•研究报告•

中国秋海棠属植物的自然杂交发生及其特点

田代科^{1,2*} 李 春^{1,3} 肖 艳^{1,2} 付乃峰^{1,2} 童 毅^{1,2} 吴瑞娟^{1,2}

1 (上海辰山植物园, 中国科学院上海辰山植物科学研究中心, 上海 201602)

2 (上海市资源植物功能基因组学重点实验室, 上海 201602)

3 (四川省芦山县林业局, 四川芦山 625600)

摘要: 自然杂交在植物界中十分普遍, 一直是物种形成和进化研究的热点。秋海棠属(*Begonia*)为世界最大植物属之一, 其种类繁多, 但关于自然杂交的相关报道很少。系统调查秋海棠属的自然杂交不仅有利于理解该属植物的多样性, 也是弄清其资源和解决物种分类问题不可缺少的环节。本文通过对国产秋海棠属植物自然杂交现象的系统调查和分析, 发现总计29种(占国产已知200种秋海棠的约15%)参与了杂交, 产生了31个自然“杂种”约50个居群。其中, 掌叶秋海棠(*B. hemsleyana*)和粗喙秋海棠(*B. longifolia*)参与杂交程度最高, 分别与另外的8种和7种秋海棠发生了杂交; 而裂叶秋海棠(*B. palmata*)发生杂交的居群最多, 达16处。自然杂交以云南(尤其是南部)发生频率最高, 一共有20种参与, 产生了31处杂交居群; 台湾和广西次之。杂交多为单向发生, 个体以 F_1 代个体为主, 尚未脱离亲本独立成种。野外传粉生物学初步观察发现: 秋海棠的主要访花昆虫为食蚜蝇类, 其次是蜜蜂科, 但各自传粉特点及效率尚待进一步研究。杂种及疑似亲本的鉴定可通过形态学、分子生物学和人工重复杂交等综合方法实现。杂种的基因组大小(C值)等于或接近两亲本的平均值, 误差通常小于10%, 有助于辅助鉴定杂种及亲本。我们总结后认为杂交发生及杂种形成必须满足5个条件: (1)重叠或邻近分布; (2)花期相遇; (3)有效传粉媒介; (4)杂交亲和; (5)适宜种子萌发幼苗生长的小生境及气候条件。据此, 我们预测了国产秋海棠属未来可能发生的约40个新杂交组合的可能亲本及地点。到目前为止, 尽管所有已知的秋海棠杂种尚未形成真正的新物种, 但是, 为了满足科学研究及实践交流的需要, 建议按照新分类群发表的严格要求, 将“杂种”逐一开展调查研究并整理发表, 并将其作为物种进化过程中的一个特殊分类单元对待。鉴于秋海棠属的杂种个体稀少且并未对亲本构成威胁, 反而在一定程度上增加了类群的多样性, 并为优良观赏品种的直接选育创造了机会, 因此, 国产秋海棠属种类丰富及杂种区应为就地保护的优先考虑范围之一。同时, 鉴于秋海棠属杂交亲和性高, 迁地保护栽培时应增大花期重叠种类的种植间距, 避免发生自然杂交。

关键词: 秋海棠属; 自然杂交; 发生频率; 特殊分类单元; 杂交方向; 传粉

Occurrence and characteristics of natural hybridization in *Begonia* in China

Daiké Tian^{1,2*}, Chun Li^{1,3}, Yan Xiao^{1,2}, Naifeng Fu^{1,2}, Yitong Tong^{1,2}, Ruijuan Wu^{1,2}

1 Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences; Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602

2 Shanghai Key Laboratory of Plant Functional Genomics and Resources, Shanghai 201602

3 Lushan Bureau of Forestry, Lushan, Sichuan 625600

Abstract: Natural hybridization is a very common phenomenon in plants and has continuously been a hot-spot in the scientific research of speciation and evolution. As one of the largest genera in plants, *Begonia* has a large number of species. However, very few cases have been reported on its natural hybrids. A systematic investigation of natural hybridization of *Begonia* can not only improve understanding of plant diversity and germplasm resources of this genus, but also be a step towards solving its taxonomical issues. Through a comprehensive field survey and experimental analysis of natural hybridization in Chinese begonias, we found

收稿日期: 2017-02-20; 接受日期: 2017-06-28

基金项目: 上海市绿化与市容管理局科技公关项目(F122416)和国家自然科学基金(3170199)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dktian@sibs.ac.cn

nearly 50 populations of 31 natural hybrids occurred among 29 species, accounting for 15% of currently about 200 accepted species. *Begonia hemsleyana* and *B. longifolia* had the highest cross frequency and crossed with 8 and 7 other species, respectively. *B. palmata* contributed to 16 hybrid populations, the largest number in all individual species. The largest number of hybrids (31 hybrid populations from 20 parental species) occurred in Yunnan (mainly in the southern areas), followed by Taiwan and Guangxi. Hybridization between species was unidirectional in most cases, and the majority of hybrids were F_1 individuals, which still rely on parents or hybridization zones and have not been established as a true species. Field observations showed that aphid flies, followed by members of the bee family (Apidae), were the most frequent visitors of begonia flowers, however, further studies are necessary to examine their behavior and the efficiency of pollination. The natural hybrids and their putative parents were identified using integrative methods of morphology, molecular research, and artificial crossing experiments. Genome size (C value) of hybrids was usually equal or close to the average of that of the two parents, with an error less than 10%, which could assist identification of hybrids and parents. In addition, we summarized the five conditions necessary for the occurrence of natural hybridization: overlapping or adjacent distributions, concurrent flowering (at least partially overlapping), efficient pollination media, cross compatibility, and suitable microhabitat and climate conditions for seed germination and seedling growth. Based on these, we also predicted future putative parents of about 40 new natural hybrids and possible hybridization sites. Thus far, although all the known natural begonia hybrids have not established as true species, it may be more appropriate to treat them as a special taxon of speciation and evolution, which should be thoroughly investigated and published referring to protocols for publishing a new taxon in the scientific research. Because the individuals of natural hybrids in *Begonia* are always sparsely distributed in small numbers, and hybrids are not harmful to its parents it increases plant diversity and the chances of obtaining a new ornamental cultivar by natural selection. Therefore, the priority of *in situ* conservation should be given to regions with natural hybrids and species-rich environments. Meanwhile, for the purpose of *ex situ* conservation, requiring sufficient planting distance between species should be considered in those species with overlapping flowering time to avoid possible natural hybridization due to high cross-compatibility, particularly in native begonias.

Key words: *Begonia*; natural hybridization; occurrence frequency; special taxon; cross direction; pollination

自然杂交在植物界相当普遍, 约有25%的被子植物在其进化历程中与其近缘种发生了杂交 (Mallet, 2007)。杂交的结果可能形成“进化噪音”(evolutionary noise) (Arnold, 1992)、杂种群(hybrid swarm) (Nolte & Tautz, 2010)、杂交带(hybrid zone), 甚至成为一个新物种(Bairdungerer et al, 1998)。自然杂交后代的性状往往介于双亲之间, 或偏向亲本之一, 从而造成形态过渡, 使原有的物种区别界线变得模糊, 给分类鉴别带来困难(Stebbins, 1957); 或因为遗传吸收, 杂交会致使一些稀有居群或物种灭绝(王峥峰和彭少麟, 2003)。杂交也是形成入侵的重要机制之一, 一些杂种比双亲表现出更强的适应性和竞争力, 从而增加了入侵性(Ellstrand & Schierenbeck, 2000; Parepa et al, 2014; Gaskin, 2016), 目前关于这方面的案例报道呈上升趋势(Schierenbeck & Ellstrand, 2009)。更为重要的是, 自然杂交可引起遗传基因重组和新的进化路线重建, 是创造植物多样性的重要力量, 是植物进化最为重要的驱动力,

可以增加遗传多样性, 提高居群的适应性, 加强或打破近缘种间的生殖隔离, 是新种形成的重要途径之一(Arnold, 1997; Rieseberg, 1997; Rieseberg & Carney, 1998; Arnold et al, 2003; Zalapa et al, 2010), 在物种进化中起着重要作用。因此, 研究自然杂交成为近年来植物系统与进化领域的热点(Ellstrand et al, 1996; Rieseberg et al, 2003; Stukenbrock, 2016)。

秋海棠属(*Begonia*)植物为多年生草本, 泛热带分布, 植物种类异常丰富, 为世界第5大维管束植物属(Sands, 2001; Hoover et al, 2004)或植物界第6大属(Frodin, 2004), 目前已知1,800多种(Phutthai & Hughes, 2016), 也是重要的观赏、药用和野生蔬菜植物, 经济价值高。该属植物生境和习性极为特殊, 形态多样、生态脆弱, 在植物多样性及保护、物种演化、系统进化、表观遗传、杂交育种等多方面具有很高的科研价值, 越来越成为全球的热点研究对象和研究植物多样性与进化的模式类群。由于秋海棠属种间具有很高的交配亲和性, 易发生杂交, 因

此, 自然状况下也可能容易发生杂交, 产生大量杂交个体或居群, 并具有通过自然杂交形成新物种的巨大潜力。然而, 有关秋海棠属的自然“杂种” (hybrid) 全球报道不超过30种, 包括中国13种, 其中滇桂黔5种: 变色秋海棠×掌叶秋海棠(*Begonia versicolor* × *B. hemsleyana*)^①, 酸味秋海棠×香花秋海棠(*B. acetosella* × *B. handelii*)^②, 玉柄秋海棠×掌裂叶秋海棠(*B. rubinea* × *B. pedatifida*) (Li et al, 2005), 短萼秋海棠(*B. ×breviscapa*) (Peng et al, 2010)和掌叶秋海棠×大裂秋海棠(*B. macrotoma*) (Li et al, 2015); 台湾3种: 武威秋海棠(*B. ×buimontana*) (Peng & Chen, 1991), 台北秋海棠(*B. ×taipeiensis*) (Peng & Sue, 2000)和钟氏秋海棠(*B. ×chungii*) (Peng & Ku, 2009); 藏南地区5种(Morris, 2017): *B. ×chungii* subsp. *mishmiensis*, *B. aborensis* × *B. burkillii*, *B. acetosella* var. *hirtifolia* × *B. silletnesis*, *B. burkillii* × *B. griffithiana*, *B. adscendens* × *B. palmata* (裂叶秋海棠); 马来西亚2种: *B. decora* × *B. venusta* (Teo & Kiew, 1999), *B. conipila* × *B. lucychongiana* (Sang et al, 2013); 中美洲约9种(Burt-Utley, 1985; Twyford, 2009^③); 南美的玻利维亚4种(Tebbitt, 2013a, b)。而且, 这些研究多限于单个“杂种”的偶然发现及后续利用形态学、细胞学等开展的简单鉴定, 很少对自然杂交发生特点、杂种群体的成分构成等进行深入探讨, 更没有针对本属系统地开展调查。因此, 研究存在零散、缺乏全面性、系统性和目的性强等缺点; 对秋海棠杂种的形成机理、杂种群体的繁衍能力和动态也没有进行深入的调查和讨论; 对杂交群落的维持机制以及杂交群体是否最终能真正演化成新种的趋势也没有展开深入研究分析, 无法更好地回答有关秋海棠属自然杂交相关的若干重要科学问题, 如自然杂交发生的概率、杂种的分布式样、组成成分及动态、繁衍能力、杂种在秋海棠属植物多样性及其物种演化过程中所扮演的角色等。只有在更大的范围内, 如秋海棠属野生种类分布丰富的国家(如巴西、中国)甚至洲(亚洲、非洲、南美洲)对其自然杂交现

象及杂种形成机制开展系统、全面的调查、研究和讨论, 才能更好地回答上述部分或全部问题, 也才能真正解决该属的分类学问题。

本研究以中国秋海棠属为对象, 通过野外全面调查、人工杂交试验和形态学、分子生物学方法等分析, 试图回答上述一些科学问题, 结果将为秋海棠属的分类研究、多样性评价、就地保护和杂交育种等提供有益参考。

1 材料与方法

1.1 文献标本调研及野外调查、引种

为了全面了解国产秋海棠野外自然杂交的发生及特点, 首先利用馆藏、网络数字化标本查阅、收集、整理国内外主要标本馆的中国秋海棠属标本信息, 特别是采集地点、海拔、花期以及采集时间等重要资料。之后对这些信息进行统计分析, 根据结果制定野外考察路线。以云南、广西、贵州、广东、海南、四川、台湾等省的秋海棠主要分布区域为重要考察对象, 兼顾西藏、福建、江西、湖南等省局部地区, 调查地点包括至少有两种秋海棠分布的省市区及具体分布点。重点调查分布区重叠或相近、花期至少部分重叠的秋海棠种类, 发现疑似自然杂种后调查其分布格局、群体大小、结构、自我繁衍能力等特征。采集凭证标本, 引种栽培疑似杂种及其亲本。

1.2 杂种的形态学及分子生物学鉴定

(1)材料。研究材料包括野外采集的秋海棠属自然杂交组合: 杂交后代样本28份(表1), 杂交后代个体数1–25个不等, 其中18组28个杂交居群叶片材料用于分子鉴定。采集杂交后代及亲本的新鲜叶片并用硅胶保存, 腊叶标本保存于上海辰山植物园标本馆(CSH)。

(2)形态及分子鉴定。在野外考察及引种栽培过程中对所有疑似杂种及其可能亲本的形态性状进行详细记录和拍照, 对部分个体引种栽培, 比较相同及差异的形态学特征, 找出杂种及其亲本间的生物性状特点和规律, 如相似性、中间性、偏亲性等。

DNA提取、扩增和测序: 利用天根新型植物基因组DNA提取试剂盒(天根生物, 北京)提取基因组DNA。使用被子植物通用ITS引物对ITS区进行扩增。为确定杂交发生的方向, 选用Thomas等(2011)设计的引物对叶绿体间隔区*ndhF-rpl32*、*ndhA* intron

① 田代科 (1999) 变色秋海棠的园艺学研究. 硕士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明.

② 向建英 (2001) 秋海棠属无翅组的保护生物学研究. 硕士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明.

③ Twyford A (2009) The Evolution of *Begonia* Section *Gireoudia* in Central America. Merlin Trust Grant Report, University of Edinburgh & Royal Botanic Gardens Edinburgh, Edinburgh.

表 1 中国秋海棠属的自然杂交后代及亲本鉴定材料(含不同居群)
Table 1 Natural hybrids of Chinese native begonias and their parents for identification (including different populations)

杂交居群可能亲本组合 Possible parents of natural hybrids	采集地 Location of collection	标本采集号 Voucher no.	分子鉴定 lar identification	Molecu- Genome size
酸味秋海棠×勐养秋海棠 <i>B. acetosella</i> × <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengy- angensis</i>	云南勐腊国家级自然保护区 Mengla National Nature Reserve, Yunnan	TDK354 TDK358	✓ ✓	✓
	老挝南塔至勐新县公路 Road between Nanta and Mengxin, Laos	TDK747*	✓	✓
歪叶秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. augustinei</i> × <i>B. longifolia</i>	云南勐养国家级自然保护区 Mengyang National Nature Reserve, Yunnan	ZPS001	✓	
周裂秋海棠×裂叶秋海棠 <i>B. circumlobata</i> × <i>B. palmata</i>	广东信宜县大雾山 Dawushan of Xinyi, Guangdong	TDK868 TDK870 TDK873	✓ ✓ ✓	
	广东惠州罗浮山 Luofushan of Huizhou, Guangdong	TDK2064	✓	
大围山秋海棠×掌叶秋海棠 <i>B. daweishanensis</i> × <i>B. hemsleyana</i>	云南大围山国家级自然保护区 Daweishan National Nature Reserve, Yunnan	TDK1306	✓	
厚叶秋海棠×酸味秋海棠(粗喙秋海棠) <i>B. dryadis</i> × <i>B. acetosella</i> (<i>B. longifolia</i>)	云南勐腊县勐远乡 Mengyuan, Mengla, Yunnan	TDK396	✓	
厚叶秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. dryadis</i> × <i>B. longifolia</i>	云南勐腊县望天树景区 Wangtianshu Resort of Mengla, Yunnan	TDK368	✓	✓
全柱秋海棠×大理秋海棠 <i>B. grandis</i> subsp. <i>holostyla</i> × <i>B. taliensis</i>	云南丽江永胜县 Yongsheng, Lijiang, Yunnan	TDK2213	✓	✓
掌叶秋海棠×大裂秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. macrotoma</i>	云南绿春县大水沟乡 Dashuigou, Lüchun, Yunnan	TDK264	✓	
掌叶秋海棠×裂叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. palmata</i>	云南绿春县三勐乡巴东草果场 Badong, Sanmeng, Lüchun, Yunnan	TDK1252 TDK1257	✓ ✓	
	云南绿春县平河乡 Pinghe, Lüchun, Yunnan	TDK2697 TDK2697A		✓ ✓
掌叶秋海棠×紫叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. purpureofolia</i>	云南大围山国家级自然保护区 Daweishan National Nature Reserve, Yunnan	TDK1303	✓	
掌叶秋海棠×倒鳞秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. reflexisquamosa</i>	云南绿春县三勐乡巴东草果场 Badong, Sanmeng, Lüchun, Yunnan	TDK1251	✓	
掌叶秋海棠×变色秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. versicolor</i>	云南麻栗坡县豆豉店 Douchidian, Malipo, Yunnan	TDK1374	✓	
掌叶秋海棠×长纤秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. longiciliata</i>	云南绿春县平河乡 Pinghe, Lüchun, Yunnan	TDK2689		✓
戴叶秋海棠×掌裂叶秋海棠 <i>B. limprichtii</i> × <i>B. pedatifida</i>	四川峨眉山 Mount Emei, Sichuan	TDK2984		✓
戴叶秋海棠×秀丽秋海棠 <i>B. limprichtii</i> × <i>B. pulchrifolia</i>	四川峨眉山 Mount Emei, Sichuan	TDK2976		✓
戴叶秋海棠×存疑种 <i>B. limprichtii</i> × <i>Be- gonia</i> sp.	四川峨眉山 Mount Emei, Sichuan	TDK2290	✓	✓
裂叶秋海棠×周裂秋海棠 <i>B. palmata</i> × <i>B. circumlobata</i>	福建尤溪县坂面镇青坑村 Qingkeng, Banmian, Youxi, Fujian	TDK2542		✓
	广东惠州罗浮山 Luofushan of Huizhou, Guangdong	FNF006		✓
裂叶秋海棠×掌叶秋海棠 <i>B. palmata</i> × <i>B. hemsleyana</i>	云南绿春县三勐乡巴东草果场 Badong, Sanmeng, Lüchun, Yunnan	TDK1255	✓	

表 1 (续) Table 1 (continued)

杂交居群可能亲本组合 Possible parents of natural hybrids	采集地 Location of collection	标本采集号 Voucher no.	分子鉴定 Molecular identification	基因组大小 Genome size
掌裂叶秋海棠×戴叶秋海棠 <i>B. pedatifida</i> × <i>B. limprichtii</i>	云南屏边县至河口县 Between Pingbian and Hekou, Yunnan	TDK1310	√	
	云南绿春县平河乡 Pinghe, Lüchun, Yunnan	TDK2677		√
	四川峨眉山 Mount Emei, Sichuan	TDK2747		√
勐养秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i> × <i>B. longifolia</i>	云南勐腊县望天树景区 Wangtianshu Resort of Mengla, Yunnan	TDK362	√	
多变秋海棠×瓣叶秋海棠 <i>B. variifolia</i> × <i>B. leprosa</i>	广西东兰县新烟村 Xinyan, Donglan, Guangxi	TDK1428	√	
变色秋海棠×掌叶秋海棠 <i>B. versicolor</i> × <i>B. hemsleyana</i>	云南大围山国家级自然保护区 Daweishan National Nature Reserve, Yunnan	TDK1299	√	
长毛秋海棠×变色秋海棠 <i>B. villifolia</i> × <i>B. versicolor</i>	云南麻栗坡县猛洞乡小坪寨 Xiaopingzhai, Mengdong, Malipo, Yunnan	TDK1348	√	
	云南麻栗坡县豆鼓店 Douchidian, Malipo, Yunnan	TDK1378	√	
长毛秋海棠×变色秋海棠(反向杂交) <i>B. villifolia</i> × <i>B. versicolor</i> (or reverse)	云南麻栗坡县猛洞乡小坪寨 Xiaopingzhai, Mengdong, Malipo, Yunnan	TDK1349	√	
文山秋海棠×大围山秋海棠 <i>B. wenshanensis</i> × <i>B. daweishanensis</i>	云南大围山国家级自然保护区 Daweishan National Nature Reserve, Yunnan	TDK1296	√	

亲本材料采集于杂种分布重叠区或邻近地区; *邻近中国的老挝杂种居群; √表示开展了分子或基因组大小分析。
The parental plant materials were collected from the overlapped or near distribution of hybrids; * hybrid population collected from Laos near China; √ indicated conduction of molecular and genome size analysis.

进行扩增。ITS序列的扩增体系为20 μL, 包括: 10 μL MasterMix (康为生物, 北京), 正反向引物(10 μM)各1.0 μL, 2 μL模板DNA (20 ng/μL)。扩增程序: 94℃预变性3 min, 94℃变性45 s, 55℃退火45 s, 72℃延伸45 s, 共35个循环; 72℃延伸5 min。叶绿体序列的扩增体系为20 μL, 包括: 4.0 μL 5 × Fast HiFidelity PCR buffer, 0.4 μL 20 × Fast PCR Enhancer, 正反向引物(10 μM)各1.0 μL, 0.4 μL Fast HiFidelity Polymerase (天根生物)。扩增程序: 94℃预变性2 min, 94℃变性15 s, 60℃退火10 s, 68℃延伸30 s, 共35个循环; 68℃延伸5 min。ITS和*ndhF-rpl32*片段扩增产物直接送上海迈浦生物科技有限公司测序。

使用SeqMan (DNASTar Inc., WI, USA)对核基因ITS和叶绿体基因*ndhF-rpl32*、*ndhA* intron片段分别进行比对, 然后用BioEdit进行人工校正, 使用MEGA分别分析两个片段在疑似杂交后代和亲本之间的序列差异。

1.3 杂种及亲本的基因组大小关系分析

实验选取13个自然杂种组合(表1)和8个人工杂种组合, 分别测定杂种与亲本的C值, 即单倍体基因组中的DNA总含量(bp)。实验流程为: 选取核提

取液→选取内参→制备核提取液→PI染色(Partec公司PI试剂盒, 现配现用)→染色3 h→BD AriaIII流式细胞仪测定荧光强度(电压290 V, 580 nm激发光, 低速上样, 计数细胞达到10,000停止, 每个样品重复3次)→流式分析软件获得数据→根据公式获得秋海棠C值。

流式细胞术测定结果需要避免各种可能导致误差的因素来保证较小的C值, $C < 3\%$ 表明结果非常可靠, $3\% < C < 5\%$ 基本可靠, 5%–8%可靠性较低, 当 $C > 8\%$ 后, 结果可靠性就不足, 需要予以舍弃。得出所测样品和标样准确的P1/P2峰值后即可依据Seker等(2003)方法计算出所测样品的2C值(Q, pg): $Q = R \times (E/S)$, 其中R为标样的2C值, E为待测样品的P1峰值, S为标样的P2峰值。C值 = 2C值/2。比较亲本和杂种C值的方法为: 将两亲本实际测量所得的C值之和的一半作为杂交后代的理论C值, 实际测量得到的杂交后代C值为测量值, 测量值与理论值的相对误差为: (测量值 – 理论值)/理论值 × 100%。

1.4 人工杂交实验

分别在福建尤溪县坂面镇青坑村湖美溪组的

野生秋海棠自然杂交区、上海辰山植物园和昆明植物园的温室, 对疑似杂种及其亲本开展正交、反交、回交以及杂种自交等, 结合坐果率、种子饱满度及种子萌发率等分析讨论杂交亲和力及杂种的自我繁殖能力, 最终以种子是否能萌发为标准判定杂交是否成功(+/-)。

1.5 昆虫传粉生物学实验

2016年9月选取福建尤溪县坂面镇青坑村湖美溪组沿着一条小溪分布的周裂秋海棠(*B. circumlobata*)和裂叶秋海棠及其杂种、上海辰山植物园矿坑花园附近露天栽培的秋海棠(*B. grandis*)为对象, 分别开展传粉生物学试验(9月2–4日, 9月17–21日), 连续多天对秋海棠的访花昆虫种类、访花时间、访花行为和目的等进行观察; 捕捉访花昆虫制成标本并照相后进行鉴定, 确定主要访花昆虫及其传粉特点。

1.6 杂交发生条件及动态预测

根据标本采集信息和野外实地考察, 分析总结自然杂交发生和杂种形成的必要条件, 并依据这些条件, 结合种类的实际分布及生境状况推测国产秋海棠未来可能发生新杂交组合的亲本及地点。

2 结果

2.1 中国秋海棠自然杂交发生频率及特点

通过比较全面的野外调查, 采集了大量标本(1,500余号)和分子材料(4,000多份), 共发现了23个新自然杂交组合(部分活体及生境照片见图1), 连同以前文献报道的8个“杂种”(Peng & Chen, 1991; 田代科, 1999^①; Peng & Sue, 2000; 向建英, 2001^②; Li et al, 2005; Peng & Ku, 2009; Peng et al, 2010), 目前国产秋海棠的自然“杂种”达到31个(不含藏南地区, 正反交按同种计), 自然杂交居群约50个(表2, 3), 涉及到5组(section) 29种(表3), 占当前已知种类的15% (按200种计算, 不含种下类群), 比例较高。其中, 杂交主要发生在扁果组(Sect. *Platycentrum*), 涉及到18种, 包括一待发表新种*Begonia* sp. nov.; 其次为东亚秋海棠组(Sect. *Diploclinium*), 有5种参与了杂交; 无翅组(Sect. *Sphenanthera*) 4种; 侧膜组(Sect. *Coelocentrum*)和棒果组(Sect. *Leprosae*)各1种,

分别为多变秋海棠(*B. variifolia*)和癞叶秋海棠(*B. leprosa*)。

物种间自然杂交发生的频率也较高(表4)。同3种及以上其他秋海棠发生自然杂交的有掌叶秋海棠(8种)、粗喙秋海棠(*B. longifolia*) (7种)、裂叶秋海棠(5种)、酸味秋海棠(3种)和长纤秋海棠(*B. longiciliata*) (3种), 其余均仅同1–2种发生杂交(表2, 3)。就发生自然杂交的地点来看, 裂叶秋海棠最多, 发现了16处, 包括台湾6处, 云南屏边1处、绿春2处, 广东信宜2处、惠州1处, 广西上思、防城港和武鸣各1处, 福建尤溪1处; 其次为粗喙秋海棠9处, 酸味秋海棠和掌叶秋海棠各7处, 变色秋海棠5处(表3)。发生自然杂交频率最高的几个种类具有分布广、花期长、花期重叠的同域分布种类多、偏热带分布、植株较高利于传粉等特点(表4)。例如裂叶秋海棠在整个秋海棠属中全球分布范围最广, 其次为粗喙秋海棠, 分布范围广增加了同其他秋海棠伴生、花期相遇从而发生杂交的可能性。在国内, 尽管秋海棠(*B. grandis*)的分布范围最广, 但仅发现其亚种全柱秋海棠(*B. grandis* subsp. *holostyla*)在云南永胜县相近两处同大理秋海棠(*B. taliensis*)发生了杂交(表1, 图1F), 主要原因在于该种同其他种类分布重叠概率少, 而且华中以北地区只有这一种分布。

综合野外考察和文献报道, 目前全国仅发现7个省区(含台湾)存在秋海棠属的自然杂种(表3, 图2), 以云南为最多, 包括20种, 31个居群, 除了丽江一个居群外, 其余全部位于云南南部。变色秋海棠×掌叶秋海棠发生4处, 酸味秋海棠×劬养秋海棠(*B. silletensis* subsp. *mengyangensis*)、酸味秋海棠×香花秋海棠的居群各3处。其中, 西双版纳自治州勐腊县就有10个自然杂交居群, 占云南省秋海棠自然杂交居群总数的近1/3; 屏边大围山国家级自然保护区发现7个杂交居群(表2), 这显然同该地的秋海棠种类丰富和重叠分布率高相关。其次是台湾, 有3个自然杂种, 7个居群(表2, 图2), 已分别作为武威秋海棠(Peng & Chen, 1991)、台北秋海棠(Peng & Sue, 2000)和钟氏秋海棠(Peng & Ku, 2009)发表(表2)。尽管广西的秋海棠种类很多, 仅次于云南, 但至今只发现3个自然杂交居群, 且个体数极少, 分别位于东兰县武篆乡、上思县十万大山和防城港市聪皇沟, 杂种种群数量还不及台湾, 这主要可能是因为广西以喀斯特地貌分布的种类居多, 而该区生境严重碎

① 田代科 (1999) 变色秋海棠的园艺学研究. 硕士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明.

② 向建英 (2001) 秋海棠属无翅组的保护生物学研究. 硕士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明.

图 1 中国秋海棠的主要自然杂种及其亲本形态比较

Fig. 1 Morphological characteristics comparison between natural hybrids and their parents in begonias native to China

A: 酸味秋海棠×勐养秋海棠: a. 杂种植株, b. 叶片形态比较(上: 酸味秋海棠; 中: 杂种; 下: 勐养秋海棠); B: 周裂秋海棠(a)×粗喙秋海棠(c)杂种(b); C: 周裂秋海棠×裂叶秋海棠杂种及其亲本叶片形态特征比较(a 正面, b 反面) (左: 周裂秋海棠, 右: 裂叶秋海棠, 下: 杂种); D: 大围山秋海棠×掌叶秋海棠: a. 杂种植株, b. 叶形比较(上: 掌叶秋海棠; 中: 杂种; 下: 大围山秋海棠); E: 厚叶秋海棠×粗喙秋海棠: a. 正交(左箭头所指: 粗喙秋海棠; 中: 杂种; 右: 厚叶秋海棠); b. 反交(上: 粗喙秋海棠; 下: 杂种); F: 全柱秋海棠×大理秋海棠: a. 亲本, b. 杂种, c. 叶片及花特征比较(上: 全柱秋海棠; 中: 杂种; 下: 大理秋海棠); G: 同一地点生长 2 个不同杂种群: a. 粗喙秋海棠(左上)×掌叶秋海棠(右上)杂种(左箭头所指)、掌叶秋海棠×长纤秋海棠杂种(右下), b. 掌叶秋海棠(左)×长纤秋海棠(右)叶片特征比较, 杂种(中)叶背颜色更深; H: 掌叶秋海棠×大裂秋海棠: a. 掌叶秋海棠(下箭头所指)、杂种(上箭头所指), b. 大裂秋海棠; I: 掌叶秋海棠×紫叶秋海棠: a. 杂种, b. 杂种(中)及亲本叶形比较(上: 掌叶秋海棠; 下: 紫叶秋海棠绿叶类型); J: 撕裂秋海棠及其亲本: a. 掌叶秋海棠, b. 撕裂秋海棠, c. 食用秋海棠; K: 掌叶秋海棠×裂叶秋海棠: a. 杂种植株, b. 叶形比较(上: 掌叶秋海棠; 中: 杂种; 下: 裂叶秋海棠); L: 戴叶秋海棠×掌裂叶秋海棠: a. 戴叶秋海棠及杂种(右上及箭头所指), b. 掌裂叶秋海棠(含反向杂交后代); M: 新种(右)×裂叶秋海棠杂种: 仅见 1 株小苗(箭头所指); N: 粗喙秋海棠(a)×裂叶秋海棠(c)杂种(b); O: 麻栗坡秋海棠(中)及其亲本掌叶秋海棠(左)、变色秋海棠(右)叶片形态比较, 正反交后代个体均可见; P: 倒鳞秋海棠×掌叶秋海棠: a. 杂种(上箭头所指)同母本倒鳞秋海棠(下箭头所指), b. 叶形比较(左: 倒鳞秋海棠; 左上: 掌叶秋海棠; 右下: 杂种); cde. 叶柄及茎被毛比较, 杂种 d 介于中间。除 B 中照片由谭运洪提供外, 其余由田代科提供。

A, *B. acetosella* × *B. silletensis* subsp. *mengyangensis*: a. hybrid plant, b. comparison of leaf morphology (top: *B. acetosella*; middle: hybrid; bottom: *B. silletensis* subsp. *mengyangensis*); B, Hybrid (b) of *B. circumlobata* (a) and *B. longifolia* (c); C, Leaf morphological comparison between hybrid (bottom) and its parental species, *B. circumlobata* (left) and *B. palmata* (right) (a. upper surface, b. back); D, *B. daweshanensis* × *B. hemsleyana*: a. hybrid plant, b. comparison of leaf morphology (top: *B. hemsleyana*; middle: hybrid; bottom: *B. daweshanensis*); E, *B. dryadis* × *B. longifolia*: a. *B. longifolia* (left arrow), hybrid (middle arrow), *B. dryadis* (right arrow); b. reversal cross: *B. longifolia* (mother plant, upper) and hybrid (lower); F, *B. grandis* subsp. *holostyla* (a: right) × *B. taliensis* (a: left): b. hybrid; c. leaf and floral morphological comparison (top: *B. grandis* subsp. *holostyla*; middle: hybrid; bottom: *B. taliensis*); G, Two hybrids pooled: a. *B. longifolia* (upper left) × *B. hemsleyana* (upper right), hybrid (arrow), *B. hemsleyana* (upper) × *B. longiciliata* (lower); b. Leaf morphological comparison between hybrid (middle, deeper color in leaf back) and its parents, *B. hemsleyana* (left) × *B. longiciliata* (right); H, Hybrid (a: upper arrow) between *B. hemsleyana* (a: lower arrow) and *B. macrotoma* (b); I, *B. hemsleyana* (b: top) × *B. purpureofolia* (b: bottom): a. hybrid; b. leaf morphological comparison (middle: hybrid); J, *B. lacerata* (b. hybrid origin) and its tentative parents, *B. hemsleyana* (a) and *B. edulis* (c); K, *B. hemsleyana* (b: top) × *B. palmata* (b: bottom): a. hybrid; b. leaf morphological comparison (middle: hybrid); L, Hybrid (arrow) between *B. limprichtii* (a: larger patch) × *B. pedatifida* (b, hybrids also seen from reversal cross); M, Hybrid (arrow) with only one young plant seen between *Begonia* sp. nov. (right) and *B. palmata* nearby; N, Hybrid (b) between *B. longifolia* (a) and *B. palmata* (c); O, *B. malipoensis* (hybrid origin: middle) and its parents, *B. hemsleyana* (left) and *B. versicolor* (right): including two direction cross; P, *B. reflexisquamosa* × *B. hemsleyana*: a. hybrid (upper arrow) nested with its mother plant (*B. reflexisquamosa*: lower arrow); b. leaf morphological comparison (left: *B. reflexisquamosa*; upper left: *B. hemsleyana*; lower right: hybrid); cde. intermediate hair characteristics showing on petiole or stems of hybrid (middle). All the photos were provided by Daiké Tian, except of Fig. 1B by Yunhong Tan.

表 2 已发现的中国秋海棠自然杂交组合(正反交同组)

Table 2 Natural hybrids (crosses) in begonias native to China (the reciprocal crosses considered as same hybrid)

杂种数 Hybrid no.	自然杂种或组合(母本×父本) Natural hybrid (♀×♂)	杂种产地及居群数 Location and number of hybrid populations	发现(发表)时间 Time discovered (published)
1	短萼秋海棠(多变秋海棠×瓣叶秋海棠) <i>B. ×breviscapa</i> (<i>B. variifolia</i> × <i>B. leprosa</i>)	广西东兰 1 处 Guangxi: Donglan 1	(Peng et al, 2010)
2	武威秋海棠(裂叶秋海棠×台湾秋海棠) <i>B. ×buimontana</i> (<i>B. palmata</i> × <i>B. taiwaniana</i>)	台湾屏东 2、高雄 1、嘉义 1 Taiwan: Pingdong 2, Gaoxiong 1, Jiayi 1	(Peng & Chen, 1991)
3	钟氏秋海棠(裂叶秋海棠×粗喙秋海棠) <i>B. ×chungii</i> (<i>B. palmata</i> × <i>B. longifolia</i>)	台湾南投 2 Taiwan: Nantou 2	(Peng & Ku, 2009)
4	台北秋海棠(水鸭脚×粗喙秋海棠) <i>B. ×taipeiensis</i> (<i>B. formosana</i> × <i>B. longifolia</i>)	台湾台北 2 Taiwan: Taipei 2	(Peng & Sue, 2000)
5	玉柄秋海棠×掌裂叶秋海棠 <i>B. rubinea</i> × <i>B. pedatifida</i>	贵州习水 1 Guizhou: Xishui 1	(Li et al, 2005)
6	酸味秋海棠×勐养秋海棠 <i>B. acetosella</i> × <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	云南勐腊 3 Yunnan: Mengla 3	1997, 2012, 2015
7	歪叶秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. augustinei</i> × <i>B. longifolia</i>	云南勐腊 1 Yunnan: Mengla 1	2015
8	周裂秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. circumlobata</i> × <i>B. longifolia</i>	广西那坡 1 Guangxi: Napo 1	2015
9	周裂秋海棠×裂叶秋海棠 <i>B. circumlobata</i> × <i>B. palmata</i>	广东信宜 2、惠州 1; 福建尤溪 1 Guangdong: Xinyi 2, Huizhou 1; Fujian: Youxi 1	2014
10	大围山秋海棠×掌叶秋海棠 <i>B. daweshanensis</i> × <i>B. hemsleyana</i>	云南屏边 1 Yunnan: Pingbian 1	2014
11	厚叶秋海棠×酸味秋海棠 <i>B. dryadis</i> × <i>B. acetosella</i>	云南勐腊 1 Yunnan: Mengla 1	2012
12	厚叶秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. dryadis</i> × <i>B. longifolia</i>	云南勐腊 1 Yunnan: Mengla 1	2012
13	全柱秋海棠×大理秋海棠 <i>B. grandis</i> subsp. <i>holostyla</i> × <i>B. taliensis</i>	云南永胜 2 Yunnan: Yongsheng 2	2014
14	香花秋海棠×酸味秋海棠 <i>B. handelii</i> × <i>B. acetosella</i>	云南勐腊 2、澜沧 1、临沧 1 Yunnan: Mengla 2, Lancang 1, Lincang 1	1997, 2012, 2015
15	掌叶秋海棠×食用秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. edulis</i>	云南屏边 1 Yunnan: Pingbian 1	1939*
16	掌叶秋海棠×长纤秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. longiciliata</i>	云南绿春 1 Yunnan: Lüchun 1	2015
17	掌叶秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. longifolia</i>	云南绿春 1 Yunnan: Lüchun 1	2015
18	掌叶秋海棠×大裂秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. macrotoma</i>	云南绿春 1 Yunnan: Lüchun 1	2012
19	掌叶秋海棠×裂叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. palmata</i>	云南绿春 2 Yunnan: Lüchun 2	2013, 2015
20	掌叶秋海棠×紫叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. purpureofolia</i>	云南屏边 1 Yunnan: Pingbian 1	2012
21	掌叶秋海棠×倒鳞秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. reflexisquamosa</i>	云南绿春 1 Yunnan: Lüchun 1	2013
22	戴叶秋海棠×掌裂叶秋海棠 <i>B. limprichtii</i> × <i>B. pedatifida</i>	四川峨眉山 2 Sichuan: Mount Emei 2	2014, 2016, 2017
23	戴叶秋海棠×秀丽秋海棠 <i>B. limprichtii</i> × <i>B. pulchrifolia</i>	四川峨眉山 1 Sichuan: Mount Emei 1	2016
24	长纤秋海棠×食用秋海棠 <i>B. longiciliata</i> × <i>B. edulis</i>	云南勐腊西双版纳热带植物园 1 Yunnan: XSBN Tropical Botanical Garden 1	2015
25	长纤秋海棠×厚叶秋海棠 <i>B. longiciliata</i> × <i>B. dryadis</i>	云南勐腊西双版纳热带植物园 1 Yunnan: XSBN Tropical Botanical Garden 1	2015
26	粗喙秋海棠×裂叶秋海棠 <i>B. longifolia</i> × <i>B. palmata</i>	广西上思 1、武鸣 1 Guangxi: Shangsi 1, Wuming 1	2014, 2016
27	粗喙秋海棠×勐养秋海棠 <i>B. longifolia</i> × <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	西藏墨脱 1 Tibet: Motuo 1	2012 (存疑 Possible)
28	新种×裂叶秋海棠 <i>Begonia</i> sp. nov. × <i>B. palmata</i>	广西防城港 1 Guangxi: Fangchenggang 1	2013
29	变色秋海棠×掌叶秋海棠 <i>B. versicolor</i> × <i>B. hemsleyana</i>	云南屏边 3、麻栗坡 2 Yunnan: Pingbian 3, Malipo 2	1996
30	变色秋海棠×长毛秋海棠 <i>B. versicolor</i> × <i>B. villifolia</i>	云南麻栗坡 2 Yunnan: Malipo 2	1997
31	文山秋海棠×大围山秋海棠 <i>B. wenshanensis</i> × <i>B. daweshanensis</i>	云南屏边 1 Yunnan: Pingbian 1	2014

* *Begonia lacerata* 于 1939 年发表, 但是, 基于我们后来的调查判断, 该种极可能为掌叶秋海棠和食用秋海棠的杂种。

Begonia lacerata was published in 1939, but it should be a hybrid between *B. hemsleyana* and *B. edulis* based on our later investigation.

表 3 中国秋海棠的自然杂交发生种类及频率
Table 3 Species and occurrence frequency of natural hybridization in Chinese begonias

编号 No.	种名 Species name	组名 Section	自然杂交发生地点及杂交居群数 Occurrence location and population number
1	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	无翅组 Sect. <i>Sphenanthera</i>	云南勐腊 4、澜沧 1、临沧 1、绿春 1 Yunnan: Mengla 4, Lancang 1, Lincang 1, Lüchun 1
2	歪叶秋海棠 <i>B. augustinei</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南勐海 1 Yunnan: Menghai 1
3	周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	广东信宜 1、惠州 1; 广西那坡 1; 福建尤溪 1 Guangdong: Xinyi 1, Huizhou 1; Guangxi: Napo 1; Fujian: Youxi 1
4	厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南勐腊 3 Yunnan: Mengla 3
5	食用秋海棠 <i>B. edulis</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南勐腊 1、屏边 1 Yunnan: Mengla 1, Pingbian 1
6	水鸭脚 <i>B. formosana</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	台湾 1 Taiwan: 1
7	全柱秋海棠 <i>B. grandis</i> subsp. <i>holostyla</i>	东亚秋海棠组 Sect. <i>Diploclinium</i>	云南永胜 1 Yunnan: Yongsheng 1
8	香花秋海棠 <i>B. handelii</i>	无翅组 Sect. <i>Sphenanthera</i>	云南勐腊 2、澜沧 1、临沧 1 Yunnan: Mengla 2, Lancang 1, Lincang 1
9	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南屏边 5、绿春 2、麻栗坡 2 Yunnan: Pingbian 5, Lüchun 2, Malipo 2
10	癩叶秋海棠 <i>B. leprosa</i>	棒果组 Sect. <i>Leprosae</i>	广西东兰 1 Guangxi: Donglan 1
11	戴叶秋海棠 <i>B. limprichtii</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	四川峨眉山 2 Sichuan: Mount Emei 2
12	长纤秋海棠 <i>B. longiciliata</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南绿春 1、勐腊 1 Yunnan: Lüchun 1, Mengla 1
13	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	东亚秋海棠组 Sect. <i>Diploclinium</i>	云南勐腊 2、绿春 2; 广西那坡 1、上思 1; 台湾 2; 西藏墨脱 1 Yunnan: Mengla 2, Lüchun 2; Guangxi: Napo 1, Shangsi 1; Taiwan: 2; Tibet: Motuo 1
14	大裂秋海棠 <i>B. macrotoma</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南绿春 2 Yunnan: Lüchun 2
15	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	台湾 6; 云南绿春 2、屏边 1; 广东信宜 2、惠州 1; 广西上思 1、防城港 1、武鸣 1; 福建尤溪 1 Taiwan: 6; Yunnan: Lüchun 2, Pingbian 1; Guangdong: Xinyi 2, Huizhou 1; Guangxi: Shangsi 1, Fangchenggang 1, Wuming 1; Fujian: Youxi 1
16	掌裂秋海棠 <i>B. pedatifida</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	四川峨眉山 2 Sichuan: Mount Emei 2
17	秀丽秋海棠 <i>B. pulchrifolia</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	四川峨眉山 1 Sichuan: Mount Emei 1
18	紫叶秋海棠 <i>B. purpureofolia</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南屏边 1 Yunnan: Pingbian 1
19	倒鳞秋海棠 <i>B. reflexsquamosa</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南绿春 2 Yunnan: Lüchun 2
20	玉柄秋海棠 <i>B. rubinea</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	贵州习水 1 Guizhou: Xishui 1
21	厚壁秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>silletensis</i>	无翅组 Sect. <i>Sphenanthera</i>	西藏墨脱 1 Tibet: Motuo 1
22	勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	无翅组 Sect. <i>Sphenanthera</i>	云南勐腊 4 Yunnan: Mengla 4
23	台湾秋海棠 <i>B. taiwaniana</i>	东亚秋海棠组 Sect. <i>Diploclinium</i>	台湾 1 Taiwan: 1
24	大理秋海棠 <i>B. taliensis</i>	东亚秋海棠组 Sect. <i>Diploclinium</i>	云南永胜 1 Yunnan: Yongsheng 1
25	多变秋海棠 <i>B. variifolia</i>	侧膜组 Sect. <i>Coelocentrum</i>	广西东兰 1 Guangxi: Donglan 1
26	变色秋海棠 <i>B. versicolor</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南屏边 3、麻栗坡 2 Yunnan: Pingbian 3, Malipo 2
27	长毛秋海棠 <i>B. villifolia</i>	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	云南麻栗坡 2 Yunnan: Malipo 2
28	文山秋海棠 <i>B. wenshanensis</i>	东亚秋海棠组 Sect. <i>Diploclinium</i>	云南屏边 2、文山 1 (疑似) Yunnan: Pingbian 2, Wenshan 1 (possible)
29	新种(待发表) <i>Begonia</i> sp. nov.	扁果组 Sect. <i>Platycentrum</i>	广西防城港 1 Guangxi: Fangchenggang 1

片化, 重叠分布情况少, 自然杂交机会较少。贵州仅发现1处。由于对西藏考察不系统, 西藏的杂交居群应该不止1处(Morris, 2017)。海南产秋海棠种类约11种, 调查尚未发现自然杂交, 这可能不仅同该省的种类数量相对较少、分布重叠概率低、居群个体少(如粗喙秋海棠、香花秋海棠、裂叶秋海棠等)有

关, 而且与大量种植橡胶等作物对秋海棠的栖息地造成破坏也有一定关系。从杂交发生的分布范围来看, 裂叶秋海棠参与自然杂交发生的范围最广, 包括云南、广西、广东、福建和台湾均已发现; 其次是粗喙秋海棠, 自然杂交发生省区为云南、广西和台湾(表3, 4)。

表 4 中国秋海棠自然杂交发生频率最高的种类

Table 4 Species with the highest frequency of natural cross in Chinese native begonias

种名 Species name	参与杂交种类及数量 Species involved in natural cross	杂交发生地点 Location of hybridization occurrence	杂交发生频率高的理由 Reasons for high frequency of natural hybridization
掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	8 食用秋海棠 <i>B. edulis</i> 粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i> 大裂秋海棠 <i>B. macrotoma</i> 裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i> 紫叶秋海棠 <i>B. purpureofolia</i> 倒鳞秋海棠 <i>B. reflexiquamosa</i> 长纤秋海棠 <i>B. longiciliata</i> 变色秋海棠 <i>B. versicolor</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan 云南绿春 Lüchun, Yunnan 云南绿春 Lüchun, Yunnan 云南绿春 Lüchun, Yunnan 云南屏边 Pingbian, Yunnan 云南绿春 Lüchun, Yunnan 云南绿春 Lüchun, Yunnan 云南屏边、麻栗坡 Pingbian and Malipo, Yunnan	(1)云南、广西南部局部分布较广的种类, 所在分布区为国产秋海棠分布比较集中的地区, 种类多, 重叠概率大; (2)花期较长 6-11 月; (3)植株较高: 为直立茎类, 利于昆虫传粉。 (1) Widely distributed with higher chance of habitat overlapping in some regions of Yunnan and Guangxi provinces with rich begonia species; (2) Long flowering time from June to November; (3) Relatively taller plants benefiting visiting of pollinators.
粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	7 歪叶秋海棠 <i>B. augustinei</i> 周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i> 厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i> 水鸭脚 <i>B. formosana</i> 掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> 裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i> 厚壁秋海棠 <i>B. silletensis</i>	云南勐腊 Mengla, Yunnan 广西那坡 Napo, Guangxi 云南勐腊 Mengla, Yunnan 台湾 Taiwan 云南绿春 Lüchun, Yunnan 台湾、云南绿春、广西上思 Taiwan; Lüchun, Yunnan; Shangsi, Guangxi 西藏墨脱 Motuo, Tibet	(1)分布范围广, 为该属跨国分布最广种类之一, 仅次于裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i> ; (2)花期长: 5-12 月; (3)植株高: 为直立茎、亚灌木类, 利于昆虫传粉。 (1) The second most widely distributed species only next to <i>B. palmata</i> ; (2) Long flowering time from May to December; (3) Relatively taller subshrub benefiting pollinator visiting.
裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	5 台湾秋海棠 <i>B. taiwaniana</i> 粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i> 周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i> 掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> 新种 <i>Begonia</i> sp. nov.	台湾 Taiwan 台湾、广西上思 Taiwan; Shangsi, Guangxi 广东信宜、惠州; 福建尤溪 Xinyi, Huizhou and Guangdong; Youxi, Fujian 云南绿春 Lüchun, Yunnan 广西防城港 Fangchenggang, Guangxi	(1)分布范围最广, 为该属在国内和跨国分布最广种类; (2)该种适应性强, 居群多、范围及密度大、个体数多, 因此, 同其他种类重叠分布频率高; (3)花期长: 5-12 月; (4)植株较高: 为直立茎类, 利于昆虫传粉。 (1) The most widely distributed species in <i>Begonia</i> ; (2) High adaptation to environment, populations are large in number and usually in size and high density resulting in high frequency of habitat overlapping with other species; (3) Long flowering time from May to December; (4) Relatively taller plants benefiting pollinator visiting.
酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	3 厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i> 香花秋海棠 <i>B. handelii</i> 勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	云南勐腊 Mengla, Yunnan 云南勐腊、澜沧、临沧 Mengla, Lancang and Lincang, Yunnan 云南勐腊 Mengla, Yunnan	(1)分布范围相对窄, 限于西双版纳州及邻近地区, 但常同本组的香花秋海棠、勐养秋海棠和扁果组的厚叶秋海棠伴生; (2)为直立茎类、植株高, 利于昆虫传粉; (3)同属组花具有香味, 有利于吸引昆虫传粉。 (1) Narrowly distributed but frequently overlapped with habitats of other species (<i>B. handelii</i> , <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>) in the same section and <i>B. dryadis</i> ; (2) Shrub-like plants erect and tall to benefit pollinator visiting; (3) Flowers with strong fragrance to facilitate attracting pollinators.
长纤秋海棠 <i>B. longiciliata</i>	3 掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> 食用秋海棠 <i>B. edulis</i> 厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	云南绿春 Lüchun, Yunnan 云南勐腊西双版纳热带植物园 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Mengla, Yunnan 云南勐腊西双版纳热带植物园 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Mengla, Yunnan	(1)分布范围相对狭窄, 限于云南绿春、江城等中越边境地区, 但该地区种类相对丰富; (2)西双版纳热带植物园栽培多种于热带雨林, 导致自然杂交。 (1) Narrowly distributed but frequently overlapped with relatively rich species in habitat in the border regions between Lüchun and Jiangcheng of Yunnan, China and Vietnam; (2) Natural cross also occurred in <i>ex situ</i> conservation site under the tropical rain forest of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden.

图2 中国秋海棠自然杂交发生频率及分布式样(实心点: 杂交居群)(藏南地区杂种未列入)

Fig. 2 Occurrence and distribution pattern of natural hybridization of begonias in China (solid dots: hybrid populations not including the hybrids in South Tibet)

2.2 中国秋海棠自然杂种及亲本的形态鉴定

由于国产秋海棠属的自然杂种个体以 F_1 代多为, 从形态特征上同其亲本容易区分(图1)。杂种的形态特征往往介于亲本之间, 包括植株大小、叶片形态及大小、被毛、花及果实特征等。例如: 变色秋海棠为根茎类、无地上茎、叶片颜色和斑纹变化大、无裂、被毛多, 掌叶秋海棠有明显地上茎、复叶、叶片被毛少, 二者的杂交后代有较短直立茎, 叶片深或浅裂、被毛较多、叶片颜色及斑纹出现较多变化^①(图1O); 在云南西双版纳自然保护区多处发现酸味秋海棠和勐养秋海棠的杂交个体, 均有明显地上茎, 但较有直立茎的亲本酸味秋海棠要短, 叶片大小居二者之间(图1A), 其余多数特征也介于二亲本之间。秋海棠属自然杂种中也有个别性状相对亲本而言得到强化, 体现出“杂种优势”, 如掌叶秋海棠同长纤秋海棠发生杂交, 后代中一些个体的叶片背面颜色更深(图1G-b)。不同组间杂交, 杂种子房室数、果实及果翅形态也常介于亲本之间, 如厚叶秋海棠(*B. dryadis*)为2室扁果组, 粗喙秋海棠为3室东亚秋海棠组, 其杂交后代子房兼有2室和3室, 果翅很短(图1E, 子房解剖图略)。国产秋海棠自然杂种表现出亲本的中间性状这一特点已在其他学者和我们以前的研究报道中提及(Peng & Chen, 1991; Peng & Sue, 2000; Peng & Ku, 2009; Li et al, 2015)。

① 田代科 (1999) 变色秋海棠的园艺学研究。硕士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明。

但是个别情况下, 由于双亲自身的某些形态特征差异相对较小或某个性状(如叶形)变异幅度大, 杂种个体的某一个或多个性状同亲本十分接近, 难以区分, 如分别在广东信宜大雾山、惠州罗浮山及福建尤溪坂面镇发现的周裂秋海棠和裂叶秋海棠的杂交后代, 植株及叶片等形态同亲本一些个体很像, 如不通过综合形态仔细辨认, 容易被混淆(图1C)。

2.3 中国秋海棠自然杂种及亲本的分子鉴定

使用核基因ITS和叶绿体基因 $ndhF-rpl32$ 、 $ndhA$ intron片段对“疑似自然杂种”进行鉴定。选取18组28份材料进行分析, 共有18份可以通过ITS序列确定其自然杂交后代的身份, 其余10份未能确定(表5)。在确定杂交后代身份的18份材料中, 共有10份可以通过筛选出来的叶绿体基因片段确定杂交后代的父母本, 其余8份材料两亲本的叶绿体基因片段一样, 无法确定父母本。在可以确认父母本身份的10份杂交后代材料中, 除广东惠州罗浮山的杂交后代为双向杂交外, 其余均为单向发生的杂交事件。利用ITS和叶绿体基因 $ndhF-rpl32$ 、 $ndhA$ intron片段均无法确认身份的有7份, 需要后续进一步分析, 也说明该方法通用性还不够。因为除了极个别杂种居群因外形特征同亲本十分接近可能导致错误取材外, 其余疑似杂种完全可以通过综合形态学等特点判定其杂种身份。

2.4 杂种及其亲本的基因组大小相关性分析

利用流式细胞仪对13个自然杂种组合和8个人工杂种组合进行基因组大小测定, 测定结果如表6所示。理论上, 杂交后代是父本与母本的杂交产物, 遗传物质应该一半来自父本, 一半来自母本, 所以杂交后代的基因组大小应该为父本与母本基因组大小之和的一半, 但实际情况却往往有所偏差(表6)。我们发现大部分相对误差小于10%, 仅TDK 2984、B9、B11和E8的杂交后代C值的测量值与理论值的相对误差分别为19.45%、10.24%、12.14%和15.03%, 大于10%。杂交后代C值大部分等于或接近双亲之和的一半, 从侧面反映了上述杂交组合的准确性。相对亲本而言, 测量值与理论值相对误差较大的4个杂交组合, 其基因组并没有发生倍性改变, 因此, 不排除因染色体重复、重组或缺失事件导致基因组显著增大或减少。尽管以往没有研究涉及秋海棠杂种同亲本基因组大小的关系, 但在其他植物类群的研究报道中, 自然杂种的基因组大小除了大

表 5 利用核基因 ITS 和叶绿体基因序列鉴别中国秋海棠的杂种及疑似亲本结果
Table 5 Identification of Chinese native begonia hybrids and their parents by ITS and chloroplast genes

标本采集号 Voucher no.	ITS	叶绿体基因 Chloroplast genes	标本采集号 Voucher no.	ITS	叶绿体基因 Chloroplast genes
TDK244	√	√	TDK1296	×	×
TDK264	√	√	TDK1299	√	√
TDK354	×	×	TDK1303	√	×
TDK358	×	×	TDK1306	√	×
TDK362	√	√	TDK1310	×	√
TDK368	×	×	TDK1348	×	×
TDK396	√	√	TDK1349	×	×
TDK868	√	×	TDK1374	√	√
TDK870	√	×	TDK1378	×	√
TDK873	√	×	TDK1428	×	√
TDK1251	√	√	TDK2064	√	√
TDK1252	√	×	TDK2213	×	√
TDK1255	√	×	TDK2290	×	×
TDK1257	√	×	ZPS001	√	√

标本采集号杂种及其亲本相关信息见表 1。√ 表示成功鉴定, × 表示无法鉴定。
Detailed information on voucher-number related hybrids and their parents showed in Table 1. √ indicated success of identification, × indicated failure of identification.

体介于两个亲本之间, 也有杂种居群间基因组变化较大的报道, 如向日葵属(*Helianthus*) (Baack et al, 2005)、水仙属(*Narcissus*) (Marques et al, 2012)和水马齿属(*Callitriche*) (Prancl et al, 2014)。因此, 基因组大小虽然能初步判断亲本及杂交后代的关系, 但要准确判断杂种及疑似亲本的身份, 还必须借助形态、分子证据以及人工重复自然杂交试验来验证。

2.5 人工杂交验证自然杂种及疑似亲本

我们自1999年来先后在昆明植物园和上海辰山植物园的栽培大棚或温室内、福建尤溪县坂面镇青坑村的野生秋海棠自然杂交带等地, 对已发现的自然杂种开展了人工重复自然杂交过程试验(表7), 对部分自然杂交后代开展自交、杂种亲本间重复杂交、回交等, 并结合原有报道数据(Peng & Sue, 2000; Peng & Ku, 2009)统计可知: 基于种子是否饱满并萌发判定, 杂种亲本间双向交配杂交绝大多数成功, 仅少数只能单向交配成功(如以粗喙秋海棠为母本、水鸭脚(*B. formosana*)为父本杂交不成功), 而杂种自交、同亲本交配成功率低(表7)。结合形态特征推断, 国产秋海棠的自然杂交后代通常是F₁代个体, 这在人工杂交试验中得到支持。人工杂交F₁代植株同野外发现的自然杂交个体在形态上几乎没有区别, 从而可确定杂种及其亲本的身份。国产秋海棠

属植物的杂交高度亲和性得到李景秀等(2013)的研究证实: 通过对109个组合(含部分国外种及品种)开展人工杂交, 发现云南秋海棠属下组内、组间及不同根茎类型种类对有性杂交均无显著差异, 其亲和力强、可育性高, 可在属内广泛进行远缘杂交, 但同国外种或品种的杂交亲和性很低。这充分说明, 只要花期相遇、分布相近, 国产秋海棠属种类间易发生自然杂交。

2.6 中国秋海棠的主要访花昆虫及传粉特点

对上海辰山植物园露天栽培的秋海棠进行传粉观察。在2015年9月底, 昆虫访花高峰为8:00–10:00和12:00–14:00, 6:00之前和18:00之后无昆虫访花(图3)。主要访花昆虫有6种, 按访花频率高低依次为: 黑带食蚜蝇(*Episyrphus balteatus*)、绿条无垫蜂(*Amegilla zonata*)、粗额淡脉隧蜂(*Lasioglossum pallilomum*)、圆斑黄食蚜蝇(*Xanthandrus comtus*)、中华蜜蜂(*Apis cerana*)和淡脉隧蜂属一种(*Lasioglossum* sp.)。其中, 访花频率最高的黑带食蚜蝇平均每天实际观察时段访花近80次; 淡脉隧蜂属的一种访花频率最低, 平均每天仅6次。主要访花昆虫访花频率虽高, 但访问雌花的次数很少, 仅为访问雄花次数的1/5–1/20, 只有淡脉隧蜂属一种访问雌雄花的概率近似相等。9月初福建尤溪坂面镇自然杂交

表 6 中国秋海棠的自然杂种、人工杂交后代与其亲本的 C 值关系
Table 6 The relationship of C-values between hybrids and their parents in Chinese begonia species

杂种采集号 Collect. no. of hybrid	母本 Mother species		父本 Father species		2C 值 2C value				相对误差 Relative error (%)
	采集号 Collect. no.	物种 Species	采集号 Collect. no.	物种 Species	母本 Mother species	父本 Father species	杂种理论 Theoretical of hybrid	杂种实测 Measured of hybrid	
TDK354	TDK355	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	TDK2645	勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	1.098	1.116	1.107	1.109	0.22
TDK368	TDK366	厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	TDK434	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	1.204	1.122	1.163	1.263	8.59
TDK747	TDK355	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	TDK2645	勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	1.098	1.116	1.107	1.136	2.66
TDK2213	TDK2212	全柱秋海棠 <i>B. grandis</i> subsp. <i>holostyla</i>	TDK2214	大理秋海棠 <i>B. taliensis</i>	1.077	1.252	1.165	1.206	3.58
TDK2542	TDK2537	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	TDK1795	周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i>	0.993	0.999	0.996	1.006	1.08
TDK2677	TDK2669	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	TDK2696	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	0.926	1.043	0.985	0.901	8.48
TDK2689	TDK2696	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	TDK1283	长纤秋海棠 <i>B. longiciliata</i>	1.043	1.053	1.048	1.040	0.75
TDK2697	TDK2696	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	TDK2669	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	1.043	0.926	0.985	0.891	9.50
TDK2747	TDK1924	掌裂叶秋海棠 <i>B. pedatifida</i>	TDK2250	戴叶秋海棠 <i>B. limprichtii</i>	0.878	0.938	0.908	0.965	6.23
TDK2697A	TDK2696	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	TDK2669	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	1.043	0.926	0.985	0.940	4.49
TDK2976	TDK2983	戴叶秋海棠 <i>B. limprichtii</i>	TDK2973	秀丽秋海棠 <i>B. pulchrifolia</i>	0.967	0.984	0.976	0.916	6.15
TDK2984	TDK2983	戴叶秋海棠 <i>B. limprichtii</i>	TDK2981	掌裂叶秋海棠 <i>B. pedatifida</i>	0.967	1.285	1.126	1.345	19.45
FNF006	FNF005	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	TDK1795	周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i>	0.959	0.999	0.979	0.980	0.14
B7*	B040-A	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	177	多毛秋海棠 <i>B. polytricha</i>	0.933	0.836	0.908	0.909	0.11
B9*	B040-A	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	180	勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	0.933	1.116	0.979	1.079	10.24
B10*	B040-A	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	177	多毛秋海棠 <i>B. polytricha</i>	0.933	0.836	0.908	0.932	2.64
B11*	278-C	花叶秋海棠 <i>B. cathayana</i>	180	勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	0.970	1.116	1.006	1.128	12.14
C4*	B040-A	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	B022	秋海棠新种 <i>Begonia</i> sp. nov.	0.933	0.908	0.926	0.889	4.00
E5*	278-B	花叶秋海棠 <i>B. cathayana</i>	226	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	0.970	1.105	1.003	1.103	9.89
E7*	B040-A	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	226	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	0.933	1.105	0.976	1.047	7.36
E8*	B040-A	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	227	厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	0.933	1.204	1.001	1.151	15.03

*表示人工杂交获得杂种。 *indicated artificial hybrids.

表 7 人工杂交实验验证中国秋海棠的自然杂交
Table 7 Assessment of natural hybridization by artificial crossing in Chinese native begonia species

杂种组合 Hybrid	母本 Mother plant (♀)	父本 Father plant (♂)	是否成功(+/-) Success + /failure -
1	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	香花秋海棠 <i>B. handelii</i>	+
	香花秋海棠 <i>B. handelii</i>	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	+
2	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	+
	勐养秋海棠 <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	+
	酸味秋海棠×勐养秋海棠 <i>B. acetosella</i> × <i>B. silletensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	酸味秋海棠×勐养秋海棠 <i>B. acetosella</i> × <i>B. sil-</i> <i>letensis</i> subsp. <i>mengyangensis</i>	-
	圆果秋海棠(=粗喙秋海棠) <i>B. aptera</i> (= <i>B. longifolia</i>)	水鸭脚 <i>B. formosana</i>	-
3*	水鸭脚 <i>B. formosana</i>	圆果秋海棠 <i>B. aptera</i>	+
	水鸭脚 <i>B. formosana</i>	台北秋海棠 <i>B. ×taipeiensis</i> (<i>B. formosana</i> × <i>B.</i> <i>aptera</i>)	-
	圆果秋海棠 <i>B. aptera</i>	台北秋海棠 <i>B. ×taipeiensis</i>	-
	台北秋海棠 <i>B. ×taipeiensis</i>	台北秋海棠 <i>B. ×taipeiensis</i>	-
4	周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	+
	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i>	+
	周裂秋海棠×裂叶秋海棠 <i>B. circumlobata</i> × <i>B. palmata</i>	周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i>	-
	周裂秋海棠×裂叶秋海棠 <i>B. circumlobata</i> × <i>B. palmata</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	-
5	厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	+
	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	+
	厚叶秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. dryadis</i> × <i>B. longifolia</i>	厚叶秋海棠×粗喙秋海棠 <i>B. dryadis</i> × <i>B. longifolia</i>	-
6	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	变色秋海棠 <i>B. versicolor</i>	+
	变色秋海棠 <i>B. versicolor</i>	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	+
	麻栗坡秋海棠 <i>B. ×malipoensis</i> (<i>B. hemsleyana</i> × <i>B.</i> <i>versicolor</i>)	麻栗坡秋海棠 <i>B. ×malipoensis</i>	-
7	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	大裂秋海棠 <i>B. macrotoma</i>	+
	掌叶秋海棠×大裂秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B. macro-</i> <i>toma</i>	掌叶秋海棠×大裂秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> × <i>B.</i> <i>macrotoma</i>	+
8*	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	+
	钟氏秋海棠 <i>B. ×chungii</i> (<i>B. longifolia</i> × <i>B. plamata</i>)	钟氏秋海棠 <i>B. ×chungii</i>	-

杂交是否成功(+/-)以种子是否饱满及萌发判定, *为已经发表数据。
Success or failure in artificial cross was based on seeds and germination, *published data (Peng & Ku, 2009; Peng & Sue, 2000).

图 3 连续三天不同时间段内上海辰山植物园秋海棠的主要访花昆虫的访花频率(次数)
Fig. 3 Frequency of major pollinators to visit flowers of *B. grandis* in Shanghai Chenshan Botanical Garden in different periods in 3 days

区的访花昆虫种类和访花行为同上海辰山植物园露天栽培秋海棠的观察结果大体类似, 但因为实际观察时间稍短, 加上部分时间段下雨, 影响了统计数据的质量(数据略)。

蜜蜂通常是很多开花植物的高效传粉者, 但我们发现中华蜜蜂对秋海棠的传粉贡献极低, 因为它们不但访问花次数偏低, 而且通常只访问雄花且停留时间长, 其目的是采集花粉; 相反很少接触雌花, 即使偶尔接触, 时间也极短。这一情况在2014年9月观察四川都江堰风景区蜜蜂访问秋海棠花的情况时得到证实: 蜜蜂访问雌花并非带有目的性, 而极可能是偶尔错把雌花当作雄花的结果, 因为蜜蜂

在即将接触或刚接触雌花柱头后就马上飞离, 显然表明其意识到了自己的误判。因此, 蜜蜂对秋海棠的传粉属于欺骗性传粉。

2.7 中国秋海棠的自然杂交发生条件及动态预测

通过对国产秋海棠属自然杂交发生地点进行系统调查, 发现自然杂交后代只出现在亲本的重叠分布区, 与亲本植株紧挨或邻近生长, 相距大多不超过10 m。例如, 云南屏边县大围山国家级自然保护区内3处、麻栗坡县豆豉店2处发现了变色秋海棠和掌叶秋海棠的杂交个体(表3), 而只要有杂交植株的地方, 就可见到其双亲亲本, 且距离很近(0–10 m); 周裂秋海棠和裂叶秋海棠分别在广东信宜大雾山、惠州罗浮山和福建尤溪坂面镇青坑村的小溪沟边发生了自然杂交(表3), 杂交后代同亲本沿着溪沟紧挨生长或距离很近(0–5 m); 秋海棠在我国分布最广泛, 但由于同其他种类重叠分布的情况少, 目前仅在云南丽江永胜县发现同大理秋海棠发生了自然杂交, 且杂种个体仅5株, 杂种同亲本的距离不到1 m。此外, 杂种往往更靠近母本生长, 如云南勐腊县望天树景区发现厚叶秋海棠和粗喙秋海棠发生自然杂交, 作为母本的厚叶秋海棠生长在公路内侧的斜坡上, 其下方见到数株杂种个体, 而父本粗喙秋海棠位于公路外侧、相距不过5 m。已发现的其他杂种和亲本的距离也大体如此, 这一特点有利于杂种及亲本的身份判定。

发生自然杂交的亲本除了分布上重叠或很接近外, 花期多少重叠, 例如掌叶秋海棠、粗喙秋海棠的群体花期长达数月, 从而增加了同其他种类花期相遇的可能性, 因此更易发生杂交; 而厚叶秋海棠除了有明显的主花期, 还常发现少量个体在其他时间段开花, 从而增加了杂交发生的概率。杂交发生后形成杂种需要适宜的环境条件, 即适度荫蔽处、表面湿润的土壤或岩石才能满足种子萌发和幼苗生长的条件, 一些地方尽管发现两个花期相遇的物种重叠分布, 但由于原有生境被破坏, 不利于种子萌发和个体生长发育, 因此很难见到杂交个体。相反, 由于一些露天迁地保护栽培的环境好, 种植距离近, 为自然杂交的发生创造了有利条件, 如中国科学院西双版纳热带植物园热带雨林引种栽培了多种秋海棠, 由于不同种类种植距离近, 生境接近自然、条件优良, 该处发生了两组自然杂交(表2); 四川峨

眉山植物园露天栽培的掌裂叶秋海棠和戴叶秋海棠(*B. limprichtii*)发生了双向杂交(表1, 2; 图1L)。

通过对中国秋海棠物种的分布、生境、开花习性和昆虫传粉观察等综合分析, 总结出杂交发生及杂种形成的5个必需条件: (1)至少2个及以上物种的个体重叠分布或相距足够近; (2)花期至少部分重叠; (3)存在有效传粉媒介; (4)杂交亲和; (5)适宜杂交种子萌发及其个体生长发育的环境条件。这样, 借助昆虫的传粉就可能发生杂交、形成杂种。其中, 亲本距离很近(大体10 m以内)是已知秋海棠杂种发生的显著特点之一。基于野外调查、形态特征和分子分析发现(表5): 国产秋海棠属的绝大部分杂种居群少、个体少(最少仅见1株); 且多数为单向杂交的 F_1 代, 还未离开杂交区脱离亲本形成独立种群; 杂种间自交往往不亲和(Peng & Chen, 1991; Peng & Sue, 2000; Peng & Ku, 2009; Li et al, 2015), 因此, 杂种还不能脱离亲本实现自我繁衍, 其居群稳定或个体数缓慢增长只能依靠亲本不断发生杂交而补充新个体。例如, 自1997年以来, 我们多次对云南屏边县大围山国家级自然保护区、麻栗坡豆豉店的几处变色秋海棠×掌叶秋海棠的自然杂交居群的观察发现, 尽管杂交个体因为观赏价值高而易被研究和爱好者发现、采集, 但个体数总体稳定, 每年都能发现杂种小苗, 这显然是杂交不断发生、杂交种子萌发的结果。当然, 也有自然杂种的生境易受破坏、个体数显著减少甚至消亡的情况, 如位于云南勐腊县望天树景区的厚叶秋海棠×粗喙秋海棠的杂交植株正好生长在公路内侧斜坡, 因受公路养护除草影响, 目前接近绝灭。云南绿春县平河乡的一处杂交带同时包括掌叶秋海棠×长纤秋海棠、掌叶秋海棠×粗喙秋海棠杂种居群, 但由于位于村寨附近的一块菜地旁(图1G), 不断受到人为干扰, 很难保证其持续生存。基于这些特点, 从生物种概念上理解, 目前发现的国产秋海棠杂种尚未成为真正的新物种。

通过系统的野外考察并结合文献、标本信息, 依据秋海棠属自然杂交发生、杂种形成需要满足的5个条件, 我们推测出国产秋海棠属未来可能发生自然杂交的亲本和发生地点(表8)。将来可能产生新的杂交组合(“杂种”)约40个, 发生地点主要在云南; 其次为广西和四川; 西藏、贵州、广东、重庆、福建、湖南等也可能有一到多个杂交组合发生。

表 8 中国秋海棠属植物未来可能发生新的自然杂交及其地点

Table 8 Occurred locations predicated for future potentially natural hybrids in Chinese native begonias

编号 No.	可能亲本 A Possible parent A	可能亲本 B Possible parent B	杂交可能发生地 Possible place of cross occurrence
1	大水沟秋海棠 <i>B. ×dashiugouensis</i>	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> ; 大裂秋海棠 <i>B. macrotoma</i>	云南绿春 Lüchun, Yunnan
2	酸味秋海棠 <i>B. acetosella</i>	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	云南勐腊 Mengla, Yunnan
3	点叶秋海棠 <i>B. alveolata</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南马关、麻栗坡 Maguan & Malipo, Yunnan
4	树生秋海棠 <i>B. arborea</i>	倒鳞秋海棠 <i>B. reflexisquamosa</i>	云南绿春 Lüchun, Yunnan
5	糙叶秋海棠 <i>B. asperifolia</i>	刺毛红孩儿 <i>B. difformis</i>	云南贡山; 西藏墨脱 Gongshan, Yunnan; Motuo, Tibet
6	歪叶秋海棠 <i>B. augustinei</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南勐腊、勐海、澜沧 Mengla, Menghai & Lancang, Yunnan
7	巴马秋海棠 <i>B. bamaensis</i>	食用秋海棠 <i>B. edulis</i>	广西巴马 Bama, Guangxi
8	花叶秋海棠 <i>B. cathayana</i>	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	云南屏边; 广西防城港 Pingbian, Yunnan; Fangchenggang, Guangxi
9	昌感秋海棠 <i>B. cavaleriei</i>	罗甸秋海棠 <i>B. porteri</i> ; 卷毛秋海棠 <i>B. cirrosa</i> ; 裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	广西罗城 Luocheng, Guangxi
10	角果秋海棠 <i>B. ceratocarpa</i>	粗喙秋海棠 <i>B. longifolia</i>	云南马关 Maguan, Yunnan
11	凤山秋海棠 <i>B. chingii</i>	食用秋海棠 <i>B. edulis</i>	广西巴马、德保 Bama & Debao, Guangxi
12	赤水秋海棠 <i>B. chishuiensis</i>	掌裂叶秋海棠 <i>B. pedatifida</i> ; 新种 <i>Begonia</i> sp. nov.	贵州赤水; 重庆江津四面山 Chishui, Guizhou; Simianshan, Jiangjin, Chongqing; 四川纳溪 Naxi, Sichuan
13	周裂秋海棠 <i>B. circumlobata</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	贵州榕江 Rongjiang, Guizhou
14	卷毛秋海棠 <i>B. cirrosa</i>	昌感秋海棠 <i>B. cavaleriei</i>	广西那坡 Napo, Guangxi
15	黄连山秋海棠 <i>B. coptidimontana</i>	多毛秋海棠 <i>B. polytricha</i>	云南绿春黄连山 Huanglianshan, Lüchun, Yunnan
16	水晶秋海棠 <i>B. crystallina</i>	光滑秋海棠 <i>B. psyllophilla</i>	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan
17	瓜叶秋海棠 <i>B. cucurbitifolia</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南马关 Maguan, Yunnan
18	大围山秋海棠 <i>B. daweishanensis</i>	掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i> ; 裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南屏边 Pingbian, Yunnan
19	德保秋海棠 <i>B. debaoensis</i>	食用秋海棠 <i>B. edulis</i> ; 凤山秋海棠 <i>B. chingii</i>	广西德保 Debao, Guangxi
20	南川秋海棠 <i>B. dielsiana</i>	戴叶秋海棠 <i>B. limprichtii</i>	四川峨眉山 Mount Emei, Sichuan
21	刺毛红孩儿 <i>B. difformis</i>	宿苞秋海棠 <i>B. yuii</i>	云南景东无量山 Wuliangshan, Jingdong, Yunnan
22	槭叶秋海棠 <i>B. digyna</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	福建长汀 Changting, Fujian
23	厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	小花秋海棠 <i>B. peii</i>	云南勐腊 Mengla, Yunnan
24	食用秋海棠 <i>B. edulis</i>	巴马秋海棠 <i>B. bamaensis</i> ; 裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	广西巴马 Bama, Guangxi; 广东阳山 Yangshan, Guangdong
25	紫背天葵 <i>B. fimbriatipula</i>	秋海棠 <i>B. grandis</i>	广东仁化; 湖南永兴 Renhua, Guangdong; Yongxing, Hunan
26	金秀秋海棠 <i>B. glechomifolia</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	广西金秀 Jinxiu, Guangxi
27	圭山秋海棠 <i>B. guishanensis</i>	独牛 <i>B. henryi</i>	云南石林 Shilin, Yunnan
28	古林箐秋海棠 <i>B. gulinqingensis</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南马关、古林箐 Gulinqing & Maguan, Yunnan
29	香花秋海棠 <i>B. handelii</i>	长果秋海棠 <i>B. longicarpa</i>	云南河口 Hekou, Yunnan
30	独牛 <i>B. henryi</i>	新种 <i>Begonia</i> sp. nov.; 圭山秋海棠 <i>B. guishanensis</i>	四川天全 Tianquan, Sichuan; 云南石林 Shilin, Yunnan
31	靖西秋海棠 <i>B. jingxiensis</i>	厚叶秋海棠 <i>B. dryadis</i>	广西靖西 Jingxi, Guangxi
32	缙云秋海棠 <i>B. jinyunensis</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	贵州榕江 Rongjiang, Guizhou
33	心叶秋海棠 <i>B. labordei</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i> ; 中华秋海棠 <i>B. grandis</i> subsp. <i>sinensis</i>	云南多处; 广西 Multi-places in Yunnan; Guangxi; 云南昆明、楚雄 Kunming & Chuxiong, Yunnan
34	大裂秋海棠 <i>B. macrotoma</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南澜沧、绿春 Lancang & Lüchun, Yunnan
35	麻栗坡秋海棠 <i>B. malipoensis</i>	变色秋海棠 <i>B. versicolor</i> ; 掌叶秋海棠 <i>B. hemsleyana</i>	云南屏边、麻栗坡 Pingbian & Malipo, Yunnan
36	不显秋海棠 <i>B. obsolescens</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南马关 Maguan, Yunnan
37	掌裂叶秋海棠 <i>B. pedatifida</i>	赤水秋海棠 <i>B. chishuiensis</i> ; 裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i> ; 新种 <i>Begonia</i> sp. nov.	贵州赤水 Chishui, Guizhou; 广西田林 Tianlin, Guangxi; 四川青城山 Qingchengshan, Sichuan
38	秀丽秋海棠 <i>B. pulchrifolia</i>	掌裂叶秋海棠 <i>B. pedatifida</i>	四川峨眉山 Mount Emei, Sichuan
39	长毛秋海棠 <i>B. villifolia</i>	裂叶秋海棠 <i>B. palmata</i>	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan
40	一点血 <i>B. wilsonii</i>	新种 <i>Begonia</i> sp. nov.	四川峨眉山、青城山 Mount Emei & Qingchengshan, Sichuan

3 讨论

3.1 中国秋海棠的自然杂交发生特点及杂种形成的必需条件

自然杂交在植物界十分普遍, 它同物种的进化密切相关, 也是植物分类不可忽略的一道障碍, 因此, 越来越受到研究者的关注。尽管一些大科(如伞形科、茄科大属(如黄芪属(*Astragalus*))不易产生杂种(Ellstrand et al, 1996), 但也有若干属的种间杂交发生频繁, 如蕨类植物铁角蕨科铁角蕨属(*Asplenium*) (Lee et al, 2015), 菊科的千里光属(*Senecio*) (Abbott & Lowe, 2004)、婆罗门参属(*Tragopogon*) (Soltis et al, 2004)和向日葵属(*Rieseberg et al, 2003*), 桦木科桦木属(*Betula*) (Wang et al, 2014), 蔷薇科委陵菜属(*Potentilla*) (Léveillé-Bourret et al, 2014), 壳斗科栎属(*Quercus*) (Curtu et al, 2007), 杜鹃花科杜鹃属(*Rhododendron*) (Yan et al, 2013)等。从我们的研究结果看, 秋海棠属的自然杂交发生频率也很高, 涉及种类广泛, 仅在我国就多次出现了1种与其他8种发生杂交的现象, 这表明该属种间甚至组间的交配具有很高的亲和性, 历年来全球利用人工杂交等方法培育出一万多个品种的事实也佐证了这一点(赵斌等, 2017)。20世纪末, 本文第一作者曾在中国科学院昆明植物研究所攻读硕士学位及后续工作期间对国产秋海棠种类开展过120多组人工杂交实验, 成功率极高(数据待发表), 证明了中国秋海棠属组间、种类间极少存在绝对的生殖隔离, 这一结果也被后来的研究证实(李景秀等, 2013)。因此, 国产秋海棠属物种间的清晰界限及独立性主要靠分布或花期不重叠维持, 否则就极有可能发生自然杂交, 产生大量的杂交后代, 进而模糊亲本的形态特征边界, 如在广东信宜大雾山、福建尤溪县坂面镇发现的裂叶秋海棠同周裂秋海棠的杂交后代, 一些个体从叶片形态上很难同裂叶秋海棠区别开。鉴于自然杂交发生、杂种后代形成必须同时满足5个条件, 在自然界发生了杂交但因种子萌发条件不宜、无法形成杂交植株的情况也应不少, 因此, 国产秋海棠的自然杂交实际发生频率远比人们想象和观察到的要高。

3.2 中国秋海棠杂种的形态及分子鉴定

基于野外自然杂交的后代个体往往很少, 一个杂交居群个体多者数十株, 最少时仅发现1株, 加

上其杂交个体的性状总体上均介于亲本之间或略偏向一方, 调查者只要具备比较扎实的形态分类、遗传育种学知识和丰富的实践经验, 从形态上就容易识别出杂种及其疑似亲本。目前仅发现周裂秋海棠×裂叶秋海棠的情况例外, 其杂种后代的叶片形态更似裂叶秋海棠, 除了叶片表面被毛的质感有细微差别外, 部分个体在未开花时同亲本裂叶秋海棠难以分辨, 这种情况只能借助分子生物学的方法进行辅助鉴定。尽管利用核基因ITS和叶绿体基因片段分析杂种成分、疑似亲本及杂交方向方便快捷, 但并非所有的杂种及其亲本的关系都能被检测鉴定。由于ITS属于多拷贝基因, 且具有致同进化现象, 导致少量疑似杂交个体的扩增产物无法直接测序, 因此无法通过ITS片段对其杂交后代的属性进行确认, 需要开发单拷贝核基因对这一部分杂交后代个体进行鉴定。另外, 由于叶绿体基因进化速度慢的原因, 在部分亲本亲缘关系较近的杂交组合中, 无法确定杂交后代的父母本, 同样需要使用更多的叶绿体基因片段进行鉴定。目前还未找到针对所有杂种鉴定的通用性片段。根据国产秋海棠自然杂交发生特点及杂种同亲本形态特征的关系等, 我们推测以前发表的撕裂秋海棠(*B. lacerata*)、澜沧秋海棠(*B. langcangensis*)和麻栗坡秋海棠(*B. malipoensis*) 3种均为杂交起源, 其亲本分别是掌裂秋海棠×食用秋海棠(*B. edulis*)、酸味秋海棠×香花秋海棠、变色秋海棠×掌叶秋海棠, 相关分类地位正在修订中。

利用先进的流式细胞术比较亲本和杂种后代的基因组大小, 可以辅助鉴定杂种及疑似亲本。我们的分析表明: 杂种的基因组大小往往等于亲本的平均值, 偏差多数小于10%, 仅有少数情况出现较大偏差, 导致实际值同理论值差异较大的原因不明, 需要结合染色体学研究才能解决。通过人工杂交重复自然杂交过程是判断杂种及其疑似亲本的可靠办法之一, 但从授粉结实到播种育苗、杂种后代完全表现出性状这一过程费时太长, 且迁地栽培的条件同野外存在差异, 因此, 人工杂交的实验结果不一定能完全真实地反映实际情况, 特别是因授粉时间或方法掌握不好、授粉样本不够等导致杂交失败, 很容易得出错误结论。最可靠的办法是直接开展人工重复杂交实验, 获得成熟果实, 播种成苗开花后再分析鉴定, 但这种方法很费人力、时间和经费, 每个案例都用此方法研究鉴定不太现实。因

此, 只有根据实际情况, 综合以上各种方法, 依据不同目的解决实际问题。

尽管通过多年的研究, 我们对国产秋海棠属的自然杂交发生频率、特点及杂种分布状况等有了比较充分的理解, 但鉴于我国秋海棠资源十分丰富, 分布范围很广, 随着今后调查的深入, 一定还会有新的杂交居群不断被发现。针对不同组、不同种间杂种的个体组成、遗传结构和多样性, 传粉机制和杂交后代的环境适应性和性状分化, 能否找到一种普适性方法准确鉴定杂种及其亲本等等诸多问题还不清楚, 均需要将来投入大量的时间和精力开展研究才能逐一解决。

3.3 秋海棠属植物的传粉

有关秋海棠属传粉生物学的报道很少, 以往研究表明: 不仅是蜜蜂, 其他昆虫访问秋海棠植物雄花的频率和时间也远远高于雌花, 偶尔访问雌花是由于花部外形的高度相似性使昆虫受到欺骗的结果, 但由于总体访问雌花的频率也足以满足授粉的需求, 所以秋海棠的结实率通常较高(Agren & Schemske, 1991; Schemske et al, 1996; Wyatt & Szima, 2011), 这一结论在我们的实验观察中也得到证实。但由于调查时间和地点有限, 数据采集不充分和全面, 一些昆虫(特别是体型很小的种类)是否真正起到有效传粉作用还不十分明确, 需要进一步观察其身体是否携带花粉并完成授粉过程来判定。另一方面, 国产秋海棠属种类繁多、分布广、组间甚至种间花期差异大, 因此, 传粉昆虫种类及其传粉特点是否因种类(组)、分布纬度和海拔、生境、开花时间等不同而存在显著差异也有待今后系统地开展研究才能回答。

3.4 杂种的概念、分类处理及保护建议

由于对物种的概念和内涵的认识一直存在变化和争议(洪德元, 2016; 刘建全, 2016; 张德兴, 2016), 对杂种也难达成一致理解。我们认为杂种概念应该包括两个范畴: 一是广义的称谓, 即不同水平、不同类群同一杂交组合(通常指单向, 有时包括双向)发生杂交、产生后代个体的集合, 这些个体在形态和遗传关系上最为接近; 二是生物学种概念的杂种, 即杂交起源相同、形态和遗传关系上最近, 且与亲本独立、能通过有性或无性繁殖实现自我繁衍的一类个体集合。尽管秋海棠属的杂交比较普遍, 但同其他科属植物的情况大体一样, 目前发现的所

有“杂种”, 自交几乎都不亲和, 还不能脱离亲本或杂交带获得独立繁衍的能力, 仅仅是少数杂交个体或多个杂交居群的集合体, 因此称不上真正的生物学种。但是, 杂种不仅是物种分类时必须面对的问题, 也是研究生物多样性及进化、育种等的重要材料, 因此, 为了满足解决相关科学问题及实践交流的需要, 我们建议有必要按照新分类群发表的严格要求, 将“杂种”逐一调查和整理发表, 作为物种进化过程中的一种特殊单元处理和理解。在其他一些植物类群中, 尽管杂交可能会导致亲本遗传同化, 小种群遗传特异性丧失, 优势杂种排挤、淘汰亲本(Rhymer & Simberloff, 1996), 但从我们当前的调查结果看, 国产秋海棠属的自然杂种个体很少, 对亲本的影响十分小, 相反, 杂种的存在增加了本属植物的多样性, 因此, 无论基于科学研究的需要, 还是考虑到从杂种个体中筛选优良观赏品种的可能, 杂交发生区域应该优先保护。鉴于国产秋海棠属种间的杂交亲和性高, 在露天迁地保育栽培时应增加花期可遇种类的种植间距, 防止不必要的基因交流, 实时监控, 准确鉴定杂种并及时去除。

致谢: 感谢中国科学院昆明植物研究所李景秀高级工程师, 西双版纳热带植物园谭运洪副研究员, 福建中医药大学杨成梓教授, 云南绿春黄连山国家级自然保护区管理局朱正明高级工程师, 云南省西双版纳国家级自然保护区张沛松工程师, 四川峨眉山植物园李策宏研究员, 北京花木公司董文珂先生等提供部分自然杂交信息或协助野外考察; 感谢中国科学院上海植物生理生态研究所昆虫博物馆吴捷博士帮助鉴定昆虫标本; 感谢审稿专家提出的宝贵建议。

参考文献

- Abbott RJ, Lowe AJ (2004) Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82, 467–474.
- Agren J, Schemske DW (1991) Pollination by deceit in a Neotropical monoecious herb, *Begonia involucre*. *Biotropica*, 23, 235–241.
- Arnold ML (1992) Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 237–261.
- Arnold ML (1997) *Natural Hybridization and Evolution*.

- Oxford University Press, New York.
- Arnold ML, Bouck AC, Cornman RS (2003) Verne Grant and Louisiana Irises: is there anything new under the sun? *New Phytologist*, 161, 143–149.
- Baack EJ, Whitney KD, Rieseberg LH (2005) Hybridization and genome size evolution: timing and magnitude of nuclear DNA content increases in *Helianthus* homoploid hybrid species. *New Phytologist*, 167, 623–630.
- Bairdungerer MC, Baird S, Pan J, Rieseberg LH (1998) Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 11757–11762.
- Burt-Utley K (1985) A revision of Central American species of *Begonia* section *Gireoudia* (Begoniaceae). *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 25, 1–131.
- Curtu AL, Gailing O, Finkeldey R (2007) Evidence for hybridization and introgression within a species-rich oak (*Quercus* spp.) community. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 218–232.
- Ellstrand NC, Schierenbeck KA (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 97, 7043–7050.
- Ellstrand NC, Whitkus RW, Rieseberg LH (1996) Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93, 5090–5093.
- Frodin DG (2004) History and concepts of big plant genera. *Taxon*, 53, 753–776.
- Gaskin JF (2016) The role of hybridization in facilitating tree invasion. *AoB Plants*, 9, doi:10.1093/aobpla/plw079.
- Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]
- Hoover WS, Karegeannes C, Wiriadinata H, Hunter JM (2004) Notes on the geography of South-east Asian *Begonia* and species diversity in montane forests. *Telopea*, 10, 749–764.
- Lee CS, Lee K, Yea SH, Chung KS (2015) Two new and one unrecorded natural hybrids between *Asplenium ruprechtii* and related taxa (Aspleniaceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 45, 362–368.
- Léveillé-Bourret E, Bailleul S, Cayouette J, Joly S (2014) Testing hybridization hypotheses with morphometry: the case of eastern American arctic species of *Potentilla* sect. *Niveae* (Rosaceae). *Systematic Botany*, 39, 193–204.
- Li C, Tian DK, Li XP, Fu NF (2015) Morphological and molecular identification of natural hybridization between *Begonia hemsleyana* and *B. macrotoma*. *Scientia Horticulturae*, 192, 357–360.
- Li HZ, Ma H, Guan KY, Peng CI (2005) *Begonia rubinea* (sect. *Platycentrum*, Begoniaceae), a new species from Guizhou, China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 46, 377–383.
- Li JX, Guan KY, Kong FC, Godo TN (2013) Property of sexual hybridization plants of *Begonia* in Yunnan. *Guihaia*, 33, 727–733. (in Chinese with English abstract) [李景秀, 管开云, 孔繁才, 神户敏成 (2013) 云南秋海棠属植物有性杂交特性. 广西植物, 33, 727–733.]
- Liu JQ (2016) “The integrative species concept” and “species on the speciation way”. *Biodiversity Science*, 24, 1004–1008. (in Chinese with English abstract) [刘健全 (2016) “整合物种概念”和“分化路上的物种”. 生物多样性, 24, 1004–1008.]
- Mallet J (2007) Hybrid speciation. *Nature*, 446, 279–283.
- Marques I, Feliner GN, Martins-Loucao MA, Aguilar JF (2012) Genome size and base composition variation in natural and experimental *Narcissus* (Amaryllidaceae) hybrids. *Annals of Botany*, 109, 257–264.
- Morris R (2017) *Species Begonias of the Eastern Himalayas*. KBCC Press, Gaoshu, China.
- Nolte AW, Tautz D (2010) Understanding the onset of hybrid speciation. *Trends in Genetics*, 26, 54–58.
- Parepa M, Fischer M, Krebs C, Bossdorf O (2014) Hybridization increases invasive knotweed success. *Evolutionary Applications*, 7, 413–420.
- Peng CI, Chen YK (1991) Hybridity and parentage of *Begonia buimontana* Yamamoto (Begoniaceae) from Taiwan. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78, 995–1001.
- Peng CI, Ku SM (2009) *Begonia ×chungii* (Begoniaceae), a new natural hybrid in Taiwan. *Botanical Studies*, 50, 241–250.
- Peng CI, Liu Y, Ku SM, Kono Y, Chung KF (2010) *Begonia ×breviscapa* (Begoniaceae), a new intersectional natural hybrid from Guangxi, China. *Botanical Studies*, 51, 107–117.
- Peng CI, Sue CY (2000) *Begonia ×taipeiensis* (Begoniaceae), a new natural hybrid in Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 41, 151–158.
- Phutthai T, Hughes M (2016) A new species and a new record in *Begonia* sect. *Platycentrum* (Begoniaceae) from Thailand. *Gardens' Bulletin Singapore*, 68, 99–107.
- Pranc J, Kaplan ZK, Travnicek P, Jarolimova V (2014) Genome size as a key to evolutionary complex aquatic plants: polyploidy and hybridization in *Callitriche* (Plantaginaceae). *PLoS ONE*, 9, e105997.
- Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 83–109.
- Rieseberg LH (1997) Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 359–389.
- Rieseberg LH, Carney SE (1998) Plant hybridization. *New Phytologist*, 140, 599–624.
- Rieseberg LH, Raymond O, Rosenthal DM, Lai Z, Livingstone K, Nakazato T, Durphy JL, Schwarzbach AE, Donovan LA, Lexer C (2003) Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science*, 301, 1211–1216.
- Sands, MJS (2001) Begoniaceae. In: *The Plants of Mt. Kinabalu*

- (eds, Beaman JJ, Anderson C, Beaman RS), pp. 147–163. Natural History Publications (Borneo), Royal Botanic Gardens: Kew, UK.
- Sang J, Kiew R, Geri C (2013) Revision of *Begonia* (Begoniaceae) from the Melinau Limestone in Gunung Mulu National Park and Gunung Buda National Park, Sarawak, Borneo, including thirteen new species. *Phytotaxa*, 99, 1–34.
- Schemske DW, Agren J, Corff JL (1996) Deceit pollination in the Monoecious, Neotropical Herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae). In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds, Lloyd DG, Barrett S), pp. 292–318. Chapman & Hall, New York.
- Schierenbeck KA, Ellstrand NC (2009) Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms. *Biological Invasions*, 11, 1093–1105.
- Seker M, Tuzcu O, Ollitrault P (2003) Comparison of nuclear DNA content of citrus rootstock populations by flow cytometry analysis. *Plant Breeding*, 122, 169–172.
- Soltis DE, Soltis PS, Pires JC, Kovarik A, Tate JA, Mavrodiev E (2004) Recent and recurrent polyploidy in *Tragopogon* (Asteraceae): cytogenetic, genomic and genetic comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82, 485–501.
- Stebbins GL (1957) The role of hybridization in evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 103, 231–251.
- Stukenbrock EH (2016) The role of hybridization in the evolution and emergence of new fungal plant pathogens. *Phytopathology*, 106, 104–112.
- Tebbutt MC (2013a) Three new natural hybrids of Andean tuberous begonias. *The Begonian*, 80, 29–32.
- Tebbutt MC (2013b) A rare new natural hybrid of Andean tuberous begonia. *The Begonian*, 80, 176–177.
- Teo LL, Kiew R (1999) First record of a natural begonia hybrid in Malaysia. *Gardens' Bulletin of Singapore*, 51, 103–118.
- Thomas D, Hughes M, Phutthai T, Rajbhandary S, Rubite R, Ardi WH, Richardson JE (2011) A non-coding plastid DNA phylogeny of Asian *Begonia* (Begoniaceae): evidence for morphological homoplasy and sectional polyphyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60, 428–444.
- Wang N, Borrell JS, Bodles WJ, Kuttapitiya A, Nichols RA, Buggs RJA (2014) Molecular footprints of the Holocene retreat of dwarf birch in Britain. *Molecular Ecology*, 23, 2771–2782.
- Wang ZF, Peng SL (2003) Plant hybridization and its harmful genetic consequences. *Biodiversity Science*, 11, 333–339. (in Chinese with English abstract) [王峥嵘, 彭少麟 (2003) 杂交产生的遗传危害——以植物为例. *生物多样性*, 11, 333–339.]
- Wyatt GE, Sazima M (2011) Pollination and reproductive biology of thirteen species of *Beogonia* in the Serra Do Mar State Park, São Paulo, Brazil. *Journal of Pollination Ecology*, 6, 95–107.
- Yan LJ, Gao LM, Li DZ (2013) Molecular evidence for natural hybridization between *Rhododendron spiciferum* and *R. spinuliferum* (Ericaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 51, 426–434.
- Zalapa JE, Brunet J, Guries RP (2010) The extent of hybridization and its impact on the genetic diversity and population structure of an invasive tree, *Ulmus pumila* (Ulmaceae). *Evolutionary Applications*, 3, 157–168.
- Zhang DX (2016) Why is it so difficult to reach a consensus in species concept? *Biodiversity Science*, 24, 1009–2013. (in Chinese with English abstract) [张德兴 (2016) 为什么在物种概念上难以达成共识? *生物多样性*, 24, 1009–1013.]
- Zhao B, Fu NF, Xiang YC, Tian DK (2017) Effects of light intensity and planting substrates on the growth of *Begonia ningmingensis* 'Ningming Silver', a new begonia cultivar. *Guihaia*, 37, doi:10.11931/guihaia.gxzw201610033. (in Chinese with English abstract) [赵斌, 付乃峰, 向言词, 田代科 (2017) 光照强度及栽培基质对秋海棠新品种‘宁明银’生长的影响. *广西植物*, 37, doi:10.11931/guihaia.gxzw201610033.]

(责任编辑: 陈又生 责任编辑: 黄祥忠)