

DOI: 10.5846/stxb201908151705

高健, 于涛, 李俊清. 基于叶绿体 DNA 片段的槭属鸡爪槭组系统进化和生物地理学研究. 生态学报, 2020, 40(17): 5992-6000.

Gao J, Yu T, Li J Q. Phylogenetic and biogeographic study of *Acer* L. section *Palmata* Pax (Sapindaceae) based on three chloroplast DNA fragment sequences. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(17): 5992-6000.

基于叶绿体 DNA 片段的槭属鸡爪槭组系统进化和生物地理学研究

高 健¹, 于 涛², 李俊清^{2,*}

1 内蒙古科技大学包头师范学院资源与环境学院, 包头 014030

2 北京林业大学森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083

摘要:东亚地区经历过复杂的地质事件及气候变化, 针对东亚地区进行专科专属的植物区系及地理演化研究具有重要的意义。基于 3 个叶绿体片段(*psbA-trnH*、*rpl16* 和 *trnL-trnF*), 对主要分布于东亚地区的鸡爪槭组(section *Palmata* Pax) 18 个分类群的分化时间、祖先地理分布、物种扩散路径等进行了分析。叶绿体片段总长度为 2,232bp, 其中变异位点 341 个(15.2%), 有效信息位点 231 个(10.3%); 18 个鸡爪槭组内物种(包含亚种)被高度支持为单系群(99/95/1.0), 且组内物种间的支持度相对较高; 鸡爪槭组内出现物种分化的时间多集中于中新世时期, 组内物种的多样性速率保持相对稳定; 根据 BioGeoBears 分析得出, 东亚大陆局部地区是该组物种的祖先分布区, 且现今分布于岛屿的物种分布在不同分支。通过讨论与分析得出: 我国西南地区可能是鸡爪槭组植物的起源地; 东海陆桥隐没与抬升, 直接影响着鸡爪槭组物种的迁移与扩散; 分布于亚热带亚洲大陆的鸡爪槭组物种, 存在多次往同纬度高海拔地区扩散的现象。该研究有助于对东亚地区植物生物地理历史的进一步了解。

关键词: 东亚; 鸡爪槭组; 分化时间; 物种迁徙

Phylogenetic and biogeographic study of *Acer* L. section *Palmata* Pax (Sapindaceae) based on three chloroplast DNA fragment sequences

GAO Jian¹, YU Tao², LI Junqing^{2,*}

1 Faculty of Resources and Environment, Baotou Teachers' College, Inner Mongolia University of Science and Technology, Baotou 014030, China

2 Beijing Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: As being impacted by complex geological events and climate change, it is of considerable significance to study the flora and biogeography of East Asia. In this study, the phylogeny of 18 species and subspecies of *Acer* Sect. *Palmata* were reconstructed to infer the biogeographic history in East Asia, using three DNA chloroplast fragments (*psbA-trnH*, *rpl16* and *trnL-trnF*). With 341 (15.2%) mutation sites and 231 (10.3%) effective information sites in a total length of 2,232 bp, these 18 taxa were highly supported as a monophyletic group. The divergence of species within Sect. *Palmata* was mostly concentrated in the Miocene, but even then, the diversification rate remained stable. It is speculated that the ancestral area of Sect. *Palmata* is on the East-Asian continent, while island species are distributed in different branches. Phylogenetic analyses showed that Southwest China is the center of origin of Sect. *Palmata*. The occurrence of East China Sea landbridge during the Last Glacial Maximum (LGM) affected dispersal and colonization of species in East Asia directly (e.g., *A. japonicum*, *A. oliverianum* subsp. *formosanum* and *A. tutcheri*). Multiple upward expansion of species at the same latitude were appeared in Sect. *Palmata* on subtropical Asian continent. This study is helpful to the further understanding of the phytogeography in East Asia.

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(41901063); 国家重点研发计划项目(2016YFC0503106); 内蒙古自治区高等学校科学技术研究重点项目(NJZZ19185); 包头师范学院高层次人才科研启动基金项目(BTTCRCQD2018-08)

收稿日期: 2019-08-15 ; 网络出版日期: 2020-07-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lijing@bjfu.edu.cn

Key Words: East Asia; section *Palmata*; divergence time; migration

槭属(*Acer* L.)是北半球地区仅次于栎属(*Quercus* L.)的第二大树木属,属内物种丰富(约 124—200 种),且广泛分布于亚洲、欧洲及北美洲等地^[1-2]。东亚,特别是中国长江流域及其以南地区,是槭属植物现代的多样性中心^[3]。鸡爪槭组(section *Palmata* Pax)是槭属中物种多样性最为丰富的分类组,组内物种为多年生乔木或灌木,落叶或常绿^[1]。鸡爪槭组内物种形态特征变化丰富,具有掌状叶片从不裂(例如罗浮槭、滨海槭等)到 3—13 裂、叶边缘从全缘到锯齿、叶裂片从浅裂到深裂乃至全裂、花序类型多样(圆锥花序、伞房花序等)及果实长度变化较大(1—5 cm)等特征^[2]。此外,鸡爪槭组物种集中分布于东亚地区(除了 *Acer circinatum* Pursh. 分布于北美),是东亚槭属植物的代表类群^[1-2]。

鸡爪槭组物种具有重要的生态价值和科研价值。例如鸡爪槭(*A. palmatum* Thunberg ex Murray)作为北温带广泛分布的园艺观赏树种,其种内人工选育出多种不同叶形及叶片颜色的鸡爪槭变种、变型等,在园林造景、植被恢复等生态建设中发挥着重要的作用^[4]。东亚地区作为鸡爪槭组物种主要的分布区,其地貌类型复杂多样,且在末次冰期时未被大面积冰川所覆盖,其生物地理历史相较欧美地区来说更为复杂^[5]。所以,鸡爪槭组物种是了解东亚地区植物进化历史的一个代表性材料。因此,本文对鸡爪槭组物种的起源、组内物种的分化时间、物种的扩散路径等进行了分析。该研究有助于了解鸡爪槭组的进化历史,并为东亚地区植物的生物地理历史提供了一个重要的范例。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选取鸡爪槭组内 18 个物种(包含亚种),共 27 个个体作为研究材料(表 1)。物种的鉴定与分类依据《Maples of the world》中的定义^[2]。部分物种的序列于 Genbank 中下载得到(表 1)。每个分类群选取 1—3 株个体,采集到的植物幼嫩叶片放入置有变色硅胶的取样袋中干燥、备用。同时,压制凭证标本,存放于内蒙古科技大学包头师范学院资源与环境学院。

1.2 DNA 提取、PCR 及测序

每份样品取约 0.2 g 干燥叶片,全基因组 DNA 的提取使用植物基因组 DNA 提取试剂盒(TIANGEN Beijing China)。依据本课题组前期对于鸡爪槭高分辨率 DNA 条形码的筛选结果,选取叶绿体基因片段 *psbA-trnH*、*rpl16* 和 *trnL-trnF* 作为本研究的遗传片段^[4]。叶绿体基因片段的 PCR 扩增均在 Labnet MultiGene™ 96-well Gradient Thermal Cycler 上完成。PCR 反应体系为 20 μ L,包含 DNA 模板 1 μ L、Taq PCR Master Mix(莱枫,上海)10 μ L、正反引物各 1 μ L(表 2)、二次水(ddH₂O)7 μ L。PCR 反应程序为:94 $^{\circ}$ C 预变性 3 min;94 $^{\circ}$ C 变性 30 s,52—58 $^{\circ}$ C 退火 30 s,72 $^{\circ}$ C 延伸 60 s,共 30 个循环;最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。PCR 扩增产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳检测并纯化后,送往北京生工生物工程股份有限公司在 ABI3730XL 遗传分析仪上进行双向测序。

1.3 系统发育分析

序列通过 ClustalX^[11]进行比对,并使用 BioEdit 7.1.11^[12]进行人工矫正。此外,对 3 个 DNA 片段的相容性进行 ILD 检测^[13],1000 次重复启发式搜索后显示片段间没有显著的冲突($P = 0.16$)。故将 3 个片段合并后进行后续的联合分析。

金钱槭(*Dipteronia sinensis* Oliver)与云南金钱槭(*Dipteronia dyeriana* Henry)在系统发育分析中作为外类群^[14-15]。最大似然法(ML)、最大简约法(MP)以及贝叶斯推理(BI)等分析分别使用 PhyML 3.0^[16]、PAUP* 4.0b10^[17]、MrBayes 3.2^[18]进行计算。最佳的取代模型通过 Modeltest 3.7^[19]进行分析获取。

表 1 实验物种基本信息
Table 1 Sources for the studied species

物种名录 Species	样本编号 Code	来源 Source	采集时间 Time	经纬度 Latitude and longitude	采集者 Collector
云南金钱槭 <i>Dipteronia dyeriana</i> Henry	—	NCBI	—	—	—
金钱槭 <i>Dipteronia sinensis</i> Oliver	—	NCBI	—	—	—
金钱槭 <i>Dipteronia sinensis</i> Oliver	k029b	南宁青秀山	2013.08.30	22°47'25.26"N, 108°23'6.42"E	陆志成
毛脉槭 <i>Acer campbellii</i> subsp. <i>chekiangense</i> (Fang) Murray	k020a	南宁青秀山	2013.08.30	22°47'23.55"N, 108°23'3.02"E	陆志成
毛脉槭 <i>A. campbellii</i> subsp. <i>chekiangense</i> (Fang) Murray	k020b	南宁青秀山	2013.08.30	22°47'24.02"N, 108°23'2.98"E	陆志成
扇叶槭 <i>A. campbellii</i> subsp. <i>flabellatum</i> (Rehder) Murray	—	NCBI	—	—	—
扇叶槭 <i>A. campbellii</i> subsp. <i>flabellatum</i> (Rehder) Murray	n013	泰安树木园	2013.09.14	36°12'16.50"N, 107°07'27.23"E	李传荣
中华槭 <i>A. campbellii</i> subsp. <i>sinense</i> (Pax) de Jong, comb. & stat. nov.	d004	广州华南植物园	2013.08.18	23°10'50.54"N, 113°21'27.72"E	简曙光
中华槭 <i>A. campbellii</i> subsp. <i>sinense</i> (Pax) de Jong, comb. & stat. nov.	—	NCBI	—	—	—
三峡槭 <i>A. campbellii</i> subsp. <i>wilsonii</i> (Rehder) de Jong, comb. & stat. nov.	k010a	南宁青秀山	2013.08.30	22°47'24.08"N, 108°23'7.15"E	陆志成
桤叶槭 <i>A. ceriferum</i> Rehder	o004	浙江农林大学	2013.09.15	30°15'31.83"N, 119°43'26.26"E	陈秋夏
秀丽槭 <i>A. elegantulum</i> Fang & Chiu	o007	浙江农林大学	2013.09.15	30°15'30.73"N, 119°43'25.62"E	陈秋夏
毛花槭 <i>A. erianthum</i> Schwein	—	NCBI	—	—	—
罗浮槭 <i>A. fabri</i> Hance	c004	重庆	2013.08.31	29°40'57.21"N, 106°32'55.58"E	郑丽丽
罗浮槭 <i>A. fabri</i> Hance	—	NCBI	—	—	—
羽扇槭 <i>A. japonicum</i> Thunberg ex Murray	—	NCBI	—	—	—
桂林槭 <i>A. kwelinsense</i> Fang & Fang f.	—	NCBI	—	—	—
临安槭 <i>A. linganense</i> Fang & Chiu	o005	浙江农林大学	2013.09.15	30°15'31.38"N, 119°43'28.02"E	陈秋夏
五裂槭 <i>A. oliverianum</i> Pax	k014a	南宁青秀山	2013.08.30	22°47'13.84"N, 108°23'23.05"E	陆志成
台湾五裂槭 <i>A. oliverianum</i> subsp. <i>formosanum</i> (Koidzumi) Murray	004a	台湾南投县鹿谷乡	2013.06.08	23°44'38.64"N, 120°44'59.93"E	黄秉宏
台湾五裂槭 <i>A. oliverianum</i> subsp. <i>formosanum</i> (Koidzumi) Murray	004b	台湾南投县鹿谷乡	2013.06.08	23°44'38.34"N, 120°45'1.07"E	黄秉宏
台湾五裂槭 <i>A. oliverianum</i> subsp. <i>formosanum</i> (Koidzumi) Murray	204a	台湾南投县仁爱乡	2013.06.10	24°01'18.53"N, 121°07'59.91"E	黄秉宏
鸡爪槭 <i>A. palmatum</i> Thunberg ex Murray	b015	中科院北京植物所	2013.08.14	40°0'9.10"N, 116°12'17.89"E	廖培钧
鸡爪槭 <i>A. palmatum</i> Thunberg ex Murray	—	NCBI	—	—	—
稀花槭 <i>A. pauciflorum</i> Fang	o009	浙江农林大学	2013.09.15	30°15'32.18"N, 119°43'27.50"E	陈秋夏
稀花槭 <i>A. pauciflorum</i> Fang	ZJHZwy_02_001	杭州植物园	2014.06.06	30°15'16.08"N, 120°06'52.90"E	高健
滨海槭 <i>A. sino-oblongum</i> Metcalf	k004a	南宁青秀山	2013.08.30	22°47'21.30"N, 108°23'8.50"E	陆志成
滨海槭 <i>A. sino-oblongum</i> Metcalf	k004b	南宁青秀山	2013.08.30	22°47'21.77"N, 108°23'9.47"E	陆志成
粗柄槭 <i>A. tonkinense</i> Lecompte	i010	上海植物园	2013.08.29	31°08'42.74"N, 121°26'4.03"E	杜宝明
岭南槭 <i>A. tutcheri</i> Duthie	d011	广州华南植物园	2013.08.18	23°10'48.80"N, 113°21'27.52"E	简曙光

“—”代表无此项内容

表 2 基因片段 PCR 扩增的引物信息

Table 2 Primer pairs used for PCR amplification and sequencing for DNA fragment sequence

基因片段 DNA fragment sequence	引物序列 (5'-3') Primer sequences	引物来源 References
<i>trnL-trnF</i>	<i>trnL</i> : CGAAATCGGTAGACGCTACG	[6]
	<i>trnF</i> : ATTTGAACTGGTGACACGAG	[6]
<i>rpl16</i>	F: GCTATGCTTAGTGTGACTCGTTG	[7]
	R: CTCCTCTATGTTGTTTACG	[8]
<i>psbA-trnH</i>	<i>psbA</i> : GTTATGCATGAACGTAATGCTC	[9]
	<i>trnH</i> : CGCGCATGGTGGATTCACAATCC	[10]

1.4 分子定年及多样性速率分析

采用 BEAST v.1.8.2^[20] 构建系统发育树,并推测鸡爪槭组物种间的分化时间。采用槭属与金钱槭属的分化时间(62 Mya)^[21]和鸡爪槭组的分化时间(27.99 Mya)^[22]作为化石校准点进行分子定年。进行 1000000000 次的 MCMC 模拟运算,每 100000 笔运算进行一次取样,总取样结果的前 2500 次取样不计入后续分析当中。

通过随机分枝过程(stochastic branching process, SBP)^[23]绘制支系随时间累积趋势图(lineages through time, LTT),采用 reversible-jump 马尔可夫链蒙特卡尔(rjMCMC)模拟进行贝叶斯非参数估计(Bayesian non-parametric estimation)^[24]来评估多样性速率。利用 R 语言的 package APE^[25]绘制 LTT,并以 APE 中的 *mltt.plot* 功能,重新绘制以贝叶斯进化分析软件构建的 1000 次取样,以此来评估支系随时间累积的偏差。rjMCMC 分析进行 1000000 次模拟,其中每 1000 次模拟提取 1 笔数据,对前 10%的不稳定数据剔除后进行后续分析。 γ 统计被用来通过时间评估多样性速率的变异规律^[26]。

1.5 祖先分布区重建

参考香茶菜属(*Isodon*)^[27]、芭蕉科(*Musaceae*)^[28]等祖先分布区重建研究中,依据地形对亚洲地理区块进行划分的方法,再结合本研究中鸡爪槭组物种主要分布于东亚、东南亚的特点,把鸡爪槭组物种的分布区范围主要划分为 4 个区块:(A)中国华东、华中、华南、华北、东北部分地区及朝鲜半岛;(B)中国西南及东南亚北沿地区(云贵高原、青藏高原等地);(C)日本地区;(D)中国台湾岛。采用 R 语言中的 BioGeoBEARS 软件包进行鸡爪槭组生物地理历史的推测^[29]。

2 结果与分析

2.1 DNA 扩增片段分析

序列比对后 *rpl16* 片段为 909bp,含 114 个(12.5%)变异位点和 74 个(8.1%)有效信息位点;*psbA-trnH* 片段为 421bp,含 72 个(17.1%)变异位点和 48 个(11.4%)有效信息位点;*trnL-trnF* 片段为 902bp,含 155 个(17.1%)变异位点和 109 个(12.1%)有效信息位点。3 个叶绿体 DNA 片段联合后,矩阵长度为 2232bp,具有 341 个(15.2%)变异位点和 231 个(10.3%)有效信息位点。

2.2 系统发育关系

三种方法(ML,MP 和 BI)所构建的物种系统发育关系基本一致。18 个鸡爪槭组物种(包含亚种)的 27 个个体形成单系群(99/95/1.0)(节点 A)(图 1)。稀花槭(*A. pauciflorum*)与滨海槭(*A. sino-oblongum*)的亲缘关系较近(99/57/0.64)。在节点 B 中,藏南槭(*A. campbellii*)种下的 4 个亚种之间没有归并为单系群。此外,羽扇槭(*A. japonicum*)与鸡爪槭(*A. palmatum*)被高度支持为单系群(96/94/1.0);秀丽槭(*A. elegantulum*)与罗浮槭(*A. fabri*)间的亲缘关系比较近(76/70/0.96)(图 1)。

2.3 分化时间及多样性速率估计

分子定年得出的物种树(图 2)与基因树(图 1)系统发育关系基本一致。结果显示:粗柄槭(*A. tonkinense*)较早从鸡爪槭组分化而出;临安槭(*A. linganense*)(浙江、安徽南)和飞蛾槭(*A. sino-oblongum*)(广东沿海)两个现代的局限分布种,分别约在 19.92 Mya 与 15.58 Mya 分化而来;12.42 Mya 分化出鸡爪槭与

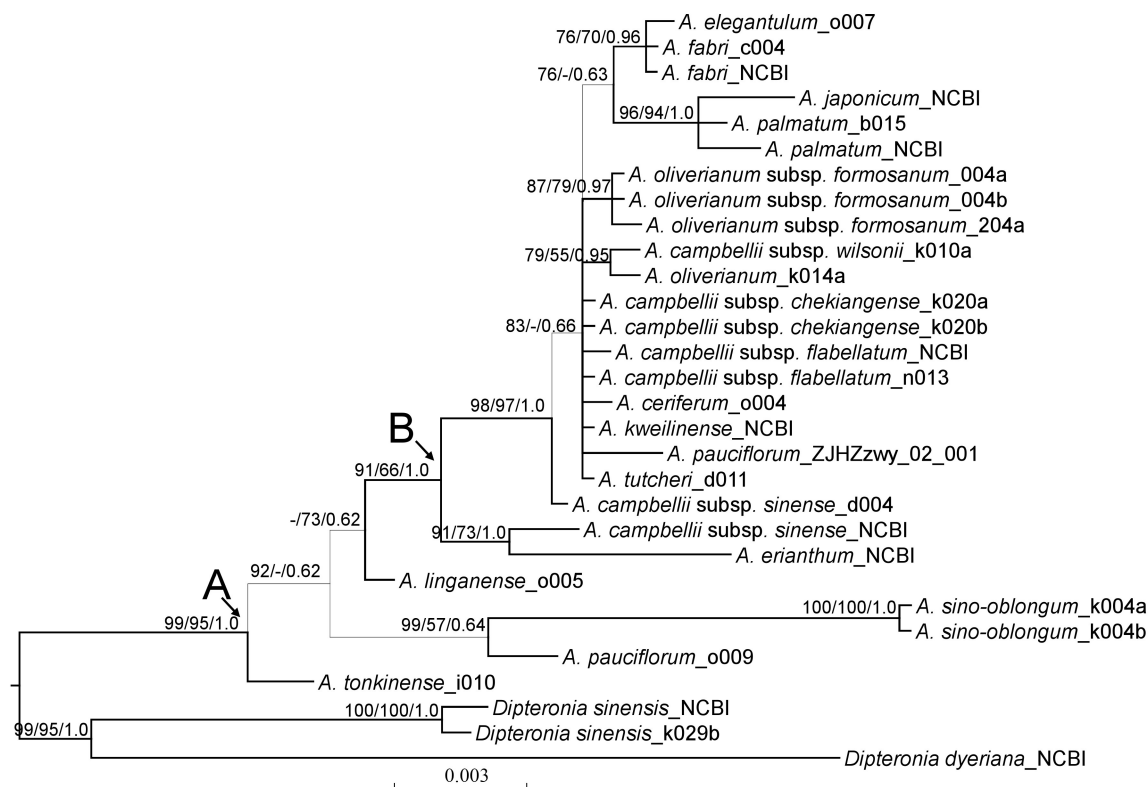


图 1 基于 *rp16*, *trnH-psbA* 以及 *trnL-F* 片段合并序列构建的系统发育树

Fig.1 The tree combined chloroplast *rp16*, *trnH-psbA* and *trnL-F* regions

ML、MP 分析中自展值高于 50% 及 BI 分析中后验概率高于 50% 被依次标于分枝上

羽扇槭的共同祖先,进而在 4.18Mya 分化出这两个物种;五裂槭(*A. oliverianum*)与其亚种台湾五裂槭(*A. oliverianum subsp. formosanum*)的分化时间约为 2.91 Mya;藏南槭在 4.71 Mya 开始其种内亚种的分化(图 2b)。LTT 结果显示,鸡爪槭组内物种的多样性速率保持相对稳定(图 2a)。

2.4 生物地理分析

通过 BioGeoBears 分析得出,进行鸡爪槭组生物地理分析的最佳模型是 DEC 模型($AIC = 96.54$, $\ln L = -45.92$)。根据 DEC 模型的分析得出,A 加 B 区域可能是鸡爪槭组物种的祖先分布区(图 3)。此外,可能曾发生物种从亚洲大陆扩散至周边岛屿的情况,从而形成了日本特有种羽扇槭,我国台湾特有种台湾五裂槭以及目前分布于我国华南及台湾地区的岭南槭(*A. tutcheri*)(图 3)。

3 讨论与结论

3.1 组内种间的系统位置

鸡爪槭组内物种(包含亚种)被高度支持为单系群(99/95/1.0)(图 1)^[21,30]。在槭属分类书籍《Maples of the world》中记载 *A. campbellii* 中有 4 个亚种,理论上应当形成单系群,但结果显示这 4 个亚种分散在不同的分支中(图 1)。而在相对较新的分类学著作《Flora of China》中,这 4 个亚种被处理为 4 个独立的物种,即:毛脉槭(*A. campbellii subsp. chekiangense*)对应 *A. pubinerve*;三峡槭(*A. campbellii subsp. wilsonii*)对应 *A. wilsonii*;扇叶槭(*A. campbellii subsp. flabellatum*)对应 *A. flabellatum*;中华槭(*A. campbellii subsp. sinense*)对应 *A. sinense*。此外,依据形态学证据,4 个物种也存在较明显的差别。例如三峡槭叶片较其他 3 个物种(多为 5 裂,少 7 裂)来说多为 3 裂(少 5 裂),中华槭叶片较扇叶槭、毛脉槭(纸质或膜质)来说近革质,扇叶槭子房与花盘较毛脉

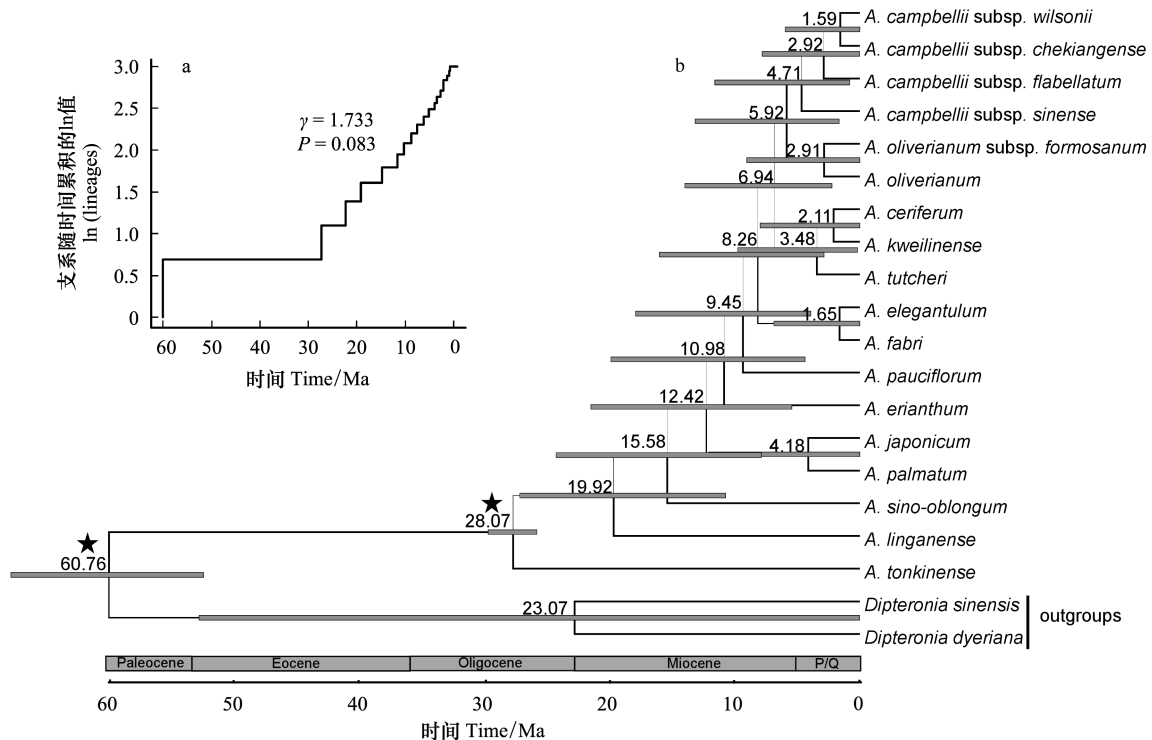


图 2 鸡爪槭组物种的支系随时间累积趋势(a)及基于 3 个叶绿体 DNA 片段构建的鸡爪槭组植物分子定年结果图(b)

Fig.2 The lineage-through-time (LTT) of Sect. *Palmata* (a) and Chronogram for Sect. *Palmata* reconstructed by three cpDNA sequences (b)

槭(有毛)来说无毛等等。从地理分布上分析可以得出,4 个物种主要集中分布于长江以南地区,但三峡槭、扇叶槭侧重分布于华南南部及西南地区(甚至延伸至越南、缅甸等地),而毛脉槭、中华槭侧重分布于华南及华东南部等地。所以,基于本研究结果以及形态特征、地理分布等证据支持《Flora of China》的分类结果,即把这 4 个亚种分别作为独立的物种进行分类处理。此外,研究结果支持鸡爪槭与羽扇槭间亲缘关系较近(图 1)。

3.2 鸡爪槭组的起源

鸡爪槭组的起源时间约为 28 Mya 左右(渐新世中晚期)^[22],且物种多样性在中新世时出现大幅度的增加(图 2)。在渐新世中晚期至中新世,全球的气候变暖致使南极冰川的覆盖范围缩小^[31],且在中新世中期(17—15 Mya)出现了气温的高点^[32]。Donoghue 和 Smith 对 66 个物种间断分布格局的形成进行了总结,得出绝大多数北温带森林物种在亚洲起源及物种多样化,且中新世是物种多样化的活跃期之一^[33]。此外,在渐新世晚期至中新世初期,昆虫出现了植食现象(insect herbivory),随后昆虫的物种多样性在中新世得到了大大的提高^[34]。总之,气候变化可能是影响鸡爪槭组物种起源及多样性增加的一个主要驱动力。

通过鸡爪槭组的生物地理分析得出,分布于我国广西、贵州南部、西藏东南部、云南东南部以及马来西亚、泰国、越南北部等地区的粗柄槭是组内较为早期分化出的物种(图 3),也就是说鸡爪槭组中相对较为原始物种的分布区位于我国西南部及东南亚北部。郑维艳等指出我国西南部是亚热带常绿阔叶林许多科属的保存中心、现代分布中心和分化中心,且亚热带常绿阔叶林植物区系可能起源于我国的西南部^[35]。徐廷志曾提出槭树科的起源地可能在我国横断山区附近^[3,36],而鸡爪槭组在槭属中又被认为是较原始的类群^[3,21]。加上本研究结果支持鸡爪槭组起源于 A 区域加 B 区域(图 3),所以有理由推断鸡爪槭组的起源地位于我国西南部地区。这也从侧面支持了槭树科起源于横断山区^[3,36]及槭属起源于亚洲的结论^[22]。

3.3 鸡爪槭组的生物地理历史

鸡爪槭组植物在进化的历程中,存在多次的生物地理事件。例如,鸡爪槭与羽扇槭约在 4.18 Mya 出现分

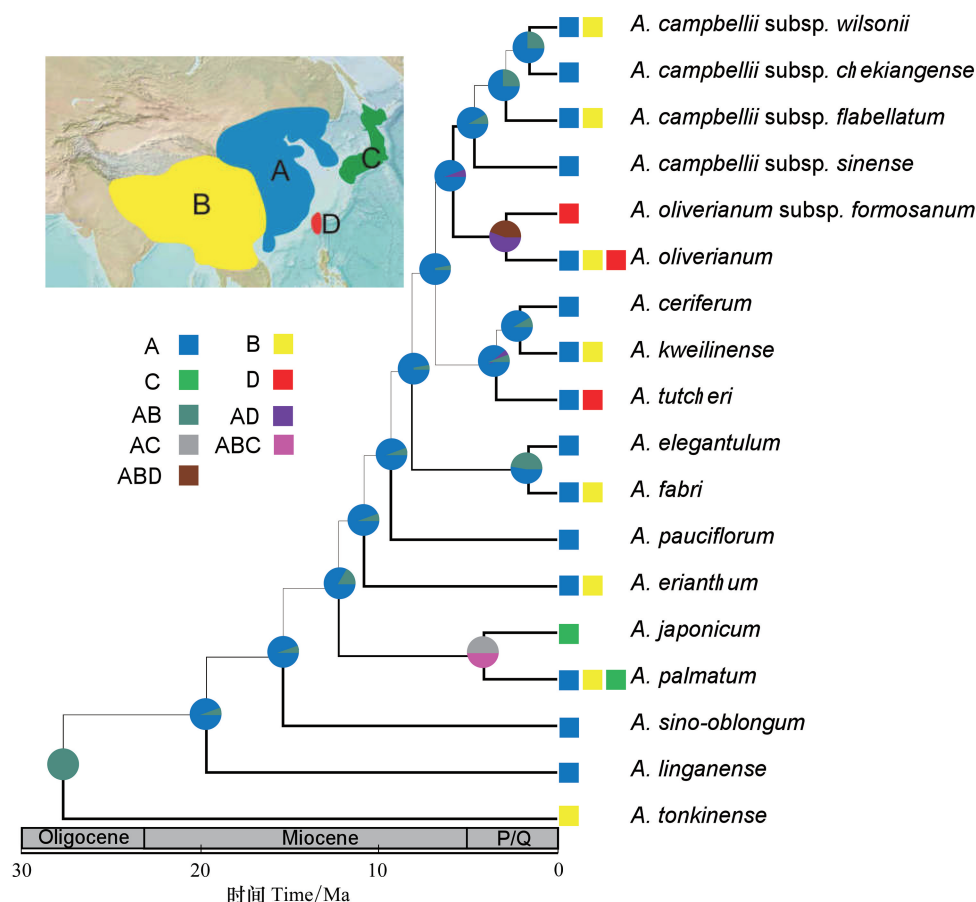


图3 鸡爪槭组植物祖先分布区重建

Fig.3 The reconstruction of ancestral area for Sect. *Palmata*

化(图2)。鸡爪槭的现代分布区域极广,广泛分布于中国、朝鲜半岛及日本地区,而羽扇槭作为鸡爪槭最近缘的物种却仅仅局限分布于日本。与之相类似的还有五裂槭(广布种)与台湾五裂槭(台湾特有种),两者的分化时间约在2.91 Mya(台湾岛形成时间约3—2 Mya)。两组物种的分化可能与第四纪冰期(开始于3—2 Mya)有直接的联系。第四纪冰期气候的变化导致了东海海平面的抬升与降低,在海平面下降时,亚洲大陆与日本、中国台湾等岛屿之间形成了东海陆桥,为分布于该地区的生物提供了迁徙的走廊^[37,38]。而且,在4—3 Mya左右时,青藏高原的持续隆起^[39],太平洋季风增强带来的丰沛降水^[40]均对分布于东亚地区物种的扩散和多样化创造了客观条件。所以,对于鸡爪槭和五裂槭来讲,由于两物种较强的适应能力,冰期时可能借由东海陆桥分别扩散至日本岛、中国台湾岛,而冰后期两岛屿与亚洲大陆不再相连,地理隔离导致物种局地适应,而分别形成了现在的羽扇槭和台湾五裂槭(图3)。此外,依据中国植物志中的介绍,岭南槭种下包含分布于我国华南地区的岭南槭(原变种)与仅分布于中国台湾地区的小果岭南槭^[1],所以岭南槭也可能曾借由东海陆桥进行物种的迁徙(图3)。

值得一提的是,纵观鸡爪槭组生物地理特征的结果,不难发现B区域物种是由A区域多次独立扩散而来的(图3)。而且,B区域物种同一进化分支中的姐妹种,多分布于A区域南部(亚热带地区),例如:稀花槭,秀丽槭,权叶槭(*A. ceriferum*),中华槭等^[1]。B区域多为高原地形,海拔较高,气温相对同纬度地区较低。所以,在周期性环境压力的背景下(例如:冰期与间冰期),鸡爪槭组物种为寻求合适生境,可存在多次往B区域扩散的现象(图3)。Qiu等通过对多种落叶阔叶林植物进行研究发现,亚热带地区阔叶林存在局部地区高低海拔迁移的现象^[38]。由此而言,鸡爪槭组物种在进化历程中,可能存在方向性的扩散过程。

综上所述,可以推断得出以下结论:(1)我国西南地区可能是鸡爪槭组的起源地;(2)东海陆桥的隐没与抬升可能影响着羽扇槭、台湾五裂槭及岭南槭等鸡爪槭组物种的迁徙与扩散过程;(3)分布于亚热带亚洲大陆的鸡爪槭组物种,可能存在多次往同纬度高海拔地区扩散的现象。

致谢:感谢台湾师范大学生命科学系廖培钧教授、黄秉宏博士在数据处理上的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 方文培. 中国植物志(第46卷). 北京: 科学出版社, 1981: 69-87.
- [2] van Gelderen D M, de Jong P C, Oterdoom H J. Maples of the World. Portland, Oregon: Timber Press, 1994.
- [3] 徐廷志. 槭属的系统演化与地理分布. 云南植物研究, 1998, 20(4): 383-393.
- [4] 高健, 孟婉姮, 杜芳, 李俊清. 鸡爪槭种下分类群的 DNA 条形码筛选. 植物科学学报, 2015, 33(6): 734-743.
- [5] Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 2000, 405(6789): 907-913.
- [6] Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. Plant Molecular Biology, 1991, 17(5): 1105-1109.
- [7] Jordan W C, Courtney M W, Neigel J E. Low levels of intraspecific genetic variation at a rapidly evolving chloroplast DNA locus in North American duckweeds (Lemnaceae). American Journal of Botany, 1996, 83(4): 430-439.
- [8] Asmussen C B. Toward a chloroplast DNA phylogeny of the tribe Geonomeae (Palmae)//Henderson A, Borchsenius F, eds. Evolution, Variation, and Classification of Palms. Mem. New York: Botany Garden, 1999: 121-129.
- [9] Sang T, Crawford D J, Stuessy T F. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). American Journal of Botany, 1997, 84(8): 1120-1136.
- [10] Tate J A, Simpson B B. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. Systematic Botany, 2003, 28(4): 723-737.
- [11] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins D G. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Research, 1997, 25(24): 4876-4882.
- [12] Hall T A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series, 1999, 41: 95-98.
- [13] Farris J S, Källersjö M, Kluge A G, Bult C. Testing significance of incongruence. Cladistics, 1994, 10(3): 315-319.
- [14] McClain A M, Manchester S R. *Dipteronia* (Sapindaceae) from the Tertiary of North America and implications for the phylogeographic history of the Aceroidae. American Journal of Botany, 2001, 88(7): 1316-1325.
- [15] Qiu Y X, Luo Y P, Comes H P, Ouyang Z Q, Fu C X. Population genetic diversity and structure of *Dipteronia dyerana* (Sapindaceae), a rare endemic from Yunnan province, China, with implications for conservation. Taxon, 2007, 56(2): 427-437.
- [16] Guindon S, Dufayard J F, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. Systematic Biology, 2010, 59(3): 307-321.
- [17] Swofford D L. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods), Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.
- [18] Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres D L, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard M A, Huelsenbeck J P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology, 2012, 61(3): 539-542.
- [19] Posada D, Buckley T R. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests. Systematic Biology, 2004, 53(5): 793-808.
- [20] Drummond A J, Suchard M A, Xie D, Rambaut A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. Molecular Biology and Evolution, 2012, 29(8): 1969-1973.
- [21] Renner S S, Grimm G W, Schneeweiss G M, Stuessy T F, Ricklefs R E. Rooting and dating Maples (*Acer*) with an uncorrelated-rates molecular clock: implications for North American/Asian disjunctions. Systematic Biology, 2008, 57(5): 795-808.
- [22] 高健. 槭属分子系统发育及生物地理特征研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2017.
- [23] Nee S, Holmes E C, May R M, Harvey P H. Extinction Rates can be Estimated from Molecular Phylogenies. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1994, 344(1307): 77-82.
- [24] Oogen-Rhein R, Fahrmeir L, Strimmer K. Inference of demographic history from genealogical trees using reversible jump Markov chain Monte Carlo. BMC Evolutionary Biology, 2005, 5: 6.

- [25] Paradis E, Claude J, Strimmer K. APE: analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 2004, 20(2): 289-290.
- [26] Pybus O G, Harvey P H. Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, 267(1459): 2267-2272.
- [27] Yu X Q, Maki M, Drew B T, Paton A J, Li H W, Zhao J L, Conran J G, Li J. Phylogeny and historical biogeography of *Isodon* (Lamiaceae): rapid radiation in south-west China and Miocene overland dispersal into Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2014, 77: 183-194.
- [28] Janssens S B, Vandeloek F, de Langhe E, Verstraete B, Smets E, Vandenhouwe I, Swennen R. Evolutionary dynamics and biogeography of Musaceae reveal a correlation between the diversification of the banana family and the geological and climatic history of Southeast Asia. *New Phytologist*, 2016, 210(4): 1453-1465.
- [29] Matzke N J. BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and Likelihood) Evolutionary Analysis in R Scripts. Berkeley: University of California, 2013.
- [30] Grimm G W, Renner S S, Stamatakis A, Hemleben V. A nuclear ribosomal DNA phylogeny of acer inferred with maximum likelihood, splits graphs, and motif analysis of 606 sequences. *Evolutionary Bioinformatics*, 2006, 2: 7-22.
- [31] Dupont-Nivet G, Krijgsman W, Langereis C G, Abels H A, Dai S, Fang X M. Tibetan plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition. *Nature*, 2007, 445(7128): 635-638.
- [32] Flower B P, Kennett J P. Middle Miocene deepwater paleoceanography in the southwest Pacific: relations with East Antarctic ice sheet development. *Paleoceanography*, 1995, 10(6): 1095-1112.
- [33] Donoghue M J, Smith S A. Patterns in the assembly of temperate forests around the Northern Hemisphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 359(1450): 1633-1644.
- [34] Wappler T. Insect herbivory close to the Oligocene-Miocene transition—a quantitative analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2010, 292(3/4): 540-550.
- [35] 郑维艳, 曾文豪, 唐一思, 石慰, 曹坤芳. 中国大陆北热带及亚热带地区樟科、壳斗科物种多样性及其生物地理格局分析. *生态学报*, 2018, 38(24): 8676-8687.
- [36] 徐廷志. 槭树科的地理分布. *云南植物研究*, 1996, 18(1): 43-50.
- [37] Harrison S P, Yu G, Takahara H, Prentice I C. Palaeovegetation (Communications arising): diversity of temperate plants in East Asia. *Nature*, 2001, 413(6852): 129-130.
- [38] 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.
- [39] Mulch A, Chamberlain C P. Earth science: the rise and growth of Tibet. *Nature*, 2006, 439(7077): 670-671.
- [40] An Z S, Kutzbach J E, Prell W L, Porter S C. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan plateau since Late Miocene times. *Nature*, 2001, 411(6833): 62-66.