



天门冬科黄精族细胞学研究进展

王家坚, 聂泽龙, 孟 盈*

(吉首大学 生物资源与环境科学学院植物资源保护与利用重点实验室, 湖南吉首 416000)

摘 要: 在全面收集和整理黄精族染色体数据的基础上, 对国内外有关黄精族各类群间的染色体数目和倍性的变化规律进行了总结, 并从染色体的多倍化和非整倍化与系统发育关系和地理分布方面探讨了黄精族内各属的起源和演化关系问题。黄精族包括黄精属、舞鹤草属、异黄精属和竹根七属, 共约 100 余种, 其中舞鹤草属 ($x=18$)、异黄精属 ($x=16$) 和竹根七属 ($x=20$) 的染色体基数稳定, 而黄精属染色体基数波动较大, 主要为 $x=8\sim 16$, 既有多倍化也有非整倍化现象。染色体数据表明黄精族 4 个属的染色体进化模式各不相同, 揭示了黄精族内染色体从高基数向低基数演化的规律; 各属内染色体的演化主要是体现在二倍体水平上的核型变异, 多倍化在本族中不占主导地位; 仅黄精属内伴有非常强烈的非整倍化现象; 细胞学证据与分子系统发育的结果比较吻合, 为黄精族内属间以及属下的系统发育与进化提供了重要的参考资料。

关键词: 黄精族; 染色体基数; 染色体进化; 非整倍化

中图分类号: Q343.2

文献标志码: A

Cytological Advances on Tribe Polygonateae (Asparagaceae)

WANG Jiajian, NIE Zelong, MENG Ying*

(Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization, College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou, Hunan 416000, China)

Abstract: Base on the survey of cytological data from Polygonateae, we reviewed chromosome numbers and their variations of taxa from the tribe Polygonateae, including their polyploidization and aneuploidization events, and the correlation with phylogenetic relationships and geographic distribution. The tribe includes ca. 100 species from four genera of *Maianthemum*, *Disporopsis*, *Heteropolygonatum*, and *Polygonatum*. *Polygonatum* shows a wide variation of chromosome base numbers mainly from 8 to 16 with both polyploidization and aneuploidization simultaneously, quite different from the other three genera with stable basic chromosomal numbers, i. e., *Maianthemum* ($x=18$), *Heteropolygonatum* ($x=16$), and *Disporopsis* ($x=20$). Chromosomal data support the recognition of the 4 genera in the tribe, each showing a distinct chromosomal pattern. We also find that a decreasing trend of chromosomal basic number of taxa in the tribe. The chromosomal evolution of the tribe is dominantly on the diploidy level with less polyploidization and the aneuploidization events are only found in *Polygonatum*. Cytological data are highly consistent with the phylogenetic relationships and provide useful implications for the evolution of the tribe.

Key words: Polygonateae; chromosome base number; chromosomal evolution; aneuploidization

黄精族 (Polygonateae) 隶属于天门冬科^[1-3], 主要包括广义舞鹤草属 (*Maianthemum* F. H. Wigg.)、竹根七属 (*Disporopsis* Hance)、异黄精属 (*Heteropolygonatum* M. N. Tamura & Ogisu) 和黄

精属 (*Polygonatum* Mill.), 共约 100 种。黄精族作为一个自然的单系类群, 也得到了分子系统学证据的支持, 但该族的系统位置存在争议, 传统上隶属于百合科^[4-5], 分子证据支持将它从百合科分出, 最先

收稿日期: 2015-12-05; 修改稿收到日期: 2016-03-03

基金项目: 国家自然科学基金 (31270273, 31560060)

作者简介: 王家坚 (1990—), 男, 硕士, 主要从事细胞地理学与分子系统学研究。E-mail: wjjedu@163.com

* 通信作者: 孟 盈, 博士, 副教授, 硕士研究生导师, 主要从事细胞地理与分子系统学研究。E-mail: mengyingnie@163.com

置于铃兰科中^[6-7],后来又把它所在的铃兰科扩大到假叶树科^[1,8-9]以及现在的天门冬科^[2-3]。黄精族广布于北半球,呈典型的北温带分布,其中舞鹤草属和黄精属呈现洲际间断分布模式,具有很好的生物地理学研究价值;黄精族大多数种类分布于东亚地区,中国西南地区的青藏高原和横断山区为其重要的分布中心之一^[10-11]。分子系统发育研究表明该族通常分为二大分支:位于整个黄精族基部的舞鹤草属与包括黄精属、异黄精属和竹根七属形成的一支互为姐妹类群^[12-16]。

广义的舞鹤草属包括传统的鹿药属(*Smilacina* Desf.)和舞鹤草属(*Maianthemum* s. str.),约 35 种,东亚有 20 余种(从俄罗斯、日本到东喜马拉雅地区),其中约 13 种集中分布于中国西南的横断山和喜马拉雅地区,北美只有 5 种,其余种类分布于中美洲热带山区^[14,17-28]。传统鹿药属和舞鹤草属仅在花基数上存在差别^[15]。传统鹿药属的花基数为三基数,舞鹤草属的花基数为二基数。舞鹤草属种类在形态上有较大差别^[13,29-30],以顶生的圆锥花序为主要特征,染色体数目多为 $2n=36$,并有多倍化的趋势^[31]。属内种间的区分主要依据根状茎、花序及花的特征、叶形等特征进行区分,但是种间关系还有很多争议^[12-13,29-30,32-33]。Hara^[29]依据花冠裂片、雄蕊着生位置、花两性或单性、花粉形态,将传统鹿药属的亚洲类群分为 4 个组。李恒^[30]依据根状茎形态演化的阶段性、茎生叶的数量、花序的结构、花基数的变异将舞鹤草属分为 2 个亚属 5 个组:块状根茎亚属(蝶花组、管花组、棒状根茎组)、细长根茎亚属(三基数花组和二基数花组)。

黄精属以北半球温带区域分布为主,是黄精族最大的属,共约 60 余种,主要分布在亚洲(中国、日本到喜马拉雅地区),以中国西南地区和东北亚为多样化分布中心;有 6 种分布到欧洲(2 种为欧洲特有),2 种分布于北美^[28,34]。黄精属不仅所包含种类最多,其形态上的差别更加复杂,特别是花序的特征,对于黄精属属内种间的分类更具有争议^[35-37]。Baker 依据叶序的特征将黄精属分为 3 个组:互叶组(*Alternifolia*)、轮叶组(*Verticillata*)和对叶组(*Oppositifolia*)^[35]。唐进依据叶序、苞片的大小和结构、花的大小和数量、花被等特征将黄精属分为 3 个组 8 个系:互叶组(*Altelobata*、*Alternifolia*、*Bracteata*、*Punctata*)、轮叶组(*Hookeriana*、*Kingi-ana*、*Verticillata*)、对叶组(*Oppositifolia*)^[38]。Tamura 发现黄精属的染色体数目和核型与花丝的特征呈显著相关,据此把黄精属分成轮叶组(Sect. *Verticillata*, $x=14, 15$, 花丝细)和黄精组(Sect. *Polygonatum*),黄精组下分成 3 个系:Ser. *Polygonatum* ($x=9$, 花丝上部加粗)、Ser. *Bracteata* ($x=10$, 花丝中部加粗或不加粗)和 Ser. *Inflata* ($x=11$, 花丝下部加粗)^[37]。

此外,黄精族中还包括 2 个种类较少的小属:竹根七属和异黄精属。竹根七属 6 种,主要分布于中国长江以南及东南亚的亚热带及热带地区^[38-39],其分布中心在中国南方省份以及长江流域^[40]。竹根七属在近花被筒口部具有副花冠。这是它区别于黄精族内其它属的主要特征^[11,41]。异黄精属 6 种,为中国西南地区特有。它是从黄精属分出的一个小属,具有两型雄蕊、花被片呈覆瓦状排列、兼具顶生和腋生花序,通常为附生^[42-43]。

黄精族内属间以及各属下种间的系统关系和范围均有较大的争议,研究表明染色体数据为研究黄精族的系统关系提供了很好的帮助。但有关本族的细胞学方面的研究非常分散,迄今为止还没有全面地对黄精族的细胞学资料进行收集整理和研究。为了弥补这方面的空白,本文系统地收集整理了黄精族的所有染色体报道的文献,结合最新分子系统发育研究结果,初步推测黄精族属间和属内的染色体进化趋势,并探讨染色体数据在黄精族内属间的系统学意义。为全面了解黄精族及其各属的起源和演化提供细胞学方面的证据,对于黄精族的系统发育与生物地理研究也具有重要参考价值。另外通过黄精族染色体进化的研究,有助于理解不同植物区系类群的染色体进化规律和物种演变机制,如青藏高原抬升和染色体多倍化的关系、中国西南地区和北方地区染色体进化的差异性。

黄精族内属间以及各属下种间的系统关系和范围均有较大的争议,研究表明染色体数据为研究黄精族的系统关系提供了很好的帮助。但有关本族的细胞学方面的研究非常分散,迄今为止还没有全面地对黄精族的细胞学资料进行收集整理和研究。为了弥补这方面的空白,本文系统地收集整理了黄精族的所有染色体报道的文献,结合最新分子系统发育研究结果,初步推测黄精族属间和属内的染色体进化趋势,并探讨染色体数据在黄精族内属间的系统学意义。为全面了解黄精族及其各属的起源和演化提供细胞学方面的证据,对于黄精族的系统发育与生物地理研究也具有重要参考价值。另外通过黄精族染色体进化的研究,有助于理解不同植物区系类群的染色体进化规律和物种演变机制,如青藏高原抬升和染色体多倍化的关系、中国西南地区和北方地区染色体进化的差异性。

1 黄精族染色体数目研究概况

有关染色体报道的属、种及其染色体数目的统计情况见表 1 和表 2。结果表明:黄精族中 4 属共有 75 种,323 条染色体报道记录。其中,舞鹤草属(共 35 种),20 种有染色体报道,共有 86 条染色体记录,多数为 $2n=36$,染色体基数为 $x=18$,多数种类为二倍体,少数为三倍体、四倍体和八倍体;竹根七属(6 种),4 种有染色体报道,共 11 条染色体数目报道,均为 $2n=40$,染色体基数为 $x=20$,均为二倍体;异黄精属(6 种),4 种有染色体报道,染色体数目为 $2n=32, 64$,染色体基数为 $x=16$,除了 *H. ogisui* 为四倍体之外,其余均为二倍体;黄精属(共 60 种),

47 种有染色体报道, 总共 222 条染色体计数, 染色体数目变化幅度大, 基数变化范围为 $x=8\sim 16$, 染色体倍性以二倍体居多, 但也有三倍体、四倍体、甚至六倍体等倍性较高的种类。有染色体报道的植物大多为黄精族的重要类群, 其中染色体计数比较多的主要为一些广布种, 代表了本族所有属的大部分

常见种类, 为研究本族的系统进化关系和起源演化提供了重要参考依据。

2 黄精族染色体进化模式

黄精族的很多种类长期以来就是中国著名的中药材, 如鹿药、黄精、玉竹等, 具有滋肾润肺、补脾益

表 1 黄精族植物有细胞学研究报道的信息统计表
Table 1 Summary of cytological reports in Polygonateae

属名 Genus	种数 Species	有染色体 报道的种数 Chromosome number counted in species level	有染色体 报道的 记录数 Count of literatures reported	染色体 基数 Basic chromosome number	染色体 倍性 Chromosome ploidy	分布范围 Distribution range
舞鹤草属 <i>Maianthemum</i>	35	20	86	18	2x, 3x, 4x, 8x	亚洲东部、俄罗斯西伯利亚、北美至中美洲部分区域、欧洲北部。East of Asia, Siberia and North of America, North of Europe.
竹根七属 <i>Disporopsis</i>	6	4	11	20	2x	中国及东南亚的老挝、菲律宾、泰国、越南 China, Laos, Philippines, Thailand, Vietnam
异黄精属 <i>Heteropolygonatum</i>	6	4	4	16	2x, 4x	中国西南地区特有 Endemic in Southwest of China
黄精属 <i>Polygonatum</i>	60	47	222	8—16	2x, 3x, 4x, 6x	广泛分布于北温带地区, 集中分布在喜马拉雅地区至日本一带, 以中国的西南地区为多样化中心 Temperate regions of the North of hemisphere, mainly from the Himalayas to Japan, diversity in Southwest of China

表 2 黄精族各属、种染色体信息
Table 2 Chromosome information of the species in Polygonateae

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	n	2n	x	倍性 Ploidy level	参考文献 References
高大鹿药	<i>M. atropurpureum</i>	18	36, 72	18	2x, 4x	[31, 44-45]
舞鹤草	<i>M. bifolium</i>		36, 54	18	2x, 3x	[31, 41, 46-55]
	<i>M. canadense</i>		36	18		[51, 56-59]
兴安鹿药	<i>M. dahuricum</i>	18	36	18	2x	[31, 41, 55, 60-61]
	<i>M. dilatatum</i>		36	18	2x	[62-66]
台湾鹿药	<i>M. formosanum</i>		36	18	2x	
抱茎鹿药	<i>M. forrestii</i>	18	36	18	2x	[31]
西南鹿药	<i>M. fuscum</i>		36, 54, 72	18	2x, 3x, 4x	[44, 67-71]
管花鹿药	<i>M. henryi</i>		36	18	2x	[31, 44, 72]
	<i>M. hondoense</i>	18	36		2x	[73]
	<i>M. intermedium</i>		36	18	2x	[74]
鹿药	<i>M. japonicum</i>		36	18	2x	[31, 41, 45, 65, 72-73, 75]
丽江鹿药	<i>M. lichiangense</i>	18	36	18	2x	[31]
长柱鹿药	<i>M. oleraceum</i>		36	18	2x	[67, 69, 73]
	<i>M. paniculatum</i>		36	18	2x	[76]
紫花鹿药	<i>M. purpureum</i>	18	36	18	2x	[31, 77-78]
	<i>M. racemosum</i>		36, 72, 144	18	2x, 4x, 8x	[51, 79-82]
	<i>M. stellatum</i>		36	18	2x	[76, 82-83]
窄瓣鹿药	<i>M. tatsienense</i>	18	36	18	2x	[31, 44]
三叶鹿药	<i>M. trifolium</i>		36	18	2x	[51, 76, 81, 84]
	<i>M. yesoense</i>		36		2x	[76, 82]
散斑竹根七	<i>D. aspersa</i>	18	40	20	2x	[40-41]
竹根七	<i>D. fuscopicta</i>		40	20	2x	[40, 85]
长叶竹根七	<i>D. longifolia</i>		40	20	2x	[40, 86]
深裂竹根七	<i>D. pernyi</i>		40	20	2x	[40-41, 87]

续表 2 Continued Table 2

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	n	2n	x	倍性 Ploidy level	参考文献 References
	<i>H. ogisui</i>		64	16	4x	
垂茎异黄精	<i>H. pendulum</i>		32	16	2x	[42]
异黄精	<i>H. roseolum</i>		32	16	2x	[42]
四川异黄精	<i>H. xui</i>		32	16	2x	
南方支系(轮叶类) Southern lineage (verticillate)						
互卷黄精	<i>P. alternicirrhosum</i>		32	16	2x	[88]
棒丝黄精	<i>P. cathcartii</i>		32	16	2x	[44]
卷叶黄精	<i>P. cirrhifolium</i>	15	30,52	13,14,15	2x,4x	[37,44,67,88-90]
垂叶黄精	<i>P. curvistylum</i>		28,30,78	14,15,18	2x,4x	[44,91]
距药黄精	<i>P. franchetii</i>		26	13	2x	[91-92]
	<i>P. geminiflorum</i>		30	15	2x	[77,93-94]
三脉黄精	<i>P. griffithii</i>		36	18	2x	[71]
粗毛黄精	<i>P. hirtellum</i>		28	14	2x,4x	[95]
独花黄精	<i>P. hookeri</i>		30	15	2x	[96]
滇黄精	<i>P. kingianum</i>		26,30,64	13,15,16	2x,4x	[37,44,88,91,96-97]
对叶黄精	<i>P. oppositifolium</i>	15	30	15	2x	[37,70-71,98]
康定玉竹	<i>p. prattii</i>		28	14	2x,4x	[37,99]
点花黄精	<i>P. punctatum</i>		30,90	15	2x,4x	[37,88,99]
新疆黄精	<i>P. roseum</i>		28	14	2x	[96]
狭叶黄精	<i>P. stenophyllum</i>		30	15	2x	[65-66,99]
西南黄精	<i>P. stewartianum</i>		28	14	2x	[37]
格脉黄精	<i>P. tessellatum</i>		30,60	15	2x,4x	[37,95]
轮叶黄精	<i>P. verticillatum</i>	15	28,30,60	14,15	2x,4x	[37,70,77,93,99-102]
湖北黄精	<i>P. zanlanscianense</i>		28,30	14,15	2x	[88,91-92,103-105]
北方支系(互叶类) Northern lineage (alternate)						
贴梗黄精	<i>P. adnatum</i>		22	11	2x	[95,106]
	<i>P. biflorum</i>		20	10	2x	[107]
多花黄精	<i>P. cyrtonema</i>		18,20,22,24	9,10,11,12	2x	[88,90,102,104,108-111]
长苞黄精	<i>P. desoulavyi</i>		18,20,22	9,10,11	2x	[65-66,102,109]
	<i>P. domonense</i>	19(杂交体 Hybrid)			2x	[109]
	<i>P. falcatum</i>		18	9	2x	[65,109]
长梗黄精	<i>P. filipes</i>		16,18	8,9	2x	[90,102,104,108]
	<i>P. glaberrimum</i>		20	10	2x	[112-113]
	<i>P. grandicaule</i>		18	9	2x	[65]
小玉竹	<i>P. humile</i>		20,30	10	2x,3x	[41,65,90,109,114-119]
毛筒玉竹	<i>P. inflatum</i>		22	11	2x	[65,99,109,119]
	<i>P. infundiflorum</i>		18	9	2x	[65]
二苞黄精	<i>P. involucratum</i>		18	9	2x	[24,65,90,109,118]
	<i>P. kiotense</i>		18	9	2x	[120]
	<i>P. lasianthum</i>		20,30	10,15	2x	[65,109,119,121]
	<i>P. latifolium</i>		20	10	2x	[122]
热河黄精	<i>P. macropodum</i>		22	11	2x	[90]
	<i>P. macranthum</i>		22	11	2x	[109]
大苞黄精	<i>P. megaphyllum</i>		22	11	2x	[37,99,123]
	<i>P. multiflorum</i>		18,22,36,40	9,10,11	2x,4x	[37,93,124-130]
玉竹	<i>P. odoratum</i>		18,20,30,40	9,10	2x,3x,4x	[24,37,41,88,90,101-103,109,114-119,123-125,131-146]
峨眉黄精	<i>P. omeiense</i>		22	11	2x	[63]
	<i>P. orientale</i>		18,27	9	2x,3x	[147-149]
	<i>P. pubescens</i>	10		10	2x	[150]
	<i>P. robustum</i>		20	10	2x	[65]
黄精	<i>P. sibiricum</i>		24	12	2x	[65,78,88,90,104,129,151]

气等功效^[151-152]。中国学者不仅在其药用方面做了一定的研究,还在其系统分类学方面做了较为全面的工作。在形态和细胞学研究方面,黄精族各属间和属内种间的系统关系一直存在很大的争议。细胞学研究可以为理解黄精族内物种的起源和演化提供非常重要的参考价值。染色体数目的演化和物种进化的关系在生物进化方面倍受关注^[153-155],包括多倍化和非整倍化两种染色体演化机制。多倍化被认为是植物演化和形成过程的主要机制,许多证据表明所有的有花植物都存在多倍化起源^[154,156-158]。多倍化可以增强植物对环境影响的适应能力,比如疾病、霜冻、干旱,可以占据更广的生态位^[159-161]。除了多倍化之外,植物在演化过程中还出现了染色体的断裂或融合来增加或缺失一条染色体,即非整倍化^[162-163]。在黄精族各属中,染色体数目的变化幅度非常大,除了以二倍体为主体的核型变化之外,还伴有多倍化以及非整倍化的现象出现。

2.1 舞鹤草属、竹根七属和异黄精属的染色体概况

舞鹤草属 35 种中有染色体报道的有 20 种,这些报道大多来自东亚和北美的物种,对于分布于中美洲热带山区的类群在染色体方面仍为空白,仍迫切需要进一步的研究。舞鹤草属的染色体报道染色体基数和倍性均较为稳定。Tahara^[75]最早对舞鹤草属的 *M. japonicum* 进行染色体报道,发现染色体数目为 $2n=36$ 。顾志建等^[164]认为舞鹤草属的染色体原始基数是 $x=9$,而 $x=18$ 是通过 $x=9$ 衍生而来,但由于迄今为止没有发现有 $2n=18$ 的报道,以及考虑到本属的邻近属如异黄精和竹根七属等都是高染色体基数,所以我们认为舞鹤草属的染色体基数应该为 $x=18$,大多数种类为二倍体 $2n=36$ 。另外,舞鹤草属染色体在长度上差异较大,Meng 等^[10]从染色体的长度上把舞鹤草属分为一型、两型和三型染色体,认为该属的染色体在核型方面的演化是从一型-两型-三型的方向进化的。其次,舞鹤草属中有些染色体还具有随体。

在多倍化方面,除了高大鹿药、西南鹿药出现个别的三倍体、四倍体居群,以及 *M. racemosum* 出现二倍体、四倍体和八倍体居群以外,其它种为二倍体。有报道认为多倍化有利于抵抗病虫、干旱、寒冷等自然条件,占据更广的生态位。高大鹿药和西南鹿药主要分布于中国西南地区,其倍性的变化可能是适应该区域复杂多样的地形地貌的结果。*M. racemosum* 为北美广泛分布的类群,二倍体、三倍体、四倍体,甚至八倍体都有出现在该种的北美居群

中,这可能和北美东西部区域的气候、地理环境差异以及其营养繁殖的特性有关。综上所述,舞鹤草属的染色体进化主要表现在二倍体水平上的长度变异,并伴有少数的多倍化事件。

竹根七属仅包含 6 种,其中有染色体资料的为 4 种,染色体基数为 $x=20$,染色体数目均为 $2n=40$,均为二倍体,有的染色体上还有次缢痕,染色体在长度上的差别不明显,属一型染色体,但染色体的绝对长度明显长于黄精族内其它属。

异黄精属仅有 6 种,均为中国西南特有,多附生于岩石或树上。该属染色体数目报道有 4 种, $2n=32$ 或 64 ,染色体基数稳定($x=16$),大多为二倍体,仅在分布于四川瓦屋山的 *H. ogisui* 发现有四倍体;染色体在长度上呈明显的两型性,通常有 5 对长染色体和 11 对短染色体组成。

2.2 黄精属的染色体情况及其与系统发育的初步关系

黄精属是黄精族最大的属,染色体数目进化非常复杂,染色体数目变化波动较大。现有数据表明该属不仅在种内的不同居群间有染色体数目变化,有的甚至在同一居群内也有差异,并伴有多倍化以及连续非整倍化的现象。例如:广泛分布于欧亚大陆温带地区的玉竹 *P. odoratum* (Mill.) Druce, 来自欧洲、亚洲东北部以及中国西北及华北地区的报道多为 $2n=20$ ^[101,114-116,118,123-124,130-131,165],而来自华东、华中和西南地区的居群染色体数目从 $2n=16$ 和 18 ,方永鑫报道安徽大别山的材料为 $2n=18$,而在江苏宜兴发现有 3 种细胞型 $2n=18$ 、 20 和 $2n=22$ ^[139]。邵建章等^[102]也发现安徽琅琊山材料($2n=18$)和黄山材料($2n=16$)为两种细胞型。玉竹既是北半球温带广布种,又是黄精族里面染色体报道最多的种类,不同学者对其染色体演化和起源都出现了很多观点。方永鑫^[139]在对玉竹 8 个地区的 9 个材料进行了核型分析之后,他认为纬度 40 是玉竹染色体数目差异的分界线。在北纬 40 以上玉竹以 $2n=20$ 分布为主,包括广大的欧亚大陆温带地区,如日本、英国等,核型较为原始,北纬 40 以上区域可能是玉竹的起源中心。在纬度 40 以下区域,如中国的华东、西南,玉竹染色体数目在 $2n=20$ 的上下(18 和 22)波动,核型出现进化趋势,在纬度 40 以下区域可能是玉竹的分化中心。Park 基于叶绿体序列和核序列分析,欧洲地区的玉竹和亚洲东北地区的玉竹为姊妹类群,并且与基于染色体基数($x=9$ 和 $x=10$)分成两个分支的结果是一致的^[144]。Park

等^[144]推测其可能是经过亚欧大陆传播后,长期被地理隔离,然后在亚洲东北形成新的变种,认为染色体的非整倍化在黄精属以及玉竹的形成分化过程中具有重要作用。

黄精属染色体数目和基数的变化,为本属的系统分类与系统关系的研究提供了非常好的参考和帮助。比如 Tamura 基于黄精属的染色体数目和核型与花丝的特征,将黄精属分成轮叶组(Sect. *Verticillata*)($x=14,15$,花丝细)和黄精组(Sect. *Polygonatum*),黄精组下分成 3 个系:Ser. *Polygonatum* ($x=9$,花丝上部加粗)、Ser. *Bracteata* ($x=10$,花丝中部加粗或不加粗)和 Ser. *Inflata* ($x=11$,花丝下部加粗)^[37]。Zhao 等^[106]基于染色体基数、核型、叶序等特征和分布区域将部分黄精属的种类分为三大类群: $x=8,9,10,11$ (互生叶,分布于中国大部分区域,除了青藏高原地区之外), $x=12$ (轮生叶,分布于中国东北、华北、华中和华东地区), $x=13,14,15,16$ (轮生叶,分布于青藏高原地区)。最新的分子系统研究也支持黄精属主要分为三大支:一支为主要分布在南方的轮叶类群,染色体基数主要为 13~16;另一支为主要分布在北方的互叶类群,染色体基数主要为 8~11;染色体基数为 $x=12$ ^[11]的 *P. sibiricum* 系统位置介于前面两大类群之间,因此把它作为新组(sect. *Sibiricum*)来处理,尽管从形态上来看它属于典型的南方轮叶类群,但从系统关系和地理分布上来看,它属于北方支系,来自染色体基数也同样支持它介于南方类群和北方类群之间。

2.3 黄精族的多倍化现象和分析

黄精族的染色体进化主要为二倍体水平的核型不对称性及长度变异,多倍化现象不多^[166-167]。在异黄精属和竹根七属中,大多数为二倍体,舞鹤草属部分种类出现三倍体、四倍体、八倍体,黄精属的多倍化方面,出现了多个四倍体及六倍体类群。舞鹤草属中多倍化的种类也不多,只有高大鹿药、舞鹤草、西南鹿药、*M. racemosum* 有多倍体现象。在异黄精属中发现仅有 *H. ogisui* 为四倍体,其余均为二倍体。在黄精属中,多倍化现象也不多见,大概有 14 种存在多倍化现象,如小玉竹、*P. multiflorum*、玉竹、黄精、垂叶黄精、粗毛黄精、滇黄精、康定玉竹、点花黄精、格脉黄精、轮叶黄精等,但都为二倍体与多倍体的复合体,还没有发现单独为多倍体的种类。玉竹是黄精族里研究最为广泛的,是全球北温带广布种,出现了多个倍性 $2x, 3x, 4x$,可能是在长期的演化过程中,与环境相互作用所形成的。多倍化不

仅在黄精族的广布种中表现得很明显,并且与地域分布也存在一定的关联。例如分布于喜马拉雅山脉及其邻近区域(如印度北部、云南、西藏等地)的黄精族种类,相较于中国其他地区,多倍化的现象更为频繁。在同一种类之间,分布于印度地区的轮叶黄精出现二倍体和四倍体,而中国安徽地区的轮叶黄精为二倍体;分布于中国大部分地区的黄精为二倍体,但在印度地区却为三倍体。在黄精族的不同属之间,也表现出类似的趋势,分布于中国西南地区及喜马拉雅东部地区的种类多倍体出现频率均高于其他地区。由此可见,喜马拉雅活跃的地质运动以及高海拔的极端气候条件可能促进了黄精族植物的多倍化进程。

2.4 黄精族的非整倍化现象和分析

在黄精族里面,有一个比较明显的特点就是非整倍化现象比较突出,这主要表现在黄精属。黄精属内非整倍化表现在两个层次,首先是在整个黄精属不同种之间,存在明显的一个染色体基数变化的梯度,从 8 开始一直到 16;另一方面是在许多种类内部也存在种内基数的变化,比如多花黄精($x=9, 10, 11, 12$)、长苞黄精($x=9, 10, 11$)、长梗黄精($x=8, 9$)、玉竹($x=9, 10$)、卷叶黄精($x=13, 14, 15$)、垂叶黄精($x=14, 15, 18$)、滇黄精($x=13, 15, 16$),都是具有明显的非整倍化的代表。因此,非整倍化可能是本族在染色体进化方面的一种比较独特的规律,也反映了黄精属植物染色体比较容易丢失、融合或断裂的特点。另外杂交也可能是导致本族许多植物染色体非整倍化的一个重要因素。比如 *P. domonense* 染色体数目为 $2n=19$,可能是通过 *P. involucratum* ($2n=18$)与 *P. lasianthum* ($2n=20$)杂交而来,类似的现象在黄精属中也可能出现,因此可能也是黄精属的非整倍化的一个重要因素。

2.5 黄精族的染色体基数与系统进化关系

在黄精族的染色体基数与系统关系方面,黄精属的染色体数目变化和分子系统发育相对一致。分子系统证据表明本族主要由两大支组成,一支是由广义的舞鹤草属组成,基染色体基数稳定为 $x=18$;另一支则由其余 3 个属组成,其中 2 个小属竹根七属($x=20$)和异黄精属($x=16$)聚成一支与黄精属($x=8\sim 16$)互为姊妹类群,从竹根七属、异黄精属到黄精属存在基数递减的规律。这种规律表现在黄精属内部也非常明显,从南方的轮叶类群到北方的互叶类群,染色体基数从以 13~16 为主到以 9~11 为主^[11],比如北方分支的黄精基数最低($x=12$),叶

序为轮生叶,可能是北方分支向南方过渡的一个类群。另外,染色体数据为分子系统关系提供了直接的证据,比如点花黄精($x=15$)和康定玉竹($x=14$)均以互生叶为主,但染色体基数证据与分子证据高度吻合强烈支持把它们归入南方轮叶一支。在黄精属里由于叶序演化的可塑性,不能稳定的作为分类的依据,但染色体数据提供了非常可靠的支持。

2.6 黄精族的地理分布和染色体演化

黄精族的地理分布和染色体演化也存在一定的规律性。竹根七属和异黄精属以及黄精属的南方类群,主要分布在中国南方和西南地区(包括横断山和青藏高原以及喜马拉雅地区),染色体基数都比较高,但在它们向北方迁移后,比如黄精属的北方支系,染色体基数急剧下降,融合或者丢失的现象非常普遍。在物种水平上也有明显的地域特征,比如玉竹在纬度 40 以上和以下区域都不同,偏北方区域(华北、东北)染色体数目稳定,偏南方区域(华东、西南)染色体数目在 $2n=20$ 上下波动,而且核型还出现进化趋势,所以南方区域(纬度 40 以下)可能为玉竹的分化中心;又如多花黄精从西南居群的对称核型到华中、华南、华东地区的不对称核型,以对称到不对称核型的演化方向为依据,可以推测西南地区为其起源中心。

3 总 结

黄精族内属间以及种间的系统关系和范围都有非常大的争议,染色体数据为研究黄精族的系统关系提供了非常好的帮助。通过全面收集和系统整理黄精族的所有染色体数目报道的文献,结果表明:

(1)黄精族的染色体进化主要为二倍体水平染色体在长度上的变异,多倍化现象不多;(2)黄精族的非整倍化现象比较突出,非整倍化可能是本族在染色体进化方面的一种比较独特的规律,也反映了该族染色体比较容易丢失、融合或断裂的特点;(3)黄精族的染色体基数和系统发育方面,黄精属的染色体数目变化和分子系统发育相对一致,分子系统证据表明本族主要由两大支组成,一支是由广义的舞鹤草属组成,基染色体基数稳定为 $x=18$,另一支则由其余 3 个属组成,其中 2 个小属竹根七属($x=20$)和异黄精属($x=16$)聚成一支与黄精属($x=8\sim16$)互为姊妹类群,结合最新分子系统发育研究的结果,初步推测黄精族属间和属内的染色体变化趋势,并探讨黄精族及其属间的系统学意义,为全面了解黄精族及其各属的起源和演化提供细胞学方面的证据,这对于黄精族的系统发育与生物地理研究具有重要参考价值;(4)在黄精族的地理分布和染色体演化方面,在中国南方和西南地区(包括横断山和青藏高原以及喜马拉雅地区),染色体基数都比较高,但在它们向北方迁移后,比如黄精属的北方支系,染色体基数急剧下降,融合或者丢失的现象非常普遍。通过黄精族染色体演化中所表现出的不同地区间的差异,有助于理解不同植物区系类群的染色体进化规律和物种演变机制,如青藏高原抬升和染色体多倍化的关系。

但是黄精族内的染色体数目变化非常复杂,它们的祖先染色体数目和染色体演化机制问题还不能解决,可能需要结合分子系统发育方面的结果,进一步运用似然法进化模型很有希望解决。

参考文献:

[1] RUDALL P J, CONRAN J G, CHASE M W. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2000, **134**(1-2): 73-92.

[2] BREMER B, BREMER K, CHASE M, et al. A update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, **161**(2): 105-121.

[3] KIM J H, KIM D K, FOREST F, et al. Molecular phylogenetics of Ruscaceae sensu lato and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences [J]. *Annals of Botany*, 2010, **106**(5): 775-790.

[4] BENTHAM G, HOOKER D J. *Genera Plantarum*[M]. London: Reeve and Co., 1883: 748-837.

[5] KRAUSE K. Liliaceae [J]. *Die natürlichen pflanzenfamilien*, 1930, 15: 227-386.

[6] DAHLGREN R M T, CLIFFORD H T, YEO P F. Evolution within the monocotyledons [M]// DAHLGREN R M T, CLIFFORD H T, YEO P F. *The Families of Monocotyledons*. Burger: Springer, 1985: 91-106.

[7] TAKHTAJAN A. *Systema magnoliophytorum*[M]. Moscow: Nauka, 1987: 1-440.

[8] CHASE M W, DE BRUIJN A Y, et al. Phylogenetics of Asphodelaceae (Asparagales): an analysis of plastid *rbcl* and *trnL-F* DNA sequences [J]. *Annals of Botany*, 2000, **86**(5): 935-951.

[9] FAY M, RUDALL P, SULLIVAN S, et al. Phylogenetic studies of Asparagales based on four plastid DNA regions[C]//

- WILSON K L, MORRISON D A. *Monocots: systematics and evolution*. Victoria: CSIRO, 2000: 360-371.
- [10] MENG Y, WEN J, NIE Z L, *et al.* Phylogeny and biogeographic diversification of *Maianthemum* (Ruscaceae: Polygonatae) [J]. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 2008, **49**(2): 424-434.
- [11] MENG Y, NIE Z L, DENG T, *et al.* Phylogenetics and evolution of phyllotaxy in the Solomon's seal genus *Polygonatum* (Asparagaceae: Polygonatae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2014, **176**(4): 435-451.
- [12] LAFRANKIE J V. Transfer of the species of *Smilacina* to *Maianthemum* (Liliaceae) [J]. *Taxon*, 1986a, **3**: 584-589.
- [13] LAFRANKIE J V. Morphology and taxonomy of the New World species of *Maianthemum* (Liliaceae) [J]. *Journal of the Arnold Arboretum*, 1986b, **67**(4): 371-439.
- [14] LAFRANKIE J V. A new species of *Maianthemum* (Liliaceae) from Costa-Rica with an upright and aerial rhizome [J]. *American Journal of Botany*, 1986c, **9**: 1 258-1 260.
- [15] TAMURA M N, SCHWARZBACH A E, KRUSE S, *et al.* Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Convallariaceae) IV. Molecular phylogenetic analysis based on restriction site mapping of the chloroplast gene *trnK* [J]. *Feddes Repertorium*, 1997b, **108**(3-4): 159-168.
- [16] JANG C G, PFOSSER M. Phylogenetics of Ruscaceae sensu lato based on plastid *rbcL* and *trnL-F* DNA sequences [J]. *Stapfia*, 2002, **80**: 333-348.
- [17] 李 恒, 陈 渝. 舞鹤草属一新种[J]. 云南植物研究, 1983, **5**(1): 77-78.
- LI H, CHEN Y. A new species of the genus *Smilacina* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1983, **5**(1): 77-78.
- [18] LI H, HUANG J L. A new species of *Maianthemum*: *M. nanchuanense* [J]. *Bulletin Botany Research. North-East Forest. Inst.*, 1990, **10**: 51-53.
- [19] GARC A AR VALO A. *Maianthemum mexicanum* (Liliaceae) una nueva especie de Durango, Mexico [J]. *Acta Botánica Mexicana*, 1992, **17**: 19-21.
- [20] LEE Y. New taxa of the Korean flora: 5 [J]. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 1993, **23**(4): 263-268.
- [21] NOLTIE H. Notes relating to the Flora of Bhutan: XXII. Asparagaceae: *Asparagus filicinus* and *Convallariaceae*: *Maianthemum oleraceum* [J]. *Edinburgh Journal of Botany*, 1993, **50**(2): 207-210.
- [22] LIANG S Y. A new combination of the genus *Smilacina* of Liliaceae [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1995, **33**: 229.
- [23] TAKAHASHI H. Classification and distribution of *Smilacina species* (Liliaceae) in Japan (in Japanese) [J]. *Bulletin National Science Museum Tokyo Series B*, 1997, **23**: 103-114.
- [24] KIM J Y, LEE N S. A taxonomic study of Korean *Smilacina* [J]. *Journal of Plant Biology*, 1998, **41**(1): 50-58.
- [25] CHEN X Q, KAWANO S. *Maianthemum* FH Wiggers [M]//WU Z Y, RAVEN P H. *Flora of China*. Beijing and St. Louis: Science Press and Missouri Botanical Garden Press, 2000, **24**: 219-223.
- [26] CHEN S C, KAWANO S. Two new combinations in *Maianthemum* (Convallariaceae) [J]. *Novon*, 2000, **10**(2): 113-114.
- [27] LI R, LI H. Two new taxa of *Maianthemum* (Convallariaceae) from northwestern Yunnan, China [J]. *Novon*, 2002, **12**: 486-491.
- [28] JUDD W S. The genera of Ruscaceae in the southeastern United States. [J]. *Harvard Papers in Botany*, 2003, **7**(2): 93-149.
- [29] HARA H. Notes towards a revision of the Asiatic species of the genus *Smilacina* [J]. *J Fac Sci Univ Tokyo, Sect. Bot.*, 1987, **14**: 137-159.
- [30] 李 恒. 鹿药属的分类系统[J]. 云南植物研究, 1990, (增刊 III): 1-12.
- LI H. Infrageneric system of the genus *Maianthemum* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1990, (S III): 1-12.
- [31] MENG Y, NIE Z L, YANG Y P, *et al.* Karyomorphology of *Maianthemum sensu lato* (Polygonatae, Ruscaceae) [J]. *Journal of Plant Research*, 2005, **118**(2): 155-162.
- [32] EMONS R W. A revision of the Central American species of *Smilacina* [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1945, **32**(4): 395-411.
- [33] GALWAY D H. The North American species of *Smilacina* [J]. *American Midland Naturalist*, 1945, **33**: 644-666.
- [34] CHEN X, TAMURA M N. *Polygonatum* Mill [M]//WU Z Y, RAVEN P H. *Flora of China*. Beijing and St. Louis: Science Press and Missouri Botanical Garden Press, 2000, **24**: 223-232.
- [35] BAKER J. *Polygonatum*, revision of the species and genera of Asparagaceae [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1875, **15**: 552-561.
- [36] ABRAMOVA L. On the taxonomical structure of the genus *Polygonatum* Mill. [J]. *Botaničeskij Zhurnal (Moscow & Leningrad)*, 1975, **60**(4): 490-497.
- [37] TAMURA M N. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Liliaceae) III. Morphology of staminal filaments and karyology of eleven Eurasian species [J]. *Bot. Jahrb. Syst.*, 1993, **115**(1): 1-26.
- [38] 唐 进. 黄精属 [M]//汪发纛, 唐 进. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1978, **15**: 55-80.
- [39] LIU Z. A new species of *Disporopsis* (Liliaceae) from Sichuan [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1987, **25**(1): 67-68.
- [40] GU Z J, YANG Q E, KONDO K. A karyomorphological study on *Disporopsis* Hance in China [J]. *La Kromosomo II*, 1990, **57**: 1916-1925.
- [41] 洪德元, 朱湘云. 黄精族 4 属 6 种的核型报道[J]. 植物分类学报, 1990, **28**(3): 185-198.
- HONG D Y, ZHU X Y. Report on karyotypes of 6 species in 4 genus of Polygonatae from China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1990, **28**(3): 185-198.
- [42] TAMURA M N, OGISU M, XU J M. *Heteropolygonatum*, a new genus of the tribe Polygonatae (Convallariaceae) from west China [J]. *Kew Bulletin*, 1997a, **52**(4): 949-956.
- [43] CHAO C T, TSENG Y H, TZENG H Y. *Heteropolygonatum altelobatum* (Asparagaceae), comb. nova [J]. *Annales Botanici Fennici*, 2013, **50**(1-2): 91-94.
- [44] 王 丽, 顾志建, 龚 洵, 等. 百合科六属十五种植物的细胞学研究[J]. 植物分类学报, 1993, **31**(6): 549-560.
- WANG L, GU Z J, GONG X, *et al.* A cytological study of fif-

- teen species in six genus of Liliaceae from Yunnan [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1993, **31**(6): 549-560.
- [45] TAGASHIRA N, KAMANOI M, *et al.* Karyotype stability of *Smilacina japonica* [J]. *Chromosome Science*, 1999, **3**(2): 79-82.
- [46] MOORE R J. Index to plant chromosome numbers for 1969 [J]. *Regnum Vegetabile*, 1971, 77: 1-7.
- [47] GOLDBLATT P. Index to plant chromosome numbers: 1982-1983 [J]. *Monogr. Syst. Bot.*, 1985, 13: 1-224.
- [48] GOLDBLATT P. Index to plant chromosome numbers: 1975-1978 [J]. *Monogr. Syst. Bot.*, 1981, 5: 1-553.
- [49] GOLDBLATT P. Index to plant chromosome numbers: 1979-1981 [J]. *Monogr. Syst. Bot.*, 1984, 8: 1-447.
- [50] DMITRIEVA S, PARFENOV V. Kariologicheskaja kharakteristika nekotorykh vidov poleznykh rastenij flory Belorussii [J]. *Izvestiia Akademii Nauk Belorusskoi SSR: Seriya Biologicheskikh Nauk*, 1985, 6: 3-8.
- [51] THERMAN E. Cytotaxonomy of the tribe Polygonatae [J]. *American Journal of Botany*, 1956, **43**(2): 134-142.
- [52] KROGULEVICH R E. Kariologicheskij analiz vidov flory Vostochnogo Sajana V. [M]// MALYSHEV L I, PESHLCOVA G A. *Flora Pribajkal'ja. Novosibirsk: Nauka*, 1978: 19-48.
- [53] LAANE M M, LIE T. Fremstilling av kromosompreparater med enkle metoder [J]. *Blyttia*, 1985: 7-15.
- [54] IETSWAART J H, SCHOORL J W. Fructification in Dutch *Maianthemum bifolium* populations [J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1985, 34: 381-391.
- [55] HONG D Y, SAUER W. Cytotaxonomical studies of the Liliaceae (sl) in the Changbai Mountains of northeastern China [J]. *Cathaya*, 1990, 2: 151-164.
- [56] KAWANO S, IHARA M, SUZUKI M, *et al.* Biosystematic studies on *Maianthemum* (Liliaceae: Polygonatae) I. somatic chromosome number and morphology [J]. *Botanical Magazine-Tokyo*, 1967, **80**(951): 345-352.
- [57] KAWANO S, SUZUKI M. Biosystematic studies on *Maianthemum* (Liliaceae-Polygonatae) VI. Variation in gross morphology of *M. bifolium* and *M. canadense* with special reference to their taxonomic status [J]. *Botanical Magazine-Tokyo*, 1971a, **84**(996): 349-361.
- [58] KAWANO S, SUZUKI M. Biosystematic studies on *Maianthemum* (Liliaceae-Polygonatae). V. Variation in gross morphology, karyology and ecology of North American populations of *M. dilatatum sensu lato* [J]. *Botanical Magazine-Tokyo*, 1971b, 84: 299-318.
- [59] WCISLO H. Chromosome numbers of certain Canadian plants [J]. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*, 1987, 29: 19-30.
- [60] GURZENKOV N N. Studies of chromosome numbers of plants from the south of the Soviet Far East [J]. *Komarov Lectures*, 1973, 20: 47-61.
- [61] VOLKOVA S A, BASARGIN D D. Chromosome numbers of species of Chabarovsk territory flora [J]. *Botaničeskij Zhurnal (Moscow & Leningrad)*, 2002, **87**(4): 165-167.
- [62] NISHIKAWA T. Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (2) [J]. *Report of the Taisetsuzan Institute of Science*, 1979, 14: 15-23.
- [63] NISHIKAWA T. Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (6) [J]. *Report of the Taisetsuzan Institute of Science*, 1982, 17: 9-16.
- [64] SEON B Y, SEOL M R, IM J A, *et al.* Evolution of endemic vascular plants of Ulleungdo and Dokdo in Korean-floristic and cytotaxonomic characteristics of vascular flora of Dokdo [J]. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 2002, **32**(2): 143-143.
- [65] HAN M K, JANG C G, OH B U, *et al.* A cytotaxonomic study of genus *Polygonatum* in Korea [J]. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 1998, **28**(2): 187-208.
- [66] PROBATOVA N S, BARKALOV V Y, RUDYKA E G, *et al.* Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneran and Kurile Islands [J]. *Bulletin of the Hokkaido University Museum*, 2006, 3: 93-110.
- [67] KUMAR. Karyotype in two Himalayan species of *Polygonatum* [J]. *Experientia*, 1959, **15**(11): 419-420.
- [68] KUROSAWA S. Cytological studies on some eastern Himalayan plants and their related species [J]. *The University Museum, the University of Tokyo, Bulletin*, 1971, 2: 355-364.
- [69] MEHRA P N, SACHDEVA S K. Cytological observations on some East-Himalayan monocots [J]. *Cytologia*, 1979, 44: 233-240.
- [70] ROY S C, GHOSH S, CHATTERJEE A. A cytological survey of eastern Himalayan plants. II [J]. *Cell Chromosome Res.*, 1988, 11: 93-97.
- [71] 顾志建, 孙航. 西藏墨脱地区一些植物的染色体报道 [J]. 云南植物研究, 1998, **20**(2): 82-85.
- GU Z J, SUN H. The chromosome report of some plants from Motuo, Xizang (Tibet) [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1998, **20**(2): 82-85.
- [72] 洪德元, 朱相云. 百合科细胞分类学研究(1) —— 重楼等 6 属 10 种的核型报道 [J]. 植物分类学报, 1987, **25**(4): 245-254.
- HONG D Y, ZHU X Y. Cytotaxonomical studies on Liliaceae (S. L.) (1) Report on karyotypes of 10 species of 6 genus [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1987, **25**(4): 245-254.
- [73] HARA H, KUROSAWA S. Cytotaxonomical studies on Japano-Himalayan elements [J]. *Journey of Japanese Botany*, 1963, 38: 71-74.
- [74] PROBATOVA N S, SOKOLOVSKAYA A P. Chromosome numbers of the vascular plants from the fa east f the USSR [J]. *Botaničeskij Zhurnal SSSR*, 1986, 71: 1572-1575.
- [75] TAHARA M. Chromosome morphology in *Smilacina japonica* [J]. *Report of Tohoku University (IV)*, 1933, 8: 33-37.
- [76] KAWANO S, ILLTIS H H. Cytotaxonomy of the genus *Smilacina* (Liliaceae) I. Karyotype analysis of some eastern North American species [J]. *Chromosoma*, 1963b, **14**(3): 296-309.
- [77] MEHRA P, SACHDEVA S. Cytology of some W. Himalayan species of *Polygonatum* and *Disporum* [J]. *Cytologia*, 1976, **41**(3-4): 573-583.
- [78] MEHRA P, PATHANIA R. A cytotaxonomic study of the West Himalayan Polygonatae [J]. *Cytologia*, 1960, **25**(2): 179-194.

- [79] CHINNAPPA C C, CHMIELEWSKI J G. Documented plant chromosome numbers 1987: 1. Miscellaneous counts from western North America [J]. *Sida Contributions to Botany*, 1987, **2**(2): 409-417.
- [80] HILL L M. IOPB chromosome data 1 [J]. *Int. Organ. Pl. Biosyst. Newslett. (Zurich)*, 1989, **13**: 17-19.
- [81] LOVE A, LOVE D. In Chromosome number reports LXXIII [J]. *Taxon*, 1981, **30**: 845-851.
- [82] KAWANO S, ILTIS H H. Cytotaxonomy of the genus *Smilacina* (Liliaceae) II [J]. *Cytologia*, 1966, **31**(1): 12-28.
- [83] STENAR H. Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Majanthemum bifolium* und *Smilacina stellata* [J]. *Ark. Bot.*, 1934, **26**: 1-20.
- [84] BELAEVA V, SIPLIVINSKY V. In Chromosome number reports LXXIII [J]. *Taxon*, 1981, **30**: 857-860.
- [85] KUMAR V V, BRANDHAM P E. Cytotaxonomy of *Disporum luzoniense* (Liliaceae Polygonatae) [J]. *Kew Bulletin*, 1980, **35**: 493-497.
- [86] LARSEN K. Studies in the flora of Thailand 14. Cytological studies in vascular plants of Thailand [J]. *Dansk Botanisk Arkiv*, 1963, **20**: 211-275.
- [87] SATO D. Karyotype alteration and phylogeny in Liliaceae and allied families [J]. *Japanese Journal Botany*, 1942, **12**: 57-161.
- [88] 陈少风. 黄精属八种植物的染色体研究[J]. 植物分类学报, 1989, **27**(1): 39-48.
- CHEN S F. Karyotype analysis of eight species of Polygonatum Mill. [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1989, **27**(1): 39-48.
- [89] 顾志建, 王 丽, 孙 航, 等. 青藏高原一些种子植物的核型研究[J]. 云南植物研究, 1993, **15**(4): 377-385.
- GU Z J, WANG L, SUN H, *et al.* A cytological study of some plants from Qinghai-Xizang plateau [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1993, **15**(4): 377-385.
- [90] 汪劲武, 李懋学, 李丽霞. 黄精属的细胞分类学研究——II. 8个种的核型和进化[J]. 武汉植物学研究, 1987, **5**(1): 1-10, 101-102.
- WANG J W, LI M X, LI L X. Studies on the cytotaxonomy of Polygonatum II. Karyotypes and evolution of eight species of Polygonatum in China [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1987, **5**(1): 1-10, 101-102.
- [91] 杨 继, 汪劲武, 李懋学. 黄精属细胞分类学研究——II. 四川金佛山地区黄精属植物核型[J]. 武汉植物学研究, 1988, **6**(4): 311-314, 411-412.
- YANG J, WANG J W, LI M X. Cytotaxonomic studies on the genus polygonatum III. Karyotypes of 4 species from Sichuan Jinfoshan [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1988, **6**(4): 311-314, 411-412.
- [92] 邵建章, 张定成, 钱 枫. 安徽黄精属的细胞分类学研究[J]. 广西植物, 1994, **14**(4): 361-368.
- SHAO J Z, ZHANG D C, QIAN F. Studies on cytotaxonomy of *Polygonatum* from Anhui [J]. *Guihaia*, 1994, **14**(4): 361-368.
- [93] PANDITA T K. Cytological investigations of some monocots of Kashmir [D]. *Chandigarh*: Panjab University, 1979.
- [94] PANDITA T, MEHRA P. Karyotype analysis of five taxa of *Polygonatum* [C]. *Proc. Indian Acad. Sci. Pl. Sci.*, 1982, **48**: 255-263.
- [95] DENG X-Y, WANG Q, HE X-J. Karyotypes of 16 populations of eight species in the genus *Polygonatum* (Asparagaceae) from China [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, **2**: 245-254.
- [96] THERMAN E. Chromosomal evolution in the genus *Polygonatum* [J]. *Hereditas*, 1953a, **39**(1-2): 277-288.
- [97] THERMAN E. On the cytology of the genus *Polygonatum*. Groups Verticillata and Oppositifolia [J]. *Annales. Botany. Soc. Zool. -bot. fenn. Vanamo*, 1953b, **25**(6): 1-26.
- [98] MALLA S B, BHATTARAI S, GORKHALI M, *et al.* In chromosome number reports LXX [J]. *Taxon*, 1981, **30**: 75.
- [99] 杨 继, 汪劲武, 李懋学. 黄精属细胞分类学研究——III. 国产6种黄精的染色体数目和核型[J]. 武汉植物学研究, 1992, **10**(3): 201-206, 303.
- YANG J, WANG J W, LI M X. Cytotaxonomic studies on the genus polygonatum III. Chromosome numbers and karyotypes of 6 species from China [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1992, **10**(3): 201-206, 303.
- [100] KIEHN M, VITEK E, HELLMAYR E, *et al.* Beiträge zur Flora von Österreich: Chromosomenzählungen [J]. *Verh. Zool. -Bot. Ges. Österreich*, 1991, **128**: 19-39.
- [101] MĚSÍČEK, J, JAROLIMO VÁ, V. List of chromosome numbers of the Czech vascular plants [J]. *Academia, Praha*, 1992.
- [102] 邵建章, 张定成, 杨积高, 等. 黄精属5种植物的核型研究[J]. 植物分类学报, 1993, **31**(4): 353-362.
- SHAO J Z, ZHANG D C, YANG J G, *et al.* Karyotype analysis of 5 species of *Polygonatum* Mill. [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1993, **31**(4): 353-362.
- [103] 尚宗燕, 李汝娟, 崔铁成. 秦岭地区10种百合科植物核型报道[J]. 植物分类学报, 1992, **30**(5): 438-450.
- SHANG Z Y, LI R J, CUI T C. Report on karyotypes of 10 species of Liliaceae (s. l.) from Qinling range [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1992, **30**(5): 438-450.
- [104] 方永鑫, 杨斌生, 欧善华. 黄精属几个种的染色体研究[J]. 上海师范学院学报(自然科学版), 1984, (1): 67-76.
- FANG Y X, YANG B S, OU S H. Studies on the chromosome of some species of *Polygonatum* [J]. *Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences)*, 1984, (1): 67-76.
- [105] 朱学南, 金孝锋, 高 瞻. 百合科三种植物的核型分析[J]. 浙江林业科技, 2002, **22**(2): 22-26.
- ZHU X N, JIN X F, GAO Z. Karyotype analysis on three species of Liliaceae [J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2002, **22**(2): 22-26.
- [106] ZHAO L H, ZHOU S D, HE X J, *et al.* A cytotaxonomic analysis of Chinese *Polygonatum* (Asparagaceae) species [J]. *Nordic Journal of Botany*, 2014, **32**(4): 441-451.
- [107] HILL L. M. IOPB chromosome data 9 [J]. *Int. Organ. Pl. Biosyst. Newslett. (Zurich)*, 1995, **24**: 19-20.
- [108] 金孝锋, 邱英雄, 丁炳扬. 古田山黄精——多花黄精一新变种及其与近似种的比较研究[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2002, **28**(5): 537-542.
- JIN X F, QIU Y X, DING B Y. *Polygonatum cyrtoneura* var. *gutianshanicum*——A new variety of *Polygonatum cyrtoneura*

- tonema and comparative studies on it and the similar species [J]. *Journal of Zhejiang University* (Agriculture and Life Sciences), 2002, **28**(5): 537-542.
- [109] TAMURA M N. Biosystematic studies on the genus *Polygonatum* (Liliaceae) I. Karyotype analysis of species indigenous to Japan and its adjacent regions [J]. *Cytologia*, 1990, 55: 443-466.
- [110] WU S, YANG J, RAO G. Systematic position of *Polygonatum simizui* (Convallariaceae) based on morphological, cytological and chloroplast DNA sequence data [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2001, 137: 291-296.
- [111] 汪劲武, 李懋学, 杨 继. 玉竹和多花黄精的变异及其亲缘关系初探[J]. 植物分类学报, 1991, **29**(6): 511-517.
WANG J W, LI M X, YANG J. Variation and phylogenetic relationships between *Polygonatum odoratum* and *P. cyrtoneura* [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1991, **29**(6): 511-517.
- [112] DAVLIANIDZE M T. Chromosome numbers in the representatives of the flora from Georgia [J]. *Botaničeskij Zhurnal SSSR*, 1985, **70**(5): 698-700.
- [113] STRID A, FRANZEN R. In Chromosome number reports LXXIII [J]. *Taxon*, 1981, 30: 829-842.
- [114] SOPOVA M, SEKOVSKI Z. Chromosome atlas of some Macedonian angiosperms. II. Cytological and taxonomic aspects [J]. *Godisen zbornik: Biologija Skopje Univerzitet Bioloski Fakultet*, 1981, **4**(34): 65-76.
- [115] MALAKHOVA L A. Kariologičeskij analiz prirodnykh populacij redkich i ischezajushchikh rastenij na juže Tomskoj Oblasti [J]. *Biull. Glavn. Bot. Sada*, 1990, 155: 60-66.
- [116] MALAKHOVA L A, MARKOVA G A. Chromosome numbers in the flowering plants of Tomsk region. Monocotyledones [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1994, **79**(7): 134-135.
- [117] AMELCHENKO. New taxa of the genus *Polygonatum* (Convallariaceae) from Siberia [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 2005, **90**(5): 749-752.
- [118] KIM Y S, KIM J H. A taxonomic study of the genus *Polygonatum* in Korea [J]. *Journal Korean Plant Taxon*, 1979, 9: 27-41.
- [119] YONEZAWA N. *Polygonatum kiotense* (Liliaceae), a new species from Kyoto, Japan [J]. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 1998, 49: 19-25.
- [120] TANAKA N Y. Studies on chromosome arrangement in some higher plants 1. Interphase chromosomes in three liliaceous plants [J]. *Cytologia*, 1981, 46: 343-357.
- [121] WEISS-SCHNEEWEISS H, JANG C G. Cytotaxonomic analysis of Austrian *Polygonatum* species (Ruscaceae) [J]. *Neulreichia*, 2003, **2**(3): 245-250.
- [122] 范小峰, 郭小强, 李师翁. 子午岭产 4 种百合科植物的核型多样性研究[J]. 西北植物学报, 2000, **20**(5): 882-888.
FAN X F, GUO X Q, LI S W. The studies on the karyotype diversity of 4 species of Liliaceae in Ziwu Mountain [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2000, **20**(5): 882-888.
- [123] DRUSKOVIC B, LOVKA M. IOPB chromosome data 9 [J]. *Int. Organ. Pl. Biosyst. Newslett.* (Zurich), 1995, 24: 15-19.
- [124] LOVKVIST B, HULTGARD U M. Chromosome numbers in south Swedish vascular plants [J]. *Op. Botany*, 1999, (137): 1-42.
- [125] PARFENOV V, DMITRIEVA S. Kariologičeskaya kharakteristika predstavitelei flory sosudistykh rastenii Berezinskogo biosfernogo zapovednika (soobshch. 2) [J]. *Zapoved Belorussii* (Minsk) no, 1987, 11: 62-69.
- [126] BALTISBERGER M, DAEHLER D, HORAT S. Karyologische Untersuchungen an den schweizerischen Arten der Gattung *Polygonatum* [J]. *Botanica Helvetica*, 2002, **112**(2): 91-101.
- [127] ABRAMOVA L I. A cytological survey of eastern Himalayan plants. II [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1990, 75: 652-658.
- [128] MEHRA P, VERMA S. Cytotaxonomic Observations on Some West Himalayan Pteridaceae; (with Plates LXX-LXXIV and 22 text-figures) [J]. *Caryologia*, 1960, **13**(3): 619-650.
- [129] LOVE A, LOVE D. In: IOPB chromosome number reports LXXVI [J]. *Taxon*, 1982, 31: 583-587.
- [130] AROHONKA T. Chromosome counts of vascular plants of the island Seili in Nauvo, southwestern Finland [J]. *Turun Yliopiston Julkaisuja, Sar. A2, Biol. -Geogr.*, 1982, 3: 1-12.
- [131] SCRUGLI A. Numeri cromosomici per la Flora Italiana [J]. *Informatore Botanico Italiano*, 1982, 14: 229-233.
- [132] VITEK E. Beitrage zur Flora von Osterreich; weitere Chromosomenzahlungen. (Contributions to the flora of Austria; further chromosome counts.) [J]. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Osterreich*, 1992, 129: 215-226.
- [133] KRASNOBOROV I M, ROSTOV'TZEVA T S, LIGUS S A. Chromosome numbers of some plant species of South Siberia and the Far East [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1980, **65**(5): 659-668.
- [134] KRASNIKOVA S A, KRASNIKOV A A, et al. Chromosome numbers of some plant species from the south of Siberia [J]. *Botaničeskij Zhurnal SSSR*, 1983, **68**(6): 827-835.
- [135] RASNIKOV A. Chromosome numbers in some species of vascular plants from Novosibirsk region [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1991, 76: 476-479.
- [136] SOKOLOVSKAYA A P, PROBATOVA N S. Chromosome numbers in the vascular plants from the Primorye territory, Kamchatka region, Amur valley and Sakhalin [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1985b, 70: 997-999.
- [137] SOKOLOVSKAYA A P, PROBATOVA N S, RUDYKA E. Chromosome numbers in the species of the families Asteraceae, Poaceae, Rosaceae from the Primorye Regim, Kamchatka and Sakhalin [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1985a, **70**(1): 126-128.
- [138] SHATOKHINA. Chromosome numbers of some plants of the Amur Region flora [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 2006, **91**(3): 487-490.
- [139] 方永鑫. 玉竹的细胞地理学研究[J]. 生态学杂志, 1989, **8**(1): 8-11.
FANG Y X. Cyto-geographical study on *Polygonatum odor-*

- atum[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1989, **8**(1): 8-11.
- [140] INOUE S. Cytogenetical studies of genus *Polygonatum* 1. Karyotype analysis of some Alternifolia species in Japan [J]. *La Kromosomo*, 1965, 60: 1 951-1 962.
- [141] NISHIKAWA T. Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (8) [J]. *Journal of Hokkaido University* (Education Section), 1985, 35: 97-111.
- [142] 马兴华, 马晓强, 李楠. 新疆部分药用植物的染色体观察[J]. 西北植物学报, 1990, **10**(3): 203-211.
MA X H, MA X Q, LI N. Chromosome observation of some drug plants in Xinjiang [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1990, **10**(3): 203-211.
- [143] 刘聪莉, 葛传吉. 玉竹的细胞学研究[J]. 烟台师范学院学报(自然科学版), 1988, **20**(2): 41-53.
LIU C L, GE C J. A study on the cytology of *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce [J]. *Journal of Ludong University* (Natural Science Edition), 1988, **20**(2): 41-53.
- [144] PARK J M, CHUNG K S, *et al.* Phylogeny of the *Polygonatum odoratum* Complex Inferred from Multiple cpDNA and Nuclear RNAPol2-i23 Sequence Data (Ruscaceae) [J]. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 2011, **41**(4): 353-360.
- [145] 沙伟, 王丽华, 杨晓杰, 等. 东北产 20 种植物染色体数目[J]. 武汉植物学研究, 1995, **13**(2): 180-182.
SHA W, WANG L H, YANG X J, *et al.* Chromosome numbers of 20 species from Northeast China [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1995, **13**(2): 180-182.
- [146] POGOSIAN A. Chromosome numbers in some species of monocotyledons from the Transcaucasia [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1997, 82: 117-118.
- [147] GADNIDZE R I, GVINIASHVILI T N, DANELIA I M, *et al.* Chromosome numbers of the species of the Georgian floraes of the Georgian flora [J]. *Botaničeskij Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1998, **83**(10): 142-147.
- [148] DANIELA I. IOPB chromosome data 11 [J]. *Newslett. Int. Organ. Pl. Biosyst.* (Oslo), 1997, **26**(27): 13-14.
- [149] GERVAIS C. Liste annotee de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du nord-est de l'Amerique II. [J]. *Naturaliste Canad*, 1981, 108: 143-152.
- [150] 葛传吉, 李岩坤. 山东地区药用植物染色体数目的观察(II) [J]. 中草药, 1989, **20**(6): 34-35.
GE C J, LI Y K. Observation on the chromosome numbers of medicinal plants of Shandong Province (II) [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 1989, **20**(6): 34-35.
- [151] 蒋智林, 拜如霞, 桂富荣, 等. 玉竹药理功效及其开发利用研究进展[J]. 特产研究, 2012, **34**(3): 73-76.
JIANG Z L, BAI R X, GUI F R, *et al.* Research Progress on Pharmacological Effect and Utilization of *Polygonatum Odoratum* [J]. *Special Wild Economic Animal and Plant Research*, 2012, **34**(3): 73-76.
- [152] 陈辉, 冯珊珊, 孙彦君, 等. 3 种药用黄精的化学成分及药理活性研究进展[J]. 中草药, 2015, **46**(15): 2 329-2 338.
CHEN H, FENG S S, SUN Y J, *et al.* Advances in studies on chemical constituents of three medicinal plants from *Polygo-*
natum Mill. and their pharmacological activities [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2015, **46**(15): 2 329-2 338.
- [153] STEBBINS G L. Cytogenetic studies in paeonia II. the Cytology of the diploid species and hybrids [J]. *Genetics*, 1938, **23**(1): 83-110.
- [154] RAMSEY J, SCHEMSKE D W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, 29: 467-501.
- [155] ADAMS K L, WENDEL J F. Polyploidy and genome evolution in plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, **8**(2): 135-141.
- [156] LEVIN D A. Polyploidy and novelty in flowering plants [J]. *American Naturalist*, 1983, **122**(1): 1-25.
- [157] SOLTIS D E, SOLTIS P S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, **14**(9): 348-352.
- [158] BEBBETT, MICHAEL. Perspectives on polyploidy in plants: ancient and neo [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, **82**(4): 411-423.
- [159] STEBBINS G L. Chromosomal evolution in higher plants [M]. London: Edward Arnold Ltd. 1971.
- [160] STEBBINS G L. Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects [M]//Lewis W H. Polyploidy: biological revelation. New York: Pleum Press, 1980: 495-520.
- [161] TATE J A, SOLTIS D E, SOLTIS P S. Polyploidy in plants [M]//GREGORY R T. The evolution of the genome. Amsterdam: Elsevier/Academic Press, 2005: 371-426.
- [162] OLSON K, GORELICK R. Chromosomal fission accounts for small-scale radiations in *Zamia* (Zamiaceae; Cycadales) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2011, **165**(2): 168-185.
- [163] ROBERTSON W. Chromosomes studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of Tettigidae and Acrididae, Locustidae and Grillidae: chromosomes and variations [J]. *Journal of Morphology*, 1916, 27: 179-331.
- [164] 顾志建, 王丽, 李恒. 独龙江地区部分单子叶植物的细胞形态学研究[J]. 云南植物研究, 1992, **14**(S5): 1-3.
GU Z J, WANG L, LI H. Karyomorphological studies of some monocots in Dulongjiang area [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1992, **14**(S5): 1-3.
- [165] LEE Y N. Chromosome numbers of flowering plants in Korea (3) [J]. *J. Korean Res. Inst. Better Living*, 1970, 5: 127-129.
- [166] 聂泽龙, 孙航, 顾志建. 横断山区被子植物染色体研究概况[J]. 云南植物研究, 2004, **26**(1): 35-57.
NIE Z L, SUN H, GU Z J. A survey of chromosome numbers from Angiosperms of the Hengduan Mountains, S. W. China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2004, **26**(1): 35-57.
- [167] NIE Z L, WEN J, GU Z J, *et al.* Polyploidy in the flora of the Hengduan Mountains hotspot, southwestern China [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2005, **92**(2): 275-306.