

DOI:10.11937/bfyy.201616048

萱草属种质资源多样性研究进展

任 毅, 高 亦 珂, 朱 琳, 张 启 翔

(北京林业大学 园林学院, 北京 100083)

摘 要:世界 14 种萱草属植物有 11 种原产于中国, 自然分布范围集中于东亚。萱草属资源分类学及群体分析, 在形态学、细胞学、分子学、同工酶、孢粉学等方面体现了萱草属种质资源的多样性。结果表明: 萱草属的遗传变异与地理位置、环境及居群间的遗传变化相关, 萱草属可能起源于不同的家系, 并且夜间开花的黄花菜被认为是进化类群。目前萱草属存在命名和分类混乱, 种与变种区别不清, 同一种在不同地域群体存在变异, 存在天然杂交群体等分类和居群演化关系的问题, 因此应在起源地中国进行全面而系统的种群调查研究。

关键词:萱草属; 种质资源; 多样性; 系统进化

中图分类号:S 682.1⁺9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)16-0188-06

萱草属植物在我国有 3 000 多年的栽培历史, 萱草又名谖草, 16 世纪萱草自我国传入欧洲, 全世界约有 14 种, 中国有 11 种。中国是萱草种质资源的分布中心, 1946 年萱草新品种登录设立在美国萱草协会。萱草属的单朵花期 1 d, 存在控制花朵开闭行为的基因位点, 即控制花朵细胞程序性死亡系统。萱草属也已被广泛作为食品、药用及观赏种植, 具有成为“营养食品”的潜力和与生物学有关的化合物来源, 园艺品种已逾 8.1 万个^[1]。萱草有很强的适应性, 在未来可能会成为模式植物^[2-3]。

1 萱草属植物的起源与分布

1.1 萱草属植物的分类变化

萱草属(*Hemerocallis*)植物属萱草亚科(*Hemerocallidoideae*)单子叶植物, 在旧克朗奎斯特分类法之前属百合科(*Liliaceae*)。DAHLGREN 等^[4]认为, 百合科一般为球根, 而萱草则是宿根; 百合科的种子为扁平褐色, 萱草科的为黑色球形; 百合科的蜜腺在花被片基部, 萱草的蜜腺位于子房壁。萱草属与分布在非洲、地中海地区、西亚及中亚的阿福花亚科(*Asphodeloideae*)有较多的共有特征。熊治廷^[5]比较发现, 萱草在小孢子同时型发生

及含蒽醌的特征上与阿福花亚科相同, 这些是后者的典型特征。这显示出萱草与阿福花亚科在系统发育上有一定联系。据 DNA 分子标记研究, APG 分类系统(1998)单独分出萱草科, APG II 分类系统(2003)中将萱草科和黄脂木科(*Xanthorrhoeaceae*)列为可合可分的备选科。而 APG III 分类系统(2009)则将萱草亚科与阿福花亚科、黄脂木亚科一起列为阿福花科(*Asphodelaceae*)下的亚科, 即萱草亚科(*Hemerocallidoideae*)^[6]。阿福花科中的阿福花亚科(*Asphodeloideae*)在 APG IV 分类系统(2016)中将改名为 *Alooideae* ^[6-7]。但目前仍见萱草属归为百合科植物的报道, 形态学、分子生物学等方面的证据已经将萱草属归为阿福花科下的萱草亚科, 建议相关书籍文章及时更新。

1.2 萱草属植物的分布

萱草属的世界分布为东亚至俄罗斯西伯利亚地区, 北起俄罗斯西西伯利亚平原森林草原交错带^[8], 南至印度, 西起乌拉尔山脉以东的西伯利亚平原, 东至千岛群岛^[9]。

中国分布的 11 种萱草分别是黄花菜(*H. citrina*)、北黄花菜(*H. lilio-asphodelus*)、小黄花菜(*H. minor*)、多花萱草(*H. multiflora*)、萱草(*H. fulva*)、西南萱草(*H. forrestii*)、折叶萱草(*H. plicata*)、矮萱草(*H. nana*)、大苞萱草(*H. middendorffii*)、小萱草(*H. dumortieri*)、北萱草(*H. esculenta*)^[10]。其中萱草(*H. fulva*)分布最广, 除西北、东北、内蒙及华北北部外, 其他各省区都有野生分布。小萱草、北萱草、大苞萱草主要分布于东北, 西南萱草、折叶萱草、矮萱草分布西南地区, 多花萱草仅分布于

第一作者简介:任毅(1991-), 女, 博士研究生, 研究方向为花卉育种。E-mail:renyi@bjfu.edu.cn.

责任作者:高亦珂(1966-), 女, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向为花卉育种与雨水花园。E-mail:gaoyk@bjfu.edu.cn.

基金项目:北京市教育委员会科学研究与研究生培养共建资助项目(BLCXY201530); 国家林业局 948 资助项目(2013-4-46)。

收稿日期:2016-04-26

河南^[10]。根据在中国科学院植物标本馆的标本调查,北京百花山有北黄花菜、小黄花菜的分布区重叠;河北省武陵山有北黄花菜、小黄花菜的分布区重叠,小五台山有小黄花菜、北黄花菜的分布区重叠;山东省青岛崂山有黄花菜、萱草、北黄花菜、北萱草 4 个种分布;云南大理罗刹阁苍山有折叶萱草、萱草分布。

中国以外的地区,萱草属植物的自然分布为:北黄花菜在蒙古、俄罗斯远东地区、东西伯利亚都有分布,在欧洲意大利、斯洛文尼亚成为归化植物;黄花菜在日本的本州、九州、四国及朝鲜半岛有分布;小黄花菜在朝鲜半岛、蒙古、俄罗斯黑河及西伯利亚有分布;小萱草在日本北海道、本州,俄罗斯远东及西伯利亚也有分布;北萱草在日本北海道、本州有浅草覆盖地、海岸线及开阔的松叶林及俄罗斯千岛群岛和库页岛有分布;萱草在温带和热带的亚洲等地区成为归化植物;大苞萱草在日本北海道、朝鲜半岛及俄罗斯远东地区有分布。

除中国的 11 个种以外,俄罗斯远东地区自然分布有 *H. darrowiana*, 朝鲜半岛自然分布有 *H. hakuunensis* 以及日本北海道自然分布有 *H. yezoensis*。另外,近年来也有新登录的 2 个种,为朝鲜半岛种 *H. hongdoensis* 及朝鲜半岛种 *H. taeanensis*。日本还有萱草的 5 个变种:*H. fulva* var. *pauciflora*、常绿萱草(*H. fulva* var. *aurantiaca*)、*H. fulva* var. *littorea*、*H. fulva* var. *sempervirens*、长管萱草(*H. fulva* var. *angustifolia*)及黄花菜变种 *H. citrina* var. *vespertina*、小萱草变种 *H. dumortieri* var. *exaltata*。印度也有变种长管萱草(*H. fulva* var. *angustifolia*)^[9,11]。

归纳合并后,俄罗斯分布有北黄花菜、小黄花菜、小萱草、北萱草、大苞萱草、*H. darrowiana* 6 个种;蒙古分布了北黄花菜、小黄花菜 2 个种;日本分布了黄花菜及变种、小萱草及变种、北萱草、大苞萱草、*H. yezoensis* 及萱草的 5 个变种;朝鲜半岛分布了黄花菜、大苞萱草、小黄花菜、*H. hakuunensis*、*H. hongdoensis*、*H. taeanensis* 6 个种;印度分布了萱草 1 个种和 1 个变种。

2 萱草属植物的分类研究

1735 年林奈记载的萱草属只有 2 个种,之后新种逐渐被发现,种的数量随之增加。最早对于萱草属植物的分类研究起源于萱草的园林应用,在 STOUT^[12] 培育出 100 多个花色各异的品种后,才开始根据来自中国的活体植物材料及种苗进行分类研究。萱草属植物资源相关研究在日本、韩国开始于 1960 年,到 1990 年基本完成。而作为原产地的中国对于萱草资源的分类学研究及亲缘关系研究起步于 1990 年,而且对于中国分布的绝大多数萱草的野外种群结构和系统的野外调查工作尚

未全面展开。中国的萱草属资源分类主要以形态学、细胞学、分子生物学为基础进行研究。

STOUT^[12] 最早全面系统的研究了萱草分类,他在育种、种间分类和鉴定方面取得了重要进展。美籍华人 HU^[13] 整理了 STOUT^[12] 的绘图、照片和彩色图版,详细描述了萱草不同种的特征及分布,并做出分种检索表,将萱草分为 23 种,7 个变种。由于缺乏对原产地野外的系统研究,分类中包括了几个后来被证为异名的种。ERHARDT^[14] 将萱草属分为 5 个组:*fulva*、*citrina*、*middendorffii*、*nana* 和 *multiflora*, 种的数量合并到 20 种。

《中国植物志》编写了 11 个萱草属的种,整理合并了一些种:黄花菜(*H. citrina*)花叶果的性状变化较大,把一些学者作为种发表的南京紫金山的 *H. thunbergii* 以及 *H. coreana* 归为 *H. citrina*, 而华北一带的则归为北黄花菜(*H. lilio-asphodelus*)。另外通过对 28 个性状的聚类分析,结合过氧化物同工酶谱,表明桔红萱草(*H. aurantiaca*)只是萱草(*H. fulva*)的一个种内变异,不应该是一个独立的种^[15]。

美国农业研究局(2015)将 *H. flava*、*H. lutea* 归为北黄花菜(*H. lilio-asphodelus*)的异名同种;*H. altissima* 归为黄花菜(*H. citrina*)的异名同种;*H. graminea* 归为小黄花菜(*H. minor*)的异名同种;*H. pedicellata*、*H. sendaica* 归为北萱草(*H. esculenta*)的异名同种;*H. aurantiaca*、*H. littorea*、*H. sempervirens*、*H. disticha*、*H. longituba* 则归为萱草(*H. fulva*)下的变种(其中 *H. disticha*、*H. longituba* 都为变种 *H. fulva* var. *angustifolia*); *H. vespertina* 归为黄花菜变种 *H. citrina* var. *vespertina*; *H. exaltata* 归为小萱草变种 *H. dumortieri* var. *exaltata*^[9]。

从分类学上看,萱草属植物有很多天然杂交种,它们与栽培杂交种在外形上极为相似,因此造成了分类上的混乱,在形态学研究中很多方面都存在着争议,因此应该结合多种方法进行研究。

3 萱草属资源多样性研究

3.1 萱草属资源种群形态学研究

南朝鲜半岛上,萱草属植物完成了系统的形态学研究,在朝鲜半岛萱草属自然分布地的 53 个地区,选取地理位置代表性的 34 个群体,测量株高、花萼、苞片、花部、叶部的 12 个数量性状以及花部、根部、苞片的 7 个质量性状,用单变量和独立方差法分析,由原来认为的 10 个种归为 3 个种:黄花菜 *H. thunbergii*(*H. citrina*)、大苞萱草(*H. middendorffii*)和 *H. hakuunensis*, 并且已完成萱草在朝鲜半岛上的种群分布地图^[16]。日本萱草属在地理学和生态分布上都完成了研究^[17], 北村四郎等^[18] 在日本植物图鉴中认为北萱草和大苞萱草是小萱草的 2 个

变种。而大井次三郎^[19]在日本植物志中认为北萱草为大苞萱草的变种。松岡通夫等^[11]将日本的萱草分为 *hemerocallis*、*capitatae*、*fulvae* 3 个组。对日本和朝鲜半岛分布的大苞萱草群体,对 31 个群体的 11 个数量性状进行了空间自相关分析,发现花序长度、花被管长度及内外花被长 3 个性状表现出明显的地域(海拔高度、经纬度)分布^[20]。对中国东北地区的 4 个居群中的大苞萱草观测叶、花、苞片等 18 个性状后,发现苞片形态的变异幅度较大,但在居群内变化相对稳定,与一些易受环境影响的性状如株高、叶片大小等相关性很小,所以初步推测苞片性状受环境因素的影响较小,在种质资源的分类、鉴定上具有很大的意义^[21]。

形态学特征结合核型及花粉特征推断的进化程度与地理分布之间相关。如花葶二叉分枝、苞片形的叶片、根部中度纺锤、花蕾外部为全绿色、花被管与花被的长度比较小、具有不对称性较低的染色体特征和舟形具网纹花粉的萱草,被认为是现存种中最原始的类群;而折叶萱草、北萱草的进化程度不高;夜间开花、花被管长的黄花菜被认为是进化类群;大苞萱草头状花序明显、有总苞状苞片,被认为是特化类型;矮萱草则被认为是高度特化的类群。因此,形态学特征、核型及花粉特征,在地理位置从南到北、海拔从低到高,呈现由原始到进化的规律^[5,22]。对花粉形状、大小、极赤比、外壁纹饰等花粉形态的观察,11 份萱草属材料中的野生种中,重瓣萱草、大苞萱草、北黄花菜及折叶萱草亲缘关系较近;北萱草、小黄花菜和矮萱草亲缘关系较近。

3.2 萱草属资源细胞学研究

染色体核型分析研究中,日本材料 *H. yezoensis* (现为北黄花菜变种 *H. lilio-asphodelus* var. *yezoensis*) 同一个物种的不同居群间细胞学特征具有异质性^[23]。通过对吉林省 3 种萱草属植物北黄花菜、小黄花菜和重瓣萱草的研究,发现它们虽然染色体数目相同,但核型的组成上却有所不同。在萱草属漫长的演化过程中,虽然萱草(*H. fulva*)2 倍体 22 条染色体数量出现了一种 3 倍体 33 条的变化,但基数并没有改变。染色体观察和核型分析表明,四川省萱草属 3 种 1 变种的 11 个居群,染色体基数均为 11 条,6 个萱草居群为 3 倍体,都江堰萱草居群为 4 倍体,2 个重瓣萱草居群为 3 倍体,1 个黄花菜居群、1 个折叶萱草居群都为 2 倍体,所调查的 3 倍体均为同源,而核型在不同的居群中有一定差异^[24]。山东昆崙山的北萱草核型结果为 $2n=2X=22=20m+2T$,与河北武安和湖北神农架的北萱草 $2n=2x=22=12m+8sm+2T$ 的结果略有差异^[25-26]。这说明不同地理位置和生态环境下的萱草属植物变异也可以从细胞学上体现出来,

同种植物的不同居群,可能由于气候、温度、地理等多方面的影响而存在一定的变异。对萱草及 2 个变种长管萱草、重瓣萱草的气孔、叶、花形态及核型的观察,表明其核型相似,染色体数目分别为 $2n=33$ 、 $2n=22$ 及 $2n=33$,判断其演变过程为由长管萱草到萱草到重瓣萱草^[27]。

3.3 萱草属资源同工酶研究

关于日本的 *H. thunbergii*、大苞萱草(*H. middendorffii*)、*H. exaltata* (*H. dumortieri* var. *exaltata*) 在不同地区 8 个群体的研究,用生物凝胶电泳法测量了 10 个等位酶位点的遗传变异,表明 *H. exaltata* 是等位酶特异,*H. thunbergii*、*H. middendorffii* 则比较接近,但 *H. exaltata* 和 *H. middendorffii* 的总体形态学却很接近,这个现象在某种程度上归因于日本种群群的遗传变化,如与相邻群体的基因交流等^[28]。

同种中不同群体间存在着同工酶的变异,朝鲜种 *H. hakuunensis* 的 19 个不同种群之间都是中断且独立的,研究发现群体同工酶变异较大,并推测朝鲜半岛古气候环境压力的变化及与 *H. thunbergii* 分布区重叠的偶然天然杂交也可能是等位酶变异大的因素之一^[29]。对甘肃省萱草属 6 种、1 变种的核型分析和过氧化物同工酶酶谱分析,将北黄花菜、萱草、重瓣萱草、折叶萱草分为一组,不同的是核型分析将黄花菜、小黄花菜、北萱草列为一组而同工酶分析认为黄花菜单独为一组,小黄花菜和北萱草为一组,不同意将小黄花菜作为北黄花菜的变种。这与花粉形态的研究结果基本一致。另外研究表明 33 个黄花菜品种及 3 个野生种的过氧化物同工酶的差异与物种形态的差异有很强的对应性^[30]。

3.4 萱草属分子生物学研究

在萱草属中,很多研究者采用分子标记研究亲缘关系。萱草属染色体基数为 $2n=2x=22$,基因组的 DNA 含量约为 1 000 亿个碱基对,含有较多的重复片段。

通过对 19 个主要基因型(野生种为黄花菜及其变种、小萱草及其变种、萱草的 4 个变种、*H. hakuunensis*、北黄花菜、大苞萱草、小黄花菜以及 5 个早期品种)以及 100 个不同时间段的现代品种,用 3 对 AFLP 引物扩增得到的 152 条清晰条带估计遗传相似性,表明萱草属遗传相似性系数在早期增加,1940—1980 年以 2 倍体基因型为主时保持相对不变,然后随着杂交者集中于秋水仙素加倍的 4 倍体种质研究,遗传相似性也在稳定增加,野生种亲缘关系基本对应 ERHARDT^[14] 的分组,即萱草及所有变种均聚于一组,大苞萱草、小萱草及 *H. hakuunensis* 一组。但黄花菜和大苞组之间聚类没有分开,北黄花菜与黄花菜关系并没有很近,数据表明大苞组和黄花菜组应为一个组^[31]。

由于 cpDNA 和 rDNA 在生物的进化过程中比较保守,内部转录间隔区 ITS1 和 ITS2 具有较高的变异性,因此大量应用于分子系统发育分析中。NOGUCHI 等^[32-33]利用了 12 个限制性核酸内切酶研究叶绿体 DNA 限制位点发现,在日本的北海道、本州及飞岛分布的 8 个大苞萱草群体显示北海道的 4 个群体和佐渡岛、飞岛的 2 个群体分别是独立的单起源系统,而本州的 2 个群体则出现了变异,推测在单源分离后又被分到不同的地点,从而形成多源起源。另外叶绿体的核酸序列分析 28 个日本和 3 个来自中国的大苞萱草居群,从萱草叶绿体 DNA 非编码区揭示了大苞萱草的祖先起源于 2 500 万年前日本列岛与大陆连接,日本海还未形成之时的历史演化过程。通过测量花部寿命及 13 个形态特征,并对比 3 个非编码叶绿体区域的核苷酸序列,表明日本 *H. citrina* var. *vespertina* 起源于至少 3 个不同的家系,散布在日本群岛,对于花寿命的适应性进化也在同时发生。

AFLP 标记分析则认为大苞萱草与小黄花菜的亲缘关系更近,而北黄花菜与黄花菜的亲缘关系更近,将 7 个野生种分为 2 类:一类包括大苞萱草、小黄花菜、小萱草、萱草,可归于早花型,另一类包括西南萱草、北黄花菜和黄花菜,此类盛花期在 6 月中下旬^[34]。这反映了萱草野生种的亲缘关系与物候有一定的相关性,为培育早花、晚花或多季开花的萱草新品种提供了理论参考。而 ISSR-PCR 分析的聚类分析图表明,52 份收集材料品种间的遗传多态性低于野生种间的遗传多态性,野生种中单独将北萱草聚在一组,矮萱草聚为一组,北黄花菜、黄花菜、萱草、小萱草、重瓣萱草(*H. fulva* var. *kwanso*)、西南萱草、折叶萱草(*H. plicata*)和小黄花菜则聚为一大类^[35]。另外通过 ISSR 引物观测,太行山脉的 21 个野生样本及 16 个栽培品种参照中,所有的野生种都在一组,又被分为 2 个子组,但子组并不能反映野生基因型的地理位置,这表明 ISSR 分析需要数量更大密度更高的样本,也需要在群体层面使用更多的引物分析^[36-38]。

4 萱草属植物野生资源研究中存在的问题及展望

萱草属存在关于分类难的问题,归因于鉴别性状不够多、许多种的描述不知起源、性状描述并不确切、活的植物和标本之间在外部特征上有很大的不同等。另外,许多种在生态学和形态学上都有变种,一个确切的种的概念需要形态学、生态学以及生物系统学的研究,所以一些种和变种的概念混淆不清。目前大量的分类工作仅仅在每个调查种内取少量的个体材料,而缺乏在种群水平的取样,这样的取材方式可能会造成把种内的分化认为是不同种变异的问题。目前尚鲜见多花萱草的研

究报道,根据群体研究来看,萱草属分为 4 组,即西南萱草组、大苞组、黄花菜组和萱草组,虽然同工酶和分子研究都表明黄花菜组与大苞组亲缘关系较近,但黄花菜组有夜间开花的特性,因此推测仍是 2 个分开的组。

该萱草属种内也存在同一群体内和不同群体间的变异问题^[39]。一些萱草花的大小、颜色、花被管的长短、叶的宽窄等都有很大的变异幅度。不同群体间形态学的差异以及系统进化源的研究表明,群体间变异较多,这些变异与环境与遗传机理有关,给研究工作带来了一定困难。

群体研究中应该将群体演变和天然杂交的因素考虑在内。萱草属植物因植物形态学特点相近,花期可遇,种间杂交容易,所以存在天然杂交种群,如 KAWANO 等^[23,40]发现在高山市旁边山谷发现的特殊混合群体代表了 *H. citrina* v. *vespertina* 对 *H. fulva* 的一个初步的基因渐渗现象,另外这个现象也存在于北海道的 *H. middendorffii* 和 *H. yezoensis* 之间。栖息地的生态失衡是打破之前生态隔离的主要因素,种群的分化与地理位置和生境的关系有待调查。另外,CHUNG 等^[41]的研究表明,群体结构和基因结构在生态过程中连续时期是存在群体演变的。

目前,已有对日本和朝鲜分布的野生萱草属植物的相关研究,但作为其起源地和广泛分布地的中国,分布的具有代表性的 11 种萱草种质资源尚未被系统调查,这包括其分布特点、以居群为单位的性状调查、居群的多样性和结构等。匮乏对其全面完整的种质资源表型特征数值库,以及表型特征与遗传、环境适应性的统计资料,而且尚鲜见对整个萱草属的起源及系统进化学的研究报道。萱草属分为昼、夜开花 2 种类型,所有的萱草属植物野生资源具有单朵花期仅有 1 d 的特性。另外,目前的研究表明夜间开花的野生群体在系统上较为进化。因此对于野生资源以单朵开花时间为分类,进行群体观察以及系统进化学的研究十分必要,也有利于延长群体景观期等育种工作的进行。全面、系统的调查资源,建立种质资源圃,收集和保存野生种质资源,确定它们的分布和种群的遗传结构,驯化、繁殖使用现有资源,结合移栽试验对比分析,是目前萱草群体需要进行的工作。同时能够弥补目前中国地区以种群为单位对于萱草属植物研究的缺乏,能更好的利用我国的萱草资源优势,培育更多的萱草品种,为萱草属植物更广泛的利用奠定基础,也对杂交育种、植物资源保护和利用有很大的意义和价值。

参考文献

- [1] TROTTER E. American *Hemerocallis* society; Registration database [EB/OL]. [2016-04-16]. <http://www.daylilies.org/DaylilyDB/>.

- [2] RODRIGUEZ-ENRIQUEZ M J, GRANT-DOWNTON R T. A new day dawning: *Hemerocallis* (daylily) as a future model organism[J]. Aob Plants, 2013, 5(8): 1-15.
- [3] VANDOORN W G, VANMEETEREN U. Flower opening and closure: a review[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(389): 1801-1812.
- [4] DAHLGREN R, CLIFFORD H T, YEO P. The families of the monocotyledons: structure, evolution, and taxonomy[M]. Berlin: Springer Science and Business Media, 1985.
- [5] 熊治廷. 萱草属的进化与分类[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 1993.
- [6] CHASE, FAY, GRAHAM, et al. Angiosperm phylogeny website[EB/OL]. (2016-04-16) [2016-04-20]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- [7] GROUP T A P. An 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.
- [8] СЕДЕЛЪНИКОВА Л Л. Сравнительный морфогенез интродуцентов из рода *hemerocallis*, *hosta*, *iris* в лесостепной зоне западной сибирии [J]. Биология, химия. Том, 2014, 27(66): 148-153.
- [9] WIERSEMA J H. Taxonomic Information On Cultivated Plants In The Usda-Ars Germplasm Resources Information Network[EB/OL]. (2015-11-15) [2016-04-20]. <http://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomy-browse.aspx>.
- [10] 《中国科学院中国植物志》编写委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1980.
- [11] 松岡通夫, 堀田満. 日本および近接地域のキスゲ属の分類[J]. 植物分類・地理, 1966, 22(1): 25-43.
- [12] STOUT A B. The inflorescence in *Hemerocallis*-I[J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1941, 68(5): 305-316.
- [13] HU S Y. Species of *hemerocallis*[J]. American Horticultural Magazine, 1968, 47(2): 86.
- [14] ERHARDT W. *Hemerocallis*, daylilies[M]. Portland: Timber Press Inc, 1992.
- [15] 张少艾, 李洁. 萱草属植物的种质资源研究[J]. 上海农学院学报, 1995, 13(3): 181-186.
- [16] CHUNG M G, KANG S S. Morphometric analysis of the genus *Hemerocallis* L. (Liliaceae) in Korea[J]. Journal of Plant Research, 1994, 107: 165-175.
- [17] MATSUOKA M, HOTTA M. Classification of *Hemerocallis* in Japan and its vicinity[J]. Acta Phytotaxonomica Et Geobotanica, 1966, 22: 25-43.
- [18] 北村四郎, 村田源. 原色日本植物図鑑草本編 III(单子葉類)に発表した新名及び新見解[J]. 植物分類・地理, 1966, 22(3): 65-74.
- [19] 大井次三郎. 日本植物誌: シダ篇. Pteridophyta[M]. 東京: 至文堂, 1965.
- [20] CHUNG M G, NOGUCHI J. Geographic spatial autocorrelation of morphological characters of the *Hemerocallis middendorffii* complex (Liliaceae)[J]. Annales Botanici Fennici, 1998, 35(3): 183-189.
- [21] 沈鹏. 东北地区大苞萱草遗传多样性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2010.
- [22] 熊治廷, 陈心启, 洪德元. 国产萱草属夜间开花类群的分类研究[J]. 植物分类学报, 1996, 34(6): 586-591.
- [23] KAWANO S, NOGUCHI J. Biosystematic studies on the genus *Hemerocallis* (Liliaceae): I. Introgressive Hybridization between *H. citrina* v. *vespertina* and *H. fulva* sensu lato[J]. 富山大学教養部紀要, 1973(6): 111-137.
- [24] 肖雪. 四川萱草属植物细胞学及繁育学研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2008.
- [25] 熊治廷, 陈心启. 中国萱草属(百合科)的数量细胞分类研究[J]. 植物分类学报, 1998, 36(3): 206-215.
- [26] 熊治廷, 陈心启, 洪德元. 萱草属中国特有种的细胞分类研究[J]. 植物分类学报, 1997, 35(3): 215-218.
- [27] 张乔松, 杨伟儿, 董晓红. 萱草及其两个变种的细胞学和形态学观察[J]. 园艺学报, 1984, 11(4): 265-270.
- [28] KANG S S, CHUNG M G. Genetic variation and population structure in Korean endemic species. 4. *Hemerocallis hakuensis* (Liliaceae)[J]. Journal of Plant Research, 1997, 110: 209-217.
- [29] KANG S S, NOGUCHI J, PARK K B, et al. Allozyme diversity in Japanese populations of *Hemerocallis thunbergii*, *H. middendorffii*, and *H. edata* (Liliaceae)[J]. Nordic Journal of Botany, 1998, 18(5): 581-587.
- [30] 周天林, 王开贞, 张国柱, 等. 33个黄花菜品种及3种野生黄花菜的过氧化物酶同工酶分析[J]. 西北植物学报, 1994(6): 122-126.
- [31] TOMKINS J P, WOOD T C, BARNES L S, et al. Evaluation of genetic variation in the daylily (*Hemerocallis* spp.) using AFLP markers[J]. Theor Appl Genet, 2001, 102: 489-496.
- [32] NOGUCHI J, DE Y H. Multiple origins of the Japanese nocturnal *Hemerocallis citrina* var. *vespertina* (Asparagales: Hemerocallidaceae): evidence from noncoding chloroplast DNA sequences and morphology[J]. International Journal of Plant Sciences, 2004, 165(1): 219-230.
- [33] NOGUCHI J, HONG D Y, GRANT W F. The historical evolutionary development of *Hemerocallis middendorffii* (Hemerocallidaceae) revealed by non-coding regions in chloroplast DNA[J]. Plant Systematics and Evolution, 2004, 247(1-2): 1-22.
- [34] 黎海利. 萱草属部分种和栽培品种资源调查及亲缘关系研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
- [35] 朱云华. 萱草属种质资源亲缘关系及种内杂交新种质选择[D]. 南京: 南京林业大学, 2010.
- [36] TOOPINO L, MENNELLA G, D'ALESSANDRO F A, et al. ISSR and isozyme characterization of androgenetic dihaploids reveals tetrasomic inheritance in tetraploid somatic hybrids between *Solanum melongena* and *Solanum aethiopicum*[J]. Group GiloJournal of Heredity, 2008, 99(3): 304-315.
- [37] CAO D M, ZHANG C, ZHANG X C et al. Genetic diversity of wild daylily in Taihang Mountain areas based on ISSR markers[C]//International Conference on Germplasm of Ornamentals, 2012, 977: 299-306.
- [38] SCHAAL B A, LEVERICH W J, ROGSTAD S H. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology[M]// FALK D A, HOLSINGER K E (eds.). Genetics and Conservation of Rare Plants. New York: Oxford University Press, 1991.
- [39] MORITZ C, HILLIS D M. Molecular systematics context and controversies[M]// HILLIS D M, MORITZ C (eds.). Molecular Systematics. Sunderland: Sinauer, 1990.
- [40] KAWANO S. On the natural hybrid population of *hemerocallis*[J]. Canadian Journal of Botany, 2011, 39: 667-681.
- [41] CHUNG M Y, NASON J D, CHUNG M G. Effects of population succession on demographic and genetic processes: predictions and tests in the daylily *Hemerocallis thunbergii* (Liliaceae)[J]. Molecular Ecology, 2007(16): 2816-2829.

类胡萝卜素代谢调控与植物颜色变异

陆晨飞, 刘钰婷

(北京林业大学 园林学院, 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 国家花卉工程技术研究中心, 北京 100083)

摘 要:类胡萝卜素是植物呈色的重要色素, 植物细胞中类胡萝卜素的积累受合成、降解及存储 3 种机制共同调控, 任何一种机制上的基因发生突变, 都会影响类胡萝卜素的总体含量, 从而使植物着色发生变异。该研究概述了高等植物类胡萝卜素主要的代谢通路及调控机制, 总结了生活中常见园艺作物颜色变异品种的分子机制, 为深入研究类胡萝卜素的调控网络打下坚实基础, 为开展园艺作物类胡萝卜素代谢工程提供科学依据。

关键词:类胡萝卜素; 代谢; 调控; 颜色变异

中图分类号:Q 945.11 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)16-0193-07

类胡萝卜素(carotenoids)是一类重要脂溶性色素的总称, 是由异戊二烯骨架构成的 C40 或 C30 萜类化合物, 是自然界中存在最为广泛的色素群体, 目前已发现近 800 种天然类胡萝卜素^[1]。类胡萝卜素的颜色范围较广, 是形成黄色、橙色至红色花的主要色素物质。在植物细胞中, 类胡萝卜素主要位于质体, 参与光形态建成和光保护等生理功能^[2], 并使高等植物的花和果实等器官呈现出各种绚丽色彩, 从而吸引鸟类和昆虫参与植物授粉和种子传播^[3]。此外, 类胡萝卜素的一些氧化酶解

产物也是脱落酸(ABA)、独角金内酯(strigolactones)等植物激素的重要前体物质, 因而其与高等植物的生长发育密切相关^[4]。

植物细胞中的类胡萝卜素由一系列结构基因所编码的酶催化合成, 且其在质体中的积累还受到类胡萝卜素降解酶及存储相关蛋白的影响^[5], 而这一系列的结构基因又被许多转录因子直接或间接的调控。这些结构基因或调控基因的变异可以导致各种颜色变异品种的形成。现概述了高等植物类胡萝卜素主要的代谢通路及调控机制, 总结了生活中常见园艺作物颜色变异品种的分子机制, 以期为深入研究类胡萝卜素的调控网络打下坚实基础, 为开展园艺作物类胡萝卜素代谢工程提供科学依据。

1 类胡萝卜素的合成及降解

高等植物类胡萝卜素主要是在细胞的质体中合成

第一作者简介:陆晨飞(1994-), 男, 博士研究生, 研究方向为花卉分子生物学。E-mail:1368668428@qq.com.

基金项目:北京市大学生科学研究与创业行为计划资助项目(201510022020)。

收稿日期:2016-05-05

Research Progress on Diversity of Germplasm Resource in *Hemerocallis*

REN Yi, GAO Yike, ZHU Lin, ZHANG Qixiang

(Landscape Architecture, School Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: 11 of 14 species in *Hemerocallis* native to China. Its natural range are concentrated in East Asia. Studies on resource classification and group analysis, reflect the diversity of germplasm resources in the genus *Hemerocallis* in terms of morphology, cytology, molecular, isozyme, palynology. The results showed that genetic variation was associated with the location, environment and genetic variation among populations. Plants in *Hemerocallis* genus might have originated in different pedigrees and *Citrina* which bloom at night was considered to be evolutionary group. There are problems of classification and evolutionary relationships among populations, such as naming and classification confusion, unclear distinction between species and varieties, variation exists with different geographical groups, natural hybrid populations in *Hemerocallis*. Therefore comprehensive and systematic investigation of the population should be studied in origin China.

Keywords: *Hemerocallis*; germplasm resources; diversity; phylogeny