B E, et al. A six nuclear gene phylogeny of *Citrus* (Rutaceae) taking into account hybridization and lineage sorting [J]. *Plos One*, 2013, 8(7): e68410. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068410>
- [33] Carbonell-Caballero J, Alonso R, Ibanez V, et al. A phylogenetic analysis of 34 chloroplast genomes elucidates the relationships between wild and domestic species within the genus *Citrus* [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2015, 32(8): 2015-2035. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv082>
- [34] 杨程, 龚桂芝, 彭祝春, 等. 基于 cpInDel 标记和 cpSSR 标记的柑橘属及近缘属植物亲缘关系 [J]. 中国农业科学, 2022, 55(16): 3210-3223. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2022.16.012>
- [35] Nakandala U, Furtado A, Smith M W, et al. Phylogenetic relationships among Australian native *Citrus* species based upon complete chloroplast genomes and single copy nuclear genes [J]. *Tropical Plants*, 2023, 2(1): 1-9. <https://doi.org/10.48130/TP-2023-0021>
- [36] 李航. 宜昌橙及两个地方柑橘种的资源调查与评价 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [37] Mou F-J, Ma K, Ma S-Z, et al. Morphological diversity of leaf and its geographic differentiation of *Citrus cavaleriei* from Yunnan [J]. *Pakistan Journal Botany*, 2016, 48(6): 2343-2350.
- [38] Wang L, He F, Huang Y, et al. Genome of wild mandarin and domestication history of mandarin [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(8): 1024-1037. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.05.004>
- [39] 梁国鲁, 陈全友. 柑桔属随体染色体系统演化研究 [J]. 西南农业大学学报, 1994(2): 106-110. <https://doi.org/10.13718/j.cnki.xdzk.1994.02.004>
- [40] 杨星, 王莹, 赵倩, 等. 沙田柚宜昌橙杂种核型及基因组原位杂交分析 [J]. 园艺学报, 2016, 43(3): 441-450. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2015-0620>
- [41] 李春艳, 李晔, 向素琼, 等. 宜昌橙(*Citrus ichangensis*)体细胞中期染色体 CMA 荧光显带分析 [J]. 果树学报, 2016, 33(12): 1469-1476. <https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsxb.20150412>
- [42] 郑雪姣, 李双智, 牟凤娟. 野生宜昌橙分布特征及资源评价——基于国内数字化馆藏标本 [J]. 中国南方果树, 2022, 51(3): 36-39. <https://doi.org/10.13938/j.issn.1007-1431.20210612>
- [43] 杨晓明. 柑橘亚科植物系统发育基因组学及野生枸橼、宜昌橙谱系地理学研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.