

DOI: 10. 3969/j. issn. 1000-3142. 2013. 05. 013

王广艳, 韩希, 孟盈, 等. 青藏高原长花马先蒿的细胞地理学研究 [J]. 广西植物, 2013, 33 (5): 657-662

Wang GY, Han X, Meng Y, et al. Cytogeographical study on *Pedicularis longiflora* from the Qinghai-Tibetan Plateau, China [J]. Guihaia, 2013, 33 (5): 657-662

## 青藏高原长花马先蒿的细胞地理学研究

王广艳, 韩希, 孟盈, 杨永平\*

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201)

**摘要:** 对青藏高原长花马先蒿 9 个居群的核型及细胞地理学进行研究, 所有居群的染色体数目均为  $2n = 16$ , 染色体基数为  $x = 8$ 。现有的细胞学资料表明: 分布于云南中甸的居群可能为较原始的类群, 而分布于西藏日土和青海门源的居群较为进化。长花马先蒿的 9 个居群均为二倍体, 并未出现多倍化现象, 可能是由于在末次冰期青藏高原存在广泛的避难所, 二倍体得到很好的保存, 冰期对它们的影响不是很大; 也可能是对环境的选择压力造成的。

**关键词:** 长花马先蒿; 青藏高原; 染色体数目; 起源中心; 分化中心

**中图分类号:** Q948. 2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142 (2013) 05-0657-06

## Cytogeographical study on *Pedicularis longiflora* from the Qinghai-Tibetan Plateau, China

WANG Guang-Yan, HAN Xi, MENG Ying, YANG Yong-Ping\*

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China)

**Abstract:** Karyotypes and cytogeography of 9 populations of *Pedicularis longiflora* from the Qinghai-Tibetan Plateau, China, were presented. The chromosome numbers of all populations were  $2n = 16$ , the basic chromosome number was  $x = 8$ . The available chromosomal data indicated that the population from Zhongdian in Yunnan might be original, and the populations from Ritu in Tibet and Menyuan in Qinghai were advanced. 9 populations of *P. longiflora* were all diploid, without the occurrence of polyploidy. The one possible explanation is that Qinghai-Tibetan Plateau could have served as refuge during the last Quaternary glaciation, diploid is well preserved, and has been little effected by glaciation; the other possible explanation is that it may be effected by environmental selection pressure.

**Key words:** *Pedicularis longiflora*; Qinghai-Tibetan Plateau; chromosome number; origin centre; differentiation centre

长花马先蒿 (*Pedicularis longiflora*) 隶属于列当科 (Orobanchaceae) 鼻花族 (Rhinantheae) 长花系 (ser. *Longiflorae*) 马先蒿属 (*Pedicularis*), 广泛分布于我国的内蒙古、河北、甘肃、青海、四川西部、云南西北部、西藏南部以及中亚的土库曼、乌兹别克、哈萨克斯坦、塔吉克斯坦、

吉尔吉斯斯坦, 南亚的印度、尼泊尔, 俄罗斯的西伯利亚和蒙古 (Von Wettstein, 1897; Yang et al., 1998; Olmstead et al., 2001)。在我国, 长花马先蒿有 3 个变种, 即分布于甘肃、河北和青海的长花马先蒿原变种 (*P. longiflora* var. *longiflora*); 分布于川西、滇西北和藏东南的管状长花

收稿日期: 2012-11-19 修回日期: 2013-01-11

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (2010CB951704)

作者简介: 王广艳 (1987-), 女, 山东临沂人, 博士研究生, 主要从事植物系统学研究, (E-mail) wangguangyan@mail.kib.ac.cn。

\* 通讯作者: 杨永平, 研究员, 主要从事植物系统与生物地理学等方面研究, (E-mail) yangyp@mail.kib.ac.cn。

马先蒿 (*P. longiflora* var. *tubiformis*) 以及分布于内蒙古的阴山长花马先蒿 (*P. longiflora* var. *yingshanensis*)。长花马先蒿的叶片呈莲座状并且具有特殊的较长的喙, 生长于海拔 2 600~5 300 m 的潮湿草甸或沿高山溪流生长 (Yang *et al.*, 1998)。长花马先蒿是青藏高原上分布最广泛的物种之一, 主要分布于喜马拉雅-横断山区, 西至克什米尔和帕米尔高原, 并且该种具有重要的生态学意义 (Dhar *et al.*, 1983; Shishkin *et al.*, 1994)。在长花马先蒿的染色体研究方面, Krasnikova *et al.* (1983) 记载了来自西伯利亚南部长花马先蒿原变种的染色体数目 ( $2n=16$ )。Amano (1999) 报道了产自尼泊尔管状长花马先蒿的染色体数目 ( $2n=14$ ) 以及 Cai *et al.* (2004) 报道了产自滇西北中甸的管状长花马先蒿染色体数目为  $2n=16$ 。

青藏高原的快速隆升以及南亚季风气候的形成, 给马先蒿属的生长提供了丰富的降水和温暖的气候等有利的自然条件 (Chang, 1983; An *et al.*, 2001; 杨福生等, 2003)。长花马先蒿的分布范围广泛, 但目前大多数居群的细胞学资料尚属空白, 已有的关于该种植物染色体基数不尽一致。Tsoong (1955) 和 Ree (2005) 推测长花马先蒿起源于青藏高原的东南部, 并指出由于受到第四纪冰期气候的影响, 长花马先蒿种内多样性快速形成。Hewitt (1996, 2004) 指出长花马先蒿在青藏高原的分布格局, 特别是在青藏高原的中部和西部地区分布的形成可能是由于近期种群的扩散形成的。杨福生等 (2008) 基于基因 *trnL-trnF* 平均替代速率的计算得到长花马先蒿约起源于 3.47 ( $\pm 0.44$ ) Ma, 与青藏高原剧烈隆升的时间 (3.6 Ma) 基本吻合, 而且该种植物大部分居群扩散的时间可能早于末次冰期最盛期; 并根据长花马先蒿单倍核型的分布和分子钟的估算推测随着第四纪冰期气候的变化, 青藏高原的东南部或东部边缘地带可能成为长花马先蒿的避难所。进一步指出核型差异较低且不重叠分布的青藏高原东南部的长花马先蒿居群相互分离要经过相对较长的一段时间, 但是由于居群的扩散或种子的基因漂流使该地区的居群分成两大分支: 一支是向西藏方向迁移, 另一支向青海方向迁移。本文重点对产自青藏高原管状长花马先蒿的 9 个居群进行了核型分析, 讨论种内不同居群的核型及细胞地理学分化, 并结合前人的资料, 对该种的种内分化等问题进行了初步探讨。

## 1 材料和方法

实验材料产自青藏高原, 采集地点见表 1, 分布见图 1。凭证标本藏于中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN)。成熟种子于 24 °C 恒温箱中发芽, 待根尖长至 0.5~1.5 cm 时, 取下根尖, 于室温下置于 0.003 mol·L<sup>-1</sup> 的 8-羟基喹啉溶液中预处理 4~5 h, 蒸馏水冲洗根尖, 用卡诺氏固定液 (冰醋酸:乙醇=1:3) 于 4 °C 条件下固定 1 h, 固定后的材料经水洗, 用解离液 (1 mol·L<sup>-1</sup> HCL:45%冰醋酸=1:1) 于 60 °C 水浴中解离 1~2 min, 1% 醋酸地衣红染色。按常规方法压片镜检。经镜检挑选染色体分散良好的细胞, 中性树脂封片, 拍照。统计 30~50 个细胞, 以其中 85% 以上细胞具有的恒定一致的染色体数作为该材料的染色体数。

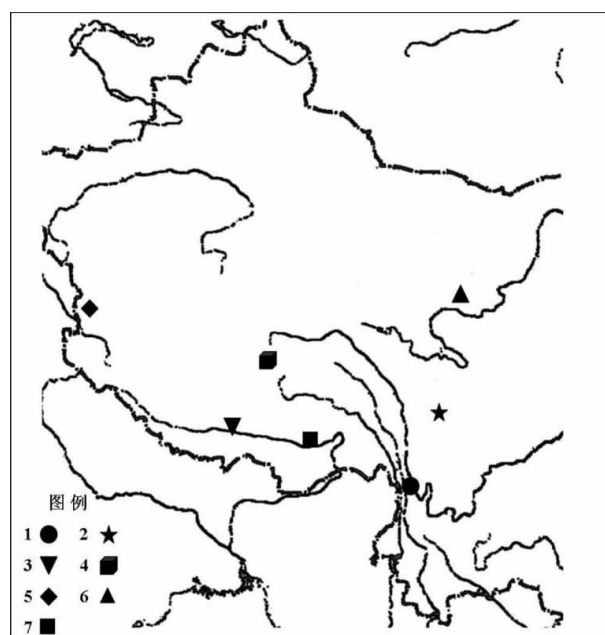


图 1 长花马先蒿的采集分布区 1. 云南中甸; 2. 西川新龙; 3. 西藏拉萨林周; 4. 西藏那曲; 5. 西藏日土; 6. 青海门源; 7. 西藏林芝鲁朗。

Fig. 1 Collected distributions of *Pedicularis longiflora* 1. Zhongdian, Yunnan; 2. Xinlong, Sichuan; 3. Linzhou, Lahsa, Tibet; 4. Naqu, Tibet; 5. Ritu, Tibet; 6. Menyuan, Qinghai; 7. Lulang, Linzhi, Tibet.

间期核和前期染色体的形态划分按 Tanaka (1971, 1977, 1987) 的标准, 染色体类型按 Levan *et al.* (1964) 的方法分析, 核型不对称性分别采用 Stebbins (1971) 和 Paszko (2006) 新提出的更为精确的 AI 值。AI =  $CV_{CL} \times CV_{CI} / 100$ , AI 值反映染色体长度 ( $CV_{CL}$ ) 和着丝点变化 ( $CV_{CI}$ ) 之间的关系。

## 2 结果与分析

### 2.1 西藏林芝鲁朗居群 1

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=1M+4m+10sm(2SAT)+1st$ ，核型类型为 2A (图 2: 1; 图 3: 1; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.62\sim 2.42\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=2.23$  (表 1)。

### 2.2 西藏林芝鲁朗居群 2

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=1M+6m+5sm+4st$ ，核型类型为 2A (图 2:

2; 图 3: 2; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.29\sim 2.42\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=5.36$  (表 1)。

### 2.3 西藏日土居群 1

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=2M+3m+8sm(1SAT)+3st$ ，核型类型为 2B (图 2: 3; 图 3: 3; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.30\sim 2.91\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=5.62$  (表 1)。

### 2.4 西藏日土居群 2

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=2M+2m+4sm+8st$ ，核型类型为 3B (图 2: 4; 图 3: 4; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.29\sim 2.91\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=8.92$  (表 1)。

表 1 长花马先蒿不同居群的染色体参数

Table 1 Chromosomal data of *P. longiflora* in different populations

编号 No.	采集地点 Locality	染色体 长度范围 Range	染色体 长度比 Ratio	短臂的 平均长度 S ( $\mu\text{m}$ )	长臂的 平均长度 L ( $\mu\text{m}$ )	染色体组 总长度 CL ( $\mu\text{m}$ )	平均着丝点 指数 CI	不对称 指数 AI	核型 类型 Type	核型公式 Karyotype formula
1	Lulang, Linzhi, Tibet	62~2.42	1.49	0.74 ( $\pm$ 0.16)	1.32 ( $\pm$ 0.22)	2.06 ( $\pm$ 0.24)	36.06 ( $\pm$ 6.91)	2.23	2A	$2n=2x=16=1M+4m+10sm(2SAT)+1st$
2	Lulang, Linzhi, Tibet	29~2.42	1.88	0.63 ( $\pm$ 0.21)	1.18 ( $\pm$ 0.27)	1.18 ( $\pm$ 0.37)	34.49 ( $\pm$ 9.04)	5.36	2A	$2n=2x=16=1M+6m+5sm+4st$
3	Ritu, Tibet	1.30~2.91	2.24	0.79 ( $\pm$ 0.24)	1.47 ( $\pm$ 0.39)	2.26 ( $\pm$ 0.49)	35.32 ( $\pm$ 9.51)	5.62	2B	$2n=2x=16=2M+3m+8sm(1SAT)+3st$
4	Ritu, Tibet	1.29~2.91	2.26	0.58 ( $\pm$ 0.26)	1.29 ( $\pm$ 0.39)	1.87 ( $\pm$ 0.48)	30.70 ( $\pm$ 10.67)	8.92	3B	$2n=2x=16=2M+2m+4sm+8st$
5	Ritu, Tibet	1.13~1.78	1.58	0.52 ( $\pm$ 0.15)	0.97 ( $\pm$ 0.14)	1.49 ( $\pm$ 0.20)	34.81 ( $\pm$ 8.13)	3.13	2A	$2n=2x=16=1M+5m(1SAT)+6sm(1SAT)+4st$
6	Naqu, Tibet	1.94~3.23	1.66	0.90 ( $\pm$ 0.25)	1.77 ( $\pm$ 0.32)	2.67 ( $\pm$ 0.44)	33.66 ( $\pm$ 6.58)	3.22	2A	$2n=2x=16=4m+11sm+1st$
7	Linzhou, Lhasa, Tibet	46~3.55	2.43	0.96 ( $\pm$ 0.19)	1.65 ( $\pm$ 0.41)	2.61 ( $\pm$ 0.54)	37.18 ( $\pm$ 4.89)	2.72	2B	$2n=2x=16=8sm+8st$
8	Menyuan, Qinghai	1.62~2.58	1.59	0.73 ( $\pm$ 0.21)	1.33 ( $\pm$ 0.27)	2.06 ( $\pm$ 0.28)	35.53 ( $\pm$ 9.23)	3.53	2A	$2n=2x=16=2M+4m(1SAT)+6sm+4st$
9	Xinlong, Sichuan	1.45~2.74	1.89	0.69 ( $\pm$ 0.25)	1.39 ( $\pm$ 0.27)	2.08 ( $\pm$ 0.39)	32.68 ( $\pm$ 9.03)	5.18	3A	$2n=2x=16=1M+3m+8sm(1SAT)+4st$
10	Zhongdian, Yunnan*	17~4.23	1.95	1.02 ( $\pm$ 0.26)	2.25 ( $\pm$ 0.43)	3.26 ( $\pm$ 0.67)	30.89 ( $\pm$ 3.32)	2.13	3A	$2n=2x=16=14sm(2SAT)+2st(2SAT)$

注: SC. 最短染色体长度; LC. 最长染色体长度; M. 正中部着丝点; m. 中部着丝点; sm. 近中部着丝点; st. 近端着丝点; SD. 标准误差;

\*. 已报道的居群。

Note: SC. The shortest chromosome length; LC. The longest chromosome length; M/m. Metacentric; sm. Submetacentric; st. Subtelocentric; SD. Standard deviation; \*. Reported.

$=2M+2m+4sm+8st$ ，核型类型为 3B (图 2: 4; 图 3: 4; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.29\sim 2.91\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=8.92$  (表 1)。

### 2.5 西藏日土居群 3

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=1M+5m(1SAT)+6sm(1SAT)+4st$ ，核型类型为 2A (图 2: 5; 图 3: 5; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.13\sim 1.78\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=3.13$  (表 1)。

### 2.6 西藏那曲居群

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=4m+11sm+1st$ ，核型类型为 2A (图 2: 6;

图 3: 6; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.94\sim 3.23\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=3.22$  (表 1)。

### 2.7 西藏拉萨林周居群

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=8m+8sm$ ，核型类型为 2B (图 2: 7; 图 3: 7; 表 1)，其染色体长度变化范围为  $1.46\sim 3.55\ \mu\text{m}$ ，不对称系数  $AI=2.72$  (表 1)。

### 2.8 青海门源居群

染色体数目为  $2n=16$ ，核型公式为  $2n=2x=16=2M+4m(1SAT)+6sm+4st$ ，核型类型为 2A (图 2: 8; 图 3: 8; 表 1)，其染色体长度变化

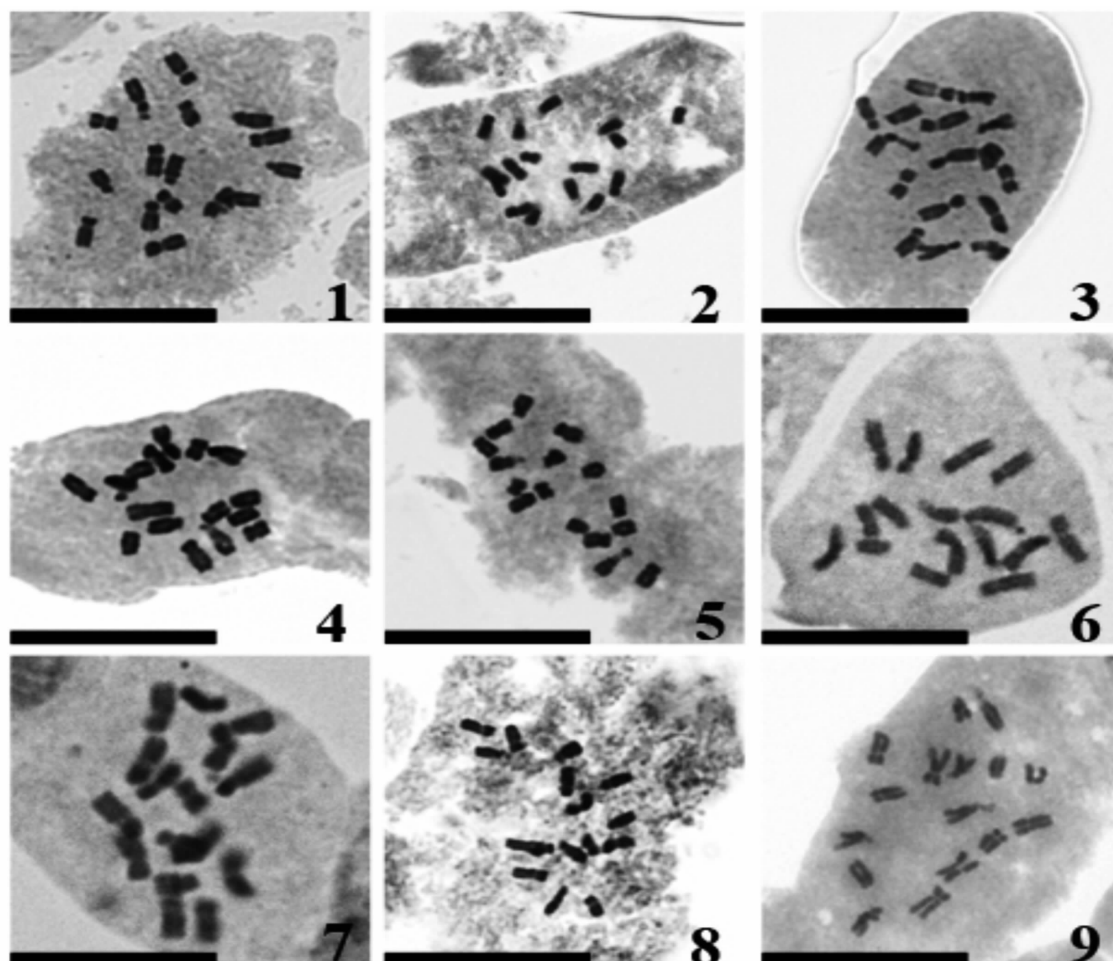


图 2 长花马先蒿有丝分裂细胞图 1. 西藏林芝鲁朗居群 1; 2. 西藏林芝鲁朗居群 2; 3. 西藏日土居群 1; 4. 西藏日土居群 2; 5. 西藏日土居群 3; 6. 西藏那曲; 7. 西藏拉萨林周; 8. 青海门源; 9. 四川新龙。比例尺=5  $\mu\text{m}$ 。

Fig. 1 Mitotic nuclei and metaphase chromosomes of *P. longiflora* 1. Population 1 of Lulang, Linzhi in Tibet; 2. Population 2 of Lulang, Linzhi in Tibet; 3. Population 1 of Ritu in Tibet; 4. Population 2 of Ritu in Tibet; 5. Population 3 of Ritu in Tibet; 6. Naqu in Tibet; 7. Linzhou, Lhasa in Tibet; 8. Menyuan in Qinghai; 9. Xinlong in Sichuan. Scale bars=5  $\mu\text{m}$ .

范围为 1. 62~2. 58  $\mu\text{m}$ , 不对称系数  $AI=3. 53$  (表 1)。

## 2. 9 四川新龙居群

染色体数目为  $2n=16$ , 核型公式为  $2n=2x=16=1M+3m+8sm(1SAT)+4st$ , 核型类型为 3A (图 2: 9; 图 3: 9; 表 1), 其染色体长度变化范围为 1. 45~2. 74  $\mu\text{m}$ , 不对称系数  $AI=5. 18$  (表 1)。

## 3 结论与讨论

本文报道了来自青藏高原管状长花马先蒿 9 个居群的染色体数目和核型, 结果表明所有居群的染色体数目均为  $2n=16$ 。Krasnikova *et al.* (1983) 最早报道了来自西伯利亚南部长花马先蒿原变种的染色体数目为  $2n=16$ 。Amano (1999) 报道了产

自尼泊尔管状长花马先蒿的染色体数目为  $2n=14$ , 由于仅观察了两个细胞, 该结果可能存在误差。蔡杰等 (2004) 在云南中甸发现管状长花马先蒿的染色体数目为  $2n=16$ 。通过对现有染色体数据的统计分析发现  $2n=16$  是长花马先蒿植物居群中最普遍的染色体数目。综合分析前人和本研究结果, 基本可以确定长花马先蒿的染色体基数应为  $x=8$ 。

本研究结果还表明: 长花马先蒿的染色体由正中部、中部、近中部和近端部着丝粒染色体组成, 部分居群的染色体具随体, 这与蔡杰等 (2004) 的研究结果一致。染色体核型不对称性是细胞地理学研究中重要的量化指标, 但 Paszko (2006) 认为 Stebbins 的核型不对称性很难准确反映染色体的不对称性, 因此在综合考虑染色体长短及着丝粒位置变异情况的基础上, 提出了更为精确的不对称性量化参数  $AI$  值, 其中  $AI$  值越高, 不对称性越强。



图 3 长花马先蒿的染色体图 1. 西藏林芝鲁朗居群 1; 2. 西藏林芝鲁朗居群 2; 3. 西藏日土居群 1; 4. 西藏日土居群 2; 5. 西藏日土居群 3; 6. 西藏那曲; 7. 西藏拉萨林周; 8. 青海门源; 9. 四川新龙。比例尺=5 μm。

Fig. 2 Ideograms of somatic metaphase chromosomes of *P. longiflora* 1. Population 1 of Lulang, Linzhi in Tibet; 2. Population 2 of Lulang, Linzhi in Tibet; 3. Population 1 of Ritu in Tibet; 4. Population 2 of Ritu in Tibet; 5. Population 3 of Ritu in Tibet; 6. Naqu in Tibet; 7. Linzhou, Lhasa in Tibet; 8. Menyuan in Qinghai; 9. Xinlong in Sichuan. Scale bars=5 μm.

本文采用了 Paszko 的 AI 值以比较长花马先蒿不同居群的核型不对称性。在对蔡杰等 (2004) 的研究结果进行 AI 值分析后, 所有居群的核型不对称性如表 1: 云南中甸居群的 AI 值 (2. 13) 最低, 核型类型为 3A, 对称性较高; 四川新龙居群的 AI 值为 5. 18, 核型类型为 3A; 在产自西藏的 7 个居群中, 林周和那曲居群的 AI 值分别为 2. 72 和 3. 22, 核型类型分别为 2B 和 2A; 林芝鲁朗的两个居群核型相似, 核型类型均为 2A, 但 AI 值差异较大, 分别为 2. 23 和 5. 36; 日土的三个居群核型相似, 核型类型为 2A, 2B 和 3B, AI 值分别为 3. 13、5. 62 和 8. 92, 不对称程度较高; 基

于植物染色体核型由对称性向不对称性演化的原则 (Stebbins, 1980), 可以确定长花马先蒿各居群间存在云南中甸-四川新龙-西藏林芝鲁朗-西藏那曲-西藏拉萨林周-西藏日土核型的进化趋势。

Tsoong (1955) 和 Ree (2005) 认为长花马先蒿起源于青藏高原的东南部, 由于受到第四纪冰期气候的影响, 长花马先蒿种内多样性快速形成。杨福生等 (2008) 基于基因 *trnL-trnF* 平均替代速率的计算得到长花马先蒿约起源于 3. 47 (±0. 44) Ma, 与青藏高原剧烈隆升的时间 (3. 6 Ma) 基本吻合, 而且该种植物大部分居群扩散的时间可能早于末次冰期最盛期; 根据长花马先蒿单倍核型的

分布和分子钟的估算推测随着第四纪冰期气候的变化, 青藏高原的东南部或东部边缘可能是长花马先蒿的避难所。青藏高原东南部长花马先蒿丰富的单倍型显示该种植物的分布可能经历了几次收缩/扩散, 这与冰川作用的几次退缩/增长相吻合; 由于受到青藏高原东南部海拔的差异、复杂的地理环境以及第四纪冰期气候波动的影响, 长花马先蒿出现复杂的种内多样性和居群遗传结构的分化(杨福生等, 2008)。Hewitt (2000) 认为第四纪冰期的气候波动导致环境的强烈变化, 引起植物和动物大量的迁移, 从而导致居群遗传结构的改变和特殊地理模式的形成。杨福生等 (2008) 指出核型差异较低且不重叠分布的青藏高原东南部的长花马先蒿居群相互分离要经过相对较长的一段时间, 但由于居群的扩散或种子的基因漂流使该地区的居群分成两大分支: 一支是向西藏方向迁移, 另一支向青海方向迁移。在上述的核型分析中, 本研究结果支持中甸向西藏方向的进化趋势。从长花马先蒿的起源、分布和核型分化的情况看, 青海门源居群的核型类型为 2A, AI 值为 3.53, 相对原始; 但较云南中甸进化 (AI 值为 2.13)。与云南中甸的野外观察发现, 产自云南中甸的长花马先蒿主要生长在沼泽等有水的环境中, 而在青海门源其主要生长在湿润的环境中; 产自青海门源的长花马先蒿的花冠结构中的花管长于云南中甸的居群, 即产自青海门源的为长管具喙型, 而产自云南中甸的居群为短管具喙型, 长管具喙型被认为是最为进化的一种花冠式。因此, 本研究支持长花马先蒿自云南中甸向青海门源方向的进化趋势。以上研究结果表明: 分布于云南中甸的居群可能是较原始的类群, 而分布于西藏日土和青海门源的居群较为进化。

本研究中长花马先蒿的 9 个居群均为二倍体, 并未出现多倍化现象。这可能是由于在末次冰期青藏高原存在广泛的避难所, 二倍体得到很好的保存, 冰期对它们的影响不是很大。在青藏高原及横断山区对很多植物的研究也发现类似现象, 如棘豆属 (*Oxytropis*) (刘亚辉等, 2011)、垂头菊属 (*Cremanthodium*) (刘健全等, 2001)、橐吾属 (*Ligularia*) (刘健全, 2004)、高山豆属 (*Tibetia*) (Nie et al., 2002)、翠雀属 (*Delphinium*) (袁琼等, 2008)。长花马先蒿生长于湿润的环境中, 它的广泛分布主要是由于快速的适应辐射和高度的平行演化(杨福生等, 2003), 可能是对湿润环境的长期适应, 对其它环境的选择压力较

小, 因此生态地理条件也可能是该种未出现多倍化的另外一个原因。长花马先蒿的各个居群具有相同的染色体数目 ( $2n=16$ ), 最初的分化可能是由于青藏高原隆升时由于生境的快速分离导致了分区物种的形成。在二倍体水平上核型结构的变异可能是长花马先蒿主要的进化方式, 而杂交和多倍化对于该种多样性的形成作用甚小。

#### 参考文献:

- Amano M. 1999. Cytotaxonomical study of *Pedicularis* (Spermatophyta; Scrophulariaceae) in Annapurna Himal. Nepal [J]. *Nat Hist Res*, **5** (2): 73-78
- An Z, Kutzbach JE, Prell WL, et al. 2001. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan plateau since Late Miocene times [J]. *Nature*, **411**: 62-66
- Cai J (蔡杰), Wang H (王红), Gu ZJ (顾志健), et al. 2004. Karyotypes of thirteen species of *Pedicularis* (Orobanchaceae) from the Hengduan Mountains region, NW Yunnan, China (中国云南西南部横断山区列当科马先蒿属 13 个种的核型研究) [J]. *Caryologia* (细胞学), **57** (4): 337-347
- Chang DHS. 1983. The Tibetan Plateau in relation to the vegetation of China [J]. *Ann Miss Bot Gard*, **70**: 564-570
- Dhar U, Kachroo P. 1983. Alpine Flora of Kashmir Himalaya [M]. India: Scientific Publishers
- Hewitt G. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation [J]. *Biol J Linn Soc*, **58**: 247-276
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the quaternary ice ages [J]. *Nature*, **405**: 907-913
- Hewitt G. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary [J]. *Phil Trans R Soc Lond*, **359**: 183-195
- Krasnikova SA, Krasnikov AA, Rostovtzeva TS, et al. 1983. Chromosome numbers of some plant species from the south of Siberia [J]. *Bot Zhurn*, **68**: 1 668-1 671
- Levan A, Fredga K, Sandberg AA. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes [J]. *Hereditas*, **52**: 201-220
- Liu JQ (刘健全). 2004. Uniformity of karyotypes in *Ligularia* (Asteraceae: Senecioneae), a highly diversified genus of the eastern Qinghai-Tibet Plateau highlands and adjacent areas (青藏高原高原地区和邻近地区高度多样化的菊科千里光族橐吾属的核型一致性) [J]. *Bot J Linn Soc* (林奈学会植物学杂志), **144** (3): 329-342
- Liu JQ (刘健全), Liu SW (刘尚武), He TN (何廷农), et al. 2001. Karyological studies on the Sino-Himalayan genus, *Cremanthodium* (Asteraceae: Senecioneae) (中国喜马拉雅菊科千里光族垂头菊属的核型研究) [J]. *Bot J Linn Soc* (林奈学会植物学杂志), **135** (2): 107-112
- Nie ZL (聂泽龙), Gu ZJ (顾志健), Sun H (孙航). 2002. Cytological study of genus *Tibetia* (Fabaceae) in the Hengduan Mountains region, China (中国横断山区蝶形花科高山豆属的细胞学研究) [J]. *J Plant Res* (植物研究杂志), **115** (1): 17-22
- Olmstead RG, de Pamphilis CW, Wolfe AD, et al. 2001. Disin-

(下转第 650 页 Continue on page 650)

- of samples of microbial communities using sole C source utilization patterns [J]. *Soil Biol & Biochem*, **28**: 213–221
- Garland JL. 1996b. Patterns of potential C source utilization by rhizosphere communities [J]. *Soil Biol & Biochem*, **28**: 223–230
- Garland JL. 1997. Analysis interpretation of community level physiological profiles in microbial ecology [J]. *Microbial Ecol*, **24**: 289–300
- Grayston SJ, Wang S, Campbell CD, *et al.* 1998. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. [J]. *Soil Biol & Biochem*, **30**: 369–378
- Chen QP (陈乾平), Dong QS (董青松), Bai LH (白隆华), *et al.* 2008. Studies on nutrition characteristics and effects of formulation fertilization of nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) in *Abrus mollis* Hance (毛骨草氮、磷、钾营养特性及配方施肥效应研究) [J]. *Chin Agric Sci Bull* (土壤肥料科学), **24** (6): 250–254
- Guo LP (郭兰萍), Huang LQ (黄璐琦), Jiang YX (蒋有绪), *et al.* 2006. Soil deterioration during cultivation of medicinal plants and ways to prevent it (药用植物栽培种植中的土壤环境恶化及防治策略) [J]. *Chin J Chin Mat Med* (中国中药杂志), **31**: 714–719
- Li ZF (李振方), Yang YQ (杨燕秋), Xie DF (谢冬凤), *et al.* 2012. Effects of continuous cropping on the quality of *Rehmannia glutinosa* L and soil micro-ecology (连作条件下地黄药用品质及土壤微生态特性分析) [J]. *Chin J Eco-Agric* (中国生态农业学报), **20** (2): 217–224
- Nayyar A, Hamel C, Lafond G, *et al.* 2009. Soil microbial quality associated with yield reduction in continuous-pea [J]. *Appl Soil Ecol*, **43** (1): 115–121
- Staddon WJ, Duchesne LC, Trevors JT. 1997. Microbial diversity and community structure of postdisturbance forest soils as determined by sole-carbon-source utilization patterns [J]. *Microbial Ecol*, **34**: 125–130
- Yao H, He Z, Wilson MJ, *et al.* 2000. Microbial biomass and community structure in a sequence of soils with increasing fertility and changing land use [J]. *Microbial Ecol*, **40**: 223–237
- Zak JC, Willing MR, Moorhead DL, *et al.* 1994. Function diversity of microbial communities: a quantitative approach [J]. *Soil Biol & Biochem*, **26**: 1 101–1 108
- Zhang CY (张重义), Lin WX (林文雄). 2009. Study on Continuous cropping obstacles and allelopathic autotoxicity in medicinal plants (药用植物化感自毒作用与连作障碍) [J]. *Chin J Eco-Agric* (中国生态农业学报), **17** (1): 189–196
- Zhou F (周芳), Li FY (李爱媛). 2005. Experimental study on anti-inflammatory and immuno-regulating effect of Chicken-bone herba and *Abrus cantoniensis* Hance (鸡骨草与毛骨草抗炎免疫的实验研究) [J]. *Yunan J Trad Chin Med Mat Med* (云南中医中药杂志), **26** (4): 33–35

( 上接第 662 页 Continue from page 662 )

- tegration of the Serophulariaceae [J]. *Am J Bot*, **88**: 348–361
- Paszko B. 2006. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices [J]. *Plant Syst Evol*, **258**: 39–48
- Ree RH. 2005. Phylogeny and the evolution of floral diversity in *Pedicularis* (Orobanchaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, **166**: 595–613
- Shishkin BK, Bobrov EG. 1994. Flora of the USSR 22. India: Bishen Singh Mahendra Pal Singh and Koeltz Scientific Books: 775
- Stebbins GL. 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants [M]. London: Edward Arnold Ltd: 495–520
- Stebbins GL. 1980. Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects [M] //Lewis WH (eds). Polyploidy, Biological Relevance. New York: Plenum Press: 495–520
- Tanaka R. 1971. Types of resting nuclei in Orchidaceae [J]. *Bot Mag Tokyo*, **84**: 118–122
- Tanaka R. 1977. Recent karyotype studies [M] //Ogawa K, Koike S, Kurosumi I (eds). Plant Cyto. Tokyo: Asakura: 293–326
- Tanaka R. 1987. The karyotype theory and wide crossing as an example in Orchidaceae [M] //Hong DY (eds). Plant Chro Res. Proceedings of the Sino-Japanese Symposium on Plant Chromosomes. Hiroshima: Nishiki Print Co. : 1–10
- Tsoong PC. 1955. A new system for the genus *Pedicularis* [J]. *Acta Phytotax Sin*, **4**: 71–147
- Von Wettstein R. 1897. Serophulariaceae [M] //Engler A, Prantl K (eds). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Germany: Leipzig, **4** (3b): 39–107
- Yang HB (杨汉碧), Holmgren NH, Mill RR. 1998. *Pedicularis* L [M] //Wu ZY, Raven PH (eds). Flora of China. Beijing: Science Press, **18**: 97–209
- Yang YS (杨福生), Li YF (李宇飞), Ding X (丁昕), *et al.* 2008. Extensive population expansion of *Pedicularis longiflora* (Orobanchaceae) on the qinghai-Tibetan Plateau and its correlation with the Quaternary climate change (青藏高原斑唇马先蒿的居群扩张以及它与第四纪气候变化的关系) [J]. *Mol Ecol* (分子生态), **17**: 5 135–5 145
- Yang FS (杨福生), Wang XQ (汪小全), Hong DY (洪德元). 2003. Unexpected high divergence in nrDNA ITS and extensive parallelism in floral morphology of *Pedicularis* (Orobanchaceae) (列当科马先蒿属在核基因 ITS 的高度分化和花形态的平行进化) [J]. *Plant Syst Evol*, **240**: 90–105
- Yuan Q (袁琼), Yang QE (杨亲二). 2008. Low incidence of polyploids and high uniformity of karyotypes displayed by *Delphinium* (Ranunculaceae) in the Hengduan Mountains region of southwest China (中国西南部横断山区毛茛科翠雀属的核型高度一致性和多倍化的发生率) [J]. *Bot J Lim Soc* (林奈学会植物学杂志), **158** (1): 172–188