

物种概念及其界定

龚佐山^{1,2}, 买买提明·苏来曼^{1*}

(1. 新疆大学 生命科学与技术学院, 乌鲁木齐市 830046; 2. 安徽省霍邱县第一中学, 安徽 六安市 237400)

摘要: 半世纪以来, 物种概念的定义备受关注, 不同研究方向的生物学家提出 24 种不同或至少有分歧的物种概念, 根据其不同的物种概念, 物种的界定和物种的数量会出现很大的差异。人们普遍认同: 物种是进化分离的微居群谱系, 但把谱系分离过程中获得的特征如生殖隔离、可鉴定性、单系统发生等视为鉴定物种次级特征却有不同的声音。该文提出统一的物种概念, 把谱系进化分离作为物种界定的唯一而又必要的特征, 把谱系分离过程中获得的次级特征作为界定谱系分离的证据。鉴于此, 物种概念间的分歧就会化解。其一, 物种概念化与物种界定明显分开, 不再混淆; 其二, 谱系的次级特征只与物种界定有关, 在某种程度上为谱系分离提供证据; 第三, 若能把合理解释的任何一个特征作为某物种客观存在的证据, 这样更多的特征更能确定谱系分离; 最后最重要的是, 统一物种概念使我们解放思想, 扬弃传统的物种界定标准, 探求物种界定的新思路。

关键词: 物种概念; 物种界定; 统一

中图分类号: Q111.21 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)02-0274-06

The median means of species concepts and species delimitation

GONG Zuo-Shan^{1,2}, Mamtimin SULAYMAN^{1*}

(1. Xinjiang University College of Life Sciences and Technology, Urumqi 830046, China;
2. Huoqiu No. 1 Middle School of Anhui Province, Huoqiu 237400, China)

Abstract: From the half century to now, the issue of species delimitation has long been confused by species conceptualization, according to controversy species concepts, the boundaries and numbers of species could be great difference. Alternative species concepts agree in treating existence as a separately evolving metapopulation lineage as the primary defining property of the species category, but adopting different properties acquired by lineages during the course of divergence(e. g., intrinsic reproductive isolation, diagnosability, monophyly)as secondary species criteria causes different sounds. The paper gave a unified species concept treating a separately evolving metapopulation lineage as the only necessary property of species, and secondary species criteria as different lines of evidence relevant to assessing lineage separation. This unified concept of species had several consequences for species delimitation as follows: first, the issues of species conceptualization and species delimitation were clearly separated; the secondary species criteria were no longer considered relevant to species conceptualization but only to species delimitation. Second, all of the properties formerly treated as secondary species criteria were relevant to species delimitation to the extent that they provide evidence of lineage separation. Third, if possible, the presence of any one of the properties was evidence for the existence of a species, though more properties and thus more lines of evidence are associated with a higher degree of corroboration; Lastly, the unified species made ones liberate minds from the traditional species criteria, not tied to those proper-

① 收稿日期: 2011-08-24 修回日期: 2011-11-22

基金项目: 国家自然科学基金(31160040); 新疆维吾尔自治区高校科研课题计划项目(XJEDU2011103)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31160040); the University Scientific Research Projects of Xinjiang Uygur Autonomous Region(XJEDU2011103)]

作者简介: 龚佐山(1975-), 男, 安徽庐江人, 硕士, 主要从事系统与进化植物学等研究, (E-mail) shanmei3@sina.com。

* 通讯作者: 买买提明·苏来曼, 教授, 研究方向为植物系统分类学和苔藓植物学, (E-mail) mamtimin@xju.edu.cn。

ties, and develop new methods of species delimitation.

Key words: species concept; species delimitation; unified

1 理论来源与方法

物种是生物学功能单位之一,尤其在系统生物学上,与基因、细胞、器官等各级结构和功能单位同等重要(de Queiroz, 2005)。物种是客观存在的,既是变化的又是不变的,是连续和间断的统一,比生物体组织结构更高一个层次,属于群体研究水平范畴。人们对物种概念长期争论不休,况且生物个体各组织结构联系短暂,仅从个体水平研究界定物种,或多或少不能完全界定物种,所以人们从细胞、分子水平上研究,探求物种界定的各种佐证。

半世纪以来,物种界定复杂化卷入到物种概念上,当前生物学学家以不同的角度定义出24种不同或至少有分歧物种概念(Harrison, 1998),其中许多物种概念不乏有所抵触,根据其定义,物种的界定和物种的数量就有不同的结论。这样,物种的概念问题就转化为物种概念的理论化问题,是紧密联系物

种界定问题,是如何确定物种界定的边界和数量问题。当然,物种概念问题并不是那么棘手,尽管多数物种概念或定义存在显而易见的差异,但这些概念却构建了概念的基元,提供了统一物种概念的基础,因此生物学家们能够从这些无止境的争论中解放出来,并且,统一物种概念最重要的意义是使人们以简单明了的方式解决物种界定问题,本文旨在统一物种概念的基础上,探求物种界定的新方法,澄清物种概念与物种界定的混淆。

2 结果与分析

2.1 百家争鸣,概念各异

表1从生物学、生态学、进化生物学、系统发生生物学等角度,列举了大家熟悉而认同的物种概念,其中多数或至少部分是有分歧的。例如很多学者认为采用生物学种概念比系统发生生物学种的概念,界定自然界的物种数量相对要少的多(Zink, 1996)。

表1 现有的物种概念
Table 1 Alternative contemporary species concepts

物种概念 Species concepts	特征 Properties
生物学 Biological	自然杂交可育并产生可育后代*
生殖隔离 Isolation	内在的生殖隔离,与地理隔离相反
鉴定 Recognition	有具体的母系或生殖系统识别特征(同种个体或配子体间相互匹配至育)*
生态学 Ecological	相同的生态位或环境域(同种个体间、个体与生态因子间相互作用影响*)
进化生物学 Evolutionary	独特的进化作用、趋势和演替命运
内聚作用 Cohesion	表现型分类结合(基因或数量统计可变性)
系统生物学 Phylogenetic Hennigian	异源基因 谱系分离,先祖灭绝
单源性 Monophyletic	由一个祖先及其所有的后代组成(一般从具有相同的祖征推断)*
谱系性 Genealogical	等位基因分离(其他物种没有的,源于共同祖先的所有特定的等位基因)*
鉴定 Diagnosable	有固定的定性区别*
表现型分类 Phenetic	有固定的量化区别*
基因型族 Genotypic cluster	形成基因族(如异配结合体)

注: * 表示界定物种重要特征

Note: * indicates important properties of defined species

从表1我们知道:研究方向不同的学者在界定物种时,采用不同的生物学特征,如生物学种的概念根据生殖隔离;生态学种的概念依据生态位的特征,生态位的不同是界定物种的重要参数;古生物学家和经典生物分类学家以生物体的形态特征为基础;遗传学家和分子系统学家以基因为基础;他们根据自己的研究目的和兴趣以不同的物种概念界定物种。这些物种概念却有自己的独到之处,都以生物的主要特征为基础的。

2.2 中庸之道,合理内核

De Queiroz认为:解决物种概念问题应该从现有的物种概念中抽出本质的共有元素,定义出简单具有普遍意义的物种概念,可是当前人们对对立的物种概念时,片面地强调矛盾性,以不调和的方

式模糊物种问题,实为“同而不和”;并不是以“和而不同”方式抽提共有元素以构建物种概念。事实证明:现有的物种概念存在共同的元素,这些共有元素是物种概念化根本。这里所谓的普遍性物种概念是把各物种分别等同于进化微(异质)居群谱系,具体的说,是指谱系的组成要素。要说明的一点:谱系是指先祖—后代系列在这种情况下,微居群或单一微居群随时间而俱进,它不会与进化枝或单源的类群相混淆,所以微居群也叫谱系,有时候一般由几个谱系构成,即分离进化枝。微居群是指由几个相关的亚居群组成,以区别于物种,传统上它们被认为生活在居群水平上群落的较顶层,如同类群和科级分类阶元。但是某个物种并不是完全微居群谱系,而仅仅是这样的谱系的组成成分,因此形成某种物种水平的谱系,一个物种可以进化成其它物种。任何指定物种仅仅是组成这种水平上的物种谱系的多个成分之一。

2.3 同而不和,概念差别

现有的物种概念普遍认同:物种是分离进化的微居群谱系(de Queiroz, 1998)。只有建设性地如何在众多的物种概念中考虑其差别,以共有成为联系纽带,物种概念问题才以澄清求得共存。如果考虑界定物种主要特征的共有成分,那么物种概念的多样性可以通过众多物种概念的基本特征加以统计,这些特征(表1中*)潜在地作为界定物种类群的次级特征。这一点就是多数物种概念采用谱系的不同特征作为界定物种的次级特征,因此物种是分离进化的微居群谱系,但从只注重生殖隔离的生物学种来看,这种谱系只能在种系间基因交流,与其他谱系隔离;从生态学种的概念看,这种谱系必须占有不同的生态位;系统发生学种概念认为:这种谱系就基因起源来说,生物体或亚种群等应是单系统发生的。

物种界定的次级标准导致物种概念的分歧是因为在物种形成的过程中,这些物种概念形成时期不同。由于普遍的进化过程:基因突变,自然选择,生物迁移,基因漂变。受到上述过程的影响,谱系特征具有高度的多样性和表现的时序性。特征可能是基因型或表现型,数量性状或质量性状,自然选择的有利、有害的或中性的突变,涉及到包括遗传学、进化学、形态学、生理学、和行为学等生物学的方方面面。关于物种的概念,重要的一点是,这些特征改变会引起许多分离谱系特征的表现。因此,作为谱系的分离,它们固定性状特征或由此组成的生物体就可以

表现型分类加以区分;它们的生殖器官、配子体,进化方向就会分化;它们的配对识别系统分化,直至不再相互匹配,这是明显的生态进化。而且就基因起源来说,经历多源进化,或分支进化,或单源进化,问题就在于这些改变不能都在同一时间发生,而且甚至不能以有规律的顺序必然地发生,所以不同物种概念采用不同的次级特征来界定物种类群,往往导致不同的结论。尽管认同普遍的基本成分,谱系应该被认为物种,而谱系的分离界限不够统一。

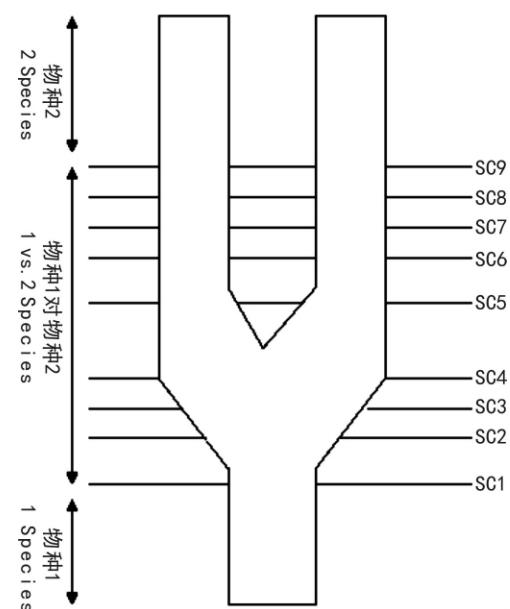


图 1 谱系分离与物种概念 (图引自 de Queiroz)

Fig. 1 Lineage separation and divergence and species concepts (from de Queiroz, 1998, 2005a)

SC. species concepts 的缩写,表示不同的物种概念。

图 1 简要图示谱系分离的过程(如物种的形成)。框内表示随着年代俱进进化谱系变得与姐妹谱系愈来愈不同,标有数字线条代表物种获得与彼此相关而又有不同特征的时期。例如:当它们获得可区别表型分离,相反的单系统发生,生殖的不匹配,明显的生态差别等,这组性状形成很大的区域,在此区域内,种的概念就产生分歧。在这区域任一边,对种的数量没有异议。在第一个特征获得之前,一致认为只有一个物种,在最后一个特征出现之后,普遍认为有两个物种。然而在两个特征之间,种的数量不一。究其原因,不同的物种概念采用不同的特征作为分界线以确定分离进化类群是否成为新种(水平线表示)。因此有人在谱系分离过程的早期划定界定线,或许在此分界线处的数量性状特征的不

同,能够进行表现型分类法加以区别;有人在稍后期划定分界线,也许在这里形成了生殖匹配不育;还有人在更后时期划分界线,就多枝基因树来说,或许两个谱系都形成排他类群(单系统发生)。这样形成了物种概念差异和分歧,尽管普遍承认物种的客观性。

2.4 求同存异,概念统一

解决物种概念争端就是使其概念统一化,通过小小的而又根本的转变,保留所有物种概念的共有元素,剔除概念间对立性一面,并不否认概念间的基本而又明显的特征差别的的重要性。

物种概念化有两方面内容。其一,含有共同的元素,即把一般的物种概念化作为微(异质)居群,或更确切的说,把中间进化类群包括在内。其二,把微居群作为物种的惟一的必要特征。换句话说,在诸多相抵触物种概念之间,目前定义物种概念的必要特征,即概念间所有的各异特征应重新解释为不应是界定物种的必要特征。因为这些特性被认为是物种暂时的非稳定的特征,在物种进化进程中可有可无。也就是说,谱系不必有表现型分类的可区别性、单源系统发生、固有的生殖隔离、生态位的分化等被认为界定物种的特征。物种仅是其他谱系进化的分离谱系。如果接纳这种观点,那么引证表1的各种观点作为不同的物种概念就不那么恰如其分了,物种概念统一有必要修订(de Queiroz, 1998)。

尽管否认某些特征是界定物种的必要特征,上述的观点可作为物种概念化统一,因为它包含了分歧的物种概念的多种重要特征,对于作为界定亚种标准的特征在两个方面仍是重要的。首先,它们提供了作为与谱系分离相关的重要可行的标准或佐证。诸于表现型分类的可区别性,单源系统发生,生殖隔离等特征或属性是一个谱系从另外谱系分离而获得的特征,为谱系分离提供证据。物种是其他谱系进化的分离谱系,分离谱系是不同物种存在的证据。因此这些特征无疑与物种界定直接相关。

另一方面,这些特征也是限定物种亚类群的重要特征,即基于这些特征识别物种以下阶元。种的下一阶元是重要的,由于它们能够解决种的组成问题。研究表明:物种间基因交流如果表现生殖障碍,那么从种级系统发生水平研究推论,历史生物地理学可能较好解决表现出单系统发生种的问题。不管怎样,统一的物种概念将继续包含被大多数学者认可的重要的界定物种的特征,而没有必要把所有的特性作为必要特征。

有必要指出:统一的物种概念不是什么新物种概念,只是澄清凭经验识别物种标准导致物种概念理论化的分歧,鉴于此,前面提出的物种阶元的特征化与统一的物种概念遥相呼应就不足为奇了。Mayr(1963)提出杂交居群概念,以及后来(Mayr, 1970)提出的生物学种概念,至少一开始就涉及到物种概念的普遍理论化,尽管局限于生殖器官上。统一的物种概念不应该与 Mayr 的物种定义混淆,他的物种定义合并了内在的生殖隔离的物种识别标准。相应地, Simpson(1951, 1961)和 Wiley(1978)的物种定义却没有涵盖物种的识别标准,因此他们给物种下的定义与统一的物种概念相一致(de Queiroz, 1998, 1999)。而且 Mayden(1997, 1999)承认这两个特征都代表了普遍意义的物种概念,可通过识别标准加以初步区别。Hennig(1966)的物种特征与生物学种相似,其明显的特征就是先祖灭绝,后代存在。这种特征严格地符合层叠的等级模式,当谱系进化分离足以被认为是一个新物种,这些特征不再作为物种的识别特征。Templeton(1989)证实:内聚机制(cohesion mechanisms)与他的物种定义有关,代表了由假定微居群谱系存在的现象(Pigliucci, 2003)。

2.5 统一概念,好处多多

统一物种概念旨在从物种的数量和边界进行逻辑推断,从而澄清物种阶元界定的问题。目前这两个问题普遍被混淆,是由于被用来推断物种的数量和边界的特征作为谱系分离的证据(如判断何时谱系足以分离而被作为新物种看待)。而且不同的学者把不同的特征作为必要特征,他们一般不同意物种的数量和边界的看法。换句话说,物种界定问题与物种概念紧密交织在一起。

与之对比,在统一的物种概念下,识别特征无疑不再被认为是物种的必要特征,这些特征与定义物种阶元概念化无关,从而澄清了物种界定问题。然而,这些特征更合适地看成是推断物种的数量和边界相关的基本逻辑证据,而不是概念化,种的界定问题。因此,在统一的物种概念下,将不再有物种阶元的界定有关的物种数量和边界分歧。然而物种界定分歧主要存在以下几个方面:方法的可靠性(如谱系分离的推断);数据的相关性;时期的划分(如年对十年对世纪等);谱系不完全分离的个案性。

统一物种概念最重要的另一好处是许多不同的特征与物种界定有关,在大多数物种概念下,通过谱

系分离获得的各种特征被看成物种的必要特征,不同的物种概念把其他物种概念的没有的特征看作自身界定物种的必要特征,从而排挤其他特征,过分地强调自身特有特征来界定物种。所以生物学家热衷于不断地争辩:到底哪种特征是最重要的?

与之相比,在同一的物种概念下,各执己见的各个特征应该与物种界定有关。在同一物种概念的背景之下,提供谱系分离证据的特征应与推断物种的数量和边界有关。鉴于目前同意的物种界定的次级特征(表1带*),或是自身特征(内在的生殖隔离、单系统发生,排他的结合,鉴定性,遗传媒介不足),或是与之相反的特征(生殖系统的差异,不同的生态位,表型分类区别)提供谱系分离证据。这样所有的特征都与物种界定有关。

把次级特征当作谱系分离的证据有其另外的好处,其一,从谱系分离的证据足以推断分离种的存在。从某种程度上说,具有提供简单相关的特征,可能是物种存在的证据。这并不是万无一失的特征,相反,如果解释的不当,任何一个特征分界线可能会导致谬误。例如,物种分离的存在普遍是从相应的等位基因的单系统发生推来的,基因集中或分散位于特定的位点的居群中,如果该位点是母系遗传,如mitochondrial DNA,那么相应地,单系统发生也可能由于母本的遗传图距小,甚至是常染色体和父本基因遗传在同组居群之间正常交换(Irwin, 2002)。换句话说,即使被讨论的来源于简单的微居群谱系的种群,两个或更多的物种可能就从这样的数据中推断出,因此简单的特征出现并不能保证:具有那种特征的种群代表分离谱系(如一个物种),但简单特征出现为支持这个推论提供证据。

一方面,一个或更多的被讨论的特征的缺失并不能否定谱系分离,也就是说一个谱系缺失一两个这样的特征,即使这个谱系是从其他的谱系分离进化的。理由是在简单的谱系在进化中还没有表现这种特征,可能是仍然是处在分离的早期阶段。因此被讨论的有关特征表现对称性的存在:任一特征的出现将继续为谱系分离提供证据,而同样特征的缺失并不能为推翻谱系的分离充当证据,当仅仅考虑被讨论的特征时,只有这些所有的特征缺失才能推翻这种假定,即两个或更多的居群代表不同的物种,但是这是否定的证据。另一方面,缺乏任何积极的证据下,确定一个物种是不合时宜的。

尽管单一的特征能证明谱系的分离,准确确定

的物种分离的假定(如分离种的存在)须要有多个分离界线的证据。一般地,谱系分离越远,确信获得与期待的不同点就越多,因此更容易发现谱系分离的证据。相反,在谱系分离过程中,谱系分化越早,则更难找到谱系分离的证据。在谱系分离的过程中,多多益善,多个分离界线即多个特征的获得更能确定谱系分离。这一点似乎显而易见,有些人一贯使用谱系分离的多分界线。不过,一些持有对立的物种概念的人会选择鉴定标准对此质疑。

2.6 整合传统,推陈出新

采用统一物种概念最重要的好处就是通过谱系进化分离,鼓励转变思想,扬弃传统的物种标准,寻求新的方法界定物种,尽管诸于种系生殖隔离、可鉴定性、单系统发生等特征无疑与谱系问题分离休戚相关,但在某种程度上,不乏在谱系进化分离持续过程中的人为分隔,而且大多在谱系分化的早期阶段,许多特征对确定谱系分离是无用的信息。在整合的理论环境下,考虑物种界定的方法,发展新的不再基于传统物种界定标准的方法检测谱系分离的假定确实是很大的进步(Knowles & Carstens 2007)。这些方法源于基因树信息,在单系统发生和所谓的系谱分支的物种概念下,它普遍被用来评估单系统发生。然而就新的方法而言,单系统发生不是问题的焦点。实际上,被讨论的方法为谱系分离提供证据,甚至在不同采集样点,在一系列居群里展现了单系统发生性(Knowles & Carstens, 2007)。

与物种界定有关的其他新方法,与传统的方法相较,地理信息得到了更直接的使用。地理信息是至关重要的,因为几乎所有的物种都表现地理变型,而且在同样起源古老和地理广布种里的居群比在不同的起源但又分离较晚的居群间,有可能存在更大的差别。这种情景下产生了可操作的标准,要么源于目前个案研究、理论方法,要么基于比较武断的标准,正如极限超过节点,大于或等于0.95,不能估算突变数(Cardoso & Vogler, 2005)。地理信息可以区别谱系真实分离的连续性与发生在物种间的如渐变群和地理隔离等现象为结果的差别。

尽管直接使用地理信息来界定物种是一个古老的方法,除个别包括Mantel检测(Sokal, 1979)和层叠进化枝分析(Templeton, 1998b)以外,没被充分使用。另外,大多数传统界定物种的标准(表1)不能准确整合地理信息,随着近来地理信息系统技术的发展和运用于物种界定,这种情况将有所改观。

而且近来整合有地理信息的方法,不是基于传统的可操作的标准,而是至少转向显示部分谱系分离的基因型或表型特征的极具变化的方法。

3 结论

在概念化和逻辑性问题很清楚地分离情况下,关于统一物种概念的普通主题,应该意识到所有的物种概念是有变化的。统一的物种概念终止似乎无止尽的不必要的对于物种阶元的争端,而且提供统一背景,对与物种界定相关的方法多样性的理解,也是对凭经验判断物种方法的整合。

参考文献:

- Andersson L. 1990. The driving force: Species concepts and ecology[J]. *Taxon*, **39**:375—382
- Avise JC, RM Ball Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy[J]. *Evol Biol*, **7**:45—67
- Cardoso A, Vogler AP. 2005. DNA taxonomy, phylogeny and Pleistocene diversification of the *Cicindela hybrida* species group(Coleoptera:Cicindelidae)[J]. *Mol Ecol*, **14**:35—31
- de Queiroz K. 1998. Species and Speciation[M]. New York: Oxford University Press:57—75
- de Queiroz K. 2005a. Ernst Mayr and the modern concept of species[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **102**:6 600—6 607
- Dobzhansky T. 1970. Genetics of the Evolutionary Process[M]. New York: Columbia University Press
- Donoghue MJ. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative[J]. *Bryologist*, **88**:172—181
- Harrison RG. 1998. Linking Evolutionary Pattern and Process [M]. New York: Oxford University Press:19—31
- Hennig W. 1966. Phylogenetic Systematics[M]. Urbana: University of Illinois Press
- Irwin DE. 2002. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow[J]. *Evolution*, **56**:2 383—2 394
- Knowles LL, Carstens BC. 2007. Delimiting species without monophyletic gene trees[J]. *Syst Biol*, **56**
- Lambert DM, HG Spencer(eds). 1995. Speciation and the Recognition Concept: Theory and Application[M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press
- Mallet J. 1995. A species definition for the modern synthesis[J]. *Trends Ecol Evol*, **10**:294—299
- Meier R, Willmann R. 2000. Species Concepts and Phylogenetic Theory[M]. New York: Columbia University Press:30—43
- Michener CD. 1970. Diverse approaches to systematics[J]. *Evol Biol*, **4**:1—38
- Nixon KC, Wheeler QD. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept[J]. *Cladistics*, **6**:211—223
- Pigliucci M. 2003. Species as family resemblance concepts[J]. *Bio Essays*, **25**:596—602
- Templeton AR. 1998b. Nested clade analysis of phylogeographic data: Testing hypotheses about gene flow and population history [J]. *Mol Ecol*, **7**:381—397
- Wiley EO. 1978. The evolutionary species concept reconsidered [J]. *Syst Zool*, **27**:17—26
- Zink RM. 1996. Bird species diversity[J]. *Nature*, **381**:566

(上接第 256 页 Continue from page 256)

- saponin in *Gynostemma pentaphyllum*(光照强度对绞股蓝总皂甙含量的效应研究)[J]. *J Hubei Med Univ(湖北医科大学学报)*, **21**(2):102—103
- Guo SZ(郭素枝), Zhang YS(张育松), Ma QK(马庆奎), et al. 2008. Anatomic characteristics and quality of *Gynostemma pentaphyllum* vegetative organs in different niches(不同生境的绞股蓝营养器官解剖特征及品质分析)[J]. *Chin J Trop Crop(热带作物学报)*, **29**(4):472—477
- Jiang B(蒋彪), Pan YH(潘永华), Gong GB(龚国斌). 2007. Study of the influence of light and temperature on chlorophyll (光照和温度对叶绿素成分影响的研究与探索)[J]. *Optoelectr Tech(光电子技术)*, **27**(4):277—280
- Li XY(李羨月), Zhou GF(周国芬). 1994. Analysis on climatic adaptability of *Gynostemma pentaphyllum*(绞股蓝气候适应性分析)[J]. *Chin Agric Met(中国农业气象)*, **15**(1):18—19
- Liu SB(刘世彪), Yi P(易萍), Luo A(罗奥), et al. 2008. Influence of chilling stress on the physiological parameters associated with cold resistance of *Gynostemma pentaphyllum* and *G. pentagynum*

- (低温胁迫对绞股蓝和五柱绞股蓝抗寒性生理指标的影响)[J]. *Chin J Trop Crop(热带作物学报)*, **29**(5):572—576
- Lu SP(鲁守平), Sui XX(隋新霞), Sun Q(孙群), et al. 2006. Biological functions of secondary metabolism of medicinal plants and influences of ecological environment(药用植物次生代谢的生物学作用及生态环境因子的影响)[J]. *Nat Prod Res Dev(天然产物研究与开发)*, **18**(6):1 027—2 032
- Pietrini F, Iannelli MA, Massacci A. 2002. Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photoinhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis[J]. *Plant Cell Environ*, **25**: 1 250—1 260
- Song XM(宋小妹), Cui JC(崔九成), Qiang J(强军), et al. 1998. Study on extraction process for total saponins of *Gynostemma longipes* by ultrasonic extraction method(超声法提取绞股蓝总皂甙的工艺研究)[J]. *Chin Trad Patent Med(中成药)*, **20**(5):4—5