

绿绒蒿属植物国内外研究进展

屈 燕, 区 智

(西南林业大学 园林学院, 云南 昆明 650224)

摘要:绿绒蒿属植物为著名的观赏和传统药用植物。现对近年来绿绒蒿属植物在分类学及系统发育、化学成分及药理作用、群落生态学、引种驯化与生理生态适应及分子生物学等几方面的研究进展进行综述,并对当前研究中存在的问题及今后的研究方向进行了展望。

关键词:绿绒蒿属;研究进展;系统发育;生理生态适应;分子生物学

中图分类号:S 681.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)02-0191-04

绿绒蒿属为罂粟科(Papaveraceae)中绿绒蒿属(*Meconopsis* Vig.)植物的总称,为1 a生或多年生草本植物。该属建立于1814年,全属共49种,间断分布于东亚和西欧,除西欧绿绒蒿(*M. cambrica* (L.) Viguier)分布于西欧外,其余均分布于东亚的喜马拉雅地区和横断山脉。中国、尼泊尔、锡金、不丹、巴基斯坦、印度等国均有分布,且以我国西南高山及喜马拉雅山山脉为分布中心,种数多达38种,主要分布于四川西南部、云南西北部、西藏东南部和东喜马拉雅南坡^[1-2],其中西藏和云南分布种类最多,资源十分丰富。属于北温带植物区系成份^[3]。常生长于海拔2 500 m的温带森林和林木线下的牧场,至5 500 m的高山草甸,岩石及雪地^[4]。绿绒蒿属近半数的种类属于地方特有种,即使较为广布的2个种,多刺绿绒蒿(*M. horridula*)和全缘叶绿绒蒿(*M. integrifolia*)在其生境地也只是零散分布,决不是群落中的优势种^[5]。

绿绒蒿属植物花大、颜色丰富,是著名而有巨大育种潜力的高山野生花卉,为云南八大名花之一,同时还是传统藏医药用植物,有清热解毒、利尿、消炎、止痛等功效^[1,6],收载于《中华人民共和国卫生部药品标准藏药》第一册^[7]。由于较低的种子萌发率及幼苗的补充,以及生境的破坏和过度采挖,导致绿绒蒿属植物以小种群分布于狭窄的范围内,目前绿绒蒿属大多数种已处于濒危状态^[8]。其中,毛瓣绿绒蒿(*M. torquata* Prain)已于2000年被列入一级濒危藏药材;尼泊尔绿绒蒿(*M. napaulensis*)为公约附录三级保护种;红花绿绒蒿(*M. punicea*)为国家二级保护植物^[9]。

对于绿绒蒿属植物的研究主要包括分类及系统发育、化学成分及药理作用、生态学及生理生态适应性、分

子生物学研究5个方面。

1 分类学及系统发育研究

最初对绿绒蒿属的分类学研究主要依赖于形态学差异。Prain^[10]以植株的毛被为依据,建立了绿绒蒿属的第一个真正的分类系统。共2个组和9个系。Taylor^[11]对该属进行了全面整理,记载了该属植物41种,隶属于2个亚属、3组、2亚组和10系。吴征镒等^[1]在1980年所发表的新系统中记载了49种,分为2个亚属、5个组和9个系。

另外,花粉和种子的外部形态也是绿绒蒿属研究较多的分类学特征。Henderson^[12]观察了部分栽培种和标本材料花粉粒的显微结构,并将其划分为9个类型。有学者通过扫描电镜对绿绒蒿属5个种的19个种群的外种皮纹饰进行了研究。结果发现多刺绿绒蒿、深波绿绒蒿(*M. sinuata*)和柔毛绿绒蒿(*M. villosa*)外种皮的纹饰为网状型;锥花绿绒蒿(*M. paniculata*)和单叶绿绒蒿(*M. simplicifolia*)为皱纹型,并认为种皮纹饰的演化是从皱纹到网纹。在每个种的种群间和种群内,其纹饰无明显差异,而不同种的种皮纹饰存在显著差异,并且这种差异与它们的生长方式和生境特性无关^[13]。后又有研究者对32种绿绒蒿的花粉进行扫描电镜试验,发现其花粉可分为具萌发沟型、具萌发孔型,以及无沟无孔型3种类型。根据种子表面的外种皮表面的纹饰和附属物的差异,将绿绒蒿植物的种子分为4种类型:条纹型、网纹型、褶皱型和泡状型。随着分子学手段应用于分类学研究,对来自绿绒蒿属及其相关类群的60个样品的核糖体转录间隔区(ITS)和叶绿体M. racemosa)和拟多刺绿绒蒿(*M. pseudohorridula*)归并到多刺绿绒蒿中,并

第一作者简介:屈燕(1979-),女,四川南充人,博士,讲师,现主要从事园林植物及中草药生物资源保护与开发研究等工作。

基金项目:云南省“西南林业大学省部级园林植物与观赏园艺重点学科省高校重点实验室及校实验室共享平台”资助项目。

收稿日期:2011-11-03

且提出有关该属的新分类系统。在该系统中,取消了亚属的设置,将绿绒蒿属直接划分为3个并行的组,包括西欧绿绒蒿组、原始绿绒蒿组和亚洲绿绒蒿组,又将亚洲绿绒蒿组再划分为7个不同的系^[5]。之后又对西欧绿绒蒿及其它来自罂粟亚科(Papaveroideae)的17个种的nrDNA ITS区序列进行测定,得到18个种的ITS序列长度范围为589~676 bp,ITS区的序列长度为706位点,其中变异位点99个。结果显示,西欧绿绒蒿与绿绒蒿属其它种之间的差异较其与罂粟属(*Papaver*)的种类之间的差异更大,表明西欧绿绒蒿与罂粟属具有更近的亲缘关系。因此,认为将西欧绿绒蒿从绿绒蒿属中划分出来并重新归到罂粟属中较为合理^[14],近年来,该属仍不断有新种发表^[15~17]。

2 化学成分及药理活性研究

对绿绒蒿属植物化学成分的研究包括生物碱、黄酮、挥发油、甾体类、三萜类等,其中生物碱作为绿绒蒿主要的次生代谢产物之一,是近年来研究的重点。国内外学者已经从绿绒蒿属植物中分离得到多种生物碱,主要为异喹啉类生物碱,分属10种类型,以叔胺碱最多,季胺、仲胺碱次之。关于绿绒蒿属植物药理活性方面的研究主要包括止泻、镇痛、消炎等方面,有文献已对这方面的研究进展进行了详述^[18]。

3 群落生态学研究

有学者对来自锡金喜马拉雅地区5种濒危绿绒蒿的19个种群进行生态学研究,结果表明,多刺绿绒蒿、深波绿绒蒿和锥花绿绒蒿生长于开阔的高山山坡,单叶绿绒蒿则生长于高山草甸,而柔毛绿绒蒿则局限于温带森林内部及林缘。这些种的生境从10月到次年2月一直多有积雪。分析表明,除多刺绿绒蒿外,其余种均有较广的分布范围,狭窄的生境和生态位。所有5种均局限于潮湿、酸性的粘土或沙土中,硝酸盐、磷酸盐、钾盐、钙等有机物含量较高。锥花绿绒蒿为广布种,其余4种为确限种。由于这些种类的种群较小,狭窄的生境和特殊的生态位,遗传同质性高,种子萌发率和幼苗成活率较低,如果存在一些短期的生态扰动将可能导致这些种的灭绝。通过建立就地基因库的方式来保护这些濒危种,或者通过小繁殖是较为可行的方法^[19]。

4 引种驯化及生理生态适应性研究

由于原产地生境特殊,绿绒蒿的引种栽培具有相当的难度。欧洲的冷湿气候使一些植物园引种了一些绿绒蒿,并且在欧洲已具有较成熟的绿绒蒿栽培技术。在我国对绿绒蒿的引种栽培和遗传育种研究尚处于起步阶段^[9]。要开发绿绒蒿属植物的观赏资源和药用资源,需要把绿绒蒿从高山引种到中低海拔地区,并使它们逐步适应温暖的气候。同时,研究不同种类的绿绒蒿植物

存在生态幅度、形态特征、繁殖能力等差异,制定不同的引种措施和策略。近年来,研究者对该属植物引种驯化中存在的适应性问题进行了系列研究。

任祝三^[20]就气候条件对绿绒蒿苗期生长做了初步的分析,结果表明,总状绿绒蒿、全缘叶绿绒蒿和粗状绿绒蒿(*M. robusta*)的幼苗都可在昆明气候条件下生长,但种间存在明显差异,其中,粗状绿绒蒿最能适应昆明气候。同时,幼苗的地上部分生长受气候条件影响较显著。

另外,对长年生于高寒山区,生态幅度较小的绿绒蒿引种时,以种子进行繁殖比移植效果更好。在引种全缘叶绿绒蒿和尼泊尔绿绒蒿时的比较试验证明,以种子进行繁殖的生长期和花期情况都比移植的好^[3]。对绿绒蒿种子萌发的外在条件研究较多,Sulaiman^[21]研究了温度、光照、土壤的净提物、生长调节剂(GA、IAA)以及贮存条件、种子的覆土情况等对绿绒蒿属2个种即锥花绿绒蒿和单叶绿绒蒿的萌发率的影响。发现这2个种的种子在100 mg/L的GA、10 h/d的光照、(20±2)℃温度的条件下萌发得最好。在种子的重量、含水量、持水量、蛋白质含量及单宁含量方面存在明显的种间差异,其中种子内单宁含量与休眠有密切关系。同时还发现,所观察的种不管它们对生境选择如何,都有相似的休眠方式;温度、光照、黑暗条件或者这三者的结合都不能打破种子的休眠;在不同的温度下不同的贮存方式对于打破种子的休眠没有影响;在光照的情况下,GA能打破休眠;对于异地保存绿绒蒿属植物的种质最有效的办法是将种子保存在40℃条件下。石慧珍等^[22]对种子在5个温度(5、10、15、20、25℃)下的萌发特性进行研究,发现采自高海拔的全缘叶绿绒蒿和多刺绿绒蒿达到最大萌发率的温度分别为5℃和10℃;而采自高海拔的红花绿绒蒿和五脉绿绒蒿(*M. quintuplinervia* Regel)只有通过5℃冷处理后才能萌发,表明种子的最佳萌发温度与采集地海拔相关。另外,多刺绿绒蒿在所有温度下的萌发率和萌发速率均最高,而萌发时滞最短,这可能是1a生植物适应特殊环境的一种对策。

李苗苗等^[23]观测了青海不同海拔高度下的全缘叶绿绒蒿、多刺绿绒蒿、总状绿绒蒿的叶片表皮毛分布特征。结果表明,随着海拔的升高,3种绿绒蒿的表皮毛密度逐渐增加。同时,在不同海拔高度下,3种绿绒蒿的表皮毛密度均表现出上表皮毛大于下表皮,且随着海拔高度的升高,上、下表皮毛密度的比值逐渐增大。在相近海拔,全缘叶绿绒蒿的上、下表皮毛密度最大,与其它2种绿绒蒿差异极显著。在相近海拔,阳坡绿绒蒿的表皮毛密度明显高于阴坡。

因绿绒蒿对于高温的耐性较差,在低海拔栽培较为困难。有研究在海拔3 260 m的苗圃比较了全缘叶绿绒

蒿和总状绿绒蒿对光照和温度的响应,结果发现,全缘叶绿绒蒿的光合作用比总状绿绒蒿对高温更敏感,而且对高光强的适应能力不如总状绿绒蒿;同时,总状绿绒蒿能比较快的从光抑制中恢复。这可能因为总状绿绒蒿叶刺的存在可以反射部分太阳光,从而提高对高光的适应能力。另外,不同光强下总状绿绒蒿光合能力的变化主要与单位面积叶氮含量、CO₂扩散导度和比叶重相关,它主要通过调节叶片的比叶重来适应环境中光照强度的变化;因此,在较低的海拔地区,引种和栽培总状绿绒蒿会较全缘叶绿绒蒿更为容易^[24]。另外,不同温度下绿绒蒿光合表现存在显著差异,总状绿绒蒿叶片在20℃有更高的光合能力和光化学效率,而在30℃下最低,说明它对高温的适应能力相对较弱。进一步分析发现,总状绿绒蒿在低温下的光合作用主要受叶肉导度限制,而在高温下受到气孔导度、叶肉导度和生化因素三重限制,因此在绿绒蒿向亚热带的低海拔地区引种栽培过程中,夏季高温是需要重点解决的问题^[25]。

在组织培养方面,有学者用一种濒危的但具有观赏价值的喜马拉雅黄色锥花绿绒蒿为材料,进行通过愈伤组织来形成的胚的实验^[26]。

5 分子生物学研究

分子生物学方面的研究较多地集中在对绿绒蒿属植物的遗传多样性方面,Meng等^[27]首次对来自中国西南部横断山区绿绒蒿属的4个种的核型进行了分析,染色体计数表明:总状绿绒蒿(*M. racemosa* Maxim)为2n=56=6m+20sm+30st;拟秀丽绿绒蒿(*M. pseudovenusta* Tayl.)为2n=56=4m+36sm+16st。多刺绿绒蒿(*M. horridula* Hook. f. et Thoms.)的体细胞染色体数为2n=56=4m+16sm+36st。全缘叶绿绒蒿为(*M. integrifolia* (Maxim.) Franch)为2n=76=6m[2sat]+26sm+44st。所有4个种都属于3B类型。染色体基数为x=7,或x=14。Sulaiman等^[28-30]对3个濒危物种锥花绿绒蒿、单叶绿绒蒿和深波绿绒蒿的种群进行了遗传多样性的等位酶检测。之后又对2个濒危物种锥花绿绒蒿和单叶绿绒蒿的种群进行随机扩增多态片段(RAPD)扩增,结果均表示,这些物种的种群和个体水平上均存在极低或不存在遗传多态性。最近,有研究者通过微卫星SSR方法,对多刺绿绒蒿(*M. horridula*)4个居群的24个样本进行检测,每位点平均等位基因数范围为2~7。平均观察杂合度为0.0833~0.9167,平均预期杂合度0.0816~0.8050。13个微卫星标记中有9个在其它3个同源种上成功扩增,这些引物扩增微卫星可以用作了解种群遗传结构有效工具,也可为制定多刺绿绒蒿及其它同源种的保护策略进行遗传变异检测^[31]。

近年来,分子生物学研究也开始应用于绿绒蒿属植物遗传育种方面。有研究利用来自核基因组的nrDNA

ITS区序列分析的方法证明绿绒蒿自然杂交种*M. × cookei*就是红花绿绒蒿和五脉绿绒蒿的杂交后代,又利用进化速率较快的叶绿体基因进行cpDNA序列分析,探讨然杂交种*M. × cookei*与其亲本之间在叶绿体基因上的变化特点和规律,分析它们之间的遗传关系,并确定其父本为五脉绿绒蒿,母本为红花绿绒蒿^[32-33]。

6 存在的问题及展望

综上所述,绿绒蒿属植物群落生态学的研究较少,该属大部分种仍缺乏确切的分布记录和基本的生态学数据,这严重阻碍了对该属保护的评估和保护策略的制定。因此,应及时开展该属植物的基本生态学调查工作,掌握该属植物的生态地理分布格局,包括种群动态,种群数量,种群内的个体分布格局等。同时建立绿绒蒿属的地理信息系统,这将对于了解绿绒蒿的种系发生和其对环境的适应以及保护该属植物具有重要意义。化学成分及药理活性的研究是绿绒蒿属植物研究的重点。但目前研究的范围仅集中于较少的几个种,如五脉绿绒蒿、全缘叶绿绒蒿、多刺绿绒蒿等,因此今后的研究可以向更多的种延伸,研究内容包括新的化学成分的挖掘,以及对不同生态环境下的同种绿绒蒿化学成分的差异性比较。这将为合理开发和利用该属植物资源提供借鉴。绿绒蒿属的分子生物学研究起步较晚,在种间亲缘性关系和种内的遗传分化,杂交育种等方面的研究均有待深入,同时研究工作可向花色基因工程,分子选育等方面拓展;绿绒蒿属植物生物学,尤其是繁育生物学方面的研究较少,如大小孢子的发育,传粉生物学等研究工作均有待加强,这将为保护和人工繁殖提供理论依据,同时有助于了解绿绒蒿属植物生活史对策、繁殖器官对其繁殖方式的适应机制,从而对了解其生活史对策、濒危机制、保护生物学研究都具有重要意义。

绿绒蒿属植物的引种栽培和遗传育种工作还处于起步阶段,虽然在生理生态适应性方面的研究取得了一些成果,但还需要全面掌握不同种类绿绒蒿的生态习性和生理适应性,以及生长在不同生态环境下的同种类绿绒蒿的适应性差异,这将有利于引种驯化工作的进一步开展,通过在适当的地区建立种质资源基因库,为绿绒蒿属植物资源的合理利用和开发提供研究基础。

参考文献

- [1] 吴征镒,庄璇.绿绒蒿属分类系统的研究[J].云南植物研究,1980,2(4):371-381.
- [2] 庄璇.绿绒蒿属的系统演化及地理分布[J].云南植物研究,1981,3(2):139-146.
- [3] 董晓东.云南绿绒蒿植物种质资源及评价[J].大理师专学报(自然科学版),1995(1):42-46.
- [4] Webb D. The flora of Ireland in its European context[J]. Journal of Life Sciences of the Royal Dublin Society,1983(4):143-160.

- [5] 袁长春. 濒危植物绿绒蒿属(*Meconopsis*)和淇桐属(*Craigia*)的系统发育及生物地理学研究[D]. 广州: 中山大学, 2003.
- [6] Samant S S, Dhar U, Rawal R S. Diversity, endemism and socio-economic values of the Indian Himalayan Papaveraceae and Fumariaceae[J]. The Journal of the Indian Botanical Society, 2005, 84: 33-44.
- [7] 卫生部药典委员会. 中华人民共和国卫生部药品标准藏药[S]. 1 册. 卫生部, 1995: 98.
- [8] Sulaiman I M, Babu C R. Enzyme polymorphism analyses in three endangered species of Himalayan poppy, *Meconopsis* (Papaveraceae) [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 1996, 43(4): 351-356.
- [9] 柯君, 刁治民, 陈振宁, 等. 高原草地绿绒蒿资源及应用现状[J]. 青海草业, 2007, 16(4): 50-54.
- [10] Prain D A. A review of the genera *Meconopsis* and *Cathcartia*[J]. Annals of Botany, 1906, 20: 323-370.
- [11] Taylor G. An account of the genus *Meconopsis*[M]. London: New Flora and Silva Ltd., 1934.
- [12] Henderson D M. The pollen morphology of *Meconopsis* [J]. Grana Palynologica, 1965(2): 191-209.
- [13] Sulaiman I M. Scanning Electron Microscopic Studies on Seed Coat Patterns of Five Endangered Himalayan Species of *Meconopsis* (Papaveraceae)[J]. Annals of Botany, 1995, 76(3): 323-326.
- [14] 袁长春, 吴丹红, 袁秋梅. 西欧绿绒蒿(*Meconopsis cambrica*)及其近缘类群 ITS 基因的序列分析[J]. 湛江师范学院学报, 2007, 28(3): 82-86.
- [15] Ohba H, Yoshida T, Sun H. Two new species of *Meconopsis* (Papaveraceae) from southern Biluo Xueshan, Yunnan, China[J]. Journal of Japanese Botany, 2009, 84: 294-302.
- [16] Toshio Y, Hang S U N, Boufford D E. New species of *Meconopsis* (Papaveraceae) from Mianning, southwestern Sichuan[J]. Acta Botanica Yunnanica, 2010, 32: 503-507.
- [17] Egan P A. *Meconopsis autumnalis* and *M. manasluensis* (Papaveraceae), two new species of Himalayan poppy endemic to central Nepal with sympatric congeners[J]. Phytotaxa, 2011, 20: 47-56.
- [18] 吴海峰, 丁立生, 王环, 等. 绿绒蒿属植物化学成分及药理活性研究进展[J]. 天然产物研究与开发, 2010, 23(1): 163-168.
- [19] Sulaiman I M, Balm C R. Ecological studies on five species of endangered Himalayan poppy, *Meconopsis* (Papaveraceae) [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1996, 121(2): 169-176.
- [20] 任祝三. 昆明气候条件对于绿绒蒿属幼苗生长的影响[J]. 云南植物研究, 1993, 15(1): 110-112.
- [21] Sulaiman I M. Seed germination studies in three species of threatened, ornamental, Himalaya poppy, *Meconopsis* Vig. (Papaveraceae) [J]. Seed Science and Technolgy, 1993, 21(3): 593-603.
- [22] 石慧珍, 刘明霞, 许静, 等. 青藏高原高寒草甸罂粟科植物种子萌发特性研究[J]. 西北植物学报, 2008, 28(9): 1880-1884.
- [23] 李苗苗, 唐道城, 曾萱. 青海不同海拔高度下 3 种绿绒蒿表皮毛密度的变化[J]. 青海大学学报(自然科学版), 2008(6): 16-18.
- [24] Zhang S B, Hu H, Xu K. Photosynthetic adaptation of *Meconopsis integrifolia* and *M. horridula*[J]. Botanical Studies, 2008, 49: 225-234.
- [25] Zhang S B, Hu H. Temperature acclimation of photosynthesis in *M. horridula* var. *racemosa* Prain[J]. Botanical Studies, 2010b, 21: 457-464.
- [26] Sulaiman I M. Regeneration of plastids through organogenesis in the Himalayan yellow poppy, *Meconopsis p.aniculata* [J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture, 1994, 36(3): 377-380.
- [27] Meng Y, Xie H Y, Nie Z L, et al. A karyomorphological study on four species of *Meconopsis* Vig. (Papaveraceae) from the Hengduan Mountains, SW China [J]. Caryologia, 2006, 59: 1-6.
- [28] Sulaiman I M, Hasnain S E. DNA polymorphism analysis in five endangered species of *Meconopsis* (Himalayan poppy) using multicopies sequence-based probes [J]. Electrophoresis, 1995, 16(9): 1746-1749.
- [29] Sulaiman I M, Ehtesham N Z, Hasnain S E. A multicopy DNA sequence from *Meconopsis simplicifolia* discriminates between the different species of this endangered Himalayan poppy [J]. Gene, 1995, 156(2): 223-227.
- [30] Sulaiman L M, Hasnain S E. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers reveal genetic homogeneity in the endangered Himalayan species *Meconopsis paniculata* and *M. simplicifolia* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93(1-2): 91-96.
- [31] Zhao Y, Zhang S B, Yang J, et al. Characterization of 13 microsatellite loci developed from *Meconopsis horridula* [J]. Genetics and Molecular Biology, 2010, 33(3): 539-541.
- [32] 袁长春, 黎培新, 王燕芳, 等. 用核糖体 ITS 区序列验证自然杂交种 *Meconopsis* × *cookei* G. Taylor[J]. 遗传学报, 2004, 31(9): 901-907.
- [33] 袁长春, 何雪宝, 袁秋梅. 自然杂交种 *Meconopsis* × *cookei* G. Taylor 及其亲本 cpDNA trnL-trnF 基因的遗传学分析[J]. 云南植物研究, 2007, 29(1): 103-108.

The Research Advancement on the Genus *Meconopsis*

QU Yan, OU Zhi

(College of Landscape, Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan 650224)

Abstract: The plants of *Meconopsis* are famous ornamental plants and traditional medicine plants. The latest research advances on the plants in the genus *Meconopsis* from the aspects of taxonomy, phylogenetic development, chemical constituents and pharmacological effects, population ecology, introduction and taming, physio-ecological adaptation, and molecular biology were summarized. The problems in the current researches and forecast the research trends in the future also were discussed.

Key words: *Meconopsis*; research advancement; phylogenetic development; physio-ecological adaptation; molecular biology