

## • 专 论 •

## 中药材生态变异的学术探讨

黄林芳, 付娟, 陈士林\*

中国医学科学院 北京协和医学院药用植物研究所, 中草药物质基础与资源利用教育部重点实验室, 北京 100193

**摘要:** 中药材生态变异与生态型的分化和形成是物种内对不同环境生态条件长期适应与自然选择, 在形态、生理、生化上表现出差异的结果。这种种内变异是中药材品质优劣和疗效差异的实质。我国复杂多样的气候地理生态条件, 形成了特有的多道地、多产地现象, 即中药材生态型的多样性。中药材生态变异和生态型的分类已成为值得探索的重要科学问题。着重对生态型的定义、中药材生态变异、中药材生态型的划分等研究现状进行概述。认为中药材生态型可分为气候生态型、地理生态型、群落生态型、化学生态型、品种生态型; 提出了当前中药材生态型研究面临的关键性问题, 即科学把握中药材种内变异的分类学地位, 中药材生态型的生态特征及影响生态型形成的决定因素, 生态型与环境、品质、遗传基础的相关性及不同生态型之间的关系, 并对研究思路和实施策略进行了阐述。

**关键词:** 中药材; 生态变异; 生态型; 种内变异; 研究思路

中图分类号: R282 文献标志码: A 文章编号: 0253 - 2670(2012)07 - 1249 - 10

## Academic study on ecological variation of traditional Chinese medicinal materials

HUANG Lin-fang, FU Juan, CHEN Shi-lin

Key Laboratory of Bioactive Substances and Resources Utilization of Chinese Herbal Medicine, Ministry of Education, Institute of Medicinal Plants Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing 100193, China

**Abstract:** Ecological variation, ecotype differentiation and formation of traditional Chinese medicinal materials (TCMM) are the results of long-term ecological adaptation and natural selection of intra-species in different environmental and ecological conditions expressed in shape, physiology, and biochemistry. Intra-specific variation is the essence of different quality and efficacy of the TCMM. Due to the complex and diverse climatic and geographical ecological conditions in China, unique eco-diversity of TCMM has been formed, which is characterized by multi-local and multi-Daodi TCMM. Ecological variation and ecotype classification have become an important scientific issue and challenge. This paper gives the definition of ecotype, ecological variation, and division of ecotype for TCMM, and summarizes the progress related to this field. The ecotypes of TCMM mainly include climatotype, geoecotype, synecotype, chemoecotype, and genoecotype. The key problems in the research of TCMM ecotypes are to scientifically make sure the taxonomic status of intra-specific variation, ecological characteristics of TCMM ecotypes and the determinative factors influencing the formation of ecotype, correlations between ecotypes and environment, quality and hereditary basis and relationships between different ecotypes. And also the research thinking and implementation strategy are also elaborated.

**Key words:** traditional Chinese medicinal materials (TCMM); ecological variation; ecotype; intra-specific variation; research thinking

植物生态变异与生态型的分化和形成是物种对自然环境长期适应的结果, 是生态适应的概念, 是植物种群生态学、植物进化论、植物分类学、农学和育种学研究的热点。由于温度、光、湿度等气候生态因子、地理环境因子的不同以及人工培育, 同

一物种形成不同的生态型, 在形态、生理、生化上均表现出差异, 而这种种内变异则是产生中药材品质优劣和疗效差异的实质。我国幅员辽阔, 多样的气候环境、地理、生境等生态条件, 形成了特有的多道地、多产地现象, 即中药材生态型的多样性。

收稿日期: 2012-05-17

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30801519); 人事部留学人员择优资助项目(2009-2011)

作者简介: 黄林芳, 硕士生导师, 研究方向为中药资源学与质量评价。Tel: (010)57833197 E-mail: slchen@implad.ac.cn

\*通讯作者 陈士林, 教授, 博士生导师, 研究方向为道地药材研究与中药资源学。

如黄芪 *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge 在山西、陕西、内蒙古、甘肃、四川、河北、宁夏、东北3省等地均有分布，根据根外形，有鞭杆芪、直根芪、二叉芪和鸡爪芪之分；泽泻 *Alisma orientale* (Sam.) Juzep. 有四川的川泽泻和福建的建泽泻之分；当归 *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels 有四川的川归、甘肃的岷归、湖北的窑归、云南的云归之分等，质量差异显著。20世纪80年代，陈士林提出“生态型是道地药材形成的生物学实质”<sup>[1]</sup>。近年来本课题组对200余种中药材进行了生态适宜性的区划研究<sup>[2]</sup>。然而相对于小麦、水稻、大豆等农业经济作物，中药材生态型的研究起步较晚、基础薄弱、缺乏系统性，很多基础性问题不清晰，如生态型的划分、品种混乱、质量差异等问题。因此，急需加强中药材生态型的研究。本文对生态型定义、中药材生态型研究现状进行总结，并就该领域面临的关键问题及研究思路进行探讨。

## 1 生态型的定义

生态型 (ecotype) 的名称和概念是1921年由瑞典遗传生态学者 Turesson 提出：“一个种对某一特定生境发生基因型反应的产物”<sup>[3]</sup>。把不同生境中的同一物种移栽到一起，发现植物在植株高矮、株形曲直、叶子薄厚和形状以及开花迟早等方面的差异稳定不变。即生长在不同生态条件下的同一种群的植物有不同的形态结构和生理特性，并具有遗传基础，而且是稳定遗传的。认为这些差异显示出各自的原生境特点，区分出种内不同的生态类群，代表不同的基因型。生态型是与同物种及特定生态环境相协调的基因型集团。之后的学者丰富和完善了 Turesson 的观点，日本学者归纳为“生态型是共同种的最小单位的个体群，是同一物种在不同的环境中生长发育，分化出的适应于环境条件的形态特征和遗传特征”。Odum<sup>[4]</sup>认为“生态型是地理分布范围很广的植物种群所形成的地方性适应的种群，它们具有适应地方性环境条件的耐性限度和最适度”。综合以上观点，笔者认为中药材生态型是指同一药用物种内因适应不同生境（生态条件或地理区域）而表现出具有一定结构或功能差异的不同类群，即在生态特征上具有形态、生理差异的生态小种或地理宗。

## 2 中药材生态型的划分

物种内分化成生态型的原因主要有2个：一是物种扩散到新生境；二是原生境局部条件改变。通常物种分布越广，特别是分布区内生境差异越大，分化出的生态型就越多；物种系统发育的历史越久，

分化的机会也越多。由于长期的自然选择和人工栽培，在分类学上中药材形成了多种在形态结构、生理生化及遗传上具有稳定差异的生态型。中药材生态型可以大致分为气候生态型、地理生态型、群落生态型、化学生态型、品种生态型。

### 2.1 气候生态型

气候生态型是长期适应不同的温度、水分、光照等气候因子而形成的在形态、生理、生化等方面表现出差异的各种生态型。气候环境是动植物立地的基础，在生态气候的长期作用下，必然导致生物生态型一定程度的变化和分化，因此对气候生态型的研究尤为重要。熊仪俊<sup>[5]</sup>根据气候地理特征进行主分量和聚类分析，将余甘子 *Phyllanthus emblica* L. 划分为干热区、较湿润区和湿润区，并阐明了各类型的典型群落特征、空间分布格局、环境适应机制和遗传多样性，从形态上阐明了不同生态型区余甘子对环境适应能力的大小。杜刚等<sup>[6]</sup>以红花 *Carthamus tinctorius* L. 种质资源莲座期在不同气候条件下的长短为分类性状指标，对乌鲁木齐和云南对光、温具有不同反应的代表性红花进行模糊聚类，划分为温光敏型、光敏型、温敏型、迟钝型4大类。各类之间莲座期的长短与其对光、温的敏感性有着明显的区别。李敬忠等<sup>[7]</sup>根据叉分蓼 *Polygonum divaricatum* L. 的农艺性状、化学成分、同功酶指标，划分为科尔沁生态型、浑善达克生态型和多伦中间型3种，分别适宜在沙地、高寒沙地及山地种植。黄花蒿资源品质具有显著的生态地域性，可能是黄花蒿的不同生态型之间在生理生化特性上的差异表现<sup>[8]</sup>。彭锐等<sup>[9]</sup>比较了黄花蒿 *Artemisia annua* L. 产地的环境因子和青蒿素量差异，发现重庆酉阳地区产黄花蒿的青蒿素量最高并受年降水量和7月最高温度的影响，在紫色土、黄红壤和黄壤土壤类型中生长的黄花蒿青蒿素量较高。Huang等<sup>[10]</sup>以重庆酉阳地区的生态因子为分析基点，应用中药材产地适宜性分析地理信息系统 (TCMGIS) 技术预测了武陵山区及贵州地区潜在的适宜高产量青蒿素的黄花蒿生长地区。张小波等<sup>[11]</sup>进行青蒿素产量的气候适宜性等级划分，发现青蒿素产量纬向变异明显，北部高纬度地区青蒿素量较低，南部青蒿素量较高；亚热带湿润气候区最适宜黄花蒿的生长。黄天福等<sup>[12]</sup>对四川康定冬虫夏草菌 *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc. 优势寄主昆虫贡嘎蝠蛾进行了生态型研究，发现由于海拔、温度、冻土期等生态环境条件的差异，贡嘎蝠蛾形成了体形大小、繁殖活动时间、生活周期等差异显著的3种生态型。

## 2.2 地理生态型

地理生态型是长期适应不同的生境、地形地势、海拔、坡度、经纬度、土壤等自然地理因子而形成的各种生态型。物种在区系和种系的发生发展中，随着分布区的不断迁移和扩大，出现地理或生态的梯度变异。明代李时珍根据土壤干湿度不同，将芹分为水芹 *Oenanthe javanica* (Blume) DC. 和旱芹 *Apium graveolens* L. 分为两种性味功能不同的生态型<sup>[13]</sup>。海滨车前 *Plantago maritime* L. 的花茎长度呈现地理梯度变异，生长习性呈现生态梯度变异；腺毛委陵菜 *Potentilla longifolia* Willd. ex Schlecht. 可分为形态和地理学显著差异的低地宗和高地宗；胡枝子从东北部向西南部萼齿长和萼筒长的比值等性状存在着梯度变异的趋势<sup>[14]</sup>。李明等<sup>[15]</sup>对不同生境的乌拉尔甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. 进行了生态型的研究，结果表明甘草已分化为耐旱强和耐旱弱的2种生态型。冯全民等<sup>[16-17]</sup>根据形态、生理生态和性状特征将内蒙古伊克昭盟的甘草划分成沙地型、梁地型、滩地型3种生态型，其耐高温及适应干旱能力为沙地型>梁地型>滩地型。沙丘芦苇（沙芦 *Phragmites communis* Trin.）叶片和叶绿体中抗氧化酶活性及叶片抗坏血酸量均较水生芦苇（水芦）高，并在 Rubisco 蛋白量、结构及肽质量指纹谱（PMF）上有明显差异<sup>[18-19]</sup>。宫海军等<sup>[20]</sup>比较了水芦和盐生芦苇抗氧化活性，结果表明，盐芦的抗氧化防御系统对抵抗盐渍胁迫较水芦强。有学者对4种生态型芦苇——水芦、沙芦、轻度盐渍过渡型芦苇、重度盐渍过渡型芦苇进行遗传多样性及适应干旱盐渍生境的分子机制研究，探明了系统发育关系及生态适宜性分子证据<sup>[21-23]</sup>。黄亨履等<sup>[24]</sup>对薏苡 *Coix lacryma-jobi* L. var. *mayuen* (Roman.) Stapf 种质资源的形态学、生物学、农艺和品质性状进行鉴定，认为我国薏苡在形态、生育特性上具有多样性，花序和籽粒的形成和发育的变化主要与地理纬度和海拔密切相关，并把薏苡初步分为3大生态型：南方晚熟生态型、长江中下游中熟生态型和北方早熟生态型。郭永兵<sup>[25]</sup>对我国秦岭山脉以南的甘肃、陕西、湖北、湖南、四川及云南各省的盾叶薯蓣 *Dioscorea zingiberensis* C. H. Wright 的同工酶进行聚丙烯酰胺凝胶电泳分析，结合其形态性状和物候期等生物学特征，将不同生态条件下地方居群划分为5个生态型，认为湖北武当等地可能是盾叶薯蓣的发源地。姚邦威<sup>[26]</sup>根据根茎生长特性、光合特性、

结实特性、抗逆特性及营养学特性，将华东地区麦田和非耕地的茵草 *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern. 划分为12个生态型，探讨了遗传多样性，并测定Actin基因序列，发现不同生态型之间系统发育关系与地理分布高度相关。

## 2.3 群落生态型

陈士林等<sup>[27]</sup>通过测定川贝母 *Fritillaria cirrhosa* D. Don 分布的群落样地的相对优势度，采用聚类分析法将川贝母划分为6种适宜群落类型：窄叶鲜卑花 *Sibiraea angustata* (Rehd.) Hand.-Mazz. 灌丛、理塘杜鹃 *Rhododendron litangense* Balf. f. ex Hutch. 灌丛、硬叶柳 *Salix sclerophylla* Andersson 灌丛、金露梅+绣线菊 *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. + *Spiraea alpine* Pall. + *S. myrtilloides* Rehd. 灌丛、香柏 *Sabina pingii* (Cheng ex Ferre) Cheng et W. T. Wang var. *wilsonii* (Rehd.) Cheng et L. K. Fu 灌丛、珠芽蓼+圆穗蓼 *Polygonum viviparum* L. + *P. sphaerostachyum* Meisn. 草甸，并确定了其群落组成等生态特征。窄叶鲜卑花灌丛分布于海拔3 700~4 000 m，群落内结构简单密集；杜鹃灌丛分布于海拔3 400~4 100 m；硬叶柳灌丛分布于海拔3 600~4 200 m，群落分为两层，灌木层优势度较大，以硬叶柳为建群种；金露梅+绣线菊灌丛分布于海拔3 800~4 300 m。香柏灌丛分布于海拔3 800~4 200 m。珠芽蓼+圆穗蓼草甸分布于海拔3 600~4 100 m，以珠芽蓼圆穗蓼为优势种，群落草层无明显层次分化。大叶白麻 *Poacynun hendersonii* (Hook. f.) Woodson 的生境由于不同土壤含盐量和地下水深浅，其群落组成不一，常见有胡杨、柽柳、盐豆木、黑果枸杞、盐爪爪、甘草、花花柴、芦苇、骆驼刺等；构成群落的种类多为木本或多年生草本植物，群落结构简单；大叶白麻是群落中的最高层。

## 2.4 化学生态型

药用植物中普遍存在化学多态性的现象，化学生态型是植物种内分化变异的一种，它们形态的差异不明显，只是植物体内所含化学成分的量、组成有差异，是植物种内生物多样性的一种表现，其本质是生态型的一种<sup>[28]</sup>。化学生态型不是一种化学产物的积累，而是植物分化的生理过程，基本特征是特殊的新陈代谢机制<sup>[29]</sup>。主要有挥发油型、生物碱型、香豆素型、蒽醌型、微量元素型等。

挥发油型化学生态型在芳香性中药中较为普遍，如樟科樟属的各个种，唇形科的薄荷 *Mentha*

*haplocalyx* Briq.、紫苏 *Perilla frutescens* (L.) Britt.、广藿香 *Pogostemon cablin* (Blanco) Benth.，伞形科的茴香 *Foeniculum vulgare* Mill.、苍术 *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC.、蛇床子 *Cnidium monnieri* (L.) Cuss, 三白草科鱼腥草 *Houttuynia cordata* Thunb., 桃金娘科互叶白千层 *Melaleuca alternifolia* (Maiden et Betche) Cheel<sup>[30]</sup>。樟 *Cinnamomum camphora* (L.) J. Presl 富含多种芳香油，具有普遍的种内化学变异的现象。我国的樟至少有芳樟型、脑樟型、黄樟型和桉樟型<sup>[29,31-33]</sup>。研究表明樟的化学型呈明显的地理分布特征，与经度和纬度有关<sup>[34-36]</sup>，不同化学型的挥发油对大鼠炎症的抑制程度和作用机制存在差异<sup>[37]</sup>。此外，樟属其他种如湖北樟 *C. bodinieri* Lévl. var. *hupehanum* (Gamble) G. F. Tao 有2个化学类型，即樟脑型和柠檬醛型<sup>[38]</sup>；黄樟 *C. arthenoxylon* (Jack) Meissn. 有8个化学类型，即芳樟醇型、氧化芳樟醇、D-樟脑型、1, 8-桉叶油素型、橙花叔醇型、黄樟油素型、甲基丁香酚型、柠檬醛型<sup>[39]</sup>；细毛樟 *C. tenuipilum* Kosterm 有丁香酚甲醚型、柠檬醛型、芳樟醇型、香叶醇性、樟脑型、金合欢醇型、甲基丁香酚型7个化学型<sup>[40]</sup>。银木 *C. septentrionale* Hand.-Mazz. 有2个化学类型即樟脑型、反式甲基异丁香酚型；油樟 *C. longepaniculatum* (Gamble) N. Chao ex H. W. Li 有7个化学型，即1, 8-桉叶油素型、樟脑型、布勒醇型、甲基丁香酚型、D-龙脑型、芳樟醇型和倍半萜烯型<sup>[41]</sup>；阴香 *C. burmannii* (Nees) Blume 有4个化学类型，即伞花烃/桉叶油素型、桉叶油素型、桉叶油素/龙脑型和龙脑型<sup>[42]</sup>。少花桂 *C. pauciflorum* Nees 有4个化学类型，即黄樟油素型、黄樟油素芳樟醇型、1, 8-桉叶素型和混杂型<sup>[43]</sup>；川桂 *C. wilsonii* Gamble 有柠檬醛型、芳樟醇型、桂皮醛型<sup>[44]</sup>。此外，有学者对广藿香挥发油化学生态型与产地及基因序列进行了相关性研究<sup>[45-47]</sup>。刘桂新等<sup>[48-50]</sup>将东北薄荷划分  $\beta$ -蒎烯-柠檬烯型、薄荷酮-二氢香芹酮型和芳樟醇型3种化学生态型；将国产野生薄荷划分为6种化学型：薄荷酮-胡薄荷酮型、胡椒酮型、氧化胡椒酮-氧化胡椒烯酮型、芳樟醇-氧化胡椒酮型、香芹酮型、薄荷醇-乙酸薄荷酯型。黄健等<sup>[51]</sup>将上海地区引种栽培的7种百里香 *Thymus vulgaris* L. 分为百里香酚型、香芹酚型和香叶醇型3个化学型。急性皮肤刺激试验和急性眼刺激试验表明，迷迭香 *Rosmarinus officinalis* L. 精油的马鞭草烯酮型较1, 8-桉叶油型刺激性强<sup>[52]</sup>。大果

木姜子 *C. migao* H. W. Li 挥发油可分为4种化学型，即桉叶素型、桉叶素-环己烷型、桉叶素-香桧烯型和桉叶素- $\alpha$ -松油醇型<sup>[53]</sup>。苍术挥发油组分及其量差异与地理分布有相关性，挥发油组分的量从南向北呈现连续递减的趋势，形成了湖北苍术型和茅山苍术型2种类型<sup>[54]</sup>。鱼腥草2种化学型（Myrcene和Decanal型）在生育期净光合速率和蒸腾速率及挥发油成分均存在较大的差异<sup>[55]</sup>。

紫蜂斗菜 *Petasites hybridus* (L.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. 具有蜂斗菜素和呋喃型蜂斗菜素2种化学型<sup>[56]</sup>。根据东方罂粟所含的生物碱的骨架的不同，将其分为5个化学型：A型只含有东罂粟碱，B型含有东罂粟碱和蒂巴因，C型含有异蒂巴因和东罂粟碱，D型含有东罂粟碱和高山罂粟精宁（alpinigenine），E型含有东罂粟碱、蒂巴因和高山罂粟精宁。蛇床子根据香豆素成分的变化规律，可分为3个化学型：以蛇床子素和线型呋喃香豆素为主要成分；以角型呋喃香豆素为主要成分；蛇床子素线型和角型呋喃香豆素同时存在<sup>[57]</sup>。Vieira等<sup>[58]</sup>根据灰罗勒 *Ocimum americanum* L. 中黄酮类成分变化将其分为6种化学型。积雪草 *Centella asiatica* (L.) Urb. 及广藿香的铁、铜、锌、锰等微量元素量因地而异<sup>[59-60]</sup>。

## 2.5 品种生态型

品种生态型是在一定生态条件下，结合品种本身的生育特性和抗性，通过自然选择和人工选择的双重作用，形成了与生态相适应的生理遗传特性品种类型。当药用植物种成为栽培植物或农作物时，出现品种生态型，如长期栽培的中药材，形成种内变异的不同农家品种。栽培红花1号、2号、3号，黄花红花等品种类型，通过综合农艺性状鉴别及黄酮类成分的检测，表明红花1号具有较高的药用价值<sup>[61]</sup>。忍冬 *Lonicera japonica* Thunb. 不同农家品种的叶形态、非腺毛及花粉的特征可以作为不同品种间鉴别的依据<sup>[62-63]</sup>。牛膝 *Achyranthes bidentata* Blume 形成了2个农家品种核桃纹和风筝棵，通过比较光和特性及叶片结构，核桃纹型为高光效牛膝品种<sup>[64]</sup>。乌头 *Aconitum kusnezoffii* Reichb. 有南瓜叶、花叶子等类型，以南瓜叶为好；人参 *Panax ginseng* C. A. Mey. 经过长期的自然变异和人工选育，已形成性状稳定的变异类型如大马牙、二马牙、长脖、圆膀等，以大马牙产量高<sup>[65]</sup>。穿心莲 *Andrographis paniculata* (Burm. f.) Nees 有大叶型和小叶型2种生态类型，并在分蘖数、开花起始时间

及茎叶干质量农艺性状等方面存在明显差异, 大叶型穿心莲中穿心莲内酯和脱水穿心莲内酯的量偏高<sup>[66]</sup>。怀地黄 *Rehmannia glutinosa* Libosch. 有金状元、小黑英、大青英等生态类型; 三叶半夏 *Pinellia ternata* (Thunb.) Breit. 可根据叶形分为3种生态型<sup>[67]</sup>。

石桥祐二等<sup>[68]</sup>将大蒜 *Allium sativum* L. 分为三大类型: 低纬度型(北纬30°以南的地区)、高纬度型(北纬36°以北的地区)、中纬度型(北纬30°~36°地区)。小川勉等<sup>[69]</sup>认为低纬度品种对低温敏感, 为低温短日型; 高纬度品种对低温迟钝, 为高温长日型; 中纬度品种则居中。樊治成等<sup>[70-75]</sup>对大蒜3种生态型展开了生态特性研究, 探讨了不同生态型大蒜品种与引种的关系、鳞茎形成、抽薹、二次生长与温度和光周期的关系。浙江产桑树 *Morus alba* L. 有叶产量高、质优、抗逆性强等优良性状的火桑、白皮火桑、乌皮桑及观赏性品种九曲桑、垂枝桑等生态型<sup>[76-77]</sup>。香根草 *Vetiveria zizanioides* (L.) Nash. 分本土野生香

根草和引进品种, 有15个品种生态型<sup>[78]</sup>。学者对香根草不同品种生态型的引种成活能力、抽穗率、生长速度、分蘖能力、平均高度、抗旱能力、抗逆能力、抗寒能力、繁殖生态学及光合特性等综合品质进行了比较和评价, 发现各生态型的形态特征在长期的自然驯化中已经出现了较大的变异, Lilongwe、Karnataka和Parit buntar 3个生态型抗旱性较好, Kandy、Lilongwe、Monto耐盐性最强<sup>[79-81]</sup>。

### 3 关键问题探讨

中药材生态变异及中药材生态型的研究还面临一些亟待解决的关键问题, 即如何把握中药材种内变异的分类学地位(即变异的水平、幅度与变异性状的正确处理)? 中药材生态型品种的生态特征是什么? 这些特征又受哪些因素所控制? 哪些是影响生态型形成的决定因素? 如何正确划分中药材生态型? 不同生态型之间的关系如何? 就这些问题提出以下观点和建议(图1)。

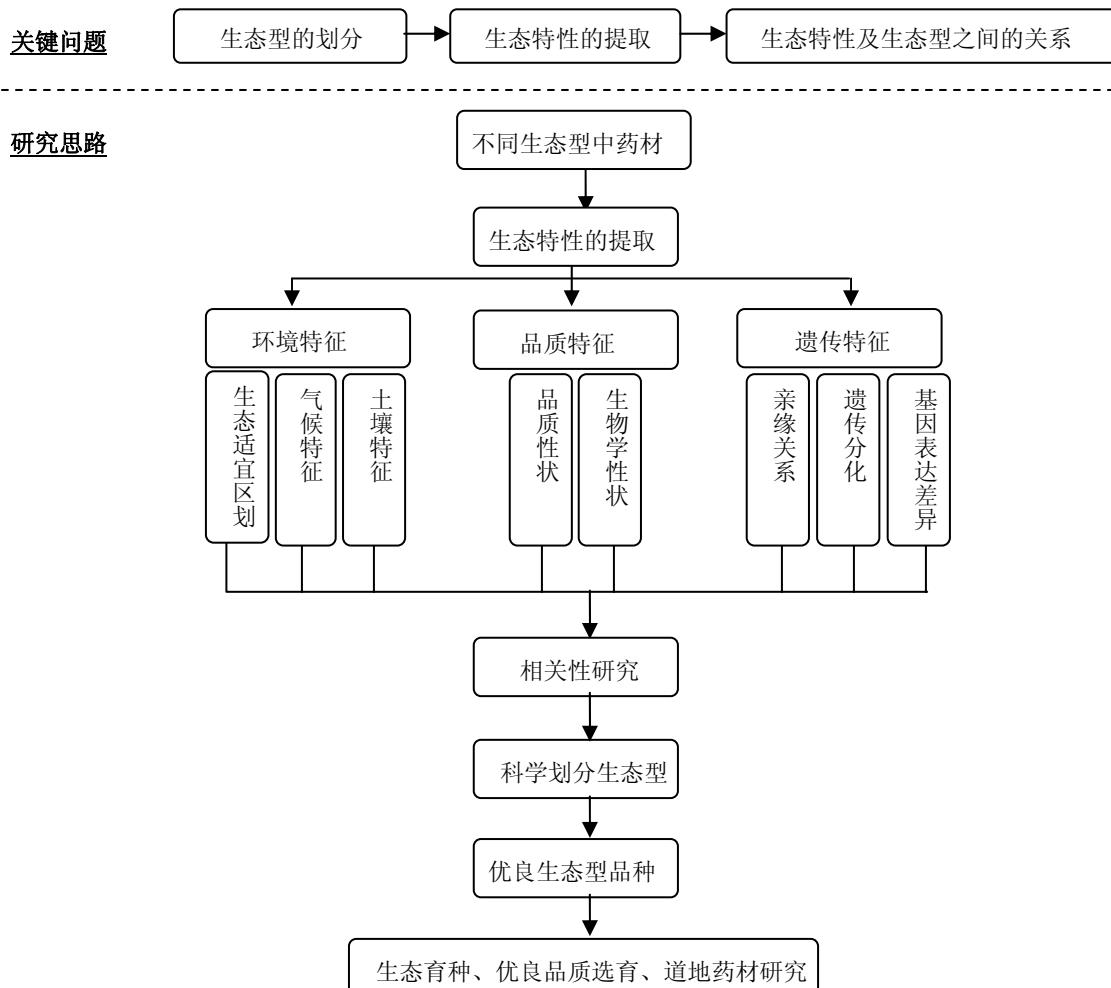


图1 中药材生态型研究面临的关键问题及研究思路

Fig. 1 Key problems and research thinking in studies on ecotype of TCMM

### 3.1 重视中药材生态型划分标准研究

尽管生态型的定义获得学者普遍认可，但在生态型的划分与分类仍存在不同的意见，是一个复杂、标准不统一的问题。Stebbins 等<sup>[82]</sup>认为生态型是在种内表现为具有遗传基础的分化，主要根据对环境的反应，而不一定具有在野外能识别的形态差异，而变种主要是根据形态差异划分的。Clausen<sup>[83]</sup>认为一个变种的范围有时相当于一个生态型，有时相当于一群生态型。通常情况下，由于生态型是植物适应异质性生境的产物，生境异质性明显，所形成的生态型很容易区分。但如果界限不明显，就会形成过渡型，又叫生态渐变型。有学者认为只有在地理变异表现为不连续变异（生态型变异）的情况下，才能划分生态型，而在连续变异（梯度变异）的情况下，则不应该进行这种区分，应明确区分上述两种变异方式。但 Monornos 则笼统地将与地理生态因素有联系的种内区分均划分为生态型。

科学地对生态型进行划分和系统理论研究需要较长的历史过程，如对小麦品种生态型的研究历经了半个多世纪，有 4 种不同的分类方法，小麦品种生态型的划分正经历着一个越来越科学和成熟的发展过程<sup>[84]</sup>。不同生态区域有不同的气候条件、不同的土壤肥力、地理条件，并且品种之间受环境因子的影响也不尽一致，因此在生态型的划分与归属上也存在区别。生态型分类的指标不同，划分结果可能不同。本文涉及到的生态型分类有依据地理气候差异的，如高、中、低纬度，水生、盐生、沙生等生态指标，气候地理生态型；有依据物种本身的生物学差异，如化学成分、同工酶等生理生化指标，化学生态型、品种生态型；也有根据遗传因素引起的品种差异，如品种生态型。

生态型的划分依据主要有 3 大类：一是来自外界的自然生态因素，如气候、土壤、地形地势等；二是来自物种本身生物学特性，如品种、植物学形状、药材性状等；三是来自外界的人为因素，如耕作水平、栽培技术及社会经济条件等。在划分上应该把握以下 2 个原则：一是主导性原则，即以该生态型形成的关键因子为依据，通过生态型与环境因子、品质性状与遗传因子的相关性研究，发现影响生态型分化和形成的主导决定因子，从而最终确定生态型的类型和划分。二是地域性原则，即遵循自然区划的一般原则，包括结合气候、地理生态环境，如南北（长江以南、以北；黄河以南、以北；秦岭

以南、以北；山海关以南、以北）、东西向三大阶梯地势等。此外，由于中药材品种生态型的研究涉及学科范围较广，在具体划分时可根据研究侧重点和目标尽量保持相对一致性。

生态型的划分是个不断深入和完善的发展过程，应展开生态型分化及差异的遗传基础、形态学、生理生化、土壤学、气象学等生态学研究，从分子、细胞、代谢水平揭示生态型成因，选择最能反映生态特征的指标对中药材品种进行生态型分类。

### 3.2 加强不同生态型特性的研究

根据生态型的定义，其主要有 3 个特点：①其是种内的分类单位；②不同生态型形成主要由于自然选择的不同；③不同生态型最主要表现在生态特性的不同。因此对中药材生态型的研究，首先应对不同生态型的特性进行提炼与定位，包括生态环境特征、遗传特征及品质特征。

**3.2.1 不同生态型的生态环境特征** 生态型是纯粹的生态适应的概念，在同一地区中，当生境存在差异时，就存在不同的生态型。可以从 3 个层次展开研究：①对中药材生态型的生态适宜区域进行划分和区划。受区域性生态环境影响，中药材生态型表现出一定的区域性，不同生态区的中药材具有各自的生态特点，形成生态适宜性不同的生态型。应用 TCMGIS，根据 AHP 层次分析法、判断矩阵及相似性度量指标确定药材不同生态适宜区<sup>[85]</sup>。②对中药材生态型的区域气候特征进行研究。气候影响不同生态型中药材整个生长周期，因此对不同产区年际、月气候变化特征研究非常重要。利用空间克里格插值、演化建模的非线性函数及空间聚类，多尺度、多层次研究不同生态型产区的温度、降水等主要气候指标的变化特征，分析不同生态产区气候的动态规律以及整体气候特征。③对中药材生态型的区域土壤特征进行研究。利用地统计学和现代统计学相结合的方法，分析不同生态型产区的土壤养分空间分布规律，研究土壤养分变异特征；利用变异函数研究不同生态型产区土壤中的微量元素及宏量空间分布及配比差异，开展土壤多维性质研究，阐析不同生态型的土壤特征。

**3.2.2 不同生态型的品质特征** 可以分为 2 个层次，品质性状特征与生物学性状特征。品质性状特征主要指化学成分特征、生理生化特征；生物学特征主要包括药材性状、植物学性状、生态适宜性、抗病性、抗逆性等。应用 HPLC、IR、LC-MS、LC-

NMR 等色谱、光谱及联用技术对不同生态型产区药材的活性次生代谢产物进行定量分析, 探讨活性成分的差异和变异规律, 并构建具有道地产区生态型特征的化学指纹图谱, 解析不同生态型的化学品质特征。采用聚类分析、判别分析、主成分分析等数值分类学、数学模型等方法对不同生态型产区药材性状、原植物形态、物候节律等特征进行分析, 并对组织结构、产量、生长生育特性、光合特性、生理特性及气候、土壤、病虫害、耕作栽培技术的生态适宜特性进行考察, 明确不同生态型中药材植物学及药材性状等生物学性状特征。

**3.2.3 不同生态型的遗传特征** 生态型是可以遗传的, 以基因型为遗传基础, 由一定基因型决定, 因此生态型分化是种群内基因频率变化的结果。种群内基因频率变化是由突变、漂移、迁移等生物学因素, 与自然环境选择的条件交互作用产生的<sup>[86]</sup>。一般而言, 地域的异质性越明显, 其遗传分化越明显。不同生态型中药材在外观性状及代谢水平上存在差异, 但是要揭示其生态型分化的分子机制, 还需要在基因水平上进行深入的研究。中药材尤其是栽培类群经过长期自然和人工选择, 适应了某一生态区的自然条件和栽培条件, 在形态上显示了适应该生态区的基本性状, 在遗传上使适应该生态区的有利基因不断得到积累, 对于一个受多基因控制的数量性状, 不同生态区选择并固定了适应该生态区的有利基因群。可以从3个方面进行研究: ①基于AFLP、RAPD、PCR-RFLP、DNA探针杂交等分子标记的亲缘关系研究。从DNA分子水平为生态型的划分及不同生态型之间的亲缘关系及生物多样性提供依据。②基于SSR、SNP等分子标记的遗传分化研究。应用DNA分子标记技术结合表型性状对中药材生态型的遗传分化、居群地位进行评判与划分。③基于高通量测序技术的基因表达差异研究。对特定时期和特定部位样本进行数字表达谱分析。通过对比可以筛选出代谢相关的差异表达基因(包括有效成分关键合成酶表达、转录调控等差异), 利用表达谱数据可以得到样品间的表达差异, 准确、灵敏地捕捉到不同样品间代谢途径相关的差异表达的基因, 揭示中药材生态型形成的内在机制。

### 3.3 重视相关性研究

包括从3个层次进行: 一是生态型与环境因子、品质性状、遗传基础的相关性研究; 二是各生态特性之间的相关性研究; 三是不同生态型之间的相关

性研究。

**3.3.1 生态型与环境因子、品质性状、遗传基础的相关性研究** 生态型是某一物种在特定自然环境条件下形成的居群, 地方特化基因型是生态型形成的遗传基础, 化学成分、植物形态、药材性状等生物学性状的变化是生态型的各种表型变异。研究生态型与表型性状、遗传基础的相关性以及表型性状之间的相关性研究, 有助于生态型的正确分类和鉴别。张明先等<sup>[87]</sup>发现苜蓿品种3种生态型的同工酶谱的变化与地理生态的变化相呼应, 并从分子水平揭示了不同生态型的形成演变规律。品种间的地理生态位置越近, 品种对环境的适应方式越相似, 所进行的生理生化过程越相似, 所需同工酶相似度也就越高, 同工酶等位基因出现的频率变化越相近。Werker等<sup>[88]</sup>考察了牛至*Origanum vulgare* L. 挥发油4种化学生态型和腺毛的关系, 发现腺毛的密度与挥发油的量明显相关。王菊凤等<sup>[89]</sup>对不同光照强度下弱光生态型盾叶薯蓣中薯蓣皂苷元的量和生物量的变化进行研究, 结果不同光强与盾叶薯蓣的薯蓣皂苷元的量有明显相关。

**3.3.2 各生态特性之间的相关性研究** 包括环境因子与品质性状、生物学性状之间的相关性, 环境因子与遗传因子的相关性, 品质性状、生物学性状与遗传之间的相关性研究。课题组研究了人参中人参皂苷量与生态因子相关性的研究, 通过典型相关分析、主成分分析等方法发现温度是影响人参皂苷量的主导气候因子, 适当低温有利于人参皂苷的积累<sup>[90]</sup>。沈湛云等<sup>[91]</sup>通过对甘草β-香树脂醇合成酶编码区SNP与甘草酸量的相关性考察, 发现了与高含量甘草酸相关的功能基因型。

**3.3.3 不同生态型之间的相关性研究** 不同生态型由于地理分布、生长环境等因素的影响, 彼此间既有差异, 又有一定的相似性, 需探讨它们间的内在联系及亲缘关系。通过对不同生态型的系统比较研究, 发现优良的生态型品种, 为后期生态育种、定向育种筛选适宜性强、稳定性高, 抗逆性、抗病性等抗性强的优良品种提供基础。

## 4 讨论

生态变异的生态型是生物体为适应环境的自然选择和长期进化的产物, 作为种下的一个分类单位生态型存在表型变异, 表型变异来源于遗传变异和环境修饰2个方面。影响生态型形成的主导因子可能是气候、地理生态等环境条件, 可能受遗传因子

的主要控制，也可能受生态环境因子与生物遗传因素共同影响<sup>[92-93]</sup>。在研究气候地理环境、生物遗传对植物生态适应（变异）等生存状态产生特异影响方面，一直以来备受植物学家和农学家关注。2011年，*Science* 发表了模式植物拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. 气候生态适应性的遗传基础的文章。对产于西班牙、芬兰、英国和德国的拟南芥进行了全基因组扫描，考察了温度与降水对与适应变化的等位基因分布的影响，根据果实的数目特征，找到了与气候变量相关的有利和有害的等位基因，确定了气候适应的拟南芥的基因位点，适应性基因位点在地理和气候上均表现当地自适应的特点<sup>[94-95]</sup>。

中药材生态型的理论和方法研究正处于探索阶段，目前尚无公认的药用模式植物，应从生态学、植物化学、植物分类学、气候学、土壤学、植物生理学、分子生物学、生物统计学等多学科不同角度对中药材生态型进行深入系统的研究，根据主导型和地域性原则对生态型进行科学划分，正确把握不同生态型的生态环境、遗传及品质特性，了解影响生态型成因的关键因子，加强不同生态型相关性研究，从而为筛选优良生态型品种、品种改良、引种驯化等栽培实践提供研究基础，同时对道地药材研究、野生抚育及保障中药资源的可持续利用具有重大理论和现实意义。

#### 参考文献

- [1] 陈士林. 道地药材与生态型的相关性 [J]. 中草药, 1988, 19(8): 40-41.
- [2] 陈士林. 中国药材产地生态适宜性区划 [M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [3] 刘志彦, 陈北光, 谢正生, 等. 植物生态型分类研究进展 [J]. 生态科学, 2004, 23(4): 365-369.
- [4] Odum E P. *Fundamentals of Ecology* [M]. Philadelphia: Saunders, 1971.
- [5] 熊仪俊. 余甘子不同生态型特征与分化初步研究 [D]. 北京: 中国林业科学院, 2003.
- [6] 杜刚, 杨建国, 李文昌, 等. 模糊聚类在红花生态型分类上的应用初探 [J]. 中国油料作物学报, 2003, 29(3): 38-41.
- [7] 李敬忠, 赵书元, 刘忠. 内蒙古几种野生牧草生态型的研究——叉分蓼 [J]. 内蒙古畜牧科学, 1997 (3): 9-10.
- [8] 钟国跃, 凌云. 黄花蒿优质种质资源的研究 [J]. 中草药, 1998, 29(4): 264-267.
- [9] 彭锐, 王远会, 马鹏, 等. 黄花蒿中青蒿素含量与产地气象因子及土壤的关系研究 [J]. 西南农业学报, 2010, 23(2): 519-522.
- [10] Huang L F, Xie C X, Duan B Z, et al. Mapping the potential distribution of high artemisinin-yielding *Artemisia annua* L. (Qinghao) in China with a geographic information system [J]. Chin Med, 2010, 5: 18.
- [11] 张小波, 郭兰萍, 黄璐琦. 我国黄花蒿中青蒿素含量的气候适宜性等级划分 [J]. 药学学报, 2011, 46(4): 472-478.
- [12] 黄天福, 陈仕江, 傅善全, 等. 康定冬虫夏草菌优势寄主昆虫的生态型的研究 [J]. 时珍国药研究, 1996, 7(3): 178-179.
- [13] 明·李时珍. 本草纲目 (校点本) [M]. 北京: 人民卫生出版社, 1982.
- [14] 肖小河. 中药材品质变异的生态生物学探讨 [J]. 中草药, 1989, 20(8): 42-46.
- [15] 李明, 王根轩, 魏小平. 不同生境甘草的生态型研究 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 367-368.
- [16] 冯全民, 成树春, 徐永厚, 等. 伊克昭盟甘草生态型研究 [J]. 中药材, 1996, 19(2): 58-62.
- [17] 冯全民, 徐永厚, 李永新, 等. 伊克昭盟三种生态型甘草水分状况 [J]. 中药材, 1997, 20(7): 328-329.
- [18] 朱学艺, 张承烈. 两种生态型芦苇叶绿体的光合电子传递和抗氧保护体系 [J]. 植物生理学报, 2000, 26(6): 476-480.
- [19] 王海波. 不同生境两种生态型芦苇 Rubisco 蛋白分子的差异分析 [D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [20] 宫海军, 陈坤明, 高永生, 等. 不同生境两种生态型芦苇的抗氧化系统 [J]. 西北植物学报, 2004, 24(2): 193-198.
- [21] 龚晓洁. 基于 cpDNA 分析河西走廊地区 4 种生态型芦苇系统发育关系 [D]. 兰州: 兰州大学, 2009.
- [22] 邢家强. 四种生态型芦苇遗传多样性及 PC-TGD 生物信息学分析 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [23] 李红. 河西走廊四种生态型芦苇适应干旱盐渍生境的分子进化途径研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [24] 黄亨履, 陆平, 朱玉兴. 中国薏苡的生态型、多样性及利用价值 [J]. 作物品种资源, 1995(4): 4-8.
- [25] 郭永兵. 盾叶薯蓣的同工酶分析与其生态型划分 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2001.
- [26] 姚邦威. 薏草不同生态型的遗传多样性研究 [D]. 上海: 上海交通大学, 2011.
- [27] 陈士林, 贾敏如, 王瑀, 等. 川贝母野生抚育之群落生态研究 [J]. 中国中药杂志, 2003, 28(5): 398-401.
- [28] Rovesti P. Essential oils of some chemotypes of aromatic *Eritrean labiates* [J]. Pharm Weekbl, 1957, 16(23): 843.
- [29] Peter T D. *Infraspecific Chemical Taxa of Medicinal*

- Plants* [M]. Akademiai Kiado: Budapest, 1970.
- [30] Mann J. 曹日强译. 次生代谢作用 [M]. 北京: 科学出版社, 1983.
- [31] 陶光复. 长江流域资源与环境 [J]. 湖北樟油化学资源, 2003, 12(2): 124.
- [32] 石婉阳, 何伟, 文光裕, 等. 樟精油成分和类型划分 [J]. 植物学报, 1989, 31(3): 209.
- [33] 程必强, 喻学俭, 丁婧恺, 等. 中国樟属植物资源及其芳香成分 [J]. 昆明: 云南科技出版社, 1997.
- [34] 张国防, 陈存及, 陈志平, 等. 福建省樟树叶精油的主要成分分析及其化学型 [J]. 植物资源与环境学报, 2008, 17(1): 24-27.
- [35] 张国防, 陈存及, 赵刚. 樟树叶油地理变异的研究 [J]. 植物资源与环境学报, 2006, 15(1): 22.
- [36] 张国防, 陈存及. 不同化学型樟树的 RAPD 分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2007, 16(2): 17-21.
- [37] 李洪梅, 黄璐琦, 周爱香, 等. 不同化学型樟对大鼠佐剂性关节炎模型的影响 [J]. 中国中药杂志, 2009, 34(24): 3251-3254.
- [38] Echeverrigaray S, Agostini G, Atti-Serfini L, et al. Correlation between the chemical and genetic relationships among commercial thyme cultivars [J]. *J Agric Food Chem*, 2001, 49(9): 4220-4223.
- [39] 陶光复, 丁靖培, 孙汉董. 湖北油樟叶精油的化学成分 [J]. 武汉植物学研究, 2002, 20(1): 75-77.
- [40] 程必强, 许勇, 喻学佳, 等. 细毛樟繁殖后代叶油化学成分的变化 [J]. 云南植物研究, 1991, 13(2): 219-224.
- [41] 李毓敬, 李宝灵, 曾幻添, 等. 湖南油樟的化学类型 [J]. 植物资源与环境学报, 1993, 2(3): 7-11.
- [42] 吴航, 朱亮锋, 李毓敬, 等. 阴香种内化学型的研究 [J]. 植物学报, 1992, 34(2): 302-308.
- [43] 程必强, 许勇, 马信祥. 少花桂的繁殖及后代稳定性 [J]. 香料香精化妆品, 1996(1): 17-21.
- [44] 程必强, 喻学俭, 丁婧恺, 等. 中国樟属植物资源及其芳香成分 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1997.
- [45] 罗集鹏, 刘玉萍, 冯毅凡, 等. 广藿香的两个化学型及产地与采收期对其挥发油成分的影响 [J]. 药学学报, 2003, 38(4): 307-310.
- [46] 刘玉萍, 罗集鹏, 冯毅凡, 等. 广藿香的基因序列与挥发油化学型的相关性分析 [J]. 药学学报, 2002, 37(4): 304-308.
- [47] 王冬梅, 杨得坡, 王发松, 等. 蕺香挥发油化学成分的分析及其化学生态型的探讨 [J]. 中草药, 2005, 36(9): 1302-1303.
- [48] 刘桂新, 周荣汉. 亚洲薄荷的两个化学型 [J]. 植物资源与环境, 1994, 3(3): 58-59.
- [49] 刘桂新, 周自新, 周荣汉. 东北薄荷的化学型 [J]. 植物资源与环境, 1995, 4(4): 60-62.
- [50] 刘桂新, 周荣汉. 国产野生薄荷挥发油化学组分变异及其化学型 [J]. 植物资源与环境, 1998, 7(3): 13-18.
- [51] 黄健, 马莉, 姚雷, 等. 七种百里香精油的主成分分析及其化学型 [J]. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2009, 27(3): 206-209.
- [52] 吴亚妮, 王越, 黄健, 等. 2种化学型迷迭香精油安全性分析 [J]. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2010, 28(2): 147-150.
- [53] 周涛, 杨占南, 江维克, 等. 民族药大果木姜子果实挥发油成分的变异及其规律 [J]. 中国中药杂志, 2010, 35(7): 852-856.
- [54] 郭兰萍, 黄璐琦, 胡娟, 等. 基于生物信息分析的苍术挥发油成分变异及其化学型的划分 [J]. 资源科学, 2008, 30(5): 770-777.
- [55] 黄春燕, 吴卫, 郑有良, 等. 两种化学型鱼腥草不同生育期净光合速率和蒸腾速率及挥发油化学成分的比较研究 [J]. 中国农业学报, 2007, 40(6): 1150-1158.
- [56] Chizzola R, Ozelsberger B, Langer T. Variability in chemical constituents in petasites hybridus from Austria [J]. *Biochem Syst Ecol*, 2000, 28(5): 421-432.
- [57] 蔡金娜, 张亮, 王峰涛, 等. 蛇床果实中香豆类成分的变异及其规律 [J]. 药学学报, 1999, 34(10): 767-771.
- [58] Vieira R F, Grayer R J, Paton A J. Chemical profiling of *Ocimum americanum* using external flavonoids [J]. *Phytochemistry*, 2003, 63(5): 555-567.
- [59] 汪学昭, 于雁灵, 陈瑶, 等. 不同产地积雪草中的微量元素比较研究 [J]. 广东微量元素科学, 2000, 7(1): 41-43.
- [60] 张军锋, 吴友根, 于文辉, 等. 不同产地广藿香微量元素含量比较研究 [J]. 时珍国医国药, 2011, 22(1): 17-18.
- [61] 胡喜巧, 陈红芝, 简在友, 等. 新乡红花农家品种比较试验 [J]. 广东农业科学, 2011, 38(7): 51-52.
- [62] 郭庆梅, 周凤琴, 吴群, 等. 忍冬不同农家品种叶形态特征比较 [J]. 中国中药杂志, 2011, 36(14): 1927-1930.
- [63] 张芳, 张永清, 周凤琴, 等. 忍冬5个农家品种花粉形态比较观察 [J]. 中国中药杂志, 2011, 36(10): 1266-1268.
- [64] 张红瑞, 高致明, 李志敏. 牛膝两个农家品种光合特性及叶片解剖结构的比较 [J]. 中国农学通报, 2008, 24(10): 142-145.
- [65] 李靖, 程舟, 杨晓伶, 等. 人参农家类型遗传多样性的ISSR分析 [J]. 中草药, 2007, 38(9): 1392-1395.
- [66] 王振华, 陈伶俐, 杜勤, 等. 不同生态型穿心莲的农艺性状及其叶中内酯含量的比较 [J]. 广州中医药大学学报, 2007, 24(4): 325-328.

- [67] 金银冰. 不同生态型三叶半夏的光合生理特征及产量的比较 [D]. 杭州: 浙江理工大学, 2008.
- [68] 石桥祐二, 小川勉, 松原德行. りニシニ品种の特性と分类 [J]. 长崎综合农林试研报 (农业部门), 1987, 15: 95-111.
- [69] 小川勉, 森宪昭, 松原德行. りニシニの分布と结球生态関する研究 [J]. 长崎综合农林试研报 (农业部门), 1975, 3: 13-21.
- [70] 樊治成, 陆帼一, 杜慧芳. 大蒜品种生态型的数量分类研究 [J]. 植物生态学报, 1997, 21(2): 169-174.
- [71] 樊治成, 陆帼一, 杜慧芳. 大蒜品种资源分类体系的建立 [J]. 西北农业大学学报, 1994, 22(3): 1-5.
- [72] 陆帼一, 樊治成, 杜慧芳. 不同生态型大蒜品种生态特性研究 I. 温度和光周期对大蒜鳞茎形成发育的影响 [J]. 西北农业大学学报, 1996, 24(4): 10-15.
- [73] 陆帼一, 樊治成, 杜慧芳. 不同生态型大蒜品种生态特性研究 II. 温度和光周期对大蒜二次生长的影响 [J]. 1996, 24(5): 11-15.
- [74] 陆帼一, 樊治成, 杜慧芳. 大蒜品种生态型与引种的关系 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2001, 29(4): 55-58.
- [75] 樊治成, 张 欣, 陆帼一, 等. 大蒜品种生态型性状指标分析 [J]. 生物数学学报, 2000, 15(3): 308-312.
- [76] 林寿康, 惠永祥. 浙江省不同地区桑树品种生态型的初步研究 [J]. 浙江农业科学, 1983, 1: 48-53.
- [77] 李玉峰, 楼黎静, 钱文春, 等. 生态型桑树品种资源的开发和利用研究 [J]. 江苏蚕业, 2008(2): 16-17.
- [78] 夏汉平, 刘世忠. 香根草优良生态型筛选研究 [J]. 草业学报, 2003, 12(2): 97-105.
- [79] 邓绍云, 邱清华, 李东明. 香根草各生态型品质性能比较研究 [J]. 湖南农业科学, 2011(5): 116-117.
- [80] 赵玉红. 两种生态型香根草繁殖生态学及光合特性研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2007.
- [81] 范月君. 香根草优良生态型筛选与抗逆生理的研究 [D]. 西宁: 青海大学, 2008.
- [82] Stebbins. 复旦大学遗传研究所译. 植物的变异与进化 [M]. 上海: 上海科技出版社, 1963.
- [83] Clausen J, Keck D D, Hiesey W M. The concept of species based on experiment [J]. Am J Bot, 1939, 26(2): 103-106.
- [84] 张小燕, 宋哲民. 小麦品种生态型分类研究进展 [J]. 国外农学: 麦类作物, 1996(2): 39-41.
- [85] 蒋舜媛, 孙 辉, 周 毅, 等. 宽叶羌活适生地分析及数值区划研究 [J]. 中草药, 2009, 40(4): 638-643.
- [86] Wang M, Qian J, Zheng S Z. Study on isozyme of *Aneurolepidium chinense* from different geographical population [J]. Chin J Appl Ecol, 1998, 9(3): 269-272.
- [87] 张明先, 郝润鲜. 苜蓿品种生态型及其演化的同功酶电泳数据分析 [J]. 中国草地, 1993(3): 49-55.
- [88] Werker E, Putievsky E, Ravid U. The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. [J]. Ann Bot, 1985, 55: 793-801.
- [89] 王菊凤, 李鹤鸣, 廖飞勇, 等. 同光强对弱光型盾叶薯蓣中薯蓣皂苷元和生物量的影响 [J]. 中草药, 2011, 42(1): 171-175.
- [90] 谢彩香, 索凤梅, 陈士林, 等. 人参皂苷与生态因子相关性研究 [J]. 生态学报, 2011, 31(24): 7551-7563.
- [91] 沈湛云, 刘春生, 王学勇, 等. 甘草  $\beta$ -香树酯醇合成酶编码区 SNP 与甘草酸含量的相关性研究 [J]. 中国中药杂志, 2010, 35(7): 813-816.
- [92] 陈士林, 张本刚, 杨 智, 等. 全国中药资源普查方案设计 [J]. 中国中药杂志, 2005, 30(16): 1229-1232.
- [93] 陈士林, 郭宝林. 中药资源的可持续利用 [J]. 世界科学技术——中医药现代化, 2004, 6(1): 1-8.
- [94] Hancock A M, Brachi B, Faure N. Adaptation to climate across the *Arabidopsis thaliana* genome [J]. Science, 2011, 334(6052): 83-86.
- [95] Fournier-Level A, Korte A, Cooper M D, et al. A map of local adaptation in *Arabidopsis thaliana* [J]. Science, 2011, 334(6052): 86-89.