

鹅观草属五个类群的核型与进化^{*}

蔡联炳 冯海生

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 报道了鹅观草属 5 个类群的核型, 即长芒鹅观草, 核型 $2n = 4x = 28 = 22m + 6sm$ (2SAT); 短颖鹅观草, 核型 $2n = 4x = 28 = 20m$ (2SAT) + $8sm$ (2SAT); 短柄鹅观草, 核型 $2n = 4x = 28 = 22m$ (2SAT) + $6sm$; 纤毛鹅观草, 核型 $2n = 4x = 28 = 20m + 8sm$ (4SAT); 毛盘鹅观草, 核型 $2n = 4x = 28 = 18m + 6sm$ (4SAT) + $4st$ 。同时, 通过核型重要性状的递变分析, 揭示了鹅观草属 5 个类群的相对进化程度以及宏观分类中 4 个组的系统发育关系, 表明鹅观草属的半颖组在系统发育中可能既派生了颖体短小的小颖组, 又派生了颖体长大的大颖组和长颖组。

关键词 鹅观草属; 核型; 进化

Karyotypes and evolution of five taxa of *Roegneria* C. Koch

Cai Lianbing Feng Haisheng

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001)

Abstract The karyotypes of 5 taxa of *Roegneria* C. Koch are reported in this paper. The karyotype formulae are as follows: *R. dolichathera* Keng, $2n = 4x = 28 = 22m + 6sm$ (2SAT); *R. breviglumis* Keng var. *breviglumis*, $2n = 4x = 28 = 20m$ (2SAT) + $8sm$ (2SAT); *R. breviglumis* Keng var. *brevipes* (Keng) L.B. Cai, $2n = 4x = 28 = 22m$ (2SAT) + $6sm$; *R. ciliaris* (Trin.) Nevski, $2n = 4x = 28 = 20m + 8sm$ (4SAT); *R. barbicalla* Ohwi, $2n = 4x = 28 = 18m + 6sm$ (4SAT) + $4st$. Furthermore, according to Stebbins theory of the karyotypic evolution, the significant characters, which are the ratio of the longest chromosome to the shortest, the arm ratio in mean, the index of the karyotypic asymmetry and the proportion of chromosomes with arm ratio > 2 , were analysed. The advance indexes which can reflect the evolutionary levels of the 5 taxa were summarized. The phylogenetic relationships of the 4 sections in the macroscopic classification were enunciated. The results of study show that *R. dolichathera* Keng is the most primitive among the 5 taxa, *R. barbicalla* Ohwi is the most evolutive in them, while *R. breviglumis* Keng var. *breviglumis*, *R. breviglumis* Keng var. *brevipes* (Keng) L.B. Cai and *R. ciliaris* (Trin.) Nevski are intermediate; in the phylogenetic process, the Sect. *Gouardia* (Husnot) L.B. Cai of *Roegneria* C. Koch might produce the Sect. *Roegneria* which has a short and small glume body, also the Sect. *Ciliaria* (Nevski) H.L. Yang and the Sect. *Curvata* (Nevski) H.L. Yang which have a long and large glume body.

Key words *Roegneria*; karyotype; evolution

1997-04-24 收稿

第一作者简介: 蔡联炳, 男, 1948 年出生, 硕士, 研究员, 从事植物分类学研究工作。

*中国科学院生物分类区系学科发展特别支持费资助课题

有关鹅观草属 (*Roegneria* C. Koch) 植物的核型研究, 过去曾有一些报道^[1~4], 但对于这个禾本科 (Poaceae)、小麦族 (Triticeae) 的大属而言, 是很不完全的, 尤其借助核型分析来推证属下次分类群的演化, 这在国内外还是一个空白。现国产鹅观草属的分类系统又进行了新的修订和完善^[5], 则属下组间、乃至系间的系统关系将成为鹅观草属研究首要解决的问题。为此, 本文特选择了该属各个组中有代表性的几个类群进行核型实验, 试图从细胞领域领先揭示出鹅观草属组群歧异分化的自然面目。文中核型资料除长芒鹅观草和纤毛鹅观草外, 其余 3 种均为首次报道。

1 材料和方法

供试材料分别采自青海、四川和河北, 并引种栽培于中国科学院西北高原生物研究所栽培园, 凭证标本存该所植物标本馆。材料名称及凭证标本号为: 长芒鹅观草 (*R. dolichathera* Keng), 李建华 R44; 短颖鹅观草 (*R. breviglumis* Keng var. *breviglumis*), 李建华 R5; 短柄鹅观草 (*R. breviglumis* Keng var. *brevipes* (Keng) L.B. Cai), 郭本兆 R36; 纤毛鹅观草 (*R. ciliaris* (Trin.) Nevski), 李建华 R27; 毛盘鹅观草 (*R. barbicalla* Ohwi), 吴玉虎 1972。

将各材料的种子于 25℃ 的恒温条件下萌发取根, 根尖在 1~4℃ 中冷冻处理 24 h; 新配卡诺液 (3:1) 固定 24 h 以上; 1 mol/L 盐酸、60℃ 恒温水解 12 min; 希夫试剂染色; 45% 的醋酸压片。每个类群取 5 个细胞的核型平均值, 按李懋学等^[6]总结的方法进行计算。

2 观察结果

鹅观草属 5 个类群的染色体形态如图 1 所示, 核型分析结果见表 1、表 2 (有关部分) 及核型模式图 2。其中长芒鹅观草和纤毛鹅观草的核型分别与过去周永红、卢宝荣所报道的略有差异^[1,4], 这可能是种下变异所致。

3 讨论

从本次实验的 5 个鹅观草属类群来看, 其核型同过去报道的该属其它种类一样, 主要由中部着丝点染色体和近中部着丝点染色体所组成, 中部着丝点染色体是构成核型的基础; 随体染色体均有出现, 随体位置常在第 14 或 12 对染色体上, 染色体倍性绝大多数为 4 倍体, 染色体基数为 7; 各类群间的染色体性状差异, 既体现在表 1 所示的相对长度、臂比、类型以及随体数目的参数上, 更重要的还体现在表 2 所列的染色体长度比、平均臂比、不对称系数、臂比大于 2 的染色体比例等性状上, 可见细胞学上类群间的共征与自征是同外部共属分种的宏观划分相吻合的。

各个类群的核型特征不仅可以作为类群归属分种的依据, 而且还可作为确认类群进化水平高低的旁证。诸如表 2 列出的几个重要性状, 如果按照 Stebbins (1971)^[7]提出的核型进化是由对称向不对称方向发展的趋势来判断, 则可方便地将表中每一性状进行演化编序, 并对每一性状状态给予数值, 即原始性状赋值为 0, 较进化性状赋值为 1, 进化性状赋值为 2, 更进化性状赋值为 3, 而最进化的性状赋值为 4。其性状分析如下:

(1) 染色体长度比 其比值越大者, 标明核型趋于不对称。5 个类群的染色体长度比可粗略分为 3 个进化段, 即 1.8 以下 (赋值为 0) 1.8~2 (赋值为 1) 2 以上 (赋值为 2)。

(2) 平均臂比 其比值越大者, 核型势必不对称。5 个类群的染色体平均臂比也可大致分为 3 个进化段, 即 1.4 以下 (赋值为 0) 1.4~1.5 (赋值为 1) 1.5 以上 (赋值为 2)。



图 1 鹅观草属 5 个类群的染色体形态及核型

Fig. 1 The morphology of somatic chromosome and karyotypes of 5 taxa of *Roegneria*

6. *R. barbicalta*; 2, 7. *R. breviglumis* var. *brevipres*; 3, 8. *R. breviglumis* var. *breviglumis*; 4, 9. *R. citiaris*; 5, 10. *R. dolichathera*.

(3) 不对称系数 其系值越大者，核型趋于不对称。5 个类群的染色体不对称系数同样可划为 3 个进化段，即 59 以下（赋值为 0） 59~60（赋值为 1） 60 以上（赋值为 2）。

表1 鹅观草属5个类群的染色体参数

Table 1 The parameters of chromosomes of 5 taxa of *Roegneria*

分类群 Taxon	编号 No.	相对长度 (%) Relative length (%)	臂比 Arm ratio	类型 Type	分类群 Taxon	编号 No.	相对长度 (%) Relative length (%)	臂比 Arm ratio	类型 Type
<i>R. dolichathera</i>	1	3.90 + 5.77 = 9.67	1.48	m	<i>R. breviglumis</i> var. <i>brevipes</i>	8	2.93 + 3.90 = 6.83	1.33	m
	2	3.90 + 4.89 = 8.79	1.25	m		9	2.68 + 3.90 = 6.58	1.46	m
	3	3.09 + 5.30 = 8.39	1.72	sm		10	2.93 + 3.48 = 6.41	1.19	m
	4	2.74 + 5.13 = 7.87	1.87	sm		11	2.80 + 3.41 = 6.21	1.22	m
	5	3.79 + 3.90 = 7.69	1.03	m		12	2.62 + 2.80 = 5.42	1.07	m
	6	3.44 + 3.55 = 6.99	1.03	m		13	2.07 + 3.05 = 5.12	1.47	m
	7	3.09 + 3.84 = 6.93	1.24	m		*14	2.07 + 2.99 = 5.06	1.44	m(SAT)
	8	3.32 + 3.55 = 6.87	1.07	m		1	4.53 + 5.07 = 9.60	1.12	m
	9	2.91 + 3.79 = 6.70	1.30	m		2	3.95 + 4.85 = 8.80	1.23	m
	10	2.40 + 4.07 = 6.47	1.70	m		3	2.40 + 6.13 = 8.53	2.55	sm
	11	2.74 + 3.49 = 6.23	1.27	m		4	3.84 + 4.48 = 8.32	1.17	m
	12	2.39 + 3.67 = 6.06	1.54	m		5	3.36 + 3.95 = 7.31	1.18	m
	13	2.39 + 3.44 = 5.83	1.44	m		6	2.45 + 4.75 = 7.20	1.94	sm
	*14	1.70 + 3.83 = 5.53	2.25	sm(SAT)		7	3.04 + 3.95 = 6.99	1.30	m
<i>R. breviglumis</i> var. <i>breviglumis</i>	1	4.33 + 5.37 = 9.70	1.24	m	<i>R. ciliaris</i>	8	3.20 + 3.73 = 6.93	1.17	m
	2	3.27 + 5.59 = 8.86	1.71	sm		9	3.09 + 3.52 = 6.61	1.14	m
	3	4.17 + 4.43 = 8.60	1.06	m		10	2.77 + 3.68 = 6.45	1.33	m
	4	3.12 + 5.34 = 8.46	1.71	sm		11	2.93 + 3.25 = 6.18	1.11	m
	5	3.60 + 4.69 = 8.29	1.30	m		*12	1.65 + 4.43 = 6.08	2.68	sm(SAT)
	6	2.76 + 4.80 = 7.56	1.74	sm		13	2.35 + 3.15 = 5.50	1.34	m
	7	3.55 + 3.81 = 7.36	1.07	m		*14	1.38 + 4.11 = 5.49	2.99	sm(SAT)
	8	2.97 + 3.91 = 6.88	1.32	m		1	4.65 + 5.18 = 9.83	1.11	m
	9	2.61 + 3.96 = 6.57	1.52	m		2	3.17 + 6.57 = 9.74	2.07	sm
	10	3.13 + 3.39 = 6.52	1.08	m		3	3.38 + 5.22 = 8.60	1.54	m
	11	2.66 + 3.13 = 5.79	1.18	m		4	3.73 + 4.26 = 7.99	1.14	m
	*12	2.03 + 3.76 = 5.79	1.85	sm(SAT)		5	2.90 + 4.83 = 7.73	1.67	m
	13	2.24 + 3.23 = 5.47	1.44	m		6	1.76 + 5.49 = 7.25	3.12	st
	*14	1.62 + 2.50 = 4.12	1.54	m(SAT)		7	3.29 + 3.91 = 7.20	1.19	m
<i>R. barbicalla</i>	1	4.21 + 4.82 = 9.03	1.14	m	8	3.34 + 3.38 = 6.72	1.01	m	
	2	3.72 + 5.12 = 8.84	1.38	m	9	1.62 + 5.05 = 6.67	3.12	st	
	3	3.17 + 5.61 = 8.78	1.77	sm	10	2.90 + 3.56 = 6.46	1.23	m	
	4	2.74 + 5.91 = 8.65	2.16	sm	11	2.63 + 3.34 = 5.97	1.27	m	
	5	3.96 + 4.33 = 8.29	1.09	m	*12	1.40 + 4.17 = 5.57	2.98	sm(SAT)	
	6	3.60 + 3.84 = 7.44	1.07	m	13	2.50 + 2.77 = 5.27	1.11	m	
	7	2.43 + 4.89 = 7.32	2.01	sm	*14	1.49 + 3.51 = 5.00	2.36	sm(SAT)	

* 随体长度未算在内

The length of satellite is not included in the chromosome length

(4) 臂比大于2的染色体比例 其值越大者,核型亦趋于不对称。5个类群的染色体大臂比率也明显存在4个进化段,即0(赋值为0) 0.07(赋值为1) 0.14(赋值为2) 0.21(赋值为3) 0.36(赋值为4)。

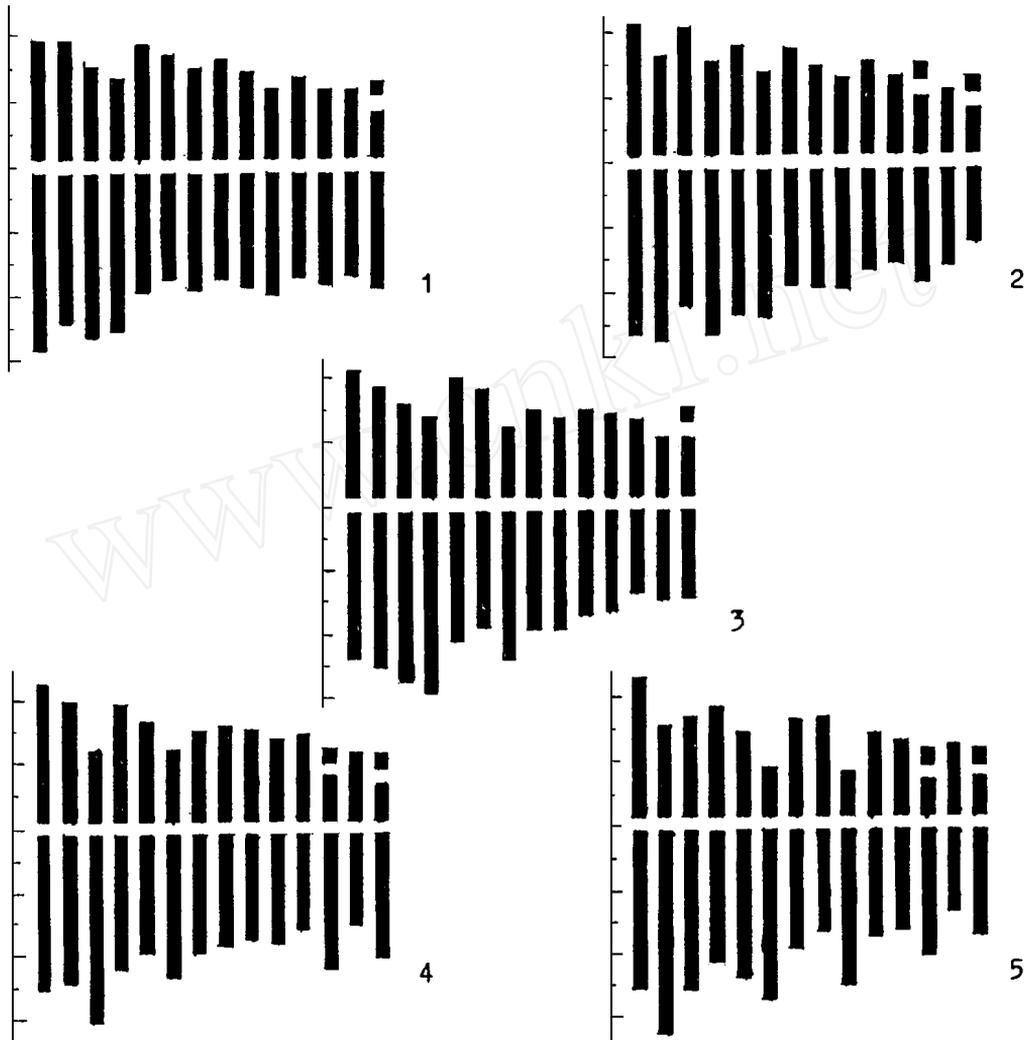


图 2 鹅观草属 5 个类群的核型模式图

Fig. 2 The idiograms of 5 taxa of *Roegneria*

1. *R. dolichathera*; 2. *R. breviglumis* var. *breviglumis*; 3. *R. breviglumis* var. *brevipes*; 4. *R. ciliaris*; 5. *R. barbicalia*.

上述各类染色体性状状态数值对于参试的 5 个鹅观草属类群而言，显然是不均等的（见表 2 的有关部分），如把各个类群所附性状的相应数值累加起来，便得到能反映类群进化程度的进化指数。从表 2 所示的各类群性状状态数值及进化指数可以看出，*R. dolichathera* 的 4 项性状中，3 项为原始性状，1 项为较进化性状，其进化指数为 1，是为 5 个类群中最原始的类群；*R. barbicalia* 则具有 1 项较进化性状，2 项进化性状和 1 项最进化性状，其进化指数为 9，是为 5 个类群中进化水平最高的类群；而 *R. breviglumis* var. *breviglumis*，*R. breviglumis* var. *brevipes* 和 *R. ciliaris* 的进化指数依次为 2、2、5，其进化程度则居于 *R. dolichathera* 和 *R. barbicalia* 之间。

根据新近宏观划分^[5]，本次实验的 5 个类群，*R. dolichathera* 是隶半颖组（Sect. *Goulardia* (Husnot) L. B. Cai），*R. breviglumis* var. *breviglumis* 和 *R. breviglumis* var. *brevipes* 同隶小颖组（Sect. *Roegneria*），*R. ciliaris* 属于大颖组（Sect. *Ciliaria* (Nevski) H. L. Yang），而 *R. barbicalia* 归

隶的是长颖组 (Sect. *Curvata* (Nevski) H. L. Yang)。现既然这 5 个类群的演化级次已初步圈定, 那么印证在组群进化上, 则鹅观草属 4 个组可能以半颖组最原始, 小颖组次之, 大颖组较进化, 长颖组演化级次最高; 颖体长度居中 (约为邻接稃体的一半) 的半颖组可能既派生

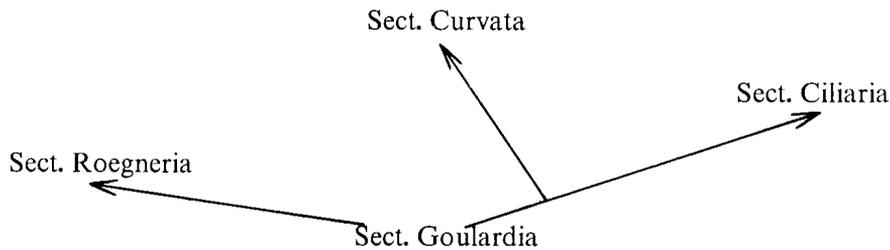
表 2 鹅观草属 5 个类群的染色体重要性状及其编码

Table 2 The significant characters of chromosomes of 5 taxa of *Roegneria* and their codes of character states

分类群 Taxon	核型公式 Karyotypic formula	染色体长度比 Ratio of the longest chro- mosome to the shortest	平均臂比 Arm ratio in mean	不对称系数 Index of the karyotypic asymmetry	臂比大于 2 的染色体比例 Proportion of chromosomes with arm ratio > 2	进化指数 Advance index
<i>R. dolichathera</i>	2n = 4x = 28 = 22m + 6sm(2SAT)	1.75 0*	1.39 0	58.21 0	0.07 1	1
<i>R. breviglumis</i> var. <i>breviglumis</i>	2n = 4x = 28 = 20m (2SAT) + 8sm (2SAT)	2.35 2	1.38 0	57.93 0	0 0	2
<i>R. breviglumis</i> var. <i>brevipes</i>	2n = 4x = 28 = 22m (2 SAT) + 6sm	1.78 0	1.38 0	58.06 0	0.14 2	2
<i>R. ciliaris</i>	2n = 4x = 28 = 20m + 8sm (4SAT)	1.75 0	1.44 1	59.06 1	0.21 3	5
<i>R. barbicalla</i>	2n = 4x = 28 = 18m + 6sm (4SAT) + 4st	1.97 1	1.58 2	61.24 2	0.36 4	9

*此类为性状状态编码数值

了颖体短小 (至多可及邻接稃体的 1/3) 的小颖组, 又派生了颖体长大 (明显超过邻接稃体的一半) 的大颖组和长颖组。其系统发育关系如下:



当然, 由于鹅观草属种类繁多, 组间界限较模糊, 其类群的亲缘演化关系, 单凭几个材料的核型研究是不够的, 尤其一些种内变异的复杂多样, 常给细胞学的分析带来障碍, 所以要真正阐明该属的系统问题, 还有待做大量的深入工作。

参考文献

- 1 卢宝荣, 颜 济, 杨俊良. 鹅观草属三个种的形态变异与核型的研究. 云南植物研究, 1988, 10 (2): 139 ~ 146
- 2 孙根楼, 颜 济, 杨俊良. 鹅观草属三个种的核型研究. 云南植物研究, 1992, 14 (2): 164 ~ 168
- 3 孙根楼, 颜 济, 杨俊良. 仲彬草属和鹅观草属几个种的核型研究. 植物分类学报, 1993, 31 (6): 560 ~ 564
- 4 周永红, 孙根楼, 杨俊良. 鹅观草属 5 种植物的核型研究. 广西植物, 1993, 13 (2): 149 ~ 155
- 5 蔡联炳. 中国鹅观草属的分类修订. 植物分类学报, 1997, 35 (2): 148 ~ 177
- 6 李懋学, 陈瑞阳. 关于植物核型分析的标准化问题. 武汉植物学研究, 1985, 3 (4): 297 ~ 302
- 7 Stebbins G.L. Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold Ltd., 1971