



化龙山七筋姑种内二倍体与四倍体表型分化分析

张 昊, 臧 恩, 高 悦, 韩 伟, 曹艳玲, 王祎玲*

(山西师范大学 生命科学院, 山西临汾 041000)

摘 要:七筋姑(*Clintonia udensis* Trautv. et Mey.)属百合科(Liliaceae)七筋姑属(*Clintonia* Raf.), 多年生草本, 具有二倍体($2n=14$)和四倍体($4n=28$)两种倍性。在陕西化龙山地区, 二倍体主要分布在南坡海拔 2 450 m 处, 四倍体主要生长在北坡海拔 1 900 m 左右, 成为研究种内多倍体分化的理想材料。该研究从七筋姑营养和繁殖系统出发, 研究其不同倍性的表型分化, 揭示不同倍性的生态适应特征, 为阐明七筋姑种内多倍体的演化提供线索。研究表明: (1) 在根、茎、叶、花、果实、种子的 11 个性状中, 二倍体的果实体积性状最为稳定($CV=0.02$), 叶长性状遗传多样性最高($CV=0.85$); 四倍体中果实体积性状也最为稳定($CV=0.06$), 而花数量性状多样性最高($CV=0.42$)。 (2) 四倍体的果实体积平均值明显高于二倍体, 但种子数量平均值显著少于二倍体, 果实体积和种子体积性状在不同倍性间的分化占比最高($V_{st}=0.69$)。 (3) 四倍体营养器官表型性状的遗传变异丰富度低于二倍体, 其平均变异系数($CV=0.16$)小于二倍体的变异系数($CV=0.44$); 在繁殖系统表型性状中, 四倍体的遗传变异丰富度高于二倍体, 平均变异系数($CV=0.30$)大于二倍体($CV=0.26$)。 (4) 显著性分析表明, 二倍体与四倍体表型性状差异显著($P<0.05$), 而繁殖系统性状在不同倍性间无显著差异($P>0.05$); PCA 分析同样显示二倍体与四倍体间存在明显差异。四倍体显著的表型差异是对低海拔环境长期适应的结果。

关键词: 七筋姑; 表型性状; 多倍体; 分化; 化龙山

中图分类号: Q944.1 **文献标志码:** A

Phenotypic Differentiation between the Diploidy and Tetraploidy of *Clintonia udensis* in Hualong Mountains

ZHANG Hao, ZANG En, GAO Yue, HAN Wei, CAO Yanling, WANG Yiling*

(College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041000, China)

Abstract: *Clintonia udensis* belongs to the genus *Clintonia* of Liliaceae, is a perennial herb with two cytotypes, the diploidy ($2n=14$) and tetraploidy ($4n=28$). In Hualong Mountains of Shaanxi Province, the diploidy mainly distributes at 2 450 m in the south slope, while the tetraploidy mainly grows at 1900m in the north slope, which making them as an ideal material for the study of intra-specific polyploid differentiation. In this study, based on the nutritional and reproductive system of *C. udensis*, we would analyze the phenotypic differentiation of different cytotypes, reveal the ecological adaptation characteristics of the two cytotypes, and provide some clues for the evolution of *C. udensis*'s polyploid. The results showed that: (1) the fruit volume of the diploidy was the most stable ($CV=0.02$), and the genetic diversity of the leaf length was the highest ($CV=0.85$) among eleven traits. Meanwhile, the fruit volume was also the most stable one in the tetraploidy ($CV=0.06$), while the flower quantitative had the highest diversity ($CV=0.42$). (2) The fruit volume of the tetraploidy was significantly higher than that of the diploidy, but the seed number was significantly lower than that of the diploidy, and the fruit volume and seed volume traits had the highest differentiation ratio between different cytotypes ($V_{st}=0.69$). (3) The genetic diversity of the tetraploidy was lower than that of the diploidy in the nutritional organ phenotypic traits, and its average coefficient of variation ($CV=0.16$) was lower than that of the diploidy ($CV=0.44$); in the reproductive system phenotypic traits, the genetic diversity of the tetraploidy was higher than that of the diploidy, and its average coefficient of variation ($CV=0.30$) was higher than that of the diploidy ($CV=0.26$). (4) The significant analysis showed that the phenotypic traits of the diploidy and tetraploidy were significantly different ($P<0.05$), while the reproductive system traits were not significantly different ($P>0.05$); PCA analysis also showed that there was a significant difference between the diploidy and tetraploidy. The significant phenotypic difference of the tetraploidy was the result of long-term adaptation to the low altitude environment.

收稿日期: 2020-06-14; 修改稿收到日期: 2020-12-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31970358)

作者简介: 张 昊(1995—), 男, 硕士研究生, 研究方向: 植物生态学。E-mail: 914258848@qq.com

* 通信作者: 王祎玲, 教授, 研究方向: 植物生态学。E-mail: ylwangbj@hotmail.com

42). (2) The average of fruit volume for the tetraploidy was significantly higher than that of the diploidy, but the average of seed number was significantly lower than that of the diploidy, and the differentiation proportion of fruit and seed volume between different ploidy types was the highest ($V_{st}=0.69$). (3) On the other hand, the genetic variation of the phenotypic traits for the tetraploidy nutritional organs was lower than that of the diploidy, and the average coefficient of variation ($CV=0.16$) was also lower than that of the diploidy($CV=0.44$). For the reproductive system, the genetic variation of the tetraploidy was higher than that of the diploidy, and the mean variation coefficient ($CV=0.30$) was higher than that of the diploidy ($CV=0.26$). (4) According to the significant, there was a differentiation occurred in phenotype traits between the diploid and tetraploid ($P<0.05$). However, no significant difference was found in the reproductive system between the different ploidies ($P>0.05$). PCA analysis also showed significant difference between the diploidy and tetraploidy. The significant phenotypic difference of the tetraploidy would be resulted from the long-term adaptation to low altitude environment.

Key words: *Clintonia udensis*; phenotypic traits; polyploid; differentiation; Hualong Mountains

多倍体化(polyploidization)在被子植物的多样化和长期进化中发挥了重要作用^[1]。通过染色体重复或加倍可增加基因表达的多样性,诱导表型变异,进而丰富植物群体的遗传多样性^[1-3]。植物由二倍体变为多倍体的过程常常伴随着表型以及育性的变异^[4]。因此,多倍体相较于其祖先二倍体,一般会开拓新的生境,故被认为是植物适应性进化的主要机制之一^[5-11]。

七筋姑属(*Clintonia* Raf.)是百合科(Liliaceae)黄精族下的一个属,该属共有5个物种,均为多年生草本植物^[12]。其中七筋姑(*Clintonia udensis*)主要分布在中国西部的喜马拉雅山区到中国东北的吉林、黑龙江地区。与中国临近的朝鲜、日本和俄罗斯的远东地区也有该种的少量分布^[13-14]。研究发现,七筋姑种内具有二倍体($2n=14$)和四倍体($4n=28$)两种细胞型,两种细胞型的分布区相邻或重叠,二倍体在中国的分布区从南部云南到北部黑龙江地区,四倍体则呈点状嵌套分布在其中^[14]。表型分析发现,四倍体植株体型和种子明显大于二倍体,反映出倍性上的差异^[15]。无论二倍体还是四倍体,其染色体数目非常稳定,在同一种群内没有发现不同倍性个体的混生现象,也没发现非整倍体变异,细胞学资料认为四倍体为同源多倍体^[13]。群体遗传学研究表明,七筋姑四倍体的遗传多样性略高于二倍体^[16-17];然而不同四倍体种群与其分布区相邻的二倍体往往形成一个进化支系,暗示四倍体为异地多起源^[15-17]。

在陕西南部化龙山地区,七筋姑二倍体主要分布在海拔2 450 m左右的南坡;四倍体主要生长在海拔1 900 m左右的北坡。相较于祖先二倍体,其四倍体开拓出新的分布区,逐渐适应了较低海拔的

生境。然而,化龙山地区七筋姑四倍体与祖先二倍体是否存在明显的表型差异,是否存在生殖隔离?目前尚无明确定论。若两种倍性表型性状存在显著差异,该差异是否为四倍体适应低海拔环境的产物?为解决上述问题,本研究以化龙山七筋姑为研究对象,探析二倍体和四倍体种群的表型分化,试图揭示七筋姑不同倍性形态适应特征,进而探究四倍体生态适应机制,从而为阐明七筋姑种内多倍体的进化、适应机制奠定基础。

1 材料和方法

化龙山位于陕西省南部,年平均气温6.6℃,极端最高气温18.9℃,极端最低气温-18.6℃,无霜期250 d左右^[18]。植被茂密,山地气候变化明显。

对化龙山七筋姑进行野外实地调查,分别在二倍体和四倍体分布地各随机布置10个1 m×1 m的样方进行调查。使用单对角线取样方法,在样方的对角线上,按一定的距离选定所需的全部样点。

样点内选择生长健壮,结实良好的单株为测量对象,分单株采果并统计测量样方中样本的各项表型特征数据。

叶长、根状茎长、根长、花直径以及花葶高度用钢卷尺量取;果实和种子尺寸用游标卡尺测量,测量精度0.1 mm,测量3次取均值。用SPSS 22.0软件进行数据处理与分析^[7]。

变异系数CV可描述表型性状数据的离散程度。通过平均值、标准差的计算得出变异系数($CV=标准差/平均值$),用以衡量表型性状种群内变异水平。

运用公式 $V_{st}=\delta_t^2/(\delta_t^2+\delta_s^2)$ 计算七筋姑各器官不同表型性状的表型分化系数(V_{st}),其中 δ_t^2 为种群间方差值, δ_s^2 为种群内方差值。并估算不同倍性

的表型分化系数(V_{st}),分析表型变异在二倍体与四倍体间贡献的大小^[19]。

为了进一步分析表型性状的差异,将调查的各方内植株表型数据的均数,代入 SPSS 22.0 软件 Z-Score 标准化数据后进行 PCA 分析,并以 PC1 与 PC2 为横纵坐标使用 Origin 2020 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 化龙山七筋姑二倍体和四倍体营养系统表型差异

七筋姑二倍体和四倍体的根长、根状茎长、叶长、花直径、果实体积、种子体积的变异系数(CV)极值差距较大,二倍体与四倍体之间存在明显差异(表 1)。其中二倍体的平均变异系数($CV=0.26$)大于四倍体的平均变异系数($CV=0.15$)。

四倍体中变异系数最大的表型性状为种子体积($CV=0.26$),变异系数最小的表型性状为果实体积($CV=0.06$)。在测得的各性状中,四倍体中种子性状遗传变异较大,果实性状遗传较为稳定。二倍体中,叶长的变异系数最高($CV=0.85$),变异系数最

小的性状是果实体积($CV=0.02$)。表明二倍体果实体积性状变异丰富度较小,与四倍体相似。

四倍体根长、根状茎长、叶长的平均变异系数($CV=0.16$)比二倍体的平均变异系数($CV=0.44$)小,说明四倍体营养器官表型性状的遗传变异丰富度低于二倍体。但四倍体营养系统表型性状观测值的平均值普遍大于二倍体(表 2),如二倍体叶长均值为 13.84 cm,四倍体为 20.5 cm;二倍体根长均值为 9.28 cm,四倍体为 16.5 cm;二倍体根状茎长为 6.7 cm,四倍体根状茎长为 8.6 cm。

根长、根状茎长、叶长、花直径、果实体积、种子体积的表型性状指标均值差别($d_j=x_{1i}-x_{2i},x_{1i}$ = 四倍体, x_{2i} = 二倍体)分别是 7.22 cm、1.9 cm、6.66 cm、0.15 cm、151.8 mm³ 和 21.22 mm³。观测差别最大的性状是果实体积,其次是种子体积,最小的是花直径(表 2)。

七筋姑不同倍性植物的根长、根状茎长、叶长、花直径、果实体积、种子体积等表型特征数据符合正态分布规律,但由于样本数较小,在比较四倍体和二倍体的表型差异时,选择配对 t 检验进行显著检测。

表 1 七筋姑二倍体与四倍体表型特征
Table 1 Phenotypic characteristics of *C. udensis* diploidy and tetraploidy

性状 Character	倍性 Ploidy	极值 Extremum	均值 Average	变异系数 CV
根长 Root/cm	二倍体 Diploidy	3.51~28.00	9.28±2.12	0.23
	四倍体 Tetraploidy	6.00~52.00	16.50±3.59	0.22
根状茎长 Rhizomes length/cm	二倍体 Diploidy	1.30~11.00	6.70±1.64	0.24
	四倍体 Tetraploidy	1.50~14.80	8.60±0.87	0.13
叶长 Leaf length/cm	二倍体 Diploidy	4.80~22.00	13.84±11.80	0.85
	四倍体 Tetraploidy	7.00~30.00	20.50±2.75	0.13
花直径 Flower diameter/cm	二倍体 Diploidy	1.00~1.00	1.00±0.01	0.08
	四倍体 Tetraploidy	1.15~1.15	1.15±0.02	0.11
果实体积 Volume of fruit/mm ³	二倍体 Diploidy	113.80~196.40	155.10±2.70	0.02
	四倍体 Tetraploidy	162.90~469.60	306.90±18.27	0.06
种子体积 Volume of seed/mm ³	二倍体 Diploidy	5.50~7.11	6.18±0.89	0.14
	四倍体 Tetraploidy	21.13~31.17	27.40±6.87	0.26

表 2 七筋姑二倍体和四倍体表型差异的显著性检验
Table 2 Significant test on phenotypic differentiation of *C. udensis* diploidy and tetraploidy

倍性 Ploidy	根长 Root length /cm	根状茎长 Rhizomes length/cm	叶长 Leaf length /cm	花直径 Flower diameter/cm	果实体积 Volume of fruit/mm ³	种子体积 Volume of seed/mm ³
二倍体 Diploidy(x_{2i})	9.28	6.70	13.84	1.00	155.10	6.18
四倍体 Tetraploidy(x_{1i})	16.50	8.60	20.50	1.15	306.90	27.40
$d_i=x_{1i}-x_{2i}$	7.22	1.90	6.66	0.15	151.80	21.22

假设两样本的总体差数的平均数 $\mu = \mu_1 - \mu_2 = 0$, 设两个样本的观察值分别为 x_{1i} 和 x_{2i} , 各对的差数为 $d_i = x_{1i} - x_{2i}$; 差数样本的标准差为 s ; 服从自由度 $3 + df = n - 1$ 的 t 分布。检测 $H_0: \mu = 0, H_1: \mu \geq 0$ 或 $H_1: \mu \leq 0$ 。只有性状差异显著时, 才能否定 $\mu \leq \mu_0$, 即 $\mu \leq 0$, 使用单尾检验, 否定域在右边, α 为右尾概率。

当 $H_0: \mu \leq 0$, 即二倍体性状显著差异于四倍体性状; $H_1: \mu > 0$ 。反之, 按如下公式进行计算:

$$\begin{aligned} \sum d &= d_{i1} + d_{i2} + d_{i3} + d_{i4} + d_{i5} \\ \sum d^2 &= d_{i1}^2 + d_{i2}^2 + d_{i3}^2 + d_{i4}^2 + d_{i5}^2 \\ s_d &= \sqrt{\frac{\sum d^2 - \frac{(\sum d)^2}{n}}{n-1}} = \sqrt{\frac{\sum d^2 - \frac{(\sum d)^2}{n \cdot 6}}{6-1}} \\ &= 34.2 \\ s_{\bar{d}} &= \frac{S_d}{\sqrt{n}} = \frac{34.2}{\sqrt{5}} = 15.27 \\ t &= \frac{\bar{d}}{s_{\bar{d}}} = \frac{31.73}{15.27} = 2.077 \end{aligned}$$

根据 t 检验概率分布表, 单尾 $t = 2.077 > 2.015 (H_0: \mu \leq 0), P < 0.05 (P = 0.046)$, 否定 $H_0: \mu \leq 0$, 接受 $H_1: \mu > 0$ 。即四倍体相比于二倍体, 在根长、根状茎长、叶长、花直径、果实体积、种子体积的表型性状上存在显著性差异。

2.2 七筋姑二倍体和四倍体繁殖系统表型特征

七筋姑花的数量、果实数量、果实体积、种子体积、种子数量、年龄/开花次数、花萼高度、花直径, 在二倍体和四倍体中的变异系数以及极值各不相同(表 3), 表明不同倍性之间存在差异。

四倍体中变异系数最大的繁育系统表型性状为花的数量($CV = 0.42$), 变异系数最小的为果实体积($CV = 0.06$)。四倍体中花的数量性状最不稳定, 而果实的体积性状遗传在所测性状中较为稳定。

二倍体中, 年龄/开花次数的繁殖系统表型特征变异系数最高($CV = 0.51$), 变异系数最小的性状是果实体积($CV = 0.02$)。

四倍体繁育系统表型性状的平均变异系数($CV = 0.30$)高于二倍体的平均变异系数($CV = 0.26$), 四倍体繁殖系统相较于二倍体, 表现出高表型性状遗传变异丰富度。

四倍体繁育系统各表型性状测量指标普遍高于二倍体繁育系统各性状(表 3)。其中, 四倍体的果实体积平均值高于二倍体, 但四倍体的种子数量平均值明显少于二倍体。

二倍体与四倍体的繁殖系统表型特征对比, 观测差异最明显的表型性状是果实体积(表 4)。各个性状中, 均值差别($d_i = x_{1i} - x_{2i}, x_{1i} =$ 四倍体, $x_{2i} =$ 二倍体)最大的是果实体积, 其次是种子体积和花萼高度(表 4)。

表 3 两种倍性繁育系统表型数量特征差异比较
Table 3 Comparison of quantitative characteristics of phenotypes between two ploidy breeding systems

表型数量特征 Quantitative characteristic of phenotypes	倍性 Ploidy	极值 Extremum	均值 Average	变异系数 CV
花的数量 Flower number	二倍体 Diploidy	3.00~12.00	5.60±1.74	0.31
	四倍体 Tetraploidy	3.00~18.00	8.20±3.48	0.42
果实数量 Fruit number	二倍体 Diploidy	2.00~6.00	4.40±1.31	0.32
	四倍体 Tetraploidy	2.00~8.00	5.03±2.29	0.34
果实体积 Volume of fruit/mm ³	二倍体 Diploidy	113.80~196.40	155.10±2.70	0.02
	四倍体 Tetraploidy	162.90~469.60	306.90±18.27	0.06
种子体积 Volume of seed/mm ³	二倍体 Diploidy	5.50~7.11	6.18±0.89	0.14
	四倍体 Tetraploidy	21.13~31.17	27.40±6.87	0.26
种子数量 Seed number	二倍体 Diploidy	6.00~18.00	15.20±0.77	0.19
	四倍体 Tetraploidy	3.00~13.00	8.13±1.06	0.35
年龄/开花次数 Age/Flowers	二倍体 Diploidy	1.86~7.00	4.59±2.34	0.51
	四倍体 Tetraploidy	3.00~9.00	6.21±2.27	0.36
花萼高度 Scape height/cm	二倍体 Diploidy	18.00~79.00	47.65±16.72	0.35
	四倍体 Tetraploidy	24.00~85.00	62.77±20.90	0.33

表 4 两种倍性繁育系统表型数量特征差异比较的显著性检测

Table 4 The significance test on quantitative phenotypic differentiation between breeding systems of two ploidies

倍性 Ploidy	花的数目 Flower number	果实数量 Fruit number	果实体积 Volume of fruit/mm ³	种子体积 Volume of seed/mm ³	种子数量 Seed number	年龄/开花次数 Age/Flower	花葶高度 Scape height/cm
二倍体 Diploidy(x_{2i})	5.60	4.40	155.10	6.18	15.20	4.59	47.65
四倍体 Tetraploidy(x_{4i})	8.20	5.03	306.90	27.40	8.13	6.21	62.77
$d_i = x_{4i} - x_{2i}$	2.60	0.63	151.80	21.22	-7.07	1.62	15.12

表 5 表型数据方差及表型分化系数

Table 5 Variance and V_{st} of phenotype data

性状 Character	倍性间均值 Interploidy mean	倍性间方差 Interploidy variance	二倍体方差 Variance of diploidy	四倍体方差 Variance of tetraploidy	总方差 Total variance	表型分化系数 V_{st}
根长 Root length/cm	12.89	13.02	4.49	12.89	28.51	0.46
根状茎长 Rhizomes length/cm	7.65	0.90	2.69	0.76	3.58	0.25
叶长 Leaf length/cm	17.17	11.09	139.24	7.56	87.89	0.13
花直径 Flower diameter/cm	1.08	0.01	0.00	0.00	0.02	0.33
果实体积 Volume of fruit/mm ³	231.00	5760.81	7.29	333.79	8397.39	0.69
种子体积 Volume of seed/mm ³	16.79	112.57	0.79	47.20	163.13	0.69
花葶高度 Scape height/cm	55.21	57.15	279.56	436.81	479.28	0.12

七筋姑花、果实、种子等表型特征数据同样符合正态分布规律,选择配对 t 检验检验四倍体和二倍体繁育系统表型差异的显著性。当 $H:\mu > 0, a = 0.05$, 计算 t 值为 1.253。根据 t 检验概率分布表,单尾 $t = 1.253 < 1.943(H:\mu \geq 0), P > 0.05$ ($P = 0.061$), $H_0:\mu \leq 0$, 否定 $H_1:\mu > 0$ 。应符合 $H_0:\mu \leq 0$, 否定 $H_1:\mu > 0$ 。即四倍体相比于二倍体,在繁育系统表型上无显著性差异。

2.3 七筋姑二倍体与四倍体表型分化系数

七筋姑各性状的表型分化系数的变异范围(表 5)是 12%~69%,果实体积和种子体积的表型分化系数最大($V_{st}=0.69$),其次是根长($V_{st}=0.46$)和花直径($V_{st}=0.33$),而叶长($V_{st}=0.13$)和花葶高度($V_{st}=0.12$)指数较小,相对稳定。七筋姑各器官表型性状平均表型分化系数为 0.38,说明在二倍体与四倍体间表型变异的贡献度占整体表型变异的 38%,而二倍体与四倍体种内的表型变异贡献度为 62%,不同倍性间的变异程度小于倍性内,同一倍性内的变异是七筋姑表型变异的主要来源。

2.4 七筋姑二倍体与四倍体表型 PCA 分析

根据七筋姑的根长、根状茎长、叶长、花直径、果实体积、种子体积、花的数量、果实数量、种子数量、年龄/开花次数、花葶高度共 11 个性状进行主成分分析(PCA),并对七筋姑 2 个倍性共 20 个样方进行排序。

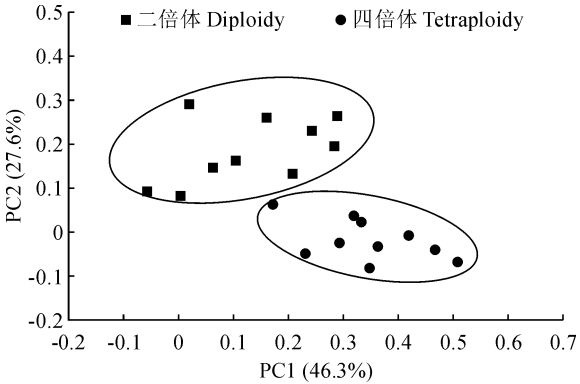


图 1 七筋姑表型性状 PCA 排序图
Fig. 1 PCA ordination chart of phenotypic traits
of Clintonia udensis

结果显示,第一主成分(PC1)贡献率占 46.3%,主要由叶长和种子体积性状组成;第二主成分(PC2)贡献率占 27.6%,主要由根状茎长和种子数量性状组成,前 2 个主成分共计贡献率 73.9%,能够代表大部分数据,故本研究只选取前 2 个主成分绘制散点图(图 1)。

在 PCA 的基础上对 20 个样方进行归类,由图 1 可看出所有样方可以明显地归为两类,一类是二倍体,另一类是四倍体。表明二倍体与四倍体在表型上已产生了分化,可以从表型特征上区分七筋姑四倍体与二倍体。并且 PC1 和 PC2 的主要组成成分为叶长、种子体积、根状茎长、种子数量。

3 讨 论

3.1 化龙山七筋姑二倍体与四倍体营养系统表型差异

七筋姑在不同倍性内和不同倍性间均存在显著差异,表明七筋姑具有丰富的表型变异,与李思峰等^[20]的研究结果相一致。各个器官之间的差异程度不同,说明多倍化对不同性状的影响程度不同,这种差异可能是由重复基因的差异表达作用所导致^[21]。

七筋姑由二倍体向四倍体多倍化的过程中,伴随着基因层面遗传物质的改变会导致植株一部分表型的变化^[12],这些变化使得四倍体比祖先二倍体有更多的遗传变异可能。在基因组加倍成四倍体后,在原有高海拔区域受到环境压力,四倍体开始产生较为发达的营养部件。而后,具有发达营养部件的个体逐渐被环境选择,逐渐逃避低温寒冷的高海拔生境向低海拔转移并适应低海拔的生长环境^[22]。而祖先二倍体,生活在化龙山的南坡、高海拔地区,气候低温寒冷,已经适应于亚高山生境。与生境相适应的二倍体营养器官表型性状显著小于四倍体,开花数量不多,但相对结果率高于四倍体以减少生长繁殖的损耗。

多倍体植株往往具有较强的可塑性,比祖先种拥有更强的环境适应能力和更广的生态位宽度^[11, 15, 23-26]。四倍体与其祖先二倍体相比,细胞和细胞核变大,组织器官一般也随之变大,表现出形态特征上的巨型性^[4, 7, 27-28]。如七筋姑四倍体较二倍体的叶片更为宽大,意味着四倍体植株的气孔多于二倍体,水分蒸发面积大,水分的转移速度较快,热量散失速度快,需要更多的养分和水分,更适合生活在相对温暖、肥沃且湿润的环境中。低海拔地区较高海拔地区,气候湿润、肥沃且温暖。四倍体营养系统体现出丰富的表型性状变异,是对低海拔地区环境的适应性变化。叶片性状的可塑性是植物响应环境变化的具体体现,更能体现植物对环境变化的适应^[29-30]。一般气候是影响植物分布的主要因素^[11],七筋姑两种倍性性状对比发现在二倍体向四倍体的演化过程中性状明显向适应温暖环境方向变化,推测温度可能是限制七筋姑生长的主要因素之一。

七筋姑营养器官的平均表型分化系数($V_{st} = 0.28$)说明营养器官的变异主要由不同倍性内个体贡献。植物的营养器官为植物提供养分与水分,与植物体周围的环境进行物质与能量的交换,对环境

的变化较为敏感,不同个体对周围的微环境做出响应,导致倍性内个体间差异的产生^[31]。不同倍性间整体的变异程度(38%)低于倍性内的变异(62%)表明七筋姑很可能处于强烈的分化阶段,即四倍体与二倍体的分化时间较短^[32-33]。

3.2 化龙山七筋姑二倍体与四倍体繁育系统表型差异

李思峰^[13, 32]认为七筋姑四倍体发生在第三纪冰川后时期,是新近形成的多倍体,两种倍性为一种种内复合体。陕西南部化龙山地区七筋姑二倍体与四倍体繁殖系统表型性状相对稳定且差异不显著,表明四倍体与祖先二倍体分化时间较短,在生殖上还未形成隔离,支持李思峰的观点^[32]。

野外调查发现,四倍体与二倍体群体未有混合生长的现象,也没有三倍体植株被发现^[13]。由于七筋姑为虫媒传粉植物^[14],作为祖先二倍体生长的高海拔地区的访花昆虫很可能无法在四倍体生存的低海拔地区生存。二倍体生长在海拔更高的化龙山北坡,四倍体生长在较低海拔的南坡地区。山脉隔离的存在使得通过风力传粉和昆虫传粉传递基因流的行为受限。二倍体和四倍体南北地理分布的间断性、生存环境海拔差异导致的地理隔离、与自然条件下物种中少数细胞型排斥作用,可能是使得两个倍性之间无法产生混生的主要原因^[25]。

七筋姑二倍体生长在高海拔地区,气候环境条件相对较为恶劣,其果实发育过程中要承受低温、干旱、强辐射等环境因素的影响。这些环境因素同时影响着七筋姑与传粉动物的相互关系^[14]。与低海拔地区相比,高海拔地区较低的温度会减弱昆虫的活动能力和访问频率^[34]。为保证种群的繁衍和后代的存续,只能选择增强有性生殖的繁殖策略才能维持种群动态并占据空间领地^[35-36],七筋姑二倍体种子数量比四倍体种子数量多是对高海拔恶劣环境的适应繁殖策略。

虽然四倍体的种子数量明显少于二倍体,但种子和果实的体积却明显大于二倍体,呈现出倍性间的差异,与李思峰等^[13]研究结果相一致。繁殖器官是植物体生长繁殖的重要组成部分。一般同源多倍体在减数分裂时,染色体间易出现配对不正常现象,致使配子含有的染色体数不正常,导致结实率低^[8, 10, 27]。另一方面,加倍后的多倍体植株的细胞往往比祖先二倍体植株要大^[37]。细胞的增大可能是造成七筋姑两种倍性间果实性状观测差异较大的原因。此外,植物的繁殖器官性状比营养器官性状

更为稳定,受环境影响产生的变异较小,营养器官性状则更容易受到环境的影响,变异幅度相对较大^[38],而果实是植物繁殖器官的重要组成部分,因此不论是二倍体还是四倍体,七筋姑的果实性状最为稳定。

参考文献:

[1] ERIKA T, TAKASHI O. Polyspermy in angiosperms; Its contribution to polyploid formation and speciation[J]. *Molecular Reproduction and Development*, 2020, **87**(3): 374-379.

[2] 陈 静,宫文龙,张尚雄,等. 紫花苜蓿与蓝花苜蓿抗旱性比较研究[J]. 中国草地学报, 2020, **42**(2): 32-40.

CHEN J, GONG W L, ZHANG S X, *et al.* Comparative study on drought resistance of *Medicago sativa* and blue *Medicago sativa* [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2020, **42**(2): 32-40.

[3] ALIX K, GÉRARD P R, SCHWARZACHER T, *et al.* Polyploidy and interspecific hybridization; partners for adaptation, speciation and evolution in plants[J]. *Annals of Botany*, 2017, **120**(2): 183-194.

[4] 孙清荣,孙美娟,孙洪雁,等. 梨(*Pyrus communis* L.)多倍体新种质表型变异多样性研究[J]. 果树学报, 2016, **33**(1): 1-7.

SUN Q R, SUN M J, SUN H Y, *et al.* Diversity of phenotypic variation of polyploid plants new germplasm in pear (*Pyrus communis* L.) [J]. *Journal of Fruit Science*, 2016, **33**(1): 1-7.

[5] NADON B, JACKSON S. The polyploid origins of crop genomes and their implications; a case study in legumes[J]. *Advances in Agronomy*, 2020, **159**: 275-313.

[6] 孙文光,孙 航,李志敏. 染色体数据的挖掘及其在植物多样性进化研究中的利用[J]. 植物科学学报, 2019, **37**(2): 260-269.

SUN W G, SUN H, LI Z M. Chromosome data mining and its application in plant diversity research[J]. *Plant Science Journal*, 2019, **37**(2): 260-269.

[7] 吴海燕,范希峰,武菊英,等. 柳枝稷‘京稷 31’八倍体诱导及其表型与生理分析[J]. 林业世界, 2019, **8**(1): 10-16.

WU H Y, FAN X F, WU J Y, *et al.* Induction and phenotype and physiological analysis of *Panicum virgatum* L. ‘Jingji 31’ [J]. *World Journal of Forestry*, 2019, **8**(1): 10-16.

[8] 蔡得田,陈建国,陈冬玲,等. 两个具多倍体减数分裂稳定性的多倍体水稻品系的选育[J]. 中国科学 C 辑, 2007, **37**(2): 217-226.

CAI D T, CHEN J G, CHEN D L, *et al.* Breeding of two polyploid rice lines with polyploid meiotic stability [J]. *Scientia Sinica (Series C: Life Science)*, 2007, **37**(2): 217-226.

[9] 朱燕燕,罗 睿,孙莹莹,等. 不同居群半夏染色体多样性研究[J]. 北方园艺, 2017, (19): 160-164.

ZHU Y Y, LUO R, SUN Y Y, *et al.* Chromosome diversity study of different populations in *Pinellia ternate* [J]. *Northern*

PCA 分析中,PC1 与 PC2 主要组成成分为叶长、种子体积、根状茎长、种子数量,与郭志刚等^[15]的研究结果吻合,即七筋姑两种倍性的表型差异主要体现在叶长、种子体积等方面,暗示着不同倍性对不同生存环境适应策略的改变。

Horticulture, 2017, (19): 160-164.

[10] G. L S. Types of polyploids; their classification and significance [J]. *Advances in Genetics*, 1947, **1**: 403-429.

[11] CASTRO M, LOUREIRO J, FIGUEIREDO A, *et al.* Different patterns of ecological divergence between two tetraploids and their diploid counterpart in a parapatric linear coastal distribution polyploid complex[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, **11**: 315.

[12] 李 欣,刘占林,王祎玲,等. 基于叶绿体 DNA 序列分析东亚七筋姑的遗传进化[J]. 西北植物学报, 2008, **28**(6): 1 112-1 117.

LI X, LIU Z L, WANG Y L, *et al.* Genetic Evolution of *Clintonia udensis* Trautv. et Mey. Based on cpDNA Sequencing [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(6): 1 112-1 117.

[13] 李思锋,常朝阳. 七筋姑的细胞地理学研究[J]. 植物分类学报, 1996, (1): 29-38.

LI S F, CHANG Z Y. A cytogeographical study on *clintonia udensis* (liliaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1996, (1): 29-38.

[14] 柏国清,杨 娟,黄兆辉,等. 东亚七筋姑的传粉生物学研究[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(6): 1 170-1 175.

BAI G Q, YANG J, HUANG Z H, *et al.* The Pollination biology of *Clintonia udensis* Trautv. et Mey. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, **29**(6): 1 170-1 175.

[15] 郭志刚,刘占林,王祎玲,等. 东亚七筋姑多倍体 ITS 区的序列测定与分析[J]. 西北植物学报, 2008, **28**(5): 914-921.

GUO Z G, LIU Z L, WANG Y L, *et al.* The sequence determination and analysis of the ITS of *Clintonia udensis* in east Asia [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(5): 914-921.

[16] WANG Y L, SUN G L, LI S F, *et al.* Population structure and genetic diversity of *clintonia udensis* Trautv. et Mey. (LILIACEAE) [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2008, **169**(9): 1 238-1 247.

[17] WANG Y L, GUO J, ZHAO G F. Chloroplast microsatellite diversity of *Clintonia udensis* (Liliaceae) populations in East Asia [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2011, **39**(1): 22-30.

[18] 王玛丽,邢连喜,张国昌. 陕西化龙山自然保护区综合科学考察报告[M]. 西安: 西安地图出版社, 2004.

[19] 尹明宇,姜仲茂,朱绪春,等. 内蒙古山杏种群表型变异[J]. 植物生态学报, 2016, **40**(10): 1 090-1 099.

YIN M Y, JIANG Z M, ZHU X C, *et al.* High-level phenotypic variations in populations of *Armeniaca sibirica* in Nei Mongol, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(10): 1 090-1 099.

[20] 常朝阳,李思锋. 七筋姑属种皮形态特征的研究[J]. 武汉植物学

研究, 1998, (1): 1-4, 97-98.

CHANG Z Y, LI S F. Morphological features of seed surfaces in the genus[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1998, (1): 1-4, 97-98.

[21] JOONYUP K, SHIN H S, SHARON T, *et al.* Patterns of expansion and expression divergence in the plant polygalacturonase gene family [J]. *Genome Biology*, 2006, **7**(9): 1-14.

[22] 李世锋,张立强,豆春蕾,等. 2019 年陇县油花两用春油菜新品种引进试验[J]. *农业科技通讯*, **2020** (9): 142-144.

LI S F, ZHANG L Q, DOU C L, *et al.* 2019 Longxian Oil-flow-er dual-purpose spring rapeseed new introduction test [J]. *Agri-cultural Science and Technology Newsletter*, **2020** (9): 142-144.

[23] KARUNARATHNE P, SCHEDLER M, MARTÍNEZ E J, *et al.* Intraspecific ecological niche divergence and reproductive shifts foster cytotype displacement and provide ecological opportunity to polyploids[J]. *Annals of Botany*, 2018, **121**(6): 1 183-1 196.

[24] SHIMIZU-INATSUGI R, TERADA A, HIROSE K, *et al.* Plant adaptive radiation mediated by polyploid plasticity in transcrip-tomes[J]. *Molecular Ecology*, 2017, **26**(1): 193-207.

[25] LEVIN D A. Why polyploid exceptionalism is not accompanied by reduced extinction rates[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2019, **305**(1): 1-11.

[26] DECANter L, COLLING G, ELVINGER N, *et al.* Ecological niche differences between two polyploid cytotypes of *Saxifraga rosacea* [J]. *American Journal of Botany*, 2020, **107** (3): 423-435.

[27] SABZEHZARI M, HOVEIDAMANESH S, MODARRESI M, *et al.* Morphological, anatomical, physiological, and cytological studies in diploid and tetraploid plants of *Ispaghul* (*Plantago ova-ta* Forsk.)[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2020, **67** (1): 129-137.

[28] JASKANI M J, KWON S W, KIM D H. Comparative study on vegetative, reproductive and qualitative traits of seven diploid and tetraploid watermelon lines [J]. *Euphytica*, 2005, **145** (3): 259-268.

[29] 高 景,徐 波,王金牛,等. 南方灌草丛典型灌木不同叶片性状的相关性及其对不同光环境的响应[J]. *生态学杂志*, 2015, **34** (9): 2 424-2 431.

GAO J, XU B, WANG J N, *et al.* Correlations among leaf traits of typical shrubs and their responses to different light environ-ments in shrub-grassland of southern China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(9): 2 424-2 431.

[30] 李冬林,金雅琴,崔梦凡,等. 夏季遮光对连香树幼苗形态、光合作用及叶肉细胞超微结构的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2020, **37** (3): 496-505.

LI D L, JIN Y Q, CUI M F, *et al.* Effects of summer shading on the morphology, photosynthesis and ultrastructure of mesophyll cells of the seedlings of *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. *Et Zucc* [J]. *Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University*, 2020, **37**(3): 496-505.

[31] 张 莹,曹玉芬,霍宏亮,等. 基于枝条和叶片表型性状的梨种质资源多样性[J]. *中国农业科学*, 2018, **51**(17): 3 353-3 369.

ZHANG Y, CAO Y F, HUO H L, *et al.* Diversity of pear germ-plasm resources based on branch and leaf phenotype traits [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, **51**(17): 3 353-3 369.

[32] LI S F, CHANG Z Y, YUAN Y M. The origin and dispersal of the genus *Clintonia* Raf. (Liliaceae): evidence from its cytogeog-raphy and morphology [J]. *Caryologia*, 1996, **49**(2): 125-135.

[33] 郭志刚. 基于 ITS 序列的东亚七筋姑多倍体复合体研究[D]. 西安:西北大学, 2008.

[34] 马文梅,王一峰,赵夏纬,等. 羌塘雪兔子繁殖特征及资源分配的海拔差异[J]. *植物研究*, 2019, **39**(5): 707-715.

MA W M, WANG Y F, ZHAO X W, *et al.* Altitude differences in reproductive characteristics and resource allocation of *Saussurea wellbyi* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2019, **39** (5): 707-715.

[35] 张 婵,安宇梦, YUN JÄSCHKE, 等. 青藏高原及周边高山地区的植物繁殖生态学研究进展[J]. *植物生态学报*, 2020, **44**(1): 1-21.

ZHANG C, AN Y M, YUN J, *et al.* Processes on reproductive ecology of plant species in the Qinghai-Xizang Plateau and adjacent highlands[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, **44**(1): 1-21.

[36] 刘二喜,降巧龙,王 华,等. 花魔芋实生种子质量分级标准及种子特性研究[J]. *种子*, 2020, **39**(7): 150-155.

LIU E X, XIANG Q L, WANG H, *et al.* Study on seed quality grading standard and seed characteristic of *Amorphophallus flower* Konjac [J]. *Seeds*, 2020, **39**(7): 150-155.

[37] 潘宏兵,罗 玲,冯 娟,等. 石榴同源四倍体诱导及评价[J]. *河南农业科学*, 2020, **49**(5): 111-117.

PAN H B, LUO L, FENG J, *et al.* Induction and evaluation of autotetraploid pomegranate[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2020, **49**(5): 111-117.

[38] 王 宁,牛立新,张延龙,等. 元宝枫天然居群表型多样性研究 [J]. *北方园艺*, 2019, (8): 90-96.

WANG N, NIU L X, ZHANG Y L, *et al.* Phenotypic diversity of *Acer truncatum* natural populations in China [J]. *Northern Horticulture*, 2019, (8): 90-96.

(编辑:潘新社)