

蒙古黄芪复合群遗传分化的影响因子分析

曹乌吉斯古楞^{1,2}, 王 敖¹, 龙春林^{1,3}

(1. 中央民族大学 生命与环境科学学院, 北京 100081; 2. 内蒙古医科大学 蒙医学院, 内蒙古 呼和浩特 010110;
3. 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650201)

摘要: 本文对蒙古黄芪复合群的遗传特性以及外界因素进行分析和研究, 分析表明对导致蒙古黄芪复合群分化的影响因子, 除了黄芪植物自身的遗传特性之外, 自然因素和人为因素是导致分化的主要原因, 其中自然因素对野生种的影响较大, 而人为因素对栽培型的影响更大, 结果表明, 蒙古黄芪复合群正是膜荚黄芪和蒙古黄芪两个野生种及可能存在的杂交种, 或过渡型混杂为一体的、正处于进化过程中的复杂群体。

关键词: 黄芪; 蒙古黄芪复合群; 遗传分化; 影响因子

中图分类号: O632 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-8036(2016)03-0072-06

引 言

黄芪(*Radix Astragali*)是我国著名的传统药材,是豆科(*Fabaceae*)黄芪属(*Astragalus*),是多年生草本植物蒙古黄芪(*A. mongholicus*)或膜荚黄芪(*A. membranaceus*)的干燥根。但其原植物的分类问题一直比较混乱,历来是药物学家、分类学家关注的焦点。黄芪的原植物中可能存在多个分类群,它们形态上十分相似,难以区别,包括分类学上难以区分鉴定的膜荚黄芪、蒙古黄芪、北蒙古黄芪(*A. borealimongolicus*)等植物类群,可称之为蒙古黄芪复合群(*Astragalus mongholicus complex*)。

我们前期的研究采用了GC-TOF/MS的代谢组学方法,对采自黑龙江、吉林、内蒙古、山西和甘肃的22居群的66份样品(地上部分)进行遗传多样性分析。HCA和PCA结果表明,野生膜荚黄芪有分化成三组的趋势,即吉林敦化和内蒙古额尔古纳膜荚黄芪组、甘肃和山西膜荚黄芪组、东北(黑龙江—内蒙古鄂伦春旗和吉林其他地方)膜荚黄芪组。对此三组进行PLS-DA和OPLS-DA分析,筛选出两组间的差异化合物,差异化合物的定性的相似度并不高,但是发现每两组间的差异化合物都不同,每个组都有其独特的成分,表明此三组已经分化成不同的居群。而蒙古黄芪栽培型内按产地能够明显分成三组,即内蒙古、山西和甘肃,内蒙古的栽培蒙古黄芪与栽培的陕西和甘肃明显不同,而山西和甘肃的栽培蒙古黄芪较接近,各组间的差异化合物进一步证明三个产地之间的不同。因此,膜荚黄芪的野生居群和蒙古黄芪的栽培型居群出现了遗传分化现象,并具有明显的地域特征^[1]。基于此,本文从蒙古黄芪复合群的遗传特性以及外界因素探讨导致其分化的原因。

收稿日期: 2015-11-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 31161140345 和 No. 31070288)、内蒙古医科大学博士启动基金项目(No. YKD2014BQ10)。

作者简介: 曹乌吉斯古楞(1982-),女(蒙古族),内蒙古通辽人,中央民族大学生命与环境科学学院博士,主要研究方向: 民族植物学、药用植物学、药物化学等。

通讯作者: 龙春林(1964-),男(汉族),湖南邵阳人,中央民族大学生命与环境科学学院教授。

1 自身的遗传特性

1.1 异花授粉

黄芪原植物是异花授粉植物,异花授粉植物一般具有较高的遗传变异水平.吴松权等以膜荚黄芪和蒙古黄芪为试材,采用异株异花授粉、自由授粉、同株异花授粉和套袋自花授粉等4种授粉方式,研究黄芪的传粉特性后发现,黄芪是自花不孕或自交不亲和的异花授粉植物^[9].

1.2 适应性

物种多样性水平在一定程度上体现着这个物种适应环境的能力.1753年,林奈以产自西亚和叙利亚的西亚黄芪(*Astragalus christianus* Linn.)为模式种建立了黄芪属.黄芪属是被子植物中最大的属,约有2500~3000种,认为是一个典型的适应性非常强的植物类群.它最早起源于北半球寒温带干旱和半干旱山区及南美洲.而黄芪起源地和多样性的中心在欧亚大陆,特别是西南亚和中南亚的干旱山区及喜马拉雅一带^[9].

该属植物具有很大的形态学变异性,包括生长习性、生境、植物大小、托叶、叶、花序类型、花瓣长度、荚果等.由于生境和生态因子的改变导致种内出现了较高的多样性.黄芪属植物一般喜生于开阔的山坡,扎根于较干燥的石质或沙质土壤.该属植物对周围的小气候非常敏感.土壤和气候因素的细微变化都能使其形态和品质上出现很大的变化,给物种的鉴定带来很多困难.

黄芪原植物的适应性强,在我国是广布种,广布种往往维持较高的遗传变异.因此,我国黄芪种质资源的遗传多样性十分丰富.黄芪种质的高度遗传分化与其形态和代谢上的分化是一致的.不同居群黄芪的形态特征多样性表现在植株高度、叶型、花色、茎分支及颜色、根形状等,而这些变异不仅存在居群间,同样出现在居群内.形态多样性和代谢表型的多样是遗传多样性的表现形式之一.

目前,黄芪的原植物规定为蒙古黄芪和膜荚黄芪,但在居群间与居群内存在表型多样性.钱丹等通过大量的野外考察并膜荚黄芪和蒙古黄芪标本,分析研究后认为,荚果被毛与否、叶片排列疏密度和旗瓣颜色是较为可靠的分类依据,小叶形状、大小、被毛与否以及荚果大小具有重要的分类学意义^[9].

本研究通过野外调查,对采集到的标本从小叶形状、大小及荚果的大小的角度进行分析,发现蒙古黄芪复合群存在形态多样性.本节以膜荚黄芪的野生种和半野生种为例,对形态特征进行分析,探讨膜荚黄芪种内出现的分化现象.

通过对膜荚黄芪的野生种和半野生种的小叶数、大小和荚果大小三方面分析,发现小叶数目与叶片大小之间有一定的相关,如果小叶数目多,则通常叶片较小;如果叶片较大,则小叶数目少,这与钱丹等的研究结果一致(见表1).

表1 不同产地膜荚黄芪(野生和半野生)的形态特征比较

Tab. 1 Comparison of morphological characteristics of *Astragalus membranaceus* of different origins

产地	小叶数(对)	小叶大小(长/cm)	荚果(长/cm)
中国植物志	13~27	0.5~1	2~3
黑龙江柴河	6~9	1.2~2.5	2.9
内蒙古鄂伦春旗	11	1~2.5	3.2
内蒙古额尔古纳	8~11	0.7~1.8	2.8
吉林敦化	7~10	1.5~1.8	2.8
吉林二道白河镇	8~10	1.1~1.5	2.6
吉林通化	7~9	0.8~1.5	3.4
山西应县	11~12	0.5~1	2.5
甘肃岷县	7~9	0.8~1.2	2.4

注:以上数据仅以本研究所采集到的标本为依据.为便于对照分析,将《中国植物志》的描述置于此表.

2 蒙古黄芪复合群产区变化轨迹

2.1 历代黄芪产区变化

从历史医药著作中可以寻找到黄芪产地的变化路线。《名医别录》是最早记载黄芪产地的著作,约成书于汉末,据记载道“生蜀郡山谷,白水、汉中……”,其中蜀郡是今天的四川平武、成都、雅安等地,白水是今天的陕西南部^[5-6]。可见,黄芪的最早产地为四川、甘肃和陕西省毗邻地区。到南北朝时期,陶弘景认为黄芪“第一出陇西、挑阳……,次用黑水、岩昌……又有香陵、白水者。”“陇西”是今天的甘肃省临洮县,“挑阳”是今天的甘肃省临潭县,“岩昌”是今日的甘肃省宕昌县,“黑水”是今天四川省黑水县,“香陵”是今日四川省茂汶西北^[5,7]。在南北朝及之前,黄芪的主要产地有四川、陕西和甘肃,其中以甘肃黄芪的品质最佳。

唐苏敬在《新修本草》(又名《唐本草》,成书于显庆四年,公元659年)中则写道“今出原州及华原者最良,蜀汉不复采用之。”“原州”是今天的宁夏固原县,“华原”是今天的陕西省耀县东南^[8]。表明黄芪的产地向北移至陕西的中部和宁夏南部地区,并强调四川分布变少。

宋朝的苏颂在《图经本草》(成书于1061年)一书中提到“今河东、陕西州郡多有之”^[9]，“河东”指今天的山西境内黄河以东统称。表明自宋代开始,有了山西产黄芪的记载。宋代陈承《本草别说》中写道“黄芪本出绵上者良,故名绵黄芪”,“今图经所绘宪州者,地与绵上相邻也”。宪州是指今天的山西静乐县南^[9]。元朝的王好古在《汤液本草》(刊于1289年)中写道“绵上即山西沁州,白水在陕西同州,黄芪味甘……”。“绵上”是指今天的山西省沁源县西北^[9]。明代的《救荒本草》记载“生蜀郡山谷及白水、汉中、汉东、陕西,出绵上呼为绵黄芪”。以上说明从宋代开始,黄芪以山西为佳,看出黄芪的主产区由四川、甘肃、陕西逐渐往北、往东移的动向,主要分布于在陕西和山西的南部。

清朝的吴其浚在《植物名实图考》(成书于1848年)中记载“黄芪有数种,山西、蒙古者佳”,说明到了此时内蒙古也成了黄芪的主产区^[10]。

到民国初期时,陈仁山在《药物出产辨》(成书于1930年)中记载“正者产区有三处:壹关东,二宁古塔,三卜奎,产东三省,现时山西大同、忻州地区,内蒙古及东北产者优”,“关东”泛指东北,“宁古塔”指今天的黑龙江省宁安市,“卜奎”指今天的齐齐哈尔。因此,民国初期东北产的黄芪也是上品^[11]。

从历代本草有关黄芪产地的记述,可以看出自从汉末开始,四川中北部、陕西的西南部及甘肃南部等地区是黄芪的初始产区;到唐代时已移到甘肃的东北部和宁夏的南部;到宋代时移至山西中部;到清代后期,黄芪道地产区已经扩展至内蒙古,直至民国时期已扩展到东北三省。

2.2 现在的分布

膜荚黄芪在中国、蒙古、日本、朝鲜和前苏联均有分布。在我国主要分布于黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、河北、山东、山西、陕西、宁夏、甘肃、青海、新疆、四川、云南等省区。蒙古黄芪则分布于中国北部、前苏联和蒙古,主产于我国内蒙古、河北、山西等省区。而目前由于栽培产业的发展,膜荚黄芪的栽培型主产区除了在东北三省外,在山东和河北也具有了一定规模。蒙古黄芪的主产区变化不大,主要是在山西、甘肃、内蒙古和宁夏等地,其中甘肃规模最大^[12]。

2.3 气候变化对分布的影响

从以上黄芪产区的历史分布轨迹可以看出,主产区由从西南朝东北移动的趋势,这种移动趋势是由自然因素和人为因素共同影响的结果。在自然因素中气候变化是影响植物分布的主导因子,人为活动则是破坏原生境、传播种质从而改变植物分布的另一个主要因素。气候变化主要表现在全球气候变暖、酸雨、臭氧层破坏等三方面,其中全球气候变暖是对全球许多地区的自然生态系统已经产生了影响,例如,

中高纬生长季节延长、动植物分布范围向极区和高海拔区延伸、某些动植物数量减少、一些植物开花期提前等等。因此,气候变化对植物的生长发育、地理分布、多样性都将产生极大的影响。其中,影响植物分布范围,主要表现在热量和水分等对植物生命活动和生理活动的重要作用。

据现有的文献资料记载,汉末时期的《名医别录》中最早记载黄芪产地为四川、甘肃和陕西省毗邻地区。秦汉时期,我国农业开发在规模和深度上史无前例,由此加剧了由气候变干导致的生态环境恶化。一般认为秦汉时期的气候是前汉温暖湿润,后汉出现一定的变化。唐朝期间整体处于历史温暖期,但黄河中下游地区多发旱灾。宋代气温相对较低,并且水灾严重,这种低气温一直持续到清末。从明清时期以来历史时期山西汾河流域有明显的旱灾。这些历史时期气候变化都可能导致黄芪产区的变化。此外,气候变化专门委员会(IPCC)认为,北半球20世纪后半叶的平均温度很可能高于过去500年的任何其他50年,并可能是过去1300年以来最温暖的时段^[3]。因此,在全球气候变干以及变暖的大背景下,北方地区年均温度有上升的趋势,而原产地四川的环境则变得更加高温、干旱,逐渐不适宜黄芪的自然生长,于是黄芪的自然分布带随着气候变化往东北方向移动。可以看出,从最早记载黄芪的汉末到如今已经历了2000多年的变迁。在漫长的迁移过程中,黄芪与当地环境条件相适应不断变化调整出现多样的分化格局。

黄芪这个类群对环境变化具有高度敏感性,因此,随着分布区的转移,自然原植物也发生了变化。膜荚黄芪为中生植物,四川为我国黄芪初始产区,属于亚热带湿润季风区,雨量充沛,湿度高,与气候条件和生态环境相适应膜荚黄芪具有植株高大、茎直立、分枝少、叶片大等特点。继续向东随着纬度的升高,逐渐过渡到山西和内蒙古地区,属于暖温带半湿润、半干旱气候,因此并有降水量的减少和相对湿度的降低。蒙古黄芪为旱中生植物,与其环境适应具有了植株低矮、地上茎匍匐或斜生、分枝多、叶小等特点。分布区的逐渐移动变化可能会产生黄芪野生种之间的自然杂交,从而产生形态特征类似的类群。从地理分布看,蒙古黄芪复合群主要分布在我国西北地区以及山西、甘肃、内蒙古及东北三省。而从历史上开始,山西和甘肃就是黄芪主产区,并且目前在该地区表现出较大程度的形态多样性和代谢表型多样性,因而可以认为是蒙古黄芪复合群的多样性中心和分化中心^[6,13]。

3 生态环境的影响

3.1 产地与生态环境

不同的产地具有多样的生境以及生态因子特征,植物为了适应其环境逐渐改变适应其新环境以保证种群生存和延续,从而导致了形态及代谢表型的多样化。进化理论认为,植物的遗传变异水平越高,居群分布范围越大^[4]。

从野生膜荚黄芪种内的分化可以看出具有一定的地域性,表明其生境的多样性。从东北森林带逐渐到森林草原带以及过渡到灌丛荒漠带,黑龙江和内蒙古鄂伦春地区属于大兴安岭腹地,吉林敦化等地属于长白山腹地,而内蒙古额尔古纳则属于森林草原过渡带,甘肃、山西则属于黄土丘陵区和平川区。相对应地区的土质也有明显的变化,从东北的黑土、黑钙土到山西、甘肃以黄壤土为主,地理环境生态因素截然不同。有研究表明,植物长期适应了光照时间、辐射强度、气温、降水等多方面都有明显差异的分布区环境从而逐渐形成遗传分化^[4]。另还有研究表明,环境因子对蒙古黄芪表型性状的影响主要是:蒙古黄芪的地径随着日照时数的增加呈降低的趋势;主根长随着日照时数的增加呈增加的趋势;株幅随着年降雨量的增加呈增加的趋势;株高随着纬度的增加呈降低的趋势^[12]。以上这些多样的环境因素造成蒙古黄芪复合群出现了明显的遗传分化。

此外,地理环境对居群间产生影响,例如,高山河流等地理屏障阻隔了居群之间基因交流导致居群

间的分化,从而形成具有地域特征的居群.

4 人为因素

人类对植被的干扰和有意识的改变向来都超过自然对植被的干扰. 人类活动对栽培型的影响更大,栽培型是指经由人工栽培之后产生的类型. 在引种栽培的过程中,人类根据自身利用的需要进行栽培驯化,融入了很多人因素. 目前,蒙古黄芪的种植方式有山西的半野生直播6~8年采收(粗放管理),陕西直播5~8年采收(精细管理),内蒙古直播3年采收(精细管理),甘肃宁夏育苗移栽,2年采收(精细管理). 膜荚黄芪的种植方式有黑龙江育苗移栽3年采收,辽宁、吉林、陕西育苗移栽2年,山东直播1年采收等方式^[1]. 种子可以伴随着人为活动较长距离传播,可以使植物的分布区变迁. 从种源来说,导致种源之间的混乱. 种源混乱可以产生不同地理种源之间的基因交流,形成多个不同的种群. 此外,引种黄芪在新的自然条件和栽培条件诱变下,也会产生自然突变^[14].

5 讨论

我国黄芪种质资源十分丰富,膜荚黄芪野生种和蒙古黄芪栽培型内存在明显的分化现象. 黄芪属是适应性非常强的一个类群,对环境的细小变化都能反映出相应的变化来适应. 因此,对蒙古黄芪复合群的分化原因除了黄芪本身遗传特性之外,自然因素占主导因素. 在自然因素中气候变化对黄芪分布区的改变起着重要的作用. 而黄芪作为对环境变化具有高度敏感性的类群,对多样的环境作出相应的适应性调整,从而表现出多样的表型及代谢表型. 然而,气候变化的影响是多尺度、全方位、多层次的,探讨气候变化对蒙古黄芪复合群的遗传分化的影响,还需要更详细和深入的调查和研究. 此外,人类的有意识或无意识的活动也是导致其分化的另一个主要原因,并且对栽培型的影响更大. 由此,蒙古黄芪复合群的野生种和栽培型都形成了各自地域性特征.

植物界的物种形成是逐渐的,也可以是突然的. 前者的发生是当一个物种逐渐分化为两个或更多地种群,之后各种群随时间的变化而各自演化,最终形成完全不同的物种. 而后者是多倍体植物出现后产生,多倍体产生的一个途径是两个物种之间的杂交,这种情况多存在高等植物中的大量的作物中^[17].

从植物界的新基因产生的源泉是多种多样的,例如,(1)在基因、染色体或整个基因组上产生突变;(2)从相同物种不同种群的个体上的基因渗入或从其他物种上通过杂交而引入遗传物质;(3)不相联系物种之间的基因转移或水平基因转移. 因此,对蒙古黄芪复合群来分析,这三种可能都存在. 杂交在植物的进化过程中有着巨大的作用,这个过程可以导致暂时的或稳定的杂交带的存在,也可以导致基因种间转移并最终引起杂交种的分化. 杂交与遗传渗入虽然有利于提高物种的遗传多样性,为物种的进化提供原材料,但在另一方面会引起分类群鉴定的困难,模糊分类学的界线,形成一些分类学上很难处理的困难类群. 因此,在我国黄芪种质资源分化严重的现阶段,并不能排除种间可能存在自然杂交现象,所有这些往往可能会模糊种间边界,形成分类学及系统发育研究中的困难类群^[18]. 蒙古黄芪复合群正是两个野生种及其栽培型以及可能存在的杂交种混杂为一体的并且正处于进化的复杂类群,对其进行正确的分类定位需要更多学科领域的科学依据.

参考文献:

- [1] 曹乌吉斯古楞. 基于代谢组学的蒙古黄芪复合群(*Astragalus mongholicus* complex)的分类学研究[D]. 北京: 中央民族大学, 2014.
- [2] 冯学金. 蒙古黄芪传粉特性研究[J]. 中国现代中药, 2011, 13(4): 24-26.

- [3] CHAUDHARY L B, RANA T S, ANAND K K. "Current status of the systematics of *Astragalus* L. (Fabaceae) with special reference to the Himalayan species in India," [J]. *Taiwania*, 2008, 53(4): 338 – 355.
- [4] 钱丹. 黄芪原植物的鉴别研究 [D]. 北京: 中国中医科学院, 2009.
- [5] 冯毓秀, 李鸣. 黄芪的本草考证 [J]. 基层中药杂志, 1993, 7(2): 4 – 9.
- [6] 唐慎微(宋). 重修政和经史证类备用本草 [M]. 北京: 华夏出版社, 1993.
- [7] 张继, 徐纪民, 赵京春. 黄芪的本草考证 [J]. 中国药师, 1999, 2(4): 211 – 213.
- [8] 苏颂(宋). 本草图经 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 1988.
- [9] 王好古(元). 汤液本草 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 1987.
- [10] 吴其浚(清). 植物名实图考 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 1963.
- [11] 陈仁山. 药物出产辨 [M]. 北京: 新医药出版社, 1970.
- [12] 刘凤波. 黄芪药材质量的差异及影响因素研究 [D], 北京: 北京中医药大学, 2013.
- [13] 崔伟宏, S 弗雷德·辛格, 万森·库尔提欧, 等. 自然是气候变化的主要驱动因素 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2012.
- [14] 马建军. 内蒙古黄芪属植物的分类学研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古师范大学, 2004.
- [15] 秦雪梅, 李振宇, 孙海峰. 我国黄芪药材资源现状与分析 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(19): 3234 – 3238.
- [16] 谢小龙, 王溪森, 赵利. 陇西栽培蒙古黄芪原植物形态多样性研究 [J]. 安徽农业科学, 2004, 32(6): 1203 – 1204.
- [17] 裴盛基, 淮虎银. 植物资源保护 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2009.
- [18] 闫晓慧, 胡世俊. 自然杂交对植物物种生存进化的影响 [J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2012, 29(2): 84 – 88.

Impact Factors to Genetic Differentiation in *Astragalus mongholicus* Complex

CAO WUJISIGULENG^{1,2}, WANG Ao¹, LONG Chun-lin^{1,3}

(1. College of life and environmental sciences, Minzu University of China, Beijing 100081, China;

2. College of Mongolian Medicine, Inner Mongolia Medical University, Hohhot 100110, China;

3. Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China)

Abstract: Analysis of differentiation status of *Astragalus mongholicus* complex and its impact factors revealed its genetic characteristics. Both natural factors and human activities were the main reasons to cause differentiation. Among them, natural factors had more significant effect on wild species, while human factors showed more impacts on the cultivars. As a result, we considered *Astragalus mongholicus* complex as a complex group in rapid evolution, which including two wild species (*Astragalus mongholicus* and *A. membranaceus*) and their possible hybrids. Some further molecular biological studies are needed to determine possible hybrids.

Key words: Radix Astragali; *Astragalus mongholicus* complex; genetic differentiation; impact factors

责任编辑: 白 玲