广西植物 Guihaia Jul. 2017, 37(7):811-821
http://journal.gxzw.gxib.cn
http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201703027
引文格式: 卢艳, 邓亦麒, 卢利聃, 等. 葱属 *Anguinum* 亚属 4 种 19 居群的核型研究 [J]. 广西植物, 2017, 37(7): 811-821
LU Y, DENG YQ, LU LD, et al. Karyotypes of nineteen populations of four species in *Allium* subgenus *Anguinum* [J]. Guihaia, 2017, 37(7): 811-821

葱属 *Anguinum* 亚属 4 种 19 居群的核型研究

卢 艳, 邓亦麒, 卢利聃, 何兴金*

(四川大学 生命科学学院, 生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610064)

摘 要: 石蒜科(Amaryllidaceae)葱亚科(Allioideae)葱族 (Allieae)葱属(*Allium*)的 *Anguinum* 亚属在中国分布有 6 种 2 变种,该亚属植物具有重要的药用价值。该研究在扩大样本量和覆盖范围的基础上,采用常规压片法对葱属 *Anguinum* 亚属 4 种植物 19 居群的染色体核型进行了研究,首次报道了心叶韭(*Allium ovalifolium* var. *cordifolium*)的核型。结果表明:供试类群中苍葱都为四倍体,对叶韭和心叶韭都为二倍体,太白韭具有二倍体和四倍体,染色体基数均为 x=8,核型类型都为 2A 型,每个居群都具有随体染色体,随体染色体多为 st 染色体,随体均位于短臂末端,并且对叶韭眉县居群和太白韭聂拉木居群存在 B 染色体。结合前人研究结果讨论了 *Anguinum* 亚属植物的染色体特征、随体染色体的多态性和该亚属植物的进化方式,探讨了苍葱(*Allium victorialis*)和对叶韭(*A. listera*)的细胞地理学问题。得到如下推论:(1)染色体加倍和结构变异是 *Anguinum* 亚属进化的两种重要机制,环境异质性使得 *Anguinum* 亚属植物随体染色体具较高的多态性;(2)苍葱通过多倍化和无性繁殖并存来扩大居群;(3)染色体形态变异是对叶韭适应环境变异的重要方式。

关键词: 葱属, *Anguinum* 亚属, 核型, 进化, 细胞地理
中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)07-0811-11

Karyotypes of nineteen populations of four species in *Allium* subgenus *Anguinum*

LU Yan, DENG Yi-Qi, LU Li-Dan, HE Xing-Jin*

(*Key Laboratory of Bio-Resources and Eco-Environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University*, Chengdu 610065, China)

Abstract: Subgenus *Anguinum* belongs to genus *Allium* L., tribe Allieae Dumort, subfamily Allioideae Herb., family Amaryllidaceae J. St.-Hil. Six speices and two variety species in this subgenus occur in East Asian. They are important medicinal plant, having great economic value. *Allium victorialis* has been traditionally widely used to treat various conditions such as kaempferol, acid, diallydisulfide, furostanol glycosides. Bioactivity experiments have demonstrated that the

收稿日期: 2017-05-16 **修回日期:** 2017-07-20
基金项目: 国家自然科学基金 (31270241, 31470009, 31110103911);国家科技部基础性研究专项 (2013FY112100) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31270241, 31470009, 31110103911); National Basic Research Priorities Program of China (2013FY112100)]。
作者简介: 卢艳(1989-),女,陕西汉中人,硕士研究生,主要从事植物分类与系统进化研究,(E-mail)zhengxi09@sina.com。
*通信作者: 何兴金,教授,博士生导师,主要从事植物系统分类与进化生物学研究, (E-mail)xjhe@scu.edu.cn。

plant is effective in lowering lipids and obesity, resisting oxidation, diabetes, cancer, and protecting the liver. Karyotypes of nienteen populations of four species in *Allium* subgenus *Anguinum* from China were analyzed to discuss the evolutionary mechanisms of *Allium* subgenus *Anguinum* and cytogeography of *Allium victorialis*, *A. listera* and *A. prattii*. Karyotypes of *A. ovalifolium* var. *cordifolium* was reported for the first time. Root tips for the study of mitotic chromosomes were obtained from potted plants and pretreated with paradichlorobenzene at room temperature for 9 h. After 12-24 h fixation in 1∶3 acetic-alcohol, the root tips were macerated in 1 mol · L^{-1} HCL for 9 min at 60 ℃, then stained and squashed in carbol fuchsin, and then Karyotype asymmetry was assessed by As.K%. The results showed that the karyotypes of all the species investigated were 2A according to Stebbins' karyotype classification, and the basic chromosome number is x = 8. All the populations had satellite chromosomes, and most of the satellite chromosomes were subterminal chromosomes and satellites were located in the short arm. Combined with previous studies, our inferences are as follows: (1) Polyploidy and chromosome structural rearrangement are two important evolution patterns in *Allium* subgenus *Anguinum*, and environmental heterogeneity promotes the variation in satellite chromosomes. (2) Polyploidy and asexual reproduction are important strategies for *Allium victorialis* to disperse and exploit new niches. (3) *A. listera* expands population by chromosome structural rearrangement.

Key words: *Allium*, subgenus *Anguinum*, karyotype, evolution, cytogeography

Anguinum 亚属隶属石蒜科(Amaryllidaceae)葱亚科(Allioideae)葱族(Allieae)葱属(*Allium* L.)(Fay & Chase,1996; Bremer et al,2009; Chase et al,2009)。该亚属植物间断分布于西南欧到东亚和北美东北部的高山上,中国分布有 6 种 2 变种[茖葱(*A. victorialis*)、对叶韭(*A. lister*)、卵叶韭(*A. ovalifolium*)、白脉韭(*A. ovalifolium* var. *leuconeurum*)、心叶韭(*A. ovalifolium* var. *cordifolium*)、玉簪叶韭(*A. funckiifolium*)、短葶韭(*A. nanodes*)、太白韭(*A. prattii*)],*Anguinum* 亚属植物区别于葱属其他类群的特征为圆锥形鳞茎、明显网状纤维质的鳞茎外皮以及叶常 2 枚(少为 1 或 3 枚)并为条状至卵圆形(Xu & Kamelin,2000)。*Anguinum* 亚属植物具有重要的药用价值,富含的黄酮类和含硫化合物具有治疗神经炎症、降脂降胆固醇、抗氧化、抗癌、抗凝血、保护肝脏和消炎等作用(Lee et al,2004; Woo et al,2012; Lee,2014。*Anguinum* 亚属植物具有极大的开发潜力,对其生物学特性研究有助于更加合理地开发利用和进一步保护这类植物资源。

前人对该亚属的生长习性(Kawano & Nagai, 2005; Jeong et al, 2012)、形态特征(Yoo et al, 1998)、种皮微形态(高庆波等, 2013)、叶表皮(Mashayekhi & Columbus, 2014)、理化性质(Lee et al,2004; Woo et al,2012; Lee, 2014)、核型(薛春迎等,2000)、细胞分类学(景望春等,1999)、分子系统学(Li et al,2010)等进行了研究。在细胞分类学方面,景望春等(1999)根据 *Anguinum* 亚属的地理分布和演化过程认为中国横断山至秦岭一带为该亚属植物的分布中心和分化中心。但是,*Anguinum* 亚属植物分布广泛,前人的研究对部分类群的采样范围覆盖不够全面,对种下核型分化、细胞地理学的研究所涉及的种类也有一定的局限。本研究在加大采样量和覆盖范围的基础上,对我国葱属 *Anguinum* 亚属 4 种植物 19 个居群进行了细胞分类学研究,并结合前人的研究资料,讨论 *Anguinum* 亚属的进化方式、种间亲缘关系、种内核型分化以及茖葱和对叶韭的细胞地理学,旨在为葱属 *Anguinum* 亚属增补细胞学和细胞地理学资料,为进一步探讨该亚属植物的进化机制和物种的分化、迁移扩散提供依据,为未来的开发和利用提供更多的生物学参考资料。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究所用的材料来源及凭证标本见表 1,凭证标本存放于四川大学标本馆(SZ)。

1.2 方法

采用常规压片法进行染色体装片制备。在野外取幼嫩的根尖,用饱和对二氯苯水溶液在常温下

处理 9 h，然后转入卡诺氏固定液中固定过夜，最后置于 70%乙醇溶液存于 4 ℃冰箱内保存备用。制作染色体装片时，用 1 mol · L^{-1}盐酸解离 9 min，用改良苯酚品红染料染色，常规压片、镜检，挑选染色体分散好且着丝粒清晰的细胞拍照，以便进行核型分析，将中期分裂相良好的玻片制成永久装片（中性树胶封片）。

依据 Levan（1964）的方法进行核型分析，统计 50 个细胞的染色体数目，以大于 85%的细胞中的染色体数目为该类群的染色体数目，核型分析方法依据李懋学和陈瑞阳（1985）的标准，测量至少 5 个分散良好的中期细胞染色体进行核型参数计算。核型分类依据 Stebbins（1971）的标准，核型不对称系数计算公式为长臂总长/全组染色体总长 × 100。凭证装片存放于四川大学生命科学学院植物系统与分子进化实验室。

2　结果与分析

4 种 19 居群的核型比较见表 1，核型图见图版Ⅰ~Ⅲ。所研究的 *Anguinum* 亚属 4 种 19 居群植物的染色体数目为 2n = 16 或 2n = 32，其中对叶韭、心叶韭染色体数目均为 2n = 16（二倍体），而茖葱植物的染色体数目为 2n = 32（四倍体）；核型类型都为 2A，不对称系数在 60.22%~63.64%之间，核型对称性比较高；19 个居群都具有随体，随体染色体数目在 2~5 之间，具有短臂随体、长臂随体和居间随体等类型，占比例最大的是 st 染色体短臂随体；2 个居群具 B 染色体，B 染色体数目在 1~5 之间。

茖葱两个居群的染色体都为四倍体，具有 4 个 st 染色体短臂随体，相对长度在 8.71~16.30 之间，都为 2A 核型（图版Ⅰ：1，2；图版Ⅲ：20，21），染色体能按形态分组，每组 4 条，生境都较为潮湿。

对叶韭的 8 个居群都为二倍体，As.K%为 61.37%~63.64%，核型都为 2A 型，每个居群都具随体染色体，其中采自陕西眉县红河谷太白山中林缘的居群存在 1~4 条 B 染色体。采自河南栾川龙峪湾山顶竹林中的一个居群和河南灵宝老鸦岔山顶乱石堆中居群都具有 sm 染色体具居中随体。

心叶韭马尔康居群的 As.K% = 60.87%，染色体相对长度为 8.55~15.84，最长与最短染色体的比值为 1.85，2A 核型（图版Ⅱ：19；图版Ⅲ：37）。该居群具 2 对随体染色体，一对为 st 染色体短臂随体，另一对为 sm 染色体居间随体。采自四川马尔康鹧鸪山林下。

太白韭 8 个居群的核型都为 2A 型，除聂拉木居群为四倍体外，其余居群均为二倍体，四川理塘居群具 1 对 st 染色体短臂随体和 1 对 sm 染色体居间随体，西藏左贡居群的 1 对 sm 染色体存在杂合现象，其中 1 条染色体的短臂明显更短。采自西藏左贡东达山杜鹃灌丛中，灌丛中有溪流，生境中水分充足。西藏聂拉木居群为四倍体，2n = 4x = 16m（1SAT）+ 12sm（2 SAT）+ 4st（2 SAT）+ Bs（1~5），As.K% = 62.84%，染色体相对长度为 9.12~16.57，最长与最短染色体的比值为 1.82，2A 核型（图版Ⅱ：15；图版Ⅲ：38）。该居群存在随体杂合，具有 2 对 st 染色体以及 1 条 m 染色体随体；并存在 B 染色体，B 染色体数目为 1~5。该四倍体居群植株明显比二倍体更高大，叶片更长更宽，采自西藏聂拉木县后山草地。

3　讨论

3.1 *Anguinum* 亚属植物多态性

3.1.1 染色体数目变化　*Anguinum* 亚属中的对叶韭、白脉韭、心叶韭、玉簪叶韭、短葶韭都是二倍体，对叶韭分布于中国东北、河北、山西、秦岭地区，其余几种仅分布于中国川西部分地区；茖葱和太白韭具有二倍体和四倍体，卵叶韭则为二倍体和三倍体，茖葱分布于北美西部、欧洲、西伯利亚和中亚（Xu & Kamelin，2000），太白韭在中国从秦岭至青藏高原东部均有分布，在印度、尼泊尔、不丹、锡金也有分布，卵叶韭广泛分布于中国西南地区。该亚属植物存在二、三、四倍体 3 种倍性，种间和居群间存在倍性变化，染色体数目存在多态性，并且其分布规律表明具多倍体的种具有更加广泛的分布范围。根据李琴琴（2012）的研究，对叶韭、茖葱大约起源于第四纪更新世中期，茖葱逐渐扩散到北美西部、欧洲、西伯利亚和中亚，东亚其余类群的分化则是更晚的事件。由于第四纪气候的动荡变化（Mitchell，1976；Smiley et al，1991）发生了 24 次冰川事件。在气候和土壤均频繁而剧烈变动的生境

表 1 材料来源及核型

Table 1 Source of materials and karyotypes of nineteen populations of four species in *Allium* subgenus *Anguinum* of China

种名 Species	采集地 Locality	生境 Habitat	海拔 Alt. (m)	核型公式 Karyotype formula	类型 Type	不对称系数 As. K (%)	凭证标本 Voucher	随体类型 Satelite type	图版 Plate
茖葱 *Allium victorialis*	陕西凤县 Fengxian, Shaanxi	林缘 At forest edge	1 627	2n=4x=32=12m+16sm+4st(4SAT)	2A	63.34	ly263002	Ⅱ	Ⅰ:1 Ⅲ:20
	河南嵩县 Songxian, Henan	灌丛 In thicket	2 216	2n=4x=32=20m+8sm+4st(4SAT)	2A	63.4	ly73102	Ⅱ	Ⅰ:2 Ⅲ:21
对叶韭 *A. listra*	河南嵩县 Songxian, Henan	灌丛 In thicket	1 908	2n=2x=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	63.28	ly73106	Ⅱ/Ⅰ	Ⅰ:3 Ⅲ:22
	甘肃舟曲 Zhouqu, Gansu	林下 In woods	2 243	2n=2x=16=10m+4sm+2st(2SAT)	2A	62.13	XDF2014	Ⅱ	Ⅰ:4 Ⅲ:23
	甘肃康乐 Kangle, Gansu	林下草地上 Meadows	2 907	2n=2x=8m+4sm+4st(2SAT)	2A	63.64	ly70701	Ⅱ	Ⅰ:5 Ⅲ:24
	陕西眉县 Meixian, Shaanxi	林缘 At forest edge	1 630	2n=2x=16=8m+6sm(2SAT)+2st(2SAT)+Bs(1~4)	2A	62.25	ly62601	Ⅱ/Ⅰ	Ⅰ:6 Ⅲ:25
	陕西西安 Xi'an, Shaanxi	山坡 Slopes	1 553	2n=2x=16=12m+2sm+2st(2SAT)	2A	61.37	ly62301	Ⅱ	Ⅰ:7 Ⅲ:26
	陕西华山 Huashan, Shaanxi	疏林下 In thin forests	2 063	2n=2x=16=10m+4sm+2st(2SAT)	2A	61.86	ly72801	Ⅱ	Ⅰ:8 Ⅲ:27
	河南栾川 Luanchuan, Henan	竹林 In Bamboo forests	2 210	2n=2x=16=10m+4sm(1SAT)+2st(2SAT)	2A	62.38	ly80103	Ⅱ/Ⅳ	Ⅰ:9 Ⅲ:28
	河南灵宝 Lingbao, Henan	乱石堆中 Rock crevices	2 109	2n=2x=16=10m+4sm(1SAT)+2st(2SAT)	2A	62.22	ly80302	Ⅱ/Ⅳ	Ⅰ:10 Ⅲ:29
心叶韭 *A. ovalifolium* var. *cordifolium*	四川马尔康 Maerkang, Sichuan	林下 In woods	3 351	2n=2x=16=10m+4sm(2SAT)+2st(2SAT)	2A	60.87	m12101701	Ⅱ/Ⅳ	Ⅱ:19 Ⅲ:37
太白韭 *A. prattii*	河南灵宝 Lingbao, Henan	草地 Meadows	2 410	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	62.47	ly80901	Ⅱ	Ⅰ:11 Ⅲ:30
	四川雅江 Yajiang, Sichuan	灌丛 In thickets	3 974	2n=2x=10m+4sm+2st(2 SAT)	2A	62.16	ly82701	Ⅱ	Ⅰ:12 Ⅲ:31
	西藏左贡 Zuogong, Xizang	灌丛 In thickets	4 607	2n=2x=10m+4sm+2st(2 SAT)	2A	61.28	ly82905	Ⅱ	Ⅱ:13 Ⅲ:32
	西藏芒康 Mangkang, Xizang	灌丛 In thickets	4 611	2n=2x=10m+4sm+2st(2 SAT)	2A	61.67	ly82904	Ⅱ	Ⅱ:14 Ⅲ:33
	西藏聂拉木 Nielamu, Xizang	草地 Meadows	3 865	2n=4x=16m(1SAT)+12sm(2 SAT)+4st(2 SAT)+Bs(1~5)	2A	62.84	ly90808	Ⅱ/Ⅰ	Ⅱ:15 Ⅲ:38
	西藏八宿 Basu, Xizang	灌丛 In thickets	4 658	2n=2x=8m+6sm+2st(2 SAT)	2A	62.48	ly83006	Ⅱ	Ⅱ:16 Ⅲ:34
	西藏林芝 Lingzhi, Xizang	灌丛 In thickets	4 728	2n=2x=16=10m+4sm+2st(2SAT)	2A	61.47	ly83107	Ⅱ	Ⅱ:17 Ⅲ:35
	四川理塘 Litang, Sichuan	草甸 Meadows	4 141	2n=2x=12m+2sm(2 SAT)+2st(2 SAT)	2A	61.59	ly82702	Ⅱ/Ⅲ	Ⅱ:18 Ⅲ:36

中,多倍体比较能够经受选择(洪德元,1990)。虽然染色体的多倍化可能导致育性降低甚至不育,但是葱属的植物均具有鳞茎,研究发现茖葱和卵叶韭具有走茎(Yoo et al, 1998;Kawano & Nagai, 2005),作者采样过程中也发现太白韭部分居群存在走茎,能够通过无性繁殖来保存变异并扩大居群的个

表 2　葱属亚属植物核型资料

Table 2　Karyotype data of *Allium* subgenus *Anguinum*

种名 Species	采集地 Locality	核型公式 Karyotype formula	核型类型 Type	随体类型 Satelite type	数据来源 Source
苍葱 *Allium victorialis*	郁陵岛 Ullungdo, Korea	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	吉林敦化 Jilin,Jiaohua	2n=4x=32=16m+12sm+4st(4SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	北京百花山 Baihuashan, Beijin	2n=4x=32=20m+8sm+4st(4SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	四川巫山 Wushan, Sichuan	2n=4x=32=16m+12sm+4st(4SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
对叶韭 *A. listra*	吉林东丰 Dongfeng, Jilin	2n=2x=16=10m+4sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	陕西太白山 Taibaishan, Shaanxi	2n=2x=16=12m+2sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	陕西太白山 Taibaishan, Shaanxi	2n=2x=16=10m+4sm+2st(2SAT)+Bs(0~6)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
卵叶韭 *A. ovalifolium*	四川宝兴 Baoxing, Sichaun	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)+Bs(1~6)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	云南中甸 Zhongdian, Yunnan	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	四川汶川 Wenchaun, Sichaun	2n=3x=24=15m+6sm+3st(3SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	四川都江堰 Dujiangyan, Sichaun	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	四川大邑 Dayi, Sichaun	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
玉簪叶韭 *A. funckiifolium*	四川巫山 Wushan, Sichuan	2n=2x=8m+6sm+2st(2SAT)+Bs(0~5)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
太白韭 *A. prattii*	青海玉树 Yushu, Qinghai	2n=2x=16=12m+2sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	薛春迎等, 2000 XUE YC et al, 2000
	青海玉树 Yushu, Qinghai	2n=2x=16=14m+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	薛春迎等, 2000 XUE YC et al, 2000
	青海玉树 Yushu, Qinghai	2n=4x=32=24m+4sm+4st(4SAT)	2A	Ⅱ	薛春迎等, 2000 XUE YC et al, 2000
	青海玉树 Yushu, Qinghai	2n=2x=16=14m+2st(2SAT)+Bs(0~2)	2A	Ⅱ	薛春迎等, 2000 XUE YC et al, 2000
	四川理塘 Litang, Sichuan	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	四川折多山 Zheduoshan, Sichuan	2n=2x=16=12m+2sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	四川海螺沟 Hailuogou, Sichuan	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	云南碧塔海 Bitahai, Yunnan	2n=4x=32=22m+6sm+4st(4SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	云南德钦 Deqing, Yunnan	2n=2x=16=10m+4sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	云南大雪山 Daxueshan, Yunnan	2n=2x=16=10m+4sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999

续表2

种名 Species	采集地 Locality	核型公式 Karyotype formula	核型类型 Type	随体类型 Satelite type	数据来源 Source
	四川米亚罗 Miyaluo, Sichuan	2n=4x=32=20m+8sm+4st(4SAT)+Bs(1~5)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	四川鹧鸪山 Zhegushan, Sichuan	2n=4x=32=18m+10sm+4st(3SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	陕西太白山 Taibaishan, Shaanxi	2n=2x=16=10m(1SAT)+4sm+2st	2A	Ⅳ	张跃进等, 1993 ZHANG YJ et al, 1993
	陕西宁陕 Ningshan, Shaanxi	2n=2x=16=10m+6sm(1SAT)	2A	Ⅱ	张跃进等, 1993 ZHANG YJ et al, 1993
短葶韭 *A. nanodes*	四川波瓦山 Bowashan, Sichuan	2n=2x=16=12m+2sm+2st(2SAT)+Bs(0~3)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999
	云南大雪山 Daxueshan, Yunnan	2n=2x=16=8m+6sm+2st(2SAT)	2A	Ⅱ	景望春等, 1999 JING WC et al, 1999

体数量,克服多倍体育性降低的困难。兼性无融合生殖和染色体数目变异增强了 *Anguinum* 亚属植物抵抗环境变异带来的不良影响的能力,有助于其生存和迁移扩散。

3.1.2 染色体结构变异 本研究和已有核型研究(表2)表明,葱属 *Anguinum* 亚属植物染色体结构存在变异。具有多个居群的苍葱、对叶韭、卵叶韭、太白韭和短葶韭的居群数和核型组成类型分别为 6,4、11,4、5,2、22,10 和 2、2,表明居群间核型组成存在丰富变化,居群的 m、sm 和 st 染色体数目存在变化,存在 m 染色体向 sm 转化,或者 sm 染色体向 st 染色体转化的现象。Stebbins(1971)提出从 m 染色体到 sm、st、t 染色体的进化中,至少要发生染色体间不等罗伯逊易位或同一染色体的臂间不等倒位或染色体内转化,是染色体结构变异的表现。染色体结构变异可以产生新的连锁基因,在扩大生境时具有更高的适合度,从而增加对环境的适应度。

Anguinum 亚属植物还具有 B 染色体,已有资料的 48 个居群中 8 个居群存在 B 染色体,数目在 1~6 之间(表 1,表 2),中国葱属最大的组 sect. *Rhiziridium* 已有核型资料的 34 种 108 居群中只有 10 个居群具有随体染色体(周春景等,2012),相比之下 *Anguinum* 亚属具有很高的 B 染色体比例。B 染色体可导致 A 染色体组交叉频率的增加,而此增加势必促进基因重组以及变异的发生,而 B 染色体则为这种进化机制提供了潜在的可能(洪德元,1990),即 B 染色体的出现是染色体结构变异的一种反映。分布最广泛的苍葱没有 B 染色体,而分布极为狭域的玉簪叶韭和短葶韭以及仅分布于中国的对叶韭具有 B 染色体。随体和 B 染色体特征都显示苍葱处于较稳定的状态,而东亚其余类群仍存在分化和变异中。研究表明 B 染色体的存在,虽然不会导致新的物种形成,但却为物种占领新的特殊生境具有重要生态学适应意义(洪德元,1990),据此推测在东亚类群的扩散和迁移过程中,B 染色体变异对该亚属植物适应新的生境具有重要作用。

3.1.3 随体染色体多态性 根据本文研究,结合国内外(张跃进等,1993;景望春等,1999);(Mizianty & Frey,1973; Krogulevich,1976; Pastor,1982)研究资料表明 *Anguinum* 亚属植物居群间随体染色体的数目和形态都存在变异。二倍体居群的随体染色体数目在 1~5 之间,三倍体居群具有 3 条随体染色体,四倍体居群具 4~5 条随体染色体。Brat(1965)按照随体的形状和位置将葱属随体染色体划分为 6 种类型,参照 Brat 的标准对亚属的随体染色体进行划分(表 1,表 2),*Anguinum* 亚属中随体染色体位于 m、sm 或 st 染色体上,涵盖了Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ和Ⅳ型,主要为Ⅱ型,除过张跃进等(1993)研究的太白山居群太白韭仅具有Ⅳ型随体外,其余居群都具有Ⅱ型随体,少数居群还具有Ⅰ型(2 个居群)、Ⅲ型(1 个居群)和Ⅳ型(3 个居群)随体染色体。以上结果表明,*Anguinum* 亚属植物随体染色体存在多型性,同种不同生境的居群间随体染色体存在一定差异。Brat 认为通常随体染色体对环境变化比非随体染色

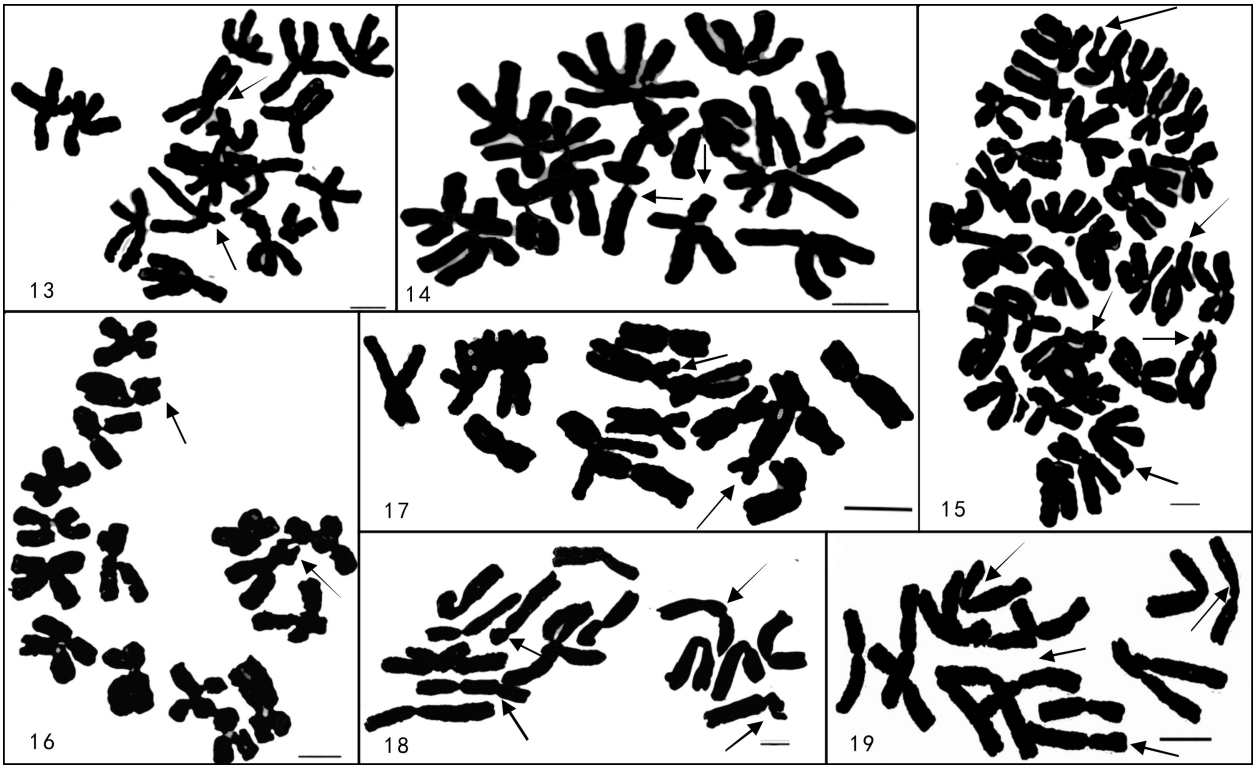
图版 Ⅰ　中国葱属 *Anguinum* 亚属 4 种 19 居群的核型图　**1**. 苍葱(凤县居群)；**2**. 苍葱(嵩县居群)；**3**. 对叶韭(嵩县居群)；**4**. 对叶韭(舟曲居群)；**5**. 对叶韭(康乐居群)；**6**. 对叶韭(眉县居群)；**7**. 对叶韭(西安居群)；**8**. 对叶韭(华山居群)；**9**. 对叶韭(栾川居群)；**10**. 对叶韭(灵宝居群)；**11**. 太白韭(灵宝居群)；**12**. 太白韭(雅江居群)。箭头示随体染色体，标尺 = 10 μm。

Plate Ⅰ　Karyotypes of nineteen populations of four species in *Allium* subgenus *Anguinum*　**1**. *Allium victorialis* (Fengxian, Shaanxi)；**2**. *A. victorialis* (Songxian, Henan)；**3**. *A. listera* (Songxian, Henan)；**4**. *A. listera* (Zhouqu, Gansu)；**5**. *A. listera* (Kangle, Gansu)；**6**. *A. listera* (Meixian, Shaanxi)；**7**. *A. listera* (Xi'an, Shaanxi)；**8**. *A. listera* (Huashan, Shaanxi)；**9**. *A. listera* (Luanchuan, Henan)；**10**. *A. listera* (Lingbao, Henan)；**11**. *A. prattii* (Lingbao, Henan)；**12**. *A. prattii* (Yajiang, Sichuan). Arrows indicate satellite chromosomes, bar = 10 μm.

体更为敏感。前人研究也表明该亚属植物对生境敏感，形态和生理生化性质等容易受到环境的影响而发生变异(谭仲明和许介眉，1994；Kim et al，1997；Yang et al，2014)。本研究涉及的 19 个居群的生境多样化，有秦岭地区的林下、草地一直到青藏高原的高山杜鹃灌丛和草甸中以及溪边，在广阔的地理分布区内，气候条件、土壤性质以及光照等诸多环境因素必然存在很大的差异，推测可能是环境差异诱发 *Anguinum* 亚属植物随体染色体发生结构变异，造成随体染色体的多态性。因此推测由于 *Anguinum* 亚属植物生境多样化，随体染色体对生境的敏感性促使其发生变异，生境异质性使得随体染色体具有多态性。

3.2 苍葱和对叶韭的细胞地理学

细胞地理学（Cytogeography）是研究染色体特性及其与植物地理分布之间关系的一门学科，其主

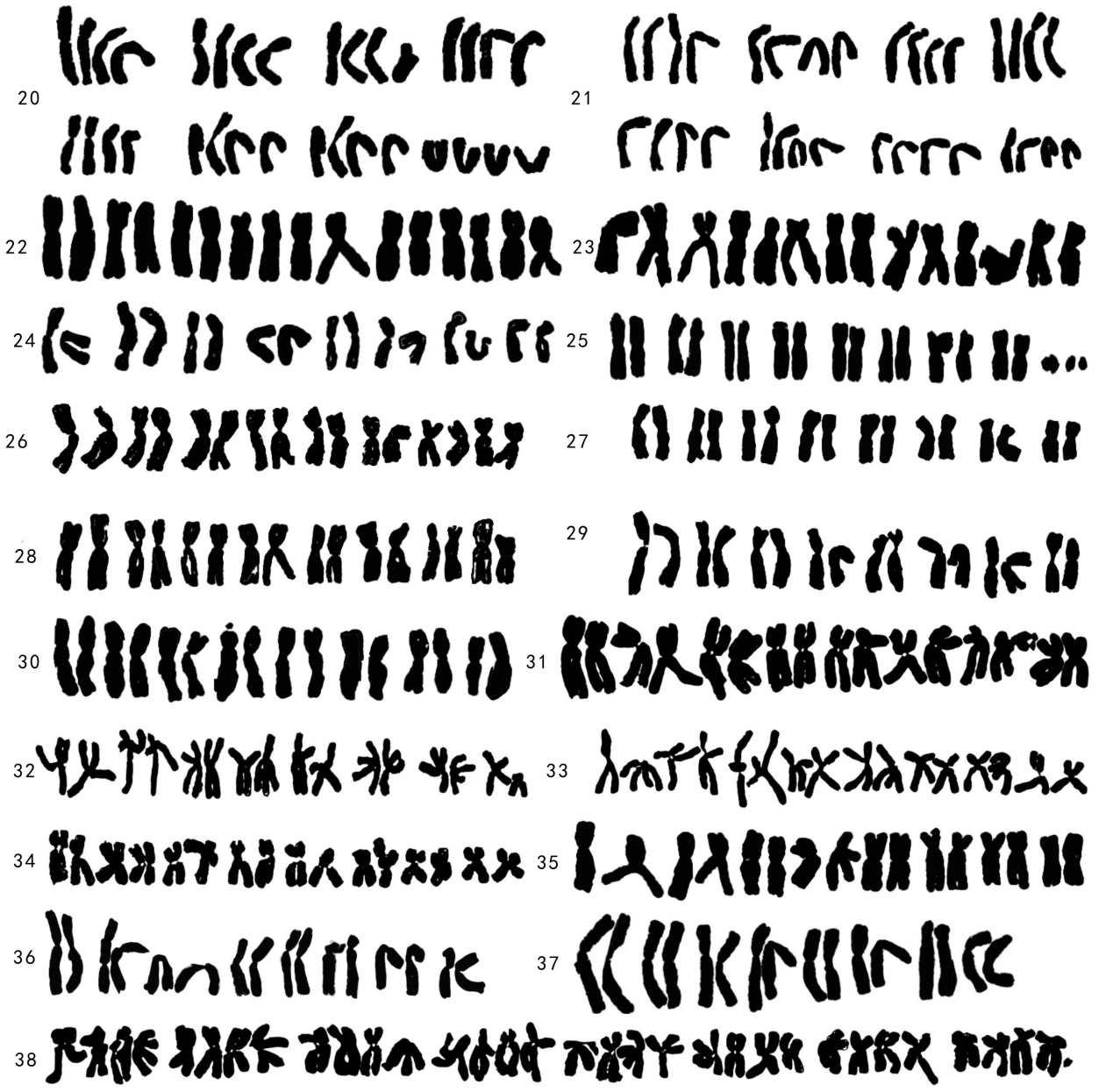


图版 Ⅱ 中国葱属 *Anguinum* 亚属 4 种 19 居群的核型图 **13**. 太白韭(左贡居群); **14**. 太白韭(芒康居群); **15**. 太白韭(聂拉木居群); **16**. 太白韭(八宿居群); **17**. 太白韭(林芝居群); **18**. 太白韭(理塘居群); **19**. 心叶韭(梦笔山居群)。箭头示随体染色体, 标尺 = 10 μm。

Plate Ⅱ Karyotypes of nineteen populations of four species in *Allium* subgenus *Anguinum* **13**. *Allium prattii*(Zuogong, Xizang); **14**. *A. prattii*(Mangkang, Xizang); **15**. *A. prattii*(Nielamu, Xizang); **16**. *A. prattii*(Basu, Sichuan); **17**. *A. prattii*(Linzhi, Xizang); **18**. *A. prattii*(Litang, Xizang); **19**. *A. ovalifolium* var. *cordifolium*(Maerkang, Sichuan). Arrows indicate satellite chromosomes, bar = 10 μm.

要内容为植物地理分布与染色体核型变化多倍性的关系和核型与植物类群分布起源中心的关系(徐炳声,1982)。根据本研究结合已有资料,根据染色体倍性变化和地理分布对分布比较广泛的苍葱和对叶韭进行细胞地理学研究,初步探讨它的地理分布及成因。

3.2.1 *苍葱* 根据目前国际国内已有的细胞资料表明,苍葱分布于欧洲的居群其染色体均为二倍体,分布于韩国和日本的苍葱居群则存在二倍体和四倍体两种细胞型,已报道的苍葱三倍体居群则分布于印度北部(Mizianty & Frey, 1973; Krogulevich, 1976; Pastor,1982),分布于中国的苍葱全是四倍体(景望春,1999)。根据核型以及系统分类学资料显示苍葱分布广泛、核型较为稳定、进化树位置较为古老,说明苍葱较东亚其余类群都要古老,李琴琴(2010)对 *Anguinum* 亚属可能起源时间运用分子钟推测表明苍葱可能在第四纪更新世中期起源于欧亚大陆, 之后扩散到北美、欧洲、西伯利亚和中亚,那个时期扩散出去的类群多为二倍体,可能仅仅在细胞核型上发生变异来适应新的环境。而于晚第三纪扩散至喜马拉雅和横断山邻近地区的苍葱类群,由于喜马拉雅山脉的隆起和横断山的造山活动在第四纪尤为剧烈(Li et al,1979; Zhou et al,2000; 刘东生等,2000),在第四纪时分布于邻近地区的苍葱类群经历了多次冰期和间冰期的活动,这些事件促成了复杂多样的气候和生境条件,使分布于其边缘地区的苍葱类群在向新的生境扩散的过程中,产生染色体倍性的变化,续而出现了三倍体和四倍体后裔,在气候和土壤均频繁而剧烈的变动生境中,多倍体比较能够经受选择(洪德元,1990)。因此,分布于印度北部,中国西南部、秦岭、一直延伸至东亚(我国东北部及日本)的多倍体苍葱(后裔)因为



图版 Ⅲ　中国葱属 *Anguinum* 亚属 4 种 19 居群的核型图　**20**. 苍葱(凤县居群)；**21**.苍葱(嵩县居群)；**22**. 对叶韭(嵩县居群)；**23**. 对叶韭(舟曲居群)；**24**. 对叶韭(康乐居群)；**25**. 对叶韭(眉县居群)；**26**. 对叶韭(西安居群)；**27**. 对叶韭(华山居群)；**28**. 对叶韭(栾川居群)；**29**. 对叶韭(灵宝居群)；**30**. 太白韭(灵宝居群)；**31**. 太白韭(雅江居群)；**32**. 太白韭(左贡居群)；**33**. 太白韭(芒康居群)；**34**. 太白韭(八宿居群)；**35**. 太白韭(林芝居群)；**36**. 太白韭(理塘居群)；**37**. 心叶韭(梦笔山居群)；**38**. 太白韭(聂拉木居群)。

Plate Ⅲ　Karyotypes of 19 populations of 4 species in *Allium* subgenus *Anguinum*　**20**. *Allium victorialis* (Fengxian, Shaanxi)；**21**. *A. victorialis* (Songxian, Henan)；**22**. *A. listera* (Songxian, Henan)；**23**. *A. listera* (Zhouqu, Gansu)；**24**. *A. listera* (Kangle, Gansu)；**25**. *A. listera* (Meixian, Shaanxi)；**26**. *A. listera* (Xi'an, Shaanxi)；**27**. *A. listera* (Huashan, Shaanxi)；**28**. *A. listera* (Luanchuan, Henan)；**29**. *A. listera* (Lingbao, Henan)；**30**. *A. prattii* (Lingbao, Henan)；**31**. *A. prattii* (Yajiang, Sichuan)；**32**. *A. prattii* (Zuogong, Xizang)；**33**. *A. prattii* (Mangkang, Xizang)；**34**. *A. prattii* (Basu, Sichuan)；**35**. *A. prattii* (Lingzhi, Xizang)；**36**. *A. prattii* (Litang, Xizang)；**37**. *A. ovalifolium* var. *cordifolium* (Maerkang, Sichuan)；**38**. *A. prattii* (Nielamu, Xizang).

拥有了多套的染色体可经受环境变化的环境压力而生存下来，并进一步分化发育。在多倍化的过程中，苍葱(后裔)出现了三倍体居群，三倍体的物种无法完成有性生殖过程，即苍葱(后裔)中的三倍体个体或居群是不育的，但因葱属植物具有鳞茎和根状茎，并且苍葱还具有走茎，无性繁殖机制的存在为扩大其居群个体数量和保存变异提供了可能。多倍化和无性繁殖使得苍葱的适应性增强而得以扩散和迁移。

3.2.2 对叶韭 本研究中，对叶韭为中国特有种，在东北、华中和西南都有分布，已有核型资料的 11 个居群都为二倍体。对叶韭仅分布在中国，花形态与苍葱相似，而与中国其余类群不相同，分子系统进化研究表明对叶韭与苍葱可能具有共同的祖先(李琴琴，2010)，对叶韭分布在苍葱二倍体外缘，与四倍体近同域分布，苍葱多分布在阴暗潮湿腐殖质丰富的林下，根据野外采集观察对叶韭分布在林下、草地和河边，生境遮蔽度比苍葱更小，也相对更加干旱，对叶韭相比苍葱具更广的生态幅。因此推测苍葱的古老类群在向南迁移的过程遇到环境变化，第四纪冰期作用使得雪线下降，苍葱向低海拔以及南方迁移过程遇到与以前不同的土质、阳光和水分条件，一部分加倍形成四倍体，在剧烈变化的气候和土壤中，四倍体更加能够经受选择(洪德元，1990)，因而能适应更高的环境压力而生存下来；另一部分变异产生新的基因型形成了生态幅更广的对叶韭，对叶韭能够占领与苍葱不同的更广阔生境而得以保存和扩大居群。秦岭地区在第四纪经历了多次的冰川作用以及山脉隆起和一系列的地质构造活动，使得该地区的气候和生境产生大的动荡(刘东生等，2000)，秦岭作为我国南北分水岭，气候和地理状况陡变，具有明显不同于对叶韭北方分布地的生境条件，在此地区的眉县居群对叶韭具有 1~4 条 B 染色体，葱属植物 B 染色体是作为染色体结构变异对生存环境适应的表型特征而存在的，太白山地区 B 染色体的出现可能就是此地区对叶韭对变动的环境的一种响应。河南栾川居群中存在Ⅳ型随体染色体，根据 Brat(1965)的研究，Ⅳ型是Ⅱ型通过易位形成的。对叶韭居群间核型存在差异，核型组成不同的居群生境也不相同，随体染色体变异、核型差异以及 B 染色体都体现了染色体的结构变异，染色体结构变异有助于对叶韭克服在扩大生境时遇到的环境变化压力。在 *Anguinum* 亚属中还有叶形态与对叶韭相似，但是花形态不同的卵叶韭，对叶韭分布在秦岭及其以南地区，卵叶韭分布在秦岭以南以及西南地区。秦岭是我国著名的南北气候带和植被类型的分界线，推测对叶韭在扩散到秦岭以北地区时，遇到明显不同的气候、土壤和地理环境发生变异，进而分化产生卵叶韭，卵叶韭进一步向西南地区扩散。

参考文献：

BRAT SV, 1965. Genetic systems in *Allium* L. chromosome variation [J]. Chromosoma (Berl.), 16: 486-499.

BREMER B, BREMER K, CHASE M, et al, 2009. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III [J]. Bot J Linn Soc, 161:105-121.

CHASE MW, REVEAL JL, FAY MF, 2009. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae [J]. Bot J Linn Soc, 161 (2): 132-136.

FAY MF, CHASE MW, 1996. Resurrection ofthemidaceae for the Brodiaea alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthoideae [J]. Taxon, 45 (3):441.

GAO QB, ZHANG FQ, FU PC, et al, 2013. Seed coat micromorphology of five species from *Allium* in Qinghai Province [J]. Plant Divers & Resour, 35(3):285-289. [高庆波，张发起，付鹏程，等，2013. 青海省五种葱属植物的种皮微形态 [J]. 植物分类与资源学报，35(3):285-289.]

HONG DY, 1990. Plant cytotaxonomy [M]. Beijing: Science Press: 94. [洪德元，1990. 植物细胞分类学[M]. 北京：科学出版社：94.]

JEONG MJ, SONG HJ, SIM SJ, et al, 2012. Influence of nitrogen, phosphorous, potassium and sucrose on the shoot and bulb growth of *Allium victorialis* var. *platyphyllum* [J]. Korean J Med Crop Sci, 20(2):101-107.

JING WC, XU J M, YANG L, 1999. A study on cytotaxonomy of sect. Anguinum of *Allium* [J]. Acta Phytotaxon, 37 (1): 20-349. [景望春，许介眉，杨蕾，1999. 葱属宽叶组植物细胞分类学研究 [J]. 植物分类学报，37(1): 20-34.]

KAWANO S, NAGAI Y, 2005. Life-history monographs of Japanese plants. 4: *Allium victorialis* L. ssp. *platyphyllum* (Makino) Hultén (Alliaceae) Syn. *Allium victorialis* L. var. *platyphyllum* Makino; *A. latissimum* Prokh [J]. Plant Spec Biol, 20 (3): 219-225.

KIM WB, YOO KO, RYU SY, et al, 1997. Intraspecific variations of the *Allium victorialis* var. *platyphyllum* by poly-

merase chain reaction [J]. J Korean Soci Hortic Sci, 38 (2): 129-132.

KROGULEVICH RE, 1976. Chromosome numbers of plant species from the Tunkinsky Alpes (East Sayan) [J]. News Sib Depart Ac Sci USSR, ser Biol, 15:46-52.

LEE E, 2014. Anti-inflammatoryeffects of *Allium victorialis* extract in Lipopolysaccharide exposed rats and raw 264.7 Cells [J]. Korean J Plant Res, 27(6): 707-713.

LEE SS, MUN SH, LEE HJ, et al, 2004. Cholesterol inhibitory activities of kaempferol and quercetin isolated from *Allium victorialis* var. *platyphyllum* [J]. Mokchae Konghak, 32: 17-27.

LEVAN A, FREDGA K, SANDBERG A, 1964. Nomenclature for centromeric position onchromosomes [J]. Hereditas, 52 (2): 201-220.

LI JJ, WEN SX, ZHANG QS, et al, 1979. A discussion on the period, amplitude and type of the uplift of the Qinghai-Xizang Plateau [J]. Sci Sin, 22: 1314-1328.

LI MX, CHEN RY, 1985. A suggestion on the standardization of karyotype analysis in plants [J]. J Wuhan Bot Res, 3(4): 297-302. [李懋学, 陈瑞阳, 1985. 关于植物核型分析的标准化问题 [J]. 武汉植物学研究, 3(4):297-302.]

LI QQ, ZHOU SD, HE XJ, et al, 2010. Phylogeny and biogeography of *Allium* (Amaryllidaceae: Allieae) based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast rps16 sequences, focusing on the inclusion of species endemic to China [J]. Ann Bot-London, 106: 709-733.

LI QQ, 2012. The study of *Allium* L.[D]. Chengdu: Sichuan University. [李琴琴, 2012. 葱属的分子系统学研究 [D]. 成都: 四川大学.]

LIU DS, JIAN ZJ, YUAN BY, et al, 2000. Table of Chinese quaternary stratigraphic correlation remaeked with climate change [J]. Quaternary Res, 20(2):108-128. [刘东生, 剪知髻, 袁宝印, 等, 2000. 以气候变化为标志的中国第四纪地层对比表 [J]. 第四纪研究, 20(2): 108-128.]

MASHAYEKHI S, COLUNBUS JT, 2014. Evolution of leaf blade anatomy in *Allium* (Amaryllidaceae) subgenus *Amerallium* with a focus on the North American species [J]. Am J Bot, 101(1):63.

MITCHELL JM, 1976. An overview of climatic variability and its causal mechanisms [J]. Quaternary Res, 6: 481-493.

MIZIANTY M, FREY L, 1973. Chromosome numbers of some vascular plants in the western Bieszczady Mts.(south-eastern-Poland).(Liczby chromosomow kilku roslin naczyniowych z Bieszczadow Zachodnich) [J]. Fragm Flor Geobot, 19(3): 265-270.

PASTOR J, 1982. Karyology of *Allium* species from the Iberian Peninsula [J]. Phyton (Austria), 22: 171-200.

SMILEY TH, BRYSON RA, KING JE, et al, 1991. Quatemary paleoclimates [M]//Quaternary nonglacial geology: conterminous [M]. U. S. Geological Society of America, Boulder, Colorado: 13-44.

STEBBINS GL, 1971. Chromosomal evolution in higher plants [M]. London: Edward Arnold Press: 12-150.

TAN ZM, XU JM, ZHAO BX, 1994. The influence of ecotope diversity on the flavonoids contained in *Allium* L. [J]. Bot Res, 14(4): 434-438. [谭仲明, 许介眉, 赵炳祥, 1994. 生态多样性对葱属植物中黄酮类化合物的影响 [J]. 植物研究, 14(4): 434-438.]

WOO KW, MOON E, PARK SY, et al, 2012. Flavonoid glycosides from the leaves of *Allium victorialis* var. *platyphyllum* and their anti-neuroin flammatory effects [J]. Bioorg Med Chem Lett, 22(24): 7465-7470.

XU BS, 1982. Cytogeography[J]. Plant J: 20-21. [徐炳声, 1982. 细胞地理学[J]. 植物杂志: 20-21.]

XU JM, KAMELIN RV, 2000. *Allium* Linnaeus [M]//WU ZY, RAVEN PH, HONG DY. Flora of China [M]. Beijing: Science Press; St Louis: Missouri Botanical Garden Press: 165-202.

XUE CY, XU JM, LIU JQ, 2000. Karyotype studies of *Allium prattii* among 4 populations in Southern Qinghai [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin. 20(2):288-293. [薛春迎, 许介眉, 刘建全, 2000. 青海南部太白韭 4 居群的核型研究 [J]. 西北植物学报, 20(2): 288-293.]

YANG JK, JUNG JY, JEONG MJ, et al, 2014. Habitat influences composition of volatile constituents in *Allium victorialis* var. *platyphyllum* [J]. Pak J Bot, 46(1): 271-279.

YOO KO, KIM WB, PARK H J, et al, 1998. External morphology and numerical taxonomy among habitat of *Allium victorialis* var. *platyphyllum* [J]. Korean J Plant Resour, 11 (2):210-216.

ZHANG YJ, ZHANG XY, XU JM, 1993. Biosystematic studies on *Allium* L. Ⅰ. A study on karyology of 6 samples of *Allium* L. [J]. J Wuhan Bot Res, 11(3): 193-199. [张跃进, 张小燕, 许介眉, 1993. 葱属植物物种生物学研究 I. 葱属 6 种材料的核型研究[J]. 武汉植物学研究, 11(3): 193-199.]

ZHOU CJ, ZHOU SD, HUANG DQ, et al, 2012. Karyotypes of 25 populations of 15 species in *Allium* Section *Rhiziridium* from China [J]. Plant Divers & Resour, 34(2): 120-136. [周春景, 周颂东, 黄德青, 等, 2012. 中国葱属根茎组植 15 种 25 居群的核型研究 [J]. 植物分类与资源学报, 34(2): 120-136.]

ZHOU SZ, WANG XL, WANG J, et al, 2000. A preliminary study on timing of the oldest Pleistocene glaciation in Qinghai-Tibetan Plateau. [J]. Quaternary Res, 6: 44-51.