

青藏高原 3 种蝇子草属植物的核型研究

底远哲, 胡伸萌, 王海霞, 孙文光, 李志敏

(云南师范大学生命科学院 / 生物能源持续开发利用教育部门工程研究中心, 昆明 650500)

摘要: 利用植物常规压片法对青藏高原地区的石竹科 3 种蝇子草属植物首次进行了核型分析, 针对核型不对称系数 (AI) 与染色体倍性开展了讨论, 并结合前人研究结果进行亲缘关系聚类分析, 结果表明: 道孚蝇子草 (*Silene dawoensis* Limpr.) 核型公式为 $2n=2x=24=20m+2sm+2st$, 核型不对称性为 2A, AI 值为 3.09, 为二倍体植物; 印度蝇子草 (*S. indica* Roxb. ex Otth) 核型公式为 $2n=4x=48=48m$, 核型不对称性为 1B, AI 值为 0.88, 为同源四倍体植物; 狭果蝇子草 (*S. huguettiae* Bocq.) 核型公式为 $2n=6x=72=72m$, 核型不对称性为 1A, AI 值为 0.82, 为同源六倍体植物。其中, 道孚蝇子草的 AI 值和不对称系数最高, 在 3 种蝇子草属物种中处于更为进化的位置。同时结合前人蝇子草属染色体报道数据, 验证了蝇子草属植物主要基于染色体数目为 $2n=24$ 二倍体水平的进化趋势。上述 3 种蝇子草属植物的染色体数目及核型均为首次报道, 补充了青藏高原蝇子草属植物的细胞学资料, 可为该属提供细胞学分类信息, 并为探讨石竹科植物在该区域的系统演化关系积累基础资料。

关键词: 蝇子草属; 染色体数目; 核型; 多倍化

Karyotypes of Three *Silene* L. (Caryophyllaceae) Species From the Qinghai-Tibet Plateau

DI Yuan-zhe, HU Shen-meng, WANG Hai-xia, SUN Wen-guang, LI Zhi-min

(School of Life Sciences, Yunnan Normal University/Bioenergy Sustainable Development and Utilization of Engineering Research Center of the Ministry of Education, Kunming 650500)

Abstract: By employment of karyological and taxonomic techniques, we determined the karyotype of three species in genus of *Silene* L. (Caryophyllaceae) from the Qinghai-Tibet Plateau. The asymmetry index (AI) and polyploidy level were discussed. We made a clustering analysis for karyotype from four species (three species in this study and one species from previous study). The results indicated that: *S. dawoensis* Limpr. was diplophyte with a karyotype formula of $2n=2x=24=20m+2sm+2st$ (asymmetry: 2A, AI: 3.09); *S. indica* Roxb. ex Otth was tetraploid with a karyotype formula of $2n=4x=48=48m$ (asymmetry: 1B, AI: 0.88); *S. huguettiae* Bocq. was hexaploid with its karyotype formula of $2n=6x=72=72m$ (asymmetry: 1A, AI: 0.82). Furthermore, *S. dawoensis* Limpr. has the highest value of AI and asymmetry coefficient among three species. Based on results of previous studies, we can speculate that the chromosome numbers of $2n=24$ should be a main character in *Silene* L.. The chromosome numbers and karyotype of three species of *Silene* L. provided first insights, which supplemented the plant cytological data of Qinghai-Tibet Plateau and cytological classification information for *Silene* L.. Taken together, this study will provide basis on illuminating the phylogenetic relationship of Caryophyllaceae in this region.

Key words: *Silene* L.; chromosome number; karyotype; polyploidy

收稿日期: 2018-11-05 修回日期: 2018-11-21 网络出版日期: 2018-12-24

URL: <http://www.doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20181105002>

第一作者研究方向为植物细胞地理学, E-mail: diyuanzhe92@126.com

通信作者: 李志敏, 研究方向为植物细胞学, E-mail: lizhimin_vip@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31670206, 31460047)

Foundation project: The National Natural Science Foundation of China (31670206, 31460047)

青藏高原是世界上面积最大、海拔最高的高原, 气压低, 日照长, 紫外线辐射强烈, 同时常年受冰雪影响, 地表温度低, 地下有永久冻土, 温度变化剧烈造成土壤反复融冻。这些酷烈、不稳定的气候环境条件, 对青藏高原地区植物染色体的变异和进化、多倍体产生以及新物种的形成都有着巨大影响^[1]。该区域拥有丰富的植物物种, 是我国特有植物最丰富的地区和高山植物区系的中心^[2]。据统计资料表明, 青藏高原特有种子植物(不包含种下分类单元)共有 3764 种, 占中国特有种子植物的 24.9%, 按照修订的 APG-IV 分类系统, 它们隶属于 113 科 519 属, 其中草本植物占据青藏高原特有种的比例最大^[3]。

本研究的研究材料道孚蝇子草 (*Silene dawoensis* Limpr.)、印度蝇子草 (*S. indica* Roxb. ex Otth)、狭果蝇子草 (*S. huguettiae* Bocq.) 隶属于石竹科蝇子草属多年生草本植物, 生长在海拔 2000~5000 m 的林缘草地及山坡灌丛, 主要分布于中国青海、甘肃、四川、云南、西藏等地, 其中, 道孚蝇子草、狭果蝇子草

为中国特有种, 而印度蝇子草在尼泊尔、印度等地区也有分布^[4]。

根据 2 个主要的全球植物物种染色体信息数据库 Tropicos-Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>) 和 Chromosome Counts Database (CCDB: <http://ccdb.tau.ac.il/>)^[5] 中的数据以及其他相关文献, 有 387 种蝇子草属植物都已经开展了细胞学研究, 其中已经完成染色体计数的物种占有国外种类的 60.8%, 而中国国内仅有 11 个物种得到报道, 仅占国内 110 个物种的 10%。因此, 本研究能填补一些中国分布尤其以青藏高原特有的蝇子草属植物核型研究的空白。

1 材料与方法

本研究进行核型试验的材料(种子)采自野外, 详见表 1。凭证标本存放在中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)及西南林业大学林学院标本室。

表 1 材料采集信息

Table 1 Samples and collection information of three *Silene* L. species

| 中文名 Chinese name | 种名 Taxon | 采集地 Locality | 生境 Habitat | 海拔(m) Altitude | 经纬度 Position | 凭证标本 Voucher |
|---------------------|--------------------------------|-----------------|---------------|-------------------|----------------------|-----------------|
| 道孚蝇子草* | <i>S. dawoensis</i> Limpr. | 西藏芒康 | 干热河谷 | 3040 | 29° 43' N, 98° 51' E | MS17-709 |
| 狭果蝇子草* | <i>S. huguettiae</i> Bocq. | 四川乡城 | 开阔地 | 3618 | 28° 47' N, 99° 55' E | MS17-677 |
| 印度蝇子草 | <i>S. indica</i> Roxb. ex Otth | 西藏吉隆 | 林缘草地 | 3718 | 28° 30' N, 85° 13' E | Tsui-554 |

* 为中国特有种

*Endemic species in China

同时, 本研究在中国国内有染色体报道的 11 种蝇子草属植物中, 选取了有详细核型数据的细蝇子草^[6]、麦瓶草^[7]、粗壮女娄菜^[8], 与本研究材料试验数据一起进行聚类分析。

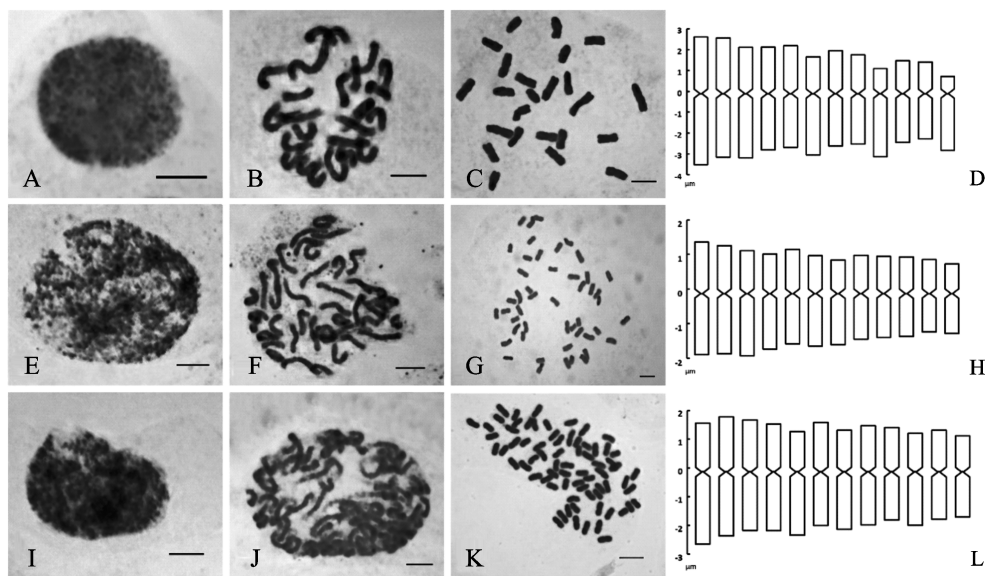
筛选出饱满、大小相近的种子置于琼脂培养基上萌发, 存放于 20 °C 的恒温箱中培养。待种子根尖长至 0.5~1.2 cm 时, 常温下用 0.003 mol/L 的 8-羟基喹啉进行 3 h 的预处理, 用卡诺氏固定液(无水乙醇:冰乙酸=3:1)浸泡材料置于 4 °C 冰箱固定 24 h, 用 1 mol/L 的 HCl 于 60 °C 下解离 12 min, 洗净后用卡宝品红染液染色 12 h 以上。然后进行常规压片、镜检, 选取染色体形态清晰、分散良好的细胞拍照。参照 Tanaka^[9] 的标准判断间期核和前期染色体类型, 参照李懋学等^[10]、洪德元^[11]、Levan 等^[12] 的标准分析中期染色体, 参照 Stebbins^[13]、Arano 等^[14]、Paszko^[15] 提出的标准或参数判断核

型不对称性。

参照 Inceer 等^[16] 的方法和李晓玲等^[17] 对苍术属植物的研究, 用 SPSS 21.0 软件对倍性水平、染色体组长度、染色体长臂平均长度、染色体短臂平均长度、臂比、平均着丝点指数、核型不对称系数、核型不对称指数比例这 8 个核型参数进行聚类分析。

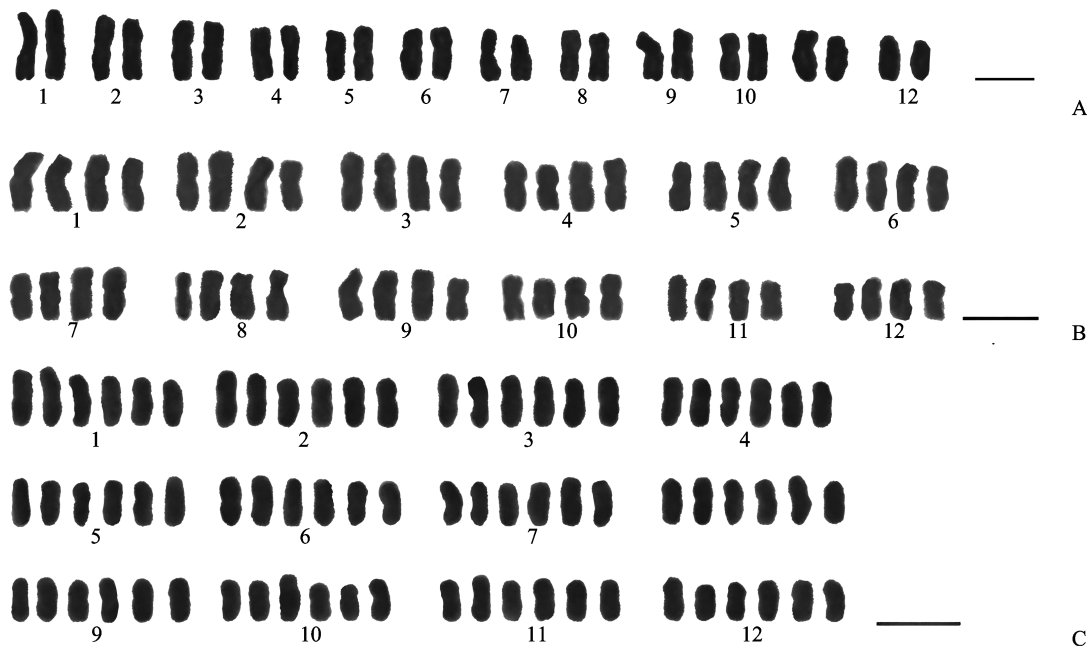
2 结果与分析

通过对 60 个以上中期细胞进行计数, 分别得出 3 种蝇子草的染色体数目为道孚蝇子草 (*S. dawoensis* Limpr.) $2n=24$, 印度蝇子草 (*S. indica* Roxb. ex Otth) $2n=48$, 狭果蝇子草 (*S. huguettiae* Bocq.) $2n=72$ 。通过对 5 个以上细胞的核型分析, 计算细胞染色体各类核型参数, 最终得出 3 种蝇子草的核型数据(图 1、图 2 和表 2)。



A~D: 道孚蝇子草; E~H: 印度蝇子草; I~L: 狭果蝇子草 (标尺: 5 μm)
A~D: *S. dawoensis* Limpr., E~H: *S. indica* Roxb. ex Otth, I~L: *S. huguetiae* Bocq. (scale: 5 μm)

图1 3种蝇子草属植物的间期核、前期染色体、中期染色体及核型模式图
Fig.1 Cytological features of three *Silene* L. species



A: 道孚蝇子草; B: 印度蝇子草; C: 狭果蝇子草 (标尺: 5 μm)
A: *S. dawoensis* Limpr., B: *S. indica* Roxb. ex Otth, C: *S. huguetiae* Bocq. (scale: 5 μm)

图2 3种蝇子草属植物的核型图
Fig.2 Idiogram of three species of *Silene* L.

道孚蝇子草 (*S. dawoensis* Limpr.) 是中国特有种, 分布于四川西部和云南西北部, 生长在海拔 1400~3100 m 的草坡或岩壁。其间期核和前期染色体属于散铺型 (图 1A、B), 核型公式为 $2n=2x=24=20m+2sm+2st$, 染色体基数为 $x=12$, 为二

倍体。染色体长度变化范围在 3.20~6.14 μm 之间, 臂比为 1.92, 核型不对称系数 (AI) 为 3.09, 核型类型为 2A。中期染色体、核型模式图及核型图分别见图 1C、D 和图 2A。

表 2 六种蝇子草核型参数表

Table 2 Cytological characteristics of six species of *Silene* L.

| 种名 Taxon | 长度范围 (μm) Range of SC-LC | 臂比 Ratio of LC/SC | 短臂 (μm) S mean ($\pm SD$) | 长臂 (μm) L mean ($\pm SD$) | 染色体总长 平均长度 (μm) CL mean ($\pm SD$) | 平均着丝点 指数 (μm) CI mean ($\pm SD$) | 核型不对称性系数 (%) As.K | 不对称指数 AI | 核型类型 KS | 核型公式 Karyotypic formula | 数据来源 Source |
|------------------------------------|--|-------------------------|---|---|---|---|-------------------------|-------------|------------|-------------------------------|----------------|
| <i>S. dawoensis</i> Limpr. | 3.20-6.14 | 1.92 | 1.91 (± 0.57) | 2.74(± 0.36) | 4.66(± 0.79) | 40.41(± 7.39) | 58.89 | 3.09 | 2A | 2n=2x=24=20m+2sm+2st | |
| <i>S. indica</i> Roxb. ex Oth | 1.62-3.41 | 2.10 | 1.14 (± 0.18) | 1.44(± 0.24) | 2.59(± 0.40) | 44.28(± 2.51) | 55.8 | 0.88 | 1B | 2n=4x=48=48m | |
| <i>S. huguetiae</i> Bocq. | 2.70-4.88 | 1.81 | 1.56 (± 0.20) | 1.96(± 0.27) | 3.52(± 0.41) | 44.40(± 3.09) | 55.64 | 0.82 | 1A | 2n=6x=72=72m | |
| <i>S. gracilicaulis</i> C. L. Tang | 3.18-5.38 | 1.69 | 1.77 (± 0.39) | 2.40(± 0.28) | 4.16(± 0.64) | 42.24(± 3.37) | 57.60 | 1.23 | 2A | 2n=2x=24=22m+2sm | [6] |
| <i>S. conoidea</i> L. | 3.26-5.31 | 1.63 | 1.41 (± 0.47) | 2.84(± 0.84) | 4.25(± 0.64) | 34.14(± 12.26) | 66.82 | 5.41 | 2A | 2n=2x=20=12m+8st | [7] |
| <i>S. firma</i> Siebold & Zucc. | 1.95-3.41 | 1.75 | 1.06 (± 0.16) | 1.60(± 0.32) | 2.66(± 0.40) | 40.09(± 5.10) | 60.26 | 1.90 | 2A | 2n=2x=46=32m+14sm | [8] |

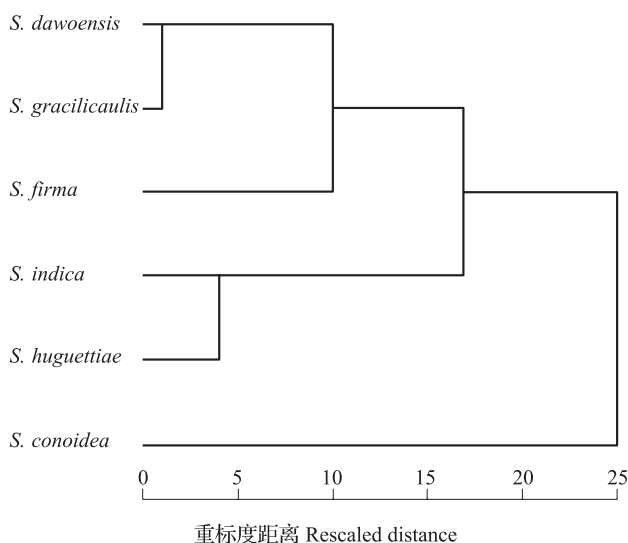
LC: 最长染色体; SC: 最短染色体; S: 短臂的平均长度; L: 长臂的平均长度; CL: 染色体总长的平均长度; CI: 平均着丝点指数; As.K: 核型不对称性系数; AI: 不对称指数; KS: 核型类型; m: 中部着丝点; sm: 近中部着丝点; SD: 标准差

LC: the longest chromosome length, SC: the shortest chromosome length, S: short arm length, L: long arm length, CL: mean length of chromosome, CI: mean centromeric index, As.K: index of karyotypic asymmetry, AI: asymmetry index, KS: karyotype asymmetry, m: median, sm: submedian, SD: standard deviation

印度蝇子草 (*S. indica* Roxb. ex Otth) 生长于海拔 2350~2900 m 的山坡灌丛中, 在中国西藏、不丹、尼泊尔、印度、克什米尔地区均有分布, 属于青藏高原特有物种。其间期核和前期染色体属于简单染色中心型 (图 1E、F), 核型公式为 $2n=4x=48=48m$, 染色体基数为 $x=12$, 为同源四倍体。染色体长度变化范围在 1.62~3.41 μm 之间, 臂比为 2.10, 核型不对称系数 (AI) 为 0.88, 核型类型为 1B。中期染色体、核型模式图及核型图分别见图 1G、H 和图 2B。

狭果蝇子草 (*S. huguetiae* Bocq.) 是中国特有种, 分布于四川、云南、西藏、青海等地, 生长在海拔 2400~4600 m 的林缘或草地。其间期核和前期染色体属于复杂染色中心型 (图 I、J), 核型公式为 $2n=6x=72=72m$, 染色体基数为 $x=12$, 为同源六倍体。染色体长度变化范围在 2.70~4.88 μm 之间, 臂比为 1.81, 核型不对称系数 (AI) 为 0.82, 核型类型为 1A。中期染色体、核型模式图及核型图分别见图 1K、L 和图 2C。

本研究在中国国内已有染色体报道的蝇子草属植物中, 选取了有详细核型数据可以做聚类分析的 3 个物种 (数据详见表 2) 与本研究此次报道的物种一起进行聚类分析, 得出结果见图 3。



S. dawoensis Limpr.: 道孚蝇子草; *S. gracilicaulis* C. L. Tang: 细蝇子草; *S. firma* Siebold & Zucc.: 粗壮女娄菜; *S. indica* Roxb. ex Otth: 印度蝇子草; *S. huguetiae* Bocq.: 狭果蝇子草; *S. conoidea* L.: 麦瓶草

图 3 6 种蝇子草聚类分析图

Fig.3 Clustering analysis of six *Silene* L. species

3 讨论

本研究通过对物种的核型参数进行聚类分析来

探究物种间的亲缘关系。在聚类分析图中, 聚为同一支的物种染色体相似性大。当阈值取 15 时, 同为二倍体的道孚蝇子草、细蝇子草和粗壮女娄菜聚为一支, 四倍体的印度蝇子草和六倍体的狭果蝇子草聚为一支, 二倍体的麦瓶草单独为一支。这表明道孚蝇子草、细蝇子草和粗壮女娄菜具有更近的核型相似性, 印度蝇子草和狭果蝇子草具有更近的核型相似性, 而麦瓶草与其他物种具有较远的核型相似性。结合中国植物志的形态学分类系统来看, 道孚蝇子草、细蝇子草和粗壮女娄菜分属石竹科蝇子草属长管组、禾叶组和女娄菜组, 三者分类系统中处于较接近的位置; 印度蝇子草和狭果蝇子草则同属石竹科蝇子草属囊萼组; 而麦瓶草则属石竹科蝇子草属锥萼组, 与其他物种在形态学分类上差异较大。这一结果表明, 这 6 个物种的核型亲缘关系与其形态学分类结果相一致。

植物核型的不对称性与物种进化的关系一直备受植物研究者关注。Stebbins^[13] 曾对高等植物的核型进行分类, 提出“1A”型为最对称型, “4C”型为最不对称型, 从对称向不对称方向发展是高等植物核型进化的基本趋势。本文研究的狭果蝇子草核型不对称性为 1A, 在系统演化上属于较原始的种类; 道孚蝇子草核型不对称性为 2A, 相对于狭果蝇子草是较为进化的种类; 印度蝇子草核型不对称性为 1B, 介于二者之间。而 Paszko^[15] 在 Stebbins^[13] 的基础上, 提出了不对称性量化参数 AI 值, 即 AI 值越高, 不对称性越强。本文研究的 3 种蝇子草中, 道孚蝇子草 AI 值为 3.09, 印度蝇子草 AI 值为 0.88, 狭果蝇子草 AI 值为 0.82。即道孚蝇子草不对称性最强, 进化程度最高; 狭果蝇子草不对称性最低, 进化程度也最低。

染色体多倍化在被子植物中是一个非常普遍的现象。王汉屏^[19] 曾对全球有过染色体核型报道的 322 种蝇子草属植物进行统计, 发现其中 77% 都是染色体数目为 $2n=24$ 的二倍体。结合国内已有的蝇子草属物种染色体报道^[6-8, 18] 和本研究报道, 14 个物种中有 6 个物种均为染色体数目为 $2n=24$ 的二倍体, 比例最高, 约为 42.9%。这样看来, 蝇子草属植物似乎主要是基于染色体数目为 $2n=24$ ($x=12$) 的二倍体水平的进化趋势。当然, 这一结论仍需更多染色体数据的支持。同样地, 王家坚等^[20] 对青藏高原与横断山的染色体资料进行全面统计分析, 发现新多倍化在该地区只占约 23% 的比例, 其中低基数的二倍体占有 43.3% 比例, 反映了二倍体

水平上的染色体结构和核型进化是青藏高原地区物种分化的一个重要机制。而前面讨论的结果也与这一结论相符合。同时,该研究也对多倍体沿海拔分布的规律进行了分析,发现多倍体的比例与海拔没有明显的相关性。在海拔 5000 m 以上和 1000 m 以下新多倍体的比例较高;而海拔 2000~4000 m 段,古多倍体的比例较高。本研究的蝇子草属植物采自海拔 3000~4000 m 段,染色体基数为 $x=12$,都为古多倍体,验证了该区植物古多倍化比例较高的结论。

本文首次报道的 3 种青藏高原地区蝇子草属植物的染色体数目及核型,既为该属植物的研究补充了细胞学资料,也对上述结论提供了染色体数据。

致谢: 感谢西南林业大学林学院徐波及中国科学院昆明植物研究所马祥光提供了试验种子;云南师范大学生命科学学院苏富明、饶培瑜在实验上的帮助。

参考文献

- [1] 黄荣福,沈颂东,卢学峰. 青藏高原东北部植物染色体数目和多倍性研究. 西北植物学报, 1996, 16(3): 310-318
Huang R F, Shen S D, Lu X F. Studies of the chromosome numbers and polyploidy for some plant in the North-east Qinghai-Xizang plateau. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1996, 16(3): 310-318
- [2] Wen J, Zhang J Q, Nie Z L, Zhong Y, Sun H. Evolutionary diversifications of plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. Frontiers in Genetics, 2014, 5: 4
- [3] 于海彬,张懿铨,刘林山,陈朝,祁威. 青藏高原特有种子植物区系特征及多样性分布格局. 生物多样性, 2018, 26(2): 130-137
Yu H B, Zhang Y L, Liu L S, Chen Z, Qi W. Floristic characteristics and diversity patterns of seed plants endemic to the Tibetan Plateau. Biodiversity Science, 2018, 26(2): 130-137
- [4] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 26 卷. 北京: 科学出版社, 1996: 281, 332, 335
Editorial Committee of FRPS, Flora Reipublicae Popularis Sinicae, vol. 26. Beijing: Science Press, 1996: 281, 332, 335
- [5] Rice A, Glick L, Abadi S, Einhorn M, Kopelman N M. The Chromosome Counts Database (CCDB)-a community resource of plant chromosome numbers. New Phytologist, 2015, 206(1): 19-26
- [6] 李志敏,何文洁. 横断山区石竹科细蝇子草的染色体数目及核型报道. 云南植物研究, 2007, 29(4): 439-440
Li Z M, He W J. Chromosome number and karyotype of *Silene gracilicaulis* (Caryophyllaceae) from Hengduan Mountains. Acta Botanica Yunnanica, 2007, 29(4): 439-440
- [7] 张雷,姚洪庆,吴允鹏,郭明明,于凯丽,仇春梅,张红. 麦瓶草的染色体数目观察及核型分析. 德州学院学报, 2015(4): 80-83
Zhang L, Yao H Q, Wu Y P, Guo M M, Yu K L, Qiu C M, Zhang H. Observation of chromosome and karyotype analysis of *Silene Conoidea* L. Journal of Dezhou University, 2015(4): 80-83
- [8] 杨德奎,王学翠,宁志斌. 粗壮女娄菜的染色体数目和核型分析. 山东科学, 2006, 19(3): 32-34
Yang D K, Wang X C, Ning Z B. The chromosome number and karyotype analysis of *Silene firma*. Shandong Science, 2006, 19(3): 32-34
- [9] Tanaka R. Types of resting nuclei in orchidaceae. Botanical Magazine Tokyo, 1971, 84(993): 118-122
- [10] 李懋学,陈瑞阳. 关于植物核型分析的标准化问题. 武汉植物学研究, 1985, 3(4): 297-302
Li M X, Chen R Y. The standardization about the karyotype analysis. Journal of Wuhan Botanical Research, 1985, 3(4): 297-302
- [11] 洪德元. 植物细胞分类学. 北京: 科学出版社, 1990: 91-96
Hong D Y. Plant cell taxonomy. Beijing: Science Press, 1990: 91-96
- [12] Levan A, Fredga K, Sandberg A A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 1964, 52(2): 201-220
- [13] Stebbins G L. Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold (Publishers) Ltd, 1971
- [14] Arano H, Nakamura T. Cytological studies in subfamily carduoideae (Compositae) of Japan XV. Botanical Magazine Tokyo, 1964, 77(908): 86-97
- [15] Paszko B. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices. Plant Systematics and Evolution, 2006, 258(1-2): 39-48
- [16] Inceer H, Beyazoglu O. Karyological studies in *Tripleurospermum* (Asteraceae, Anthemideae) from north-east Anatolia. Botanical Journal of the Linnean Society, 2015, 146(4): 427-438
- [17] 李晓玲,王雪松,程岁寒,郭海辉,杨进. 苍术属植物 6 个居群的染色体核型分析. 植物遗传资源学报, 2015, 16(1): 185-191
Li X L, Wang X S, Cheng S H, Guo H H, Yang J. Chromosome karyotype analysis of six populations in *Atractylodes* DC. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(1): 185-191
- [18] Luo D, Liu D, Xu B, Nie Z L, Sun H, Li Z M. A karyological study of six species of *Silene* L. (Caryophyllaceae) from the Hengduan Mountains, SW China. Caryologia, 2011, 64(1): 10-13
- [19] 王汉屏. 石竹科植物的细胞分类学研究(一). 陕西教育学院学报, 2004(1): 87-91
Wang H P. The cytology studies of caryophyllaceae plants (1). Journal of Shaanxi Institute of Education, 2004(1): 87-91
- [20] 王家坚,彭智邦,孙航,聂泽龙,孟盈. 青藏高原与横断山被子植物区系演化的细胞地理学特征. 生物多样性, 2017, 25(2): 218-225
Wang J J, Peng Z B, Sun H, Nie Z L, Meng Y. Cytogeographic patterns of angiosperms flora of the Qinghai-Tibet Plateau and Hengduan Mountains. Biodiversity Science, 2017, 25(2): 218-225