

The Role of Genetics and Environment in the Speciation of Citrus and Poncirus

Yiming Gao¹, Xiaoliang Rao¹, Jiaxian Chen², Ruixian Yu¹, Juan Lin^{1*}

¹School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai

²School of Public Health, Fudan University, Shanghai

Email: 16307110204@fudan.edu.cn, ¹linjuan@fudan.edu.cn

Received: Feb. 12th, 2020; accepted: Mar. 12th, 2020; published: Mar. 19th, 2020

Abstract

Biosystematics aims at throwing light on the relationships between different species in evolution, which is based on genetic and environmental factors. Botanical binary classification system indicates that Citrus and Poncirus belong to *Citrus* and *Poncirus* respectively, which is widely accepted among phytotaxonomic researchers. However, the old saying that Citrus is called "Citrus" in the south and becomes Poncirus when grown in the north conveys the stereotype that Citrus and Poncirus are the same species. Here, we clarified the origin and evolution of Citrus and Poncirus, and elaborated the influence of environment on their distribution within the Huaihe River Basin and China. We also described five morphological differences between them and analyzed their relationship based on ITS sequences. We concluded that Citrus and Poncirus originated from the same species and differentiated due to adaptability. Both of them belong to True Citrus, but are in different genera. The results can help to understand the relationship between Citrus and Poncirus and the roles of genetics and environment in speciation.

Keywords

Citrus, *Poncirus*, Distribution, Morphology, Evolution

遗传和环境对橘和枳物种形成的影响

高一鸣¹, 饶啸亮¹, 陈佳娴², 俞瑞娴¹, 林娟^{1*}

¹复旦大学生命科学学院, 上海

²复旦大学公共卫生学院, 上海

Email: 16307110204@fudan.edu.cn, ¹linjuan@fudan.edu.cn

收稿日期: 2020年2月12日; 录用日期: 2020年3月12日; 发布日期: 2020年3月19日

*通讯作者。

文章引用: 高一鸣, 饶啸亮, 陈佳娴, 俞瑞娴, 林娟. 遗传和环境对橘和枳物种形成的影响[J]. 植物学研究, 2020, 9(2): 139-147. DOI: 10.12677/br.2020.92017

摘要

生物分类的意义在于阐明不同物种之间的进化关系，遗传因素是物种形成的内因，环境因素是物种分化的外因。植物学二界分类系统表明橘和枳分属于柑橘属和枳属，这是植物分类学界普遍接受的观点。然而，“橘生淮南则为橘，生于淮北则为枳”的古语容易让老百姓误认为二者是同一物种。本研究通过文献综述梳理了橘和枳的起源和演化脉络，分析了环境因素对橘与枳在淮河流域乃至全国地理分布特点的影响；通过实地考察和形态学比较，描述了橘与枳五个明显的形态学差异；利用ITS序列分析了橘与枳的亲缘关系。研究表明：橘和枳起源于同一个物种，两者的差异是在物种分化后，由于对环境的适应性不同而形成的；二者均属于真正柑橘组植物，但分属于其中的柑橘属和枳属，是不同的物种。该结果为学界和老百姓对橘和枳的进一步认识提供参考，也为理解遗传和环境因素共同影响物种分化提供帮助。

关键词

柑橘属，枳属，地理分布，形态特征，物种演化

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

“橘生淮南则为橘，生于淮北则为枳”一句，源出于《周礼·考工记》：“橘逾淮北而为枳，今江南小看枳橘，江北有枳无橘”，也是枳的最早记载。后见于《晏子春秋内杂篇下》中《楚王欲辱晏子指盗者为齐人晏子对以橘》[1]，后人将这段话提炼为成语“南橘北枳”，认为南方的橘子移栽到北方之后变成了枳。从现代科学的角度来看，橘和枳都属于芸香科(Rutaceae)植物，然而，由于芸香科植物异花授粉的特性和长期的人为引种选择，科内物种分类界限不清晰[2]，尤以柑橘属及其近缘属植物为甚。生物分类是生物学研究的基础，为了厘清橘和枳之间的关系，使人们正确认识二者关系，作者将从橘和枳的起源及演化、地理分布、形态学和基于ITS序列的系统发生树构建四个方面具体分析橘和枳的关系。

2. 橘和枳的起源和历史演化分析

橘和枳的差异是不同物种的表现还是同一物种在不同环境下生长的结果？这需要从橘和枳的起源和历史演化等方面进行分析。从橘和枳在生物学分类的地位上看，橘和枳分属于芸香科植物的柑橘属(Citrus)和枳属(Poncirus)，两者具有一定的亲缘关系。有关柑橘属和枳属的历史演化，不同的分类学家给出的结果不同。有人认为橘和枳的关系很远，在很早就分开了；也有人认为枳是柑橘属内某个生活力较强的种由南向北传播过程中演化出来的一个“新种”，其落叶性是向北扩展时对寒冷冬季的适应而在后天获得的性状，橘与枳的关系很近[3]。为了了解两者的演化历史，作者根据前人的研究对芸香科植物的历史演化过程进行了总结(图1)，从图1中可以看出，芸香科植物在62.7亿年前就已经存在，柑橘亚科起源于中新世中期(12.1亿年前)到渐新世中期(28.2亿年前)[4]，柑橘族和黄皮族植物约在24.96百万年前出现分化，柑橘亚族真正柑橘组与原始柑橘组和近似柑橘组约在19.21百万年前分化，真正柑橘组中枳属约在14.19百万年前首先分化出来，柑橘属与其它四个属在11.24百万年前分开[5]。有关枳的描述最早见于《周礼》的记载，1763年林奈把枳作为柑橘属的一个种，定名为*Citrus trifoliata* L.。随后美国植物学

家认为枳具有落叶性、三出复叶以及分布区域(主要分布在长江以北),明显不同于真正柑橘组的其它五个属的植物特征,于1838年建立了新属—枳属,确定枳的种名为 *P. trifoliata* (L.) Raf., 这一研究很快得到世界植物分类学家和柑橘学家的普遍认可。1914年把枳属从柑橘属中独立出来,恢复其属的地位,认为枳属是真正柑橘类的一个古老分枝[6],是真正柑橘类最原始的物种。分子标记研究也支持枳属为单系起源,远离柑橘属,如庞晓明等用SSR标记分析了柑橘属及近缘属植物的亲缘关系,结果表明枳属与橘属关系较远,枳属从柑橘属衍生而来的可能性极小[7] [8] [9] [10] [11]。因此从芸香科的进化历史可以看出橘和枳有着共同的祖先,两者在几百万年前就出现了分化。从共同祖先继承来的表型,显示出了形态的相似性,物种分化形成了各自独立的种群,为了适应各自的环境,产生了具有一定差异的两个物种。

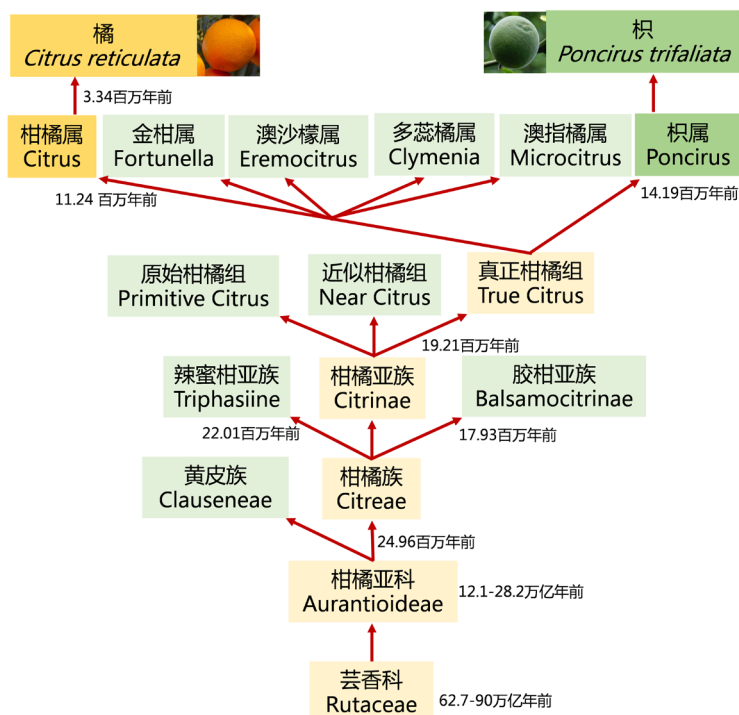


Figure 1. Species evolution of rutaceae
图 1. 芸香科植物的历史演化关系

3. 橘与枳的地理分布

3.1. 橘与枳在淮河流域的分布

古语中晏子所说的“南橘北枳”,说明橘和枳在地理上的分布具有一定的差异。中国南北的分界线主要是指淮河[3]。淮河是中国地理上的南北分界线,两边的气候是不同的。从橘与枳在淮河流域的分布图上看(图 2),橘大部分生长在淮河以南,生长范围较集中,如江苏南部地区的南通、无锡;浙江湖州、宁波和上海等长三角地区。长三角地区的气候属亚热带,较适宜橘的生长,且对橘的商业需求量大,大量的野生橘或栽培橘生长于此。另外,安徽亳州也是重要的产橘之地。亳州市地处淮南淮北分界线,从地理上划分,亳州市北部属淮北地区,南部属淮南地区,但亳州市南北均有橘的分布(图 2(A))。枳的生长范围相对较分散,淮南淮北都有分布,如淮河以北的山东日照、泰安、威海;淮河以南的江苏宿迁、安徽滁州等近淮河地区,但在长三角地区很少发现。另外,枳还可以生长在环境较恶劣的山区,如湖北西部山区、河南伏牛山南坡等,而橘却很难在这些恶劣的环境中生长(图 2(B)) [12]。总体来看,枳在淮河

的南北均有分布，并不遵循积生淮北的规则。但是橘在淮河流域的分布几乎没有跨越淮河，而是集中分布在长三角地区，从这个角度说“橘生淮南”有一定的道理。

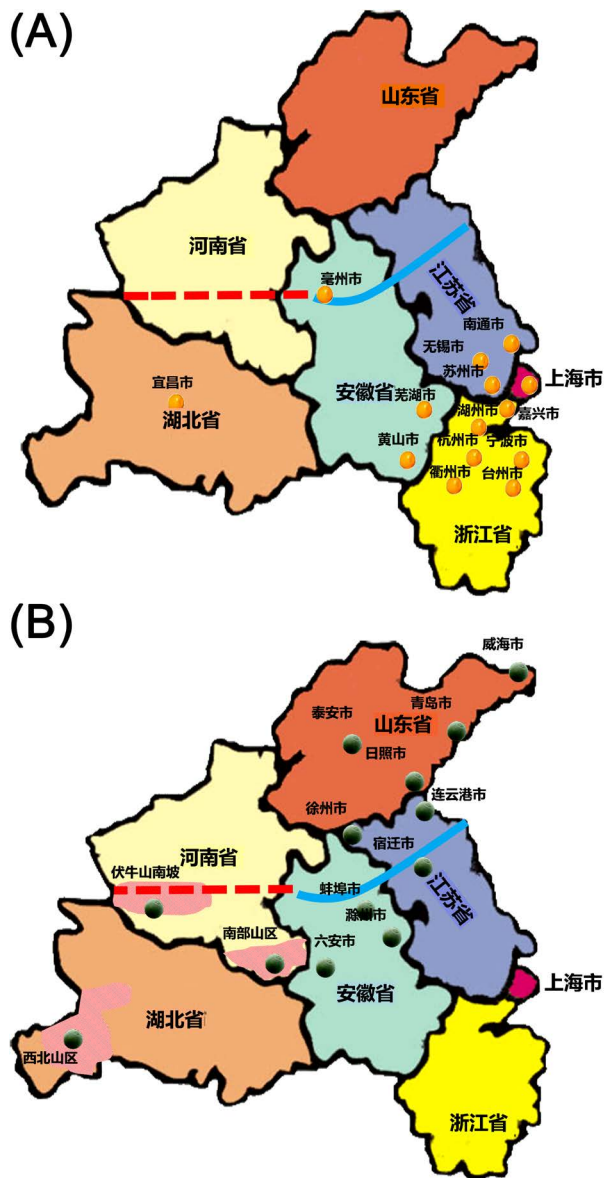


Figure 2. Main geographical distribution of citrus and poncirus in the Huaihe River Basin. (A) The main distribution map of citrus in Huaihe River Basin. Citrus is strictly distributed in the south of Huaihe River and mainly in the humid area of the east; (B) The main distribution map of poncirus in Huaihe River Basin. Poncirus is widely distributed in the north of Huaihe River and can grow in the dryer areas in the middle

图 2. 橘和枳在淮河流域的主要分布图。(A) 橘在淮河流域的主要分布图。橘严格分布在淮河以南地区，以东部湿润地区为主；(B) 枳在淮河流域的主要分布图。枳在淮河南北均有广泛分布，且可在中部较干燥地区生长

3.2. 橘和枳在全国的分布

我国是柑橘类植物的起源中心，具有丰富的柑橘资源及悠久的栽培历史[13]。从全国分布来看，橘和枳的分布特点是：橘在淮南的分布要明显多于淮北，而枳在淮河的南北均有广泛的分布(表 1)。橘主要生长在南方，产地主要在秦岭南坡以南、伏牛山南坡诸水系及大别山区南部，向东南至台湾，南至海南岛，

西南至西藏东南部海拔较低地区[3]。相比之下，枳在全国范围内分布更加广泛，南北地区都有分布，其产地主要有山东(日照、青岛等地)、河南(伏牛山南坡及河南南部山区)、山西(晋城、阳城等地)、陕西(西乡、南郑、商县、蓝田等地)、甘肃(文县至成县一带)、安徽(凤阳县、屈家湾等地)、江苏(泗阳、东海等地)、湖北(西北部山区及西南部地区)、湖南(西部山区)、广东(北部栽培)、江西、浙江、广西、贵州、云南等省区[3]。总体来看，橘在淮南的分布明显多于淮北，遵循“橘主要分布于淮南”的规律，而枳在淮河的南北均有分布，并不遵循“主要分布于淮北”的规律。

Table 1. Main geographical distribution of citrus and poncirus in China

表 1. 橘与枳在全国各地的主要分布表

淮河以南 The south of Huaihe River		淮河以北 The north of Huaihe River	
地区 Area	分布情况 Distribution	地区 Area	分布情况 Distribution
安徽省 Anhui Province		江苏省 Jiangsu Province	
云南省 Yunnan Province		江西省 Jiangxi Province	
福建省 Fujian Province		上海市 Shanghai	
贵州省 Guizhou Province		湖南省 Hunan Province	
广西壮族自治区 the Guangxi Zhuang Autonomous Region		浙江省 Zhejiang Province	
广东省 Guangdong Province		台湾省 Taiwan Province	
海南省 Hainan Province		四川省 Sichuan Province	
重庆市 Chongqing			

注：●代表橘；●代表枳。

3.3. 橘与枳的分布差异与其对环境的适应性相关

橘与枳在淮河流域的地理分布的差异，主要与橘与枳对环境不同的适应性相关。橘的生长对温度、日照、水分、土壤等环境条件要求很高[3]，其在淮河流域靠南分布表明其对环境的选择性较高，难以北迁。橘能够生长在北方的陕西省，其主要生长地也分布在汉中、安康这样位于秦岭南坡的陕南地区。陕南地区虽地处淮河以北，但位于秦岭之南，气温和湿度和淮南地区相差不大，可为野生橘的生长提供合适的环境[14]。枳对环境适应性很强，容易向南迁移，且对低温有较强的耐受力，能耐-26℃的低温[15]，存活温度范围很大，是芸香科植物中抗寒性最强的品种[16]。由此可见，橘和枳以抗寒为主的环境适应能力差异决定了其地理分布上的差异。

4. 橘和枳的形态观察

古语中的观点认为橘和枳是“叶徒相似，其实味不同”，说明其表型具有一定的相似性。《中国植

物志》中的分类方式显示橘和枳自亚科级别以上均相同，都属于被子植物门(Angiospermae)、双子叶植物纲(Dicotyledoneae)、芸香目(Rutales)、芸香科。从属级别以下出现差异：橘归属于柑橘属，而枳归属于枳属。《中国植物志》中虽对两个物种的形态分别做了一些描述，但未对形态学差异进行系统比较分析，作者根据相关文献描述的形态差异，在 2018 年 11~12 月分别于淮河以北的安徽宿州市和淮河以南的上海市多处实地观察了橘和枳的代表种柑橘(*Citrus aurantifolium*)和枳(*Poncirus trifoliata*)的形态特征，并总结出了五个相对显著的形态学差异，它们分别是落叶性、叶形、果实形态、花瓣质地、茎有无刺(图 3)。结合资料和实地观察发现：橘树在 12 月时仍然保持常绿，且有明显茎干形态，为乔木；而枳树枯黄，植株矮小，无明显主干，为灌木。橘叶较厚，革质并有蜡状质感，为单身复叶；枳叶较小而薄，为指状三出复叶。橘的茎干无刺，较粗；枳的茎干具刺，较细。橘的花较大，花瓣厚实；枳的花朵很小，约 2 cm，且花瓣很较薄；橘果实较大，大约 7~10 cm，表面光滑；枳果实较小，大约 3~6 cm，表面有绒毛分布，不光滑。古语中的观点认为橘和枳是“叶徒相似，其实味不同”，而作者认为其叶形初看起来相似，实则不同；两者的果实味道也不同，橘果实酸甜可口而枳果实极苦。



Figure 3. Morphological characters of Citrus and Poncirus

图 3. 橘与枳的形态学特征

5. 橘与枳 ITS 序列比对分析

为了更清晰地显示枳属与柑橘属关系，作者在 NCBI 数据库上下载了芸香科柑橘亚科六个属的 ITS 序列，并利用 Mega 软件构建这 6 个属的系统发生树(图 4)。其中黄皮属(*Clausena*)和九里香属(*Murraya*)属于黄皮族，酒饼箬属(*Atalantia*)属于柑橘属中的近似柑橘组，枳属，金柑属(*Fortunella*)和柑橘属属于柑

橘属中的真正柑橘组。由图 4 可知,如果把黄皮属定为根,最先分出来的是九里香属,随后是酒饼筋属(支持率 99%),真正柑橘组的枳属、金柑属和柑橘属聚成一支(支持率 100%)。在真正柑橘组内,枳属、金柑属聚成一支,柑橘属单独聚为一支(支持率 100%),这一结果与前人的报道有所不同。之前的研究显示,真正柑橘组包括 6 个属,金柑属、柑橘属、枳属、澳砂椪属(*Eremocitrus*)、澳枳椪属(*Microcitrus*)和多蕊橘属(*Clymenia*) [6],枳属先分开,柑橘属和金柑属的亲缘关系更近。也有学者认为真正柑橘组只包含金柑属、柑橘属、枳属和多蕊橘属 4 个属[17],属与属之间的关系并不清楚。真正柑橘组内最早确定的属是柑橘属,于 1753 年由林奈确定;1838 年由 Rafinesque-Schmaltz 订立枳属;其余 4 个属澳砂椪属、金柑属、澳枳椪属及多蕊橘属由 Swingle 分别在 1914、1915 和 1939 年确定[18]。真正柑橘组内 6 个属的关系,有些学者认为真正柑橘组的直接祖先首先发生一次分裂形成两个类群。其中一群是金柑属、柑桔属和多蕊桔属的共同祖先,共同祖先为适应环境,演化首先产生了金柑属,再演化产生柑桔属和多蕊橘属;另一群是枳属、澳砂椪属和澳枳椪属的共同祖先[19]。另一些学者认为真正柑橘组存在两个地理分支,一支为大洋洲分支,包括澳砂椪属、澳指椪属和多蕊橘属;另一支为亚洲分支,包括金柑属、柑橘属和枳属[20],三者形成一个单系类群[21]。也有些学者认为枳属是最早从真正柑橘组中分离出来的一个属,为单系起源[18]。还有些学者基于叶绿体系统进化分析显示金柑属和枳属亲缘关系较近,而基于核基因组系统进化分析表明金柑属和柑橘属亲缘关系较近[18]。由此看来,真正柑橘组内所包含的属以及属与属之间的关系至今没有一个明确的定论,但无论是从前人的研究,还是从作者基于 ITS 序列构建的系统发生树来看,枳属都独立于柑橘属之外,两者在十四百万年前就已经分化了,两者属于不同物种。

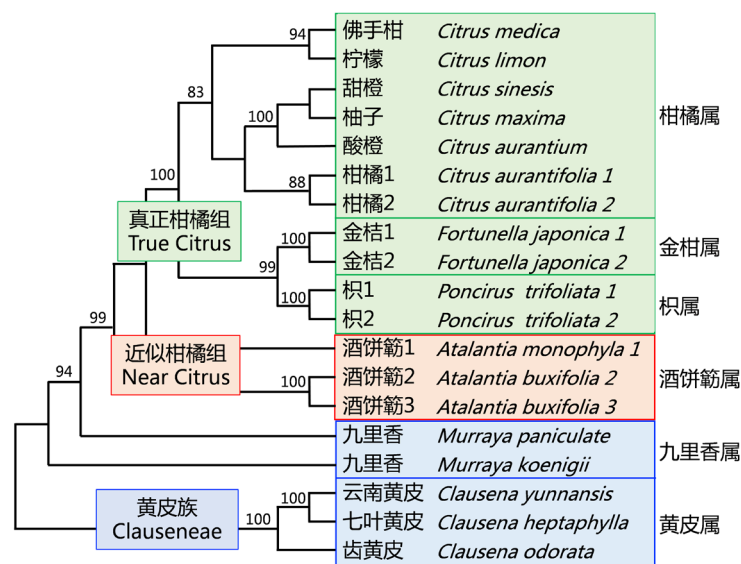


Figure 4. Phylogenetic tree of Subfam. Aurantioidae constructed by ITS sequence
图 4. ITS 序列构建的柑橘亚科系统发生树

6. 结论

本文从橘和枳的起源、地理分布、形态学观察和系统演化等方面分析了橘和枳的亲缘关系。从起源和历史演化来看,柑橘属和枳属虽均属真正柑橘组,但枳属约在 14.19 百万年前首先分化出来,柑橘属与其它四个属在 11.24 百万年前分开;从地理分布来看,由于橘和枳对环境适应性的差异,无论从淮河流域层面还是全国层面,橘的分布均遵循“主要分布于淮南”的规律,而枳并不遵循“主要分布于淮北”的规律;从形态学上来看,橘和枳在叶形、茎干、花瓣、果实和植株落叶性五方面均有明显差异;从系

统演化来看, 基于 ITS 序列构建的系统发生树表明柑橘属和枳属在真正柑橘组内分聚为两支。作者从此四方面找到的证据均证实橘和枳不是同一个物种, 枳属独立于柑橘属之外。

虽然“橘生淮南则为橘, 生于淮北则为枳”充分体现出晏子的能言善辩, 生动形象地阐述了深刻的哲理, 然而其描述的自然现象却缺乏科学性。橘和枳早在十几百万年前从真正柑橘组分化出来, 远远超越了文字产生的历史。枳属具有较强的抗寒性, 可以在 -26°C 条件下存活, 是柑橘亚科自然分布最北限的属, 因此形成了枳属主要分布在北边的格局; 而柑橘属不具有抗低温的能力, 只能忍耐 -9°C 以上的低温, 因此只能分布在气温高于 -9°C 的南方地区。橘和枳的差异, 遗传基础是最根本差异, 而植物对环境的适应性不同造成了物种的分化, 显示出地理分布上的差别。

基金项目

复旦大学本科生启明星项目资助。

参考文献

- [1] 陈涛译注. 晏子春秋[M]. 北京: 中华书局出版社, 2007: 299.
- [2] 桂茜, 蒋昊, 阮颖. 7种芸香科植物的 RAPD 分析[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(30): 101-103.
- [3] 黄成就. 中国植物志(第四十三卷第二分册) [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 113-209.
- [4] Pfeil, B.E. and Crisp, M.D. (2008) The Age and Biogeography of Citrus and the Orange Subfamily (Rutaceae: Aurantioideae) in Australasia and New Caledonia. *American Journal of Botany*, **95**, 1621-1631. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800214>
- [5] 杨晓明. 柑橘亚科植物系统发育基因组学及野生枸橼, 宜昌橙谱系地理学研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [6] Swingle, W.T. and Reece, P.C. (1967) The Botany of Citrus and Its Wild Relatives. In: Reuther, W., Webber, H.J. and Batchelor, L.D., Eds., *The Citrus Industry*, University of California, Berkeley, 190-430.
- [7] Nicolosi, E., Deng, Z.N., Gentile, A., Malfa, L.S., Continella, G. and Tribulato, E. (2000) Citrus Phylogeny and Genetic Origin of Important Species as Investigated by Molecular Markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **100**, 1155-1166. <https://doi.org/10.1007/s001220051419>
- [8] Penjor, T., Yamamoto, M., Uehara, M., Ide, M., Matsumoto, N., Matsumoto, R. and Nagano, Y. (2013) Phylogenetic Relationships of Citrus and Its Relatives Based on matK Gene Sequences. *PLoS ONE*, **8**, e62574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062574>
- [9] Garcia-Lor, A., Curk, F., Snoussi-Trifa, H., Morillon, R., Ancillo, G., Luro, F., Navarro, L. and Ollitrault, P. (2013) A Nuclear Phylogenetic Analysis: SNPs, Indels and SSRs Deliver New Insights into the Relationships in the “True Citrus Fruit Trees” Group (Citrinae, Rutaceae) and the Origin of Cultivated Species. *Annals of Botany*, **111**, 1-19. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs227>
- [10] Barkley, N.A., Roose, M.L., Krueger, R.R. and Federici, C.T. (2006) Assessing Genetic Diversity and Population Structure in a Citrus Germplasm Collection Utilizing Simple Sequence Repeat Markers (SSRs). *Theoretical and Applied Genetics*, **112**, 1519-1531. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0255-9>
- [11] 庞晓明, 胡春根, 邓秀新. 用 SSR 标记研究柑橘属及其近缘属植物的亲缘关系[J]. 遗传学报, 2003, 30(1): 81-87.
- [12] 陈卫华, 董光明. 再话“南橘北枳” [J]. 生物学教学, 2011, 36(9): 64-65.
- [13] 李小孟. 柑橘属植物进化与分类研究进展[J]. 中国农学通报, 2007, 23(4): 112-118.
- [14] 史平, 张小峰, 王欣. 汉中气候变化及其对柑桔生育的影响[J]. 陕西农业科学, 2011, 57(2): 33-35.
- [15] 吴建芳. 关于“南橘北枳”的错误认识[J]. 生物学通报, 2008, 43(6): 30.
- [16] 罗坤, 龙桂友, 袁飞荣, 焦徕, 邓子牛. Ptcor8 表达与枳生理落叶及温度的关系[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2010, 36(4): 418-421.
- [17] Tanaka, T. (1954) Species Problem in Citrus (Revisioaurantiacearum IX). Japanese Society for Promotion of Science, Tokyo, 1-157.
- [18] Swingle, W.T. (1939) Clymenia and Burkillanthus, New Genus; Also Three New Species of Pleiospermium (Rutaceae-Aurantioideae). *Journal of the Arnold Arboretum*, **20**, 250-263.

-
- [19] 周志钦. 真正柑桔果树群植物的分支学研究[J]. 武汉植物学研究, 1991, 9(2): 130-133.
- [20] Bayer, R.J., Mabberley, D.J., Morton, C., Miller, C.H., Sharma, I.K., Pfeil, B.E., Rich, S., Hitchcock, R. and Sykes, S. (2009) A Molecular Phylogeny of the Orange Subfamily (Rutaceae: Aurantioideae) Using Nine cpDNA Sequences. *American Journal of Botany*, **96**, 668-685. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800341>
- [21] Araujo, E.F., Queiroz, L.P. and Machado, M.A. (2003) What Is Citrus? Taxonomic Implications from a Study of cp-DNA Evolution in the Tribe Citreae (Rutaceae Subfamily Aurantioideae). *Organisms Diversity & Evolution*, **3**, 55-62. <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00058>