

中国南方苦苣苔科植物在喀斯特地貌和丹霞地貌上的适应分化*

俞筱桢^{1,2}, 李家美³, 任明迅^{4**}

(1. 黔南民族师范学院旅游与资源环境学院, 贵州都匀 558000; 2. 贵州省黔南景区溶洞旅游资源开发与生态环境保护工程研究中心, 贵州都匀 558000; 3. 河南农业大学生命科学学院, 河南郑州 450002; 4. 海南大学生态与环境学院, 海南海口 570228)

摘要:中国南方同域分布着大面积的喀斯特地貌和丹霞地貌,其形成的异质性生境可能促进物种的分化适应以实现植物物种形成与维持。本文比较研究了中国南方喀斯特地貌和丹霞地貌的土壤与生境差异,分析了苦苣苔科植物在这两类生境上的分布格局、专性程度等,解释这两类生境对苦苣苔科物种分化与特有种维持的可能作用。结果显示:丹霞地貌的土壤更偏酸性,土壤含钾量极高;喀斯特地貌土壤则呈明显碱性,土壤含钙量极高。苦苣苔科植物专性或偏好喀斯特生境的物种有162种(占31.58%),花期集中在4—10月(87.04%);丹霞生境专性或偏好的物种27种,花期集中在8—9月(44.44%)。另外有一部分类群同时在喀斯特地貌和丹霞地貌有着较广的分布,但也存在一定的分化;如在两类生境都有大量分布的闽赣长蒴苣苔,在丹霞地貌上的种群花期较喀斯特种群的约早2个月。这些结果证实,中国南方喀斯特和丹霞地貌不同的土壤性质及相关环境与气候特点,促进了苦苣苔科植物物种分化,可能是我国南方苦苣苔科植物具有较多狭域特有种的一个重要原因。

关键词:适应分化 生境异质性 物种形成 特有种

中图分类号:Q948.2 文献标识码:A 文章编号:1005-9164(2019)01-0132-09

0 引言

东南亚和中国西南地区是全球喀斯特地貌最

为集中分布的区域之一,苦苣苔科、秋海棠科、兰科等植物类群在这一地区的喀斯特地貌上具有极高的多样性和特有率^[1-3],其原因在于土壤碱性、生境

*海南省创新团队项目(2018CXTD334)和国家自然科学基金项目(31270236,41871041)资助。

【作者简介】

俞筱桢(1980—),男,硕士,副教授,主要从事喀斯特生态系统和植物地理研究,E-mail:yxy19800305@vip.163.com。

【**通信作者】

任明迅(1976—)男,博士,教授,研究生导师,主要从事植物系统与进化、传粉生物学、分子生态学、生物多样性保护等研究,E-mail:ren-mx@hainu.edu.cn。

【引用本文】

DOI:10.13656/j.cnki.gxkx.20190321.003

俞筱桢,李家美,任明迅.中国南方苦苣苔科植物在喀斯特地貌和丹霞地貌上的适应分化[J].广西科学,2019,26(1):132-140.

YU X Y, LI J M, REN M X. Adaptive differentiation of Gesneriaceae on karst and Danxia landforms in Southern China[J]. Guangxi Sciences, 2019, 26(1): 132-140.

隔离程度大。喀斯特地区的土壤类型为石灰土, 具有富含钙镁离子、基岩裸露率高、土壤浅薄不连续、pH值高、保水性差等特征^[4-6], 从而促进物种分化^[7]。

丹霞地貌是由红色碎屑岩发育而成, 因具有石壁、石洞等结构也被称为假喀斯特(Pseudokarst)。丹霞地貌主要分布在中国、澳大利亚、中欧和美国西部等地, 其中以中国的分布范围最广^[8]。与喀斯特地貌土壤主要为含钙量高的碱性土不一样, 丹霞地貌的土壤具有pH值较低、有机质含量低、含水量极低、更易被水侵蚀等特点^[8], 从而形成独特的生物多样性、植被类型与植物区系。丹霞地貌也分化出了一些专性物种^[8-11], 如崑山唇柱苣苔 *Chirita lang-*

表1 中国南方主要的喀斯特地貌和丹霞地貌混生区特征

Table 1 Characteristics of main mixed regions with karst and Danxia landforms in South China

区域 Regions	丹霞地貌 Danxia landform		岩溶地貌 Karst landform	
	代表地点 Typical location	面积 Area (km ²)	代表地点 Typical location	面积 Area (km ²)
桂东北-湘南区 Northeast Guangxi-South Hunan	万佛山、崑山 Mt. Wanfo, Mt. Langshan	700~800	桂林 Guilin	30 000
黔北-川南-渝南区 North Guizhou-South Sichuan-South Chongqing	赤水、四面山 Chishui, Mt. Simian	1 400~1 500	兴文石海, 金佛山 Stone Sea in Xingwen County, Sichuan, Mt. Jinfo	27 700
赣东-浙西-闽北区 East Jiangxi-West Zhejiang-North Fujian	武夷山、龙虎山、江郎山 Mt. Wuyi, Mt. Longhu, Mt. Jianglangshan	1 100~1 300	三衢石林 Sanqu stone forest	35 000

苦苣苔科是一个仍在剧烈分化的科^[18]。滇黔桂及其邻近地区是我国苦苣苔科植物的分布和特有中心^[19]。该科的大部分物种为喜钙植物、少部分为嫌钙植物, 还有部分为中间型植物(分布于丹霞砂砾岩中), 是研究特殊土壤下植物适应分化的理想类群。针对同一科属物种在不同生境的分化研究, 对理解物种分布与生物多样性维持机制具有重要参考作用。因此, 本文首先对比分析喀斯特地貌与丹霞地貌的主要生境特征差异, 然后分析中国苦苣苔科植物在这两大生境上的分布格局, 揭示苦苣苔科植物在喀斯特地貌与丹霞地貌上的分化特征, 提高对苦苣苔科物种形成与维持机制、我国西南地区植物多样性中心形成的认识。

1 喀斯特地貌与丹霞地貌的土壤理化性质比较

丹霞地貌和喀斯特地貌的土壤均偏碱性, 但其理化性质有较大的差异^[20], 见表2。

shanensis W. T. Wang^[12]和丹霞小花苣苔 *Chiritopsis danxiaensis* W. B. Liao, S. S. Lin & R. J. Shen^[13], 现两者均并入报春苣苔属 *Primulina*^[14-15], 另有丹霞梧桐 *Firmiana danxiaensis* H. H. Hsue & H. S. Kiu^[16]、丹霞兰 *Danxiaorchis singchiana* Zhai J W, Xing F W, Liu Z J^[17]等。中国西南地区特别是广西及其与贵州、湖南交界区是喀斯特地貌和丹霞地貌分布面积最广、极其典型的混生区(表1)。这两大类地貌间的景观与土壤差异有可能促进了种群与物种的分化适应, 成为植物物种分化的一个促进因素, 是我国滇黔桂交界区成为特有种分布中心的一个重要原因。

从表2中可以看出, 丹霞地貌的土壤pH值比喀斯特地貌略低, 而钙含量、铁含量、镁含量、有机碳、钙离子、镁离子、阳离子交换量都明显低于喀斯特地貌土壤, 钾含量则明显高于喀斯特地貌土壤。

2 中国南方喀斯特地貌与丹霞地貌的混生区

中国南方既是丹霞地貌的集中分布区^[21-23], 也是喀斯特地貌的集中分布区^[24], 因此构成大尺度镶嵌混生的格局, 主要集中分布在3个区域(表1)。

从表1可以看出, 在丹霞地貌与喀斯特地貌的主要相间分布区, 喀斯特地貌面积较大, 地貌类型包括锥状喀斯特、剑状喀斯特等, 其中桂林是世界自然遗产“中国南方喀斯特”的中心地之一。丹霞地貌在中国南方和北方都有大面积分布, 但南方的丹霞地貌具有更丰富的生物多样性和复杂的地貌类型, 代表了中国丹霞地貌的不同演化阶段; 武夷山于1999年列入《世界自然与文化遗产名录》, 而位

于黔北-川南-渝南区的赤水、桂东北-湘南的万佛山和崑山等地以及位于赣东-浙西-闽北区的龙虎山和江郎山均是世界自然遗产“中国丹霞”的中心地,具有极典型的地貌代表性与重要性。

表2 中国南方喀斯特地貌与丹霞地貌土壤理化性质(改自郝转^[20])

Table 2 Soil physical and chemical properties of karst and Danxia landforms in South China (Revised from Zhuan Hao^[20])

土壤参数(单位) Soil parameter (units)	喀斯特土壤 Soil of karst landform	丹霞土壤 Soil of Danxia landform
pH	7.64±0.46	7.38±0.65
钙Ca (mg/g)	98.71±90.68	18.83±24.81
钾K (mg/g)	8.77±7.66	20.46±7.41
铁Fe (mg/g)	25.54±16.54	14.53±6.47
镁Mg (mg/g)	10.55±9.65	4.25±2.24
锰Mn (mg/g)	1.26±2.87	0.43±0.27
铝Al (mg/g)	45.71±26.13	46.60±13.35
磷P (mg/g)	1.62±0.88	0.62±0.57
有机碳OC (mg/g)	124.13±3.39	66.72±34.42
全氮TP (mg/g)	5.21±3.39	3.30±0.95
阳离子交换量ECE (cmol/kg)	36.49±27.90	16.09±5.54
钙离子Ca ²⁺ (cmol/kg)	100.40±50.80	31.08±18.90
钾离子K ⁺ (cmol/kg)	0.61±0.49	0.46±0.39
镁离子Mg ²⁺ (cmol/kg)	6.13±9.66	1.48±1.99

3 中国苦苣苔科植物在喀斯特地貌和丹霞地貌的分布格局

苦苣苔科当前经历着剧烈的系统分类变更。由于李振宇、王印政编撰的《中国苦苣苔科植物》^[25]和韦毅刚编撰的《华南苦苣苔科植物》^[26]对物种的分布生境有较为完整和准确的描述,本文暂仍沿用他们的分类系统,对其中描述的中国苦苣苔科植物58属513种(含种下等级)进行了喀斯特地貌、丹霞地貌生境类型的区分;另外,基于沿用分类系统的关

系,本文暂不统计2005年后(含2005年)发表的新分类群。因为叶片形态、花色等产生稳定变异则易成为新变种或新种发表,本文还重点比较了不同地貌类型的物种的花期等特征,以期较好地反映出苦苣苔科植物在两类生境上的可能分化。

3.1 苦苣苔科属内物种在不同地貌的分布比例

综合《中国苦苣苔科植物》^[25]和《华南苦苣苔科植物》^[26]两专著的中苦苣苔科物种生境的描述,将513种物种生境类型整理如下(表3)。

表3 中国南方苦苣苔科植物在喀斯特地貌和丹霞地貌上的物种分布

Table 3 Species distribution of Gesneriaceae on karst and Danxia landforms for in South China

属名 Genus	属内物种数 No. of species	丹霞地貌物种数 (比例) No. (%) of species in Danxia landform	喀斯特地貌物种数 (比例) No. (%) of species in karst landform	丹霞和喀斯特地貌均分 布的物种数(比例) No. (%) of species in both Danxia & karst landform	不明确物种数 (比例) No. (%) of unspeci- fied species
横蒴苣苔属 <i>Beccarinda</i> Kuntze	5	3(60.00)	1(20.00)	0(0.00)	1(20.00)
半蒴苣苔属 <i>Hemiboea</i> C.B. Clarke	28	10(35.71)	8(28.57)	2(7.14)	8(28.57)
珊瑚苣苔属 <i>Corallo-discus</i> Batal.	3	1(33.33)	0(0.00)	0(0.00)	2(66.67)
漏斗苣苔属 <i>Raphiocarpus</i> Chun	6	2(33.33)	0(0.00)	1(16.67)	3(50.00)
马铃苣苔属 <i>Oreocharis</i> Benth.	33	8(24.24)	1(3.03)	0(0.00)	24(72.73)
粗筒苣苔属 <i>Briggsia</i> Craib	25	4(16.00)	1(4.00)	0(0.00)	20(80.00)

续表 3

Continued table 3

属名 Genus	属内物种数 No. of species	丹霞地貌物种数 (比例) No. (%) of species in Danxia landform	喀斯特地貌物种数 (比例) No. (%) of species in karst landform	丹霞和喀斯特地貌均分布的物种数(比例) No. (%) of species in both Danxia & karst landform	不明确物种数 (比例) No. (%) of unspec- ified species
长蒴苣苔属 <i>Didymocarpus</i> Wall.	34	5(14.71)	2(5.88)	0(0.00)	27(79.41)
紫花苣苔属 <i>Loxostigma</i> Clarke	7	1(14.29)	3(42.86)	0(0.00)	3(42.86)
线柱苣苔属 <i>Rhynchocheuchum</i> Bl.	7	1(14.29)	0(0.00)	1(14.29)	5(71.43)
异叶苣苔属 <i>Whytockia</i> W. W. Smith	9	1(11.11)	0(0.00)	1(11.11)	7(77.78)
后蕊苣苔属 <i>Opithandra</i> Burt	10	1(10.00)	0(0.00)	0(0.00)	9(90.00)
唇柱苣苔属 <i>Chirita</i> Buch.-Ham. ex D. Don	120	11(9.17)	40(33.33)	6(5.00)	63(52.50)
小花苣苔属 <i>Chiritopsis</i> W. T. Wang	11	1(9.09)	10(90.91)	0(0.00)	0(0.00)
吊石苣苔属 <i>Lysionotus</i> D. Don	30	2(6.67)	3(10.00)	2(6.67)	23(76.66)
金盏苣苔属 <i>Isometrum</i> Craib	16	1(6.25)	0(0.00)	0(0.00)	15(93.75)
芒毛苣苔属 <i>Aeschynanthus</i> Jack	38	1(2.63)	2(5.26)	1(2.63)	34(89.47)
石蝴蝶属 <i>Petrocosmea</i> Oliv.	28	0(0.00)	27(96.43)	0(0.00)	1(3.57)
蛛毛苣苔属 <i>Paraboea</i> (Clarke) Ridl.	20	0(0.00)	16(80.00)	1(5.00)	3(15.00)
单座苣苔属 <i>Metabriggsia</i> W. T. Wang	2	0(0.00)	2(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
细筒苣苔属 <i>Lagarosolen</i> W. T. Wang	2	0(0.00)	2(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
异裂苣苔属 <i>Pseudochirita</i> W. T. Wang	2	0(0.00)	2(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
长冠苣苔属 <i>Rhabdothamnopsis</i> Hemsl.	2	0(0.00)	2(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
盾座苣苔属 <i>Epithema</i> Bl.	3	0(0.00)	2(66.67)	0(0.00)	1(33.33)
喜鹊苣苔属 <i>Ornithoboea</i> Parish ex Clarke	5	0(0.00)	2(40.00)	0(0.00)	3(60.00)
直瓣苣苔属 <i>Ancylostemon</i> Craib	15	0(0.00)	2(13.33)	0(0.00)	13(86.67)
报春苣苔属 <i>Primulina</i> Hance	1	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)	0(0.00)

续表 3

Continued table 3

属名 Genus	属内物种数 No. of species	丹霞地貌物种数 (比例) No. (%) of species in Danxia landform	喀斯特地貌物种数 (比例) No. (%) of species in karst landform	丹霞和喀斯特地貌均分布的物种数(比例) No. (%) of species in both Danxia & karst landform	不明确物种数 (比例) No. (%) of unspec- ified species
方鼎苣苔属 <i>Paralagarosolen</i> Y. G. Wei	1	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
弥勒苣苔属 <i>Paraisometrum</i> W. T. Wang	1	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
文采苣苔属 <i>Wentsaiboea</i> D. Fang et D. H. Qin	1	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
异片苣苔属 <i>Allostigma</i> W. T. Wang	1	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
长檐苣苔属 <i>Dolicholoma</i> D. Fang et W. T. Wang	1	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
朱红苣苔属 <i>Calcareoboea</i> C. Y. Wu ex H. W. Li	1	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)	0(0.00)
大苞苣苔属 <i>Anna</i> Pellegr.	3	0(0.00)	1(33.33)	1(33.33)	1(33.33)
苦苣苔属 <i>Conandron</i> Sieb. Et Zucc.	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
台闽苣苔属 <i>Titanotrichum</i> Soler.	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
扁蒴苣苔属 <i>Cathayanthe</i> Chun	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
唇萼苣苔属 <i>Trisepalum</i> Clarke	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
短筒苣苔属 <i>Boeica</i> Clarke	7	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	7(100.00)
短檐苣苔属 <i>Tremacron</i> Craib	7	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	7(100.00)
盾叶苣苔属 <i>Metapetrocosmea</i> W. T. Wang	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
辐花苣苔属 <i>Thamnocharis</i> W. T. Wang	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
尖舌苣苔属 <i>Rhynchoglossum</i> Bl.	2	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	2(100.00)
浆果苣苔属 <i>Cyrtandra</i> J. R. et G. Forst	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
堇叶苣苔属 <i>Platystemma</i> Wall.	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)

续表 3

Continued table 3

属名 Genus	属内物种数 No. of species	丹霞地貌物种数 (比例) No. (%) of species in Danxia landform	喀斯特地貌物种数 (比例) No. (%) of species in karst landform	丹霞和喀斯特地貌均分布的物种数(比例) No. (%) of species in both Danxia & karst landform	不明确物种数 (比例) No. (%) of un- specified species
密序苣苔属 <i>Hemiboeopsis</i> W. T. Wang	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
全唇苣苔属 <i>Deinocheilos</i> W. T. Wang	2	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	2(100.00)
十字苣苔属 <i>Stauranthera</i> Benth.	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
石山苣苔属 <i>Petrocodon</i> Hance	2	0(0.00)	0(0.00)	1(50.00)	1(50.00)
世纬苣苔属 <i>Tengia</i> Chun	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
双片苣苔属 <i>Didymostigma</i> W. T. Wang	2	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	2(100.00)
四数苣苔属 <i>Bournea</i> Oliv.	2	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	2(100.00)
筒花苣苔属 <i>Briggsiopsis</i> K. Y. Pan	1	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)	0(0.00)
细蒴苣苔属 <i>Leptoboea</i> Benth.	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
旋蒴苣苔属 <i>Boea</i> Comm. ex Lam.	3	0(0.00)	0(0.00)	2(66.67)	1(33.33)
瑶山苣苔属 <i>Dayaoshania</i> W. T. Wang	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)
异唇苣苔属 <i>Allocheilos</i> W. T. Wang	2	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	2(100.00)
圆唇苣苔属 <i>Gyrocheilos</i> W. T. Wang	6	0(0.00)	0(0.00)	1(16.67)	5(83.33)
圆果苣苔属 <i>Gyogyne</i> W. T. Wang	1	0(0.00)	0(0.00)	0(0.00)	1(100.00)

注:表中属名排列方式按照在丹霞地貌分布属内物种比例由大到小排列

Note: The arrangement of genera in the table is arranged from large to small according to the proportion of species in the distribution of Danxia landform.

从表 3 中可以看出, 中国苦苣苔科 58 属中, 没有专性丹霞地貌属, 均为广布性的属, 其中物种比例 >20% 的属仅 5 个, 分别为横蒴苣苔属 *Beccarinda* Kuntze、半蒴苣苔属 *Hemiboea* Clarke、珊瑚苣苔属 *Corallodiscus* Batal、漏斗苣苔属 *Raphiocarpus* Chun 和马铃薯苣苔属 *Oreocharis* Benth. 而报春苣苔属

Primulina Hance、单座苣苔属 *Metabriggsia* W. T. Wang、方鼎苣苔属 *Paralagarosolen* Y. G. Wei、弥勒苣苔属 *Paraisometrum* W. T. Wang、文采苣苔属 *Wentsaiboea* D. Fang et D. H. Qin、细筒苣苔属 *Lagarosolen* W. T. Wang、异裂苣苔属 *Pseudochirita* W. T. Wang、异片苣苔属 *Allostigma* W. T. Wang、长冠苣苔

属 *Rhabdothamnopsis* Hemsl、长檐苣苔属 *Dolicholoma* D. Fang et W. T. Wang、朱红苣苔属 *Calcareo-boa* C. Y. Wu ex H. W. Li 等 11 属为喀斯特地貌专性属。大部分属均未注明生境类型或土壤性质,应在后续修订及相关研究中补充。

3.2 喀斯特专性或偏好物种

3.2.1 喀斯特生境专性或偏好物种概况

喀斯特区的土壤异质性、生境的复杂性是区域物种适应与分化的驱动力,且对很多科、属和组都有很强的分化作用,从而使中国西南成为全球生物多样性的热点区域^[7]。本文涉及的 513 种(含种下等级)苦苣苔科植物中,专性或偏好喀斯特地貌区的物种有 162 种,隶属于 35 属,其中种数>10 种的属有唇柱苣苔属 *Chirita* (50 种)、石蝴蝶属 *Petrocosmea*、蛛毛苣苔属 *Paraboea*、半蒴苣苔属 *Hemiboea* 和小花苣苔属 *Chiritopsis* (10 种)。

3.2.2 喀斯特生境专性或偏好物种的花期

喀斯特生境偏好的苦苣苔科植物的花期集中在 4—10 月(147 种,占偏好种总种数的 87.04%),该时期属于亚热带季风的暖湿季,授粉昆虫较多而利于苦苣苔科植物坐果与繁殖;相对而言,在较冷的 11 月—翌年 3 月,物种授粉昆虫较少,该时期开花的苦苣苔植物较少(21 种,占 12.96%)。11 月开花的物种 10 种,分别为半蒴苣苔 *Hemiboea henryi*、弄岗唇柱苣苔 *Chi. longgangensis*、刺齿唇柱苣苔 *C. spinulosa*、多齿吊石苣苔 *Lysionotus denticulosus*、吊石苣苔 *L. pauciflorus*、盾叶苣苔 *Metapetrocosmea peltata*、方鼎苣苔 *Paralagarosolen fangianum*、小石蝴蝶 *Petrocosmea minor*、齿萼紫花苣苔 *Loxostigma fimbrispalum*、光叶紫花苣苔 *Lox. glabrifolium*。12 月开花的物种有 5 种,分别为半蒴苣苔、弄岗唇柱苣苔、吊石苣苔、盾叶苣苔和大花石蝴蝶 *Petrocosmea grandiflora*。在 1 月份开花的物种仅 2 种,为龙氏唇柱苣苔 *Chirita longii* 和盾叶苣苔。在 2 月份开花的物种有紫萼唇柱苣苔 *Chi. atropurpurea* 和盾叶苣苔。3 月份开花的物种有 8 种,为百寿唇柱苣苔 *Chi. baishouensis*、蚂蝗七 *Chi. fimbrispala*、桂林唇柱苣苔 *Chi. guelinensis*、条叶唇柱苣苔 *Chi. ophiopogoides*、菱叶唇柱苣苔 *Chi. subrhomboides*、饰岩横蒴苣苔 *Beccarinda argentea*、芒毛苣苔 *Aeschynanthus acuminatus* 和盾叶蛛毛苣苔 *Paraboea peltifolia*。

3.3 丹霞地貌偏好类群

3.3.1 丹霞地貌偏好类群概况

在丹霞地区,孤立分布的丹霞地貌形成生态隔离,使得丹霞山体出现孤岛生境,造成植被的间断分布,即使结构生境相同,其群落结构也有很大差别^[27-28]。丹霞地貌独特的地形特点、区系边缘效应以及地貌结构的复杂多变造成了地貌区多元的生境种类,很可能在非常时间成为其他物种的避难所,因而较多特有种和珍稀种,小尺度范围内存在高度多样化的生态系统。在中国丹霞地貌申报世界遗产文本共记录的苦苣苔科植物有 40 种,隶属于 15 属,其中最多的为半蒴苣苔属、唇柱苣苔属和马铃薯苣苔属;对丹霞地貌生境偏好的有 27 种,其余 13 种为广布种。

3.3.2 丹霞地貌偏好类群花期特征

丹霞地貌偏好物种花期集中在 8—9 月(12 种,占偏好物种总种数的 44.44%),而在 12 月、1 月、2 月和 3 月无开花物种,变化较喀斯特地貌少。

丹霞地貌偏好的物种花期均较短,花期仅 1 个月的 3 种,为浙皖粗筒苣苔 *Briggsia chienii*、崑山唇柱苣苔、卵圆唇柱苣苔 *Chirita rotundifolia*;花期 2~3 个月的有 21 种,占 77.78%;花期 4 个月的 2 种,分别为紫花马铃薯苣苔 *Oreocharis argyreia*、线柱苣苔 *Rhynchotechum obovatum*;花期最长的为 5 个月,仅有 1 种,为台闽苣苔 *Titanotrichum oldhamii*。

3.4 喀斯特-丹霞地貌兼性类群

苦苣苔科长蒴苣苔属、马铃薯苣苔属等,同时在喀斯特地貌和丹霞地貌有广泛分布,对这两类地貌没有明显的偏好(表 1)。例如长蒴苣苔属植物遍布中国南方的石灰岩地貌和丹霞地貌,属内两个组分别对应分布在两种地貌上,形成两支相对独立的类群^[25-26,29],暗示着长蒴苣苔属在两种地貌上的分化与其物种形成与维持有关。

闽赣长蒴苣苔 *Didymocarpus heucherifolius* Hand.-Mazz. 既有分布于喀斯特地貌的种群,也有分布于丹霞地貌的种群(图 1),两者的个体大小、花色无显著差异,但花期差异明显:丹霞地貌(江西会昌县周田镇汉仙岩)上的闽赣长蒴苣苔种群花期在 3 月底即进入盛花期,而喀斯特地貌(江西省乐平市历居山)的种群于 5 月初才出现花蕾(李家美,个人观察)。



喀斯特地貌 (江西省乐平市历居山)
Karst landform(Lijushan,Leping County, Jiangxi Province)



丹霞地貌 (江西省会昌县汉仙岩)
Danxia landform(Hanxianyan, Huichang County, Jiangxi Province)

图1 分别生长在喀斯特和丹霞地貌上的闽赣长蒴苣苔

Fig.1 *Didymocarpus heucherifolius* Hand.-Mazz. on karst and Danxia landforms

4 结论

喀斯特与丹霞地貌虽然在景观上有很大的相似性,但基岩出露时间、土壤营养元素组成、地貌发育原因、分布区气候等存在极大差异,对生境具有较高专一性的苦苣苔科植物在这两类生境中出现了一定的适应分化,促进了物种多样性形成与维持。这可能是苦苣苔科植物在中国南方出现物种多样性分布中心和具有极高狭域特有种比例的一个重要原因。因此,以后的相关研究不应仅分析喀斯特地貌或丹霞地貌对苦苣苔科或类似植物的物种特化与专化的影响,还需重视同域分布喀斯特地貌与丹霞地貌促进苦苣苔科及类似植物类群如兰科、秋海棠科等物种分化适应的作用。

参考文献

[1] CLEMENTS R, SODHI N S, SCHILTHUIZEN M, et al.

Limestone karsts of Southeast Asia: Imperiled arks of biodiversity [J]. *Bioscience*, 2006, 56(9): 733-742.

[2] IUCN. Parks for life: Report of the IV th worldcongress on national parks and protected areas [M]. Gland, The World Conservation Union, 1993.

[3] MOHAMED H, YONG K T, DAMANHURI A, et al. Moss diversity of Langkawi Islands, Peninsular Malaysia [J]. *Malayan Nature Journal*, 2005, 57: 243-254.

[4] 曹建华, 袁道先, 潘根兴. 岩溶生态系统中的土壤[J]. *地球科学进展*, 2003, 18(1): 37-044.

[5] 李阳兵, 王世杰, 李瑞玲. 岩溶生态系统的土壤[J]. *生态环境学报*, 2004, 13(3): 434-438.

[6] 俞筱桢, 李玉辉. 滇石林喀斯特植物群落不同演替阶段的溶痕生境中木本植物的更新特征[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 889-897.

[7] KONG H H, CONDAMINE F L, HARRIS A J, et al. Both temperature fluctuations and East Asian monsoons have driven plant diversification in the karst ecosystems from southern China [J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26: 6414-6429.

[8] 何祖霞, 严岳鸿, 马其侠, 等. 湖南丹霞地貌区的苔藓植物多样性[J]. *生物多样性*, 2012, 20(4): 522-526.

[9] 刘蔚秋, 李植华, 刘兰芳. 丹霞山风景地貌的植物区系研究[J]. *广西植物*, 1999, 19(1): 15-21.

[10] 彭少麟, 李富荣, 周婷, 等. 丹霞地貌沟谷生态效应[J]. *生态学报*, 2008, 28(7): 2947-2953.

[11] 严岳鸿, 何祖霞, 马其侠, 等. 湖南丹霞地貌区蕨类植物多样性[J]. *生物多样性*, 2012, 20(4): 517-521.

[12] 中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第69卷[M]. 北京: 科学出版社, 1990.

[13] SHEN R J, LIN S S, YU Y, et al. *Chiritopsis danxiaensis* sp. nov. (Gesneriaceae) from Mount Danxiashan, South China [J]. *Nordic Journal of Botany*, 2010, 28(6): 728-732.

[14] WEBER A, MIDDLETON D J, FORREST A, et al. Molecular systematics and remodelling of *Chirita* and associated genera (Gesneriaceae) [J]. *Taxon*, 2011, 60(3): 767-790.

[15] XU W B, ZHANG Q, WEN F, et al. Nine new combinations and one new name of *Primulina* (Gesneriaceae) from South China [J]. *Phytotaxa*, 2012, 64(1): 1-8.

[16] 徐祥浩, 丘华兴, 徐颂军. 中国梧桐科植物的新种和新变种[J]. *华南农业大学学报*, 1987, 8(3): 1-5.

[17] ZHAI J W, ZHANG G Q, CHEN L J, et al. A new orchid genus, *Danxiaorchis*, and Phylogenetic analysis of the tribe *Calypsoeae* [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(4): e60371.

- DOI: 10.1371/journal.pone.0060371.
- [18] 温放, 李湛东. 苦苣苔科(Gesneriaceae)植物研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2006, 25(1): 1-6.
- [19] 韦毅刚, 钟树华, 文和群. 广西苦苣苔科植物区系和生态特点研究[J]. 云南植物研究, 2004, 26(2): 173-182.
- [20] 郝转. 系统发育和土壤气候环境对华南苦苣苔科植物叶片元素含量的影响研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [21] 齐德利, 于蓉, 张忍顺, 等. 中国丹霞地貌空间格局[J]. 地理学报, 2005, 60(1): 41-52.
- [22] 黄进, 陈致均, 齐德利. 中国丹霞地貌分布(上)[J]. 山地学报, 2015, 33(4): 385-396.
- [23] 黄进, 陈致均, 齐德利. 中国丹霞地貌分布(下)[J]. 山地学报, 2015, 33(6): 649-673.
- [24] 袁道先. 中国岩溶学[M]. 北京: 地质出版社, 1994.
- [25] 李振宇, 王印政. 中国苦苣苔科植物[M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 2005.
- [26] 韦毅刚. 华南苦苣苔科植物[M]. 南宁: 广西科学技术出版社, 2010.
- [27] 旷建军, 钟志凌, 彭珍宝, 等. 崑山丹霞山体植物群落多样性指数的灰色关联分析[J]. 湖南林业科技, 2009, 36(4): 25-27.
- [28] 陈宝明, 李静, 彭少麟, 等. 中国南方丹霞地貌区植物群落与生态系统类型多样性初探[J]. 生态环境, 2008, 17(3): 1058-1062.
- [29] PALEE P, DENDUANGBORIPANT J, ANUSARNSUNTHORN V, et al. Molecular phylogeny and character evolution of *Didymocarpus* (Gesneriaceae) in Thailand [J]. Edinburgh Journal of Botany, 2006, 63(2/3): 231-251.

Adaptive Differentiation of Gesneriaceae on Karst and Danxia Landforms in Southern China

YU Xiaoya^{1,2}, LI Jiamei³, REN Mingxun⁴

(1. School of Tourism and Resource Environment, Qiannan Normal University for Nationalities, Duyun, Guizhou, 558000, China; 2. Engineering Research Center of Karst Cave Tourism Resource for Development and Protection in Scenic Area, Duyun, Guizhou, 558000, China; 3. College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan, 450002, China; 4. College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou, Hainan, 570228, China)

Abstract: Large areas of karst landforms and Danxia landforms are distributed in the same area of southern China, and the heterogeneous habitats formed may promote the differentiation and adaptation of species to achieve plant species formation and maintenance. This paper compares and studies the soil and habitat differences between the karst landforms and the Danxia landforms in southern China, and analyzes the distribution patterns and degree of specialization of the Gesneriaceae plants in these two habitats to explain the possible effects of these two habitats on species differentiation and endemic species maintenance of the Gesneriaceae genus. The results show that the soil of Danxia landform is more acidic, the potassium content of soil is extremely high, while the soil of karst landform is obviously alkaline, and the soil contains very high calcium. There are 162 species (31.58%) of Gesneriaceae plants specific or preferred to karst habitats, and the flowering period is concentrated in April-October (87.04%). There are 27 species specific or preferred to Danxia habitats, and the flowering period is concentrated at August-September (44.44%). In addition, some taxa have a wide distribution in karst landforms and Danxia landforms, but there are also certain differentiations. For example, there are a large number of *Hemiboea henryi* distributed in both types of habitats, and the flowering period of the population on Danxia landforms is about 2 months earlier than that of the population on karst landforms. These results confirmed that different soil properties and related environmental and climatic characteristics of the karst landforms and Danxia landforms in southern China promoted the species differentiation of Chinese Gesneriaceae, which may be an important reason for more endemic species in the narrow domain of southern China.

Key words: adaptive differentiation, habitat heterogeneity, speciation, endemic species

责任编辑: 符支宏