

# 马先蒿属 6 个种的核型与进化研究\*

黄荣福 沈颂东 卢学峰

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

## 摘 要

分析和报道了马先蒿属(*Pedicularis* Linn.) 分布于青藏高原东北部 6 个特有种的核型, 并根据核型及其有关参数, 分析和比较了该 6 种马先蒿核型的不对称性和相对进化程度。6 个种的体细胞染色体数目都是  $2n=16$ 。核型分别为: 绵穗马先蒿 *P. pilostachya* Maxim., 核型公式  $K(2n)=16=4m+12sm$ , 染色体相对长度组成  $2L+6M_2+6M_1+2S$ , 核型不对称系数  $As \cdot K=65.29\%$ , 属于 2A 型; 青海马先蒿 *P. przewalskii* Maxim.,  $K(2n)=16=8m(SAT)+4sm+2s+2t$ ,  $2L+8M_2+2M_1+4S$ ,  $As \cdot K=65.02\%$ , 2B 型; 华马先蒿 *P. oederi* Vahl. var. *sinensis*(Maxim.) Hurus.,  $K(2n)=16=12m+4sm$ ,  $2L+4M_2+8M_1+2S$ ,  $As \cdot K=59.89\%$ , 2B 型; 粗野马先蒿 *P. rudis* Maxim.,  $K(2n)=16=4m+10sm+2st$ ,  $4L+4M_2+4M_1+2S$ ,  $As \cdot K=68.10\%$ , 2B 型; 甘肃马先蒿 *P. kansuensis* Maxim. subsp. *kansuensis*,  $K(2n)=16=6m+6sm+2st+2t$ ,  $2L+6M_2+6M_1+2S$ ,  $As \cdot K=68.92\%$ , 2A 型; 藓生马先蒿 *P. muscicola* Maxim.,  $K(2n)=16=8m(SAT)+8sm$ ,  $2L=8M_2+4M_1+2S$ ,  $As \cdot K=62.64\%$ , 2B 型。根据这 6 个种的核型和已有资料, 认为该属的染色体基数  $x=8$ , 极少数种有多倍体。通过对以上 6 种核型及进化程度的比较, 该属核型变异较大, 以中部着丝粒染色为组成基础(较原始的种类, 如华马先蒿和绵穗马先蒿), 端部或近端部着丝粒染色体存在与否与该属内种的进化程度有关。核型不对称性所表示的进化程度似乎与花冠的演化有联系。

关键词 马先蒿, 核型, 染色体, 进化

## STUDIES OF KARYOTYPE AND EVOLUTION OF SIX SPECIES IN GENUS *PEDICULARIS* LINN. (SCROPHULARIACEAE)

Huang Rongfu, Shen Songdong and Lu Xuefeng

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

### Abstract

The karyotypes of six endemic species of genus *Pedicularis* distributed in northeast Qinghai—Xizhan Plateau are analysed and reported in this paper, and according to the

收稿日期: 1994-09-10

\* 中国科学院生物分类特别支持费资助项目。

karyotypes and theirs parameters, we have analysed and compared karyotypic asymmetry and its relative evolutive level for six species. The result shows that the  $2n=16$  is chromosome number of body cell for these six species. Their karyotype formulae (K) and chromosome component of relative length (C. RL) and the index of karyotypic asymmetry ( $As \cdot K$ ) are each presented as follows: *Pedicularis pilostachya* Maxim.,  $K(2n)=16=4m+12sm$ , C. RL =  $2L+6M_2+6M_1+2S$  (Luo S. R., 1972),  $As \cdot K=65.29\%$  (Arano H., 1963), the karyotypic type belongs to 2A (Stebbins, 1971); *P. przewalskii* Maxim.,  $K(2n)=16=8m(SAT)+4sm+2st+2t$ , C. RL =  $2L+8M_2+2M_1+4S$ ,  $As \cdot K=65.02\%$ , the karyotypic type belongs to 2B; *P. oederi* Vahl. var. *sinensis* (Maxim.) Hurus.,  $K(2n)=16=12m+4sm$ , C. RL =  $2L+4M_2+8M_1+2S$ ,  $As \cdot K=59.89\%$ , belongs to 1B; *P. rudis* Maxim.,  $K(2n)=16=4m+10sm+2st$ , C. RL =  $4L+4M_2+6M_1+2S$ ,  $As \cdot K=68.10\%$ , belongs to 2B; *P. kansuensis* Maxim. subsp. *kansuensis*,  $K(2n)=16=6m+6sm+2st+2t$ , C. RL =  $2L+6M_2+6M_1+2S$ ,  $As \cdot K=68.92\%$ , belongs to 2A; *P. muscicola* Maxim.,  $K(2n)=8m(SAT)+sm$ , C. RL =  $2L+8M_2+4M_1+2S$ ,  $As \cdot K=62.64\%$ , belongs to 2B. On the bases of karyotypes of six species and available data, we consider that the basic chromosome number of genus *Pedicularis* have to be eighth ( $x=8$ ). In a few species there is a polyploid. In conformity with the comparison of the karyotypes and asymmetry for above-mentioned six species, the evolutive level shown by karyotypic asymmetry have related with the evolution of corolla.

**Key words** *Pedicularis*, chromosome, karyotype, evolution

马先蒿属(*Pedicularis*)是玄参科(Scrophulariaceae)中的一个属,约500—600种。我国有340余种,主要分布在青藏高原和西南山地。该属的细胞学研究在国内未见报道,在国外已见报道染色体数目的有60余种,但未见有关核型的资料(Löve, A. and Löve, D. 1975, 1983; Murin, A. and Majovsky, J. 1976; Gorkhali, M. and Saiju 1977),大多数为 $2n=16$ ,极少数种有 $2n=12$ (*P. verticillata* L.)和 $2n=26$ (*P. comosa* L., *P. lanata* Cham et Schlecht.)。

## 1 材料和方法

6种马先蒿植物采自青海东北部的祁连山地和昆仑山东端的鄂拉山(表1)。野外直接挖采根尖和花蕾固定,或移栽植株或播种于西北高原生物研究所内试验地。取幼嫩根尖、花蕾,置于0.05%秋水仙素溶液中处理3—6h,水洗后置于卡诺固定液内保存。压片前用1mol/L的盐酸在常温(20℃)下解离10—15(20)min,用改良的苯酚品红液染色,压片。选择染色体分散较好的细胞5—10个记数,拍照。核型分析参照Levan(1964)和李懋学(1985)的标准,核型分类按Stebbins(1971)的方法,核型不对称系数( $As \cdot K\%$ )依照Arano H(1963)方法计算。凭证标本存放于西北高原生物研究所标本馆(NWPIB)。

表 1 核型实验植物的来源

Table 1 The origin of the experiment plants for karyotype

种 Species	采集地 Localities	生境及海拔 Habitats and altitudes(m)	凭证标本 No. of vouchers
<i>Pedicularis pilostachya</i> Maxim.	祁连县,托勒山 Qilian Xian, Tulaishan	冰缘砾石滩 Periglacial glacia 4200	Huang—3626
<i>P. przewalskii</i> Maxim.	兴海县,鄂拉山 Xinghai Xian, Ngolashan	高山湿草甸 Alpine wet meadow 4000—4100	Huang—3663
<i>P. oederi</i> Vahl. var. <i>sinensis</i> (Maxim.) Hurus.	贵德县,拉脊山 Guide Xian, Lajishan	高山灌丛—草甸 Alpine bush—meadow 3800—3900	Huang—3545
<i>P. rudis</i> Maxim.	平安县,三合 Pingan Xian, Sanhe	林下 Under the forest 2500—2700	Shen—220
<i>P. kansuensis</i> Maxim. subsp. <i>kansuensis</i>	互助县 Huzhu Xian	田间水渠边 The bank of ditch between fields 2300	Shen—236
<i>P. muscicola</i> Maxim.	互助县,北山林场 Huzu Xian Beisha forest	林下 Under the forest 2100	Huang—3707a

## 2 结果和讨论

6 种马先蒿植物核型分析参数见表 2, 单倍染色体组型模式图见图 1:1—6, 有丝分裂中期染色体形态见图版 I, 1—6。

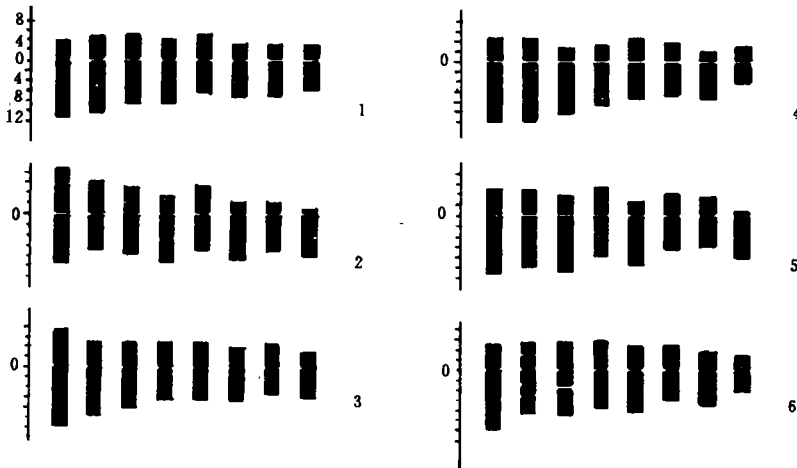


图 1 6 种马先蒿核型模式图

Fig. 1 Idiogram of six species of *Pedicularis*

1. *P. pilostachya*, 2. *P. przewalskii*, 3. *P. oederi* var. *sinensis*, 4. *P. rudis*, 5. *P. kansuensis*, 6. *P. muscicola*

(1) 绵穗马先蒿 *P. pilostachya* Maxim., 是东祁连山地高山冰缘流石坡地区的特有

种。核型公式  $K(2n)=16=4m+12sm$ , 染色体相对长度组成为  $2L+6M_2+6M_1+2S$ , 本种染色体全具中部或近中部着丝粒, 染色体的形态比较对称, 平均臂比值较小 ( $AAR=1.95$ )。最长与最短染色体的长度比为 1.77, 臂比值大于 2 的染色体 4 对, 占 50%, 核型不对称性属 2A 型, 不对称系数  $As \cdot K=65.69\%$ 。该种核型为首次报道。

(2) 青海马先蒿 *P. przewalskii* Maxim., 特产于青海、甘肃(中南部)和西藏东南部高山湿草甸、高山灌丛及古冰川湖边。  $2n=16, K(2n)=16=8m+4sm+2st+2t$ 。染色体相对长度组成为  $2L+8M_2+2M_1+4S$ , 除 4 对中部着丝粒和 2 对近中着丝粒染色体外, 还有 1 对近端部着丝粒和 1 对端着丝粒染色体。并且第 1 对长染色体 L 的短臂具随体, 第 4 对(近中部着丝粒)染色体长臂上有 1 次级缢痕。可见, 该种的核型比较复杂, 平均臂比值较高,  $AAR=3.99$ , 最长与最短染色体的长度比为 2.11, 臂比值大于 2 的染色体 4 对, 占 50%, 属 2B 型, 核型不对称性较高, 不对称系数  $As \cdot K=65.02\%$ 。本种核型为首次报道。

(3) 华马先蒿 *P. oederi* Vahl. var. *sinensis* (Maxim.) Hurus., 是我国青藏高原至华北山区特有种,  $2n=16, K(2n)=12m+4sm$ , 染色体相对长度组成为  $2L+4M_2+8M_1+2S$ , 染色体形态比较一致。最长与最短染色体长度比为 2.07, 平均臂比值为 1.51, 没有臂比值大于 2 的染色体。因此, 核型不对称性较低, 属 1B 型, 不对称系数  $As \cdot K=59.89\%$ 。本种核型为首次报道。

(4) 粗野马先蒿 *P. rudis* Maxim., 是青藏高原东北边缘山地特有种,  $2n=16, K(2n)=4m+10sm+2st$ , 染色体相对长度组成为  $4L+4M_2+6M_1+2S$ , 该种核型主要是由中部和近中部着丝粒染色体构成, 另有 1 对近端部着丝粒染色体(第 5 对)。平均臂比值为 2.13, 臂比值大于 2 的染色体 4 对, 占 50%, 染色体大小差别较悬殊, 最长与最短染色体长度比为 2.33。核型不对称性属 2B 型, 不对称系数  $As \cdot K=68.10\%$ 。该种核型为首次报道。

(5) 甘肃马先蒿 *P. kansuensis* Maxim. subsp. *kansuensis*, 为青藏高原至东喜马拉雅特有种。  $2n=16, K(2n)=6m+6sm+2st+2t$ , 染色体相对长度组成为  $2L+6M_2+6M_1+2S$ , 本种染色体形态较为多样化, 除 3 对中部和 3 对近中部着丝粒染色体外, 还有 1 对近端部和 1 对端部着丝粒染色体。最长与最短染色体长度比为 1.80, 但平均臂比值高达 2.96, 臂比值大于 2 的有 4 对, 占 50%, 属 2A 型, 不对称系数  $As \cdot K=68.92\%$ 。本种核型首次报道。

(6) 藓生马先蒿 *P. muscicola* Maxim., 为黄土高原至秦岭山地和祁连山地特有种。  $2n=16, K(2n)=8m(SAT)+8sm$ , 染色体相对长度组成为  $2L+8M_2+4M_1+2S$ , 全部是中部和近中部着丝粒染色体。但第 2 对染色体具随体, 长臂中部有 2 次缢痕, 并且第 1 对染色体的 2 条姊妹染色体大小有明显差异, 最长与最短染色体的比值达 2.25, 平均臂比为 1.68, 臂比值大于 2 的染色体有 2 对(随体长度包括在短臂内), 占 25%, 核型为 2B 型, 不对称性较强, 不对称系数  $As \cdot K=62.24\%$ 。本种核型也为首次报道。

上述 6 种马先蒿植物按钟补求(1963)的分类系统(13 群、122 个系), 分属于 5 个群、6 系, 但体细胞染色体数  $2n$  均为 16。从已报道的 60 多种马先蒿植物体细胞染色体数目来看, 绝大多数为  $2n=16$ , 只有极个别种, 如轮叶马先蒿 *P. verticilla* Linn. 在亚北极的居群中报道过  $2n=12$  (Pavarger 1965a; Жукова, 1966)。属内多倍体也很少, 到目前已报道的只有旌节马先蒿 *P. sceptrum-carolinum* L.  $2n=32$ , *P. comosa* L.  $2n=26$  (A. Nurin

表 2 6 种马先蒿染色体类型和参数

Table 2 The parameters and types of chromosomes in six species of *Pedicularis*

No.	Relative length(%)			Arm ratio (L/S)	Type	Indx of relative length	Relative size
	Long	Short	Total				
(1) <i>P. pilostachya</i> Maxim. $K(2n)=16=4m+12sm$							
1	11.23	5.28	16.51	2.13	sm	1.32	L
2	10.04	5.02	15.86	2.00	sm	1.20	M
3	8.59	5.28	13.87	1.62	m	1.11	M
4	8.59	4.36	12.95	1.97	sm	1.04	M
5	6.61	5.28	11.90	1.25	m	0.95	M
6	7.27	3.30	10.37	2.20	sm	0.83	M
7	7.00	3.17	10.17	2.21	sm	0.81	M
8	5.95	3.03	8.98	1.96	sm	0.72	S
(2) <i>P. przewalskii</i> Maxim. $K(2n)=16=8m(SAT)+4sm+2st+2t$							
1	9.39	8.92	18.31	1.05	m	1.46	L
2	7.04	6.57	13.62	1.07	m*	1.09	M
3	7.98	5.16	13.15	1.55	m	1.05	M
4	9.39	3.52	12.91	2.67	sm	1.03	M
5	7.04	5.64	12.68	1.25	m	1.01	M
6	8.92	2.35	11.27	3.80	st	0.90	M
7	7.04	2.35	9.39	2.996	sm	0.75	S
8	8.22	0.47	8.69	17.49	t	0.70	S
(3) <i>P. oederi</i> Vahl. var. <i>sinensis</i> (Maxim.)Hurus. $K(2n)=16=12m+4sm$							
1	11.40	7.68	19.08	1.46	m	1.53	L
2	9.43	5.04	14.47	1.87	sm	1.16	M
3	8.12	5.04	13.16	1.61	m	1.05	M
4	6.58	5.04	11.62	1.31	m	0.93	M
5	6.36	5.04	11.40	1.26	m	0.91	M
6	6.80	4.16	10.96	1.64	m	0.88	M
7	5.26	4.83	10.09	1.09	m	0.81	M
8	5.92	3.29	9.21	1.80	sm	0.74	S
(4) <i>P. rudis</i> Maxim. $K(2n)=16=4m+10sm+2st$							
1	11.89	4.75	16.64	2.50	sm	1.31	L
2	11.89	4.75	16.64	2.50	sm	1.31	L
3	10.30	3.96	14.26	2.60	sm	1.14	M
4	8.72	4.44	13.16	1.95	sm	1.05	M
5	7.13	4.75	11.88	1.50	m	0.95	M
6	6.81	3.95	10.77	1.72	sm	0.86	M
7	7.13	2.38	9.51	3.00	st	0.76	M
8	3.96	3.17	7.13	1.25	m	0.57	S
(5) <i>P. kansuensis</i> Maxim. subsp. <i>kansuensis</i> $K(2n)=16=6m+6sm+2st+2t$							
1	11.01	4.98	15.99	2.21	sm	1.21	L
2	9.95	4.97	14.92	2.00	sm	1.19	M
3	10.66	3.90	14.56	2.73	sm	1.16	M
4	7.82	5.32	13.14	1.47	m	1.05	M
5	9.24	2.84	12.08	3.25	st	0.97	M
6	6.39	4.27	10.66	1.50	m	0.85	M
7	5.86	3.57	9.77	1.50	m	0.78	M
8	7.99	0.89	8.88	8.89	t	0.70	S
(6) <i>P. muscicola</i> Maxim. $K(2n)=16=8m(SAT)+8sm$							
1	11.99	4.93	16.92	2.43	sm	1.35	L
2	8.81	5.88	14.69	1.50	m*	1.18	M
3	9.10	5.17	14.57	1.82	sm	1.17	M
4	7.64	5.29	12.93	1.44	m	1.03	M
5	8.23	4.70	12.93	1.75	sm	1.03	M
6	5.88	4.93	10.81	1.19	m	0.86	M
7	6.46	3.17	9.63	2.04	sm	0.77	M
8	4.23	3.29	7.52	1.29	m	0.60	S

\* : SAT—chromosome

and J. Majovsky, 1976, 产斯洛伐克), *P. nanata* Chan et Schlecht  $2n=26$  (J. C. Dave & D. F. Morroy, 1979 产北美阿拉斯加) 等少数种存在 4 倍体。因此, 马先蒿属的染色体基数应以  $x=8$  为主。

6 个种的核型比较(表 3)可以看出, 中部着丝粒和近中部着丝粒染色体是本属核型的基础。在较原始的类群, 如绵穗马先蒿和华马先蒿核型中, 只有这两类染色体。而在较进化的种类, 出现近端部或端着丝粒染色体。6 种植物分属该属的不同群、系, 而相近的染色体大小组成反应了该属核型相对一致性。而各大小染色体数目和形态等的差异可能与种的特征有关。

表 3 6 种马先蒿核型和不对称性资料比较

Table 3 Comparison about karyotypes and asymmetry material

Species	<i>P. pilostachya</i>	<i>P. przewalskii</i>	<i>P. oederi</i> var. <i>sinensis</i>	<i>P. rudis</i>	<i>P. kansuensis</i> subsp. <i>kansuensis</i>	<i>P. muscicola</i>
K (2n) and C. RL	4m+12sm 2L+6M <sub>2</sub> + 6M <sub>1</sub> +2S	8m(SAT)+ 4sm+2st+ 2t, 2L+8M <sub>2</sub> + 2M <sub>1</sub> +4S	12m+4sm 2L+4M <sub>2</sub> + 8M <sub>1</sub> +2S	4m+10sm+ 2st, 4L+4M <sub>2</sub> + 6M <sub>1</sub> +2S	6m+6sm+2st+ 2t, 2L+6M <sub>2</sub> + 2M <sub>1</sub> +6S	8m(SAT)+8sm 2L+8M <sub>2</sub> +4M <sub>1</sub> +2S
Ratio of the longest chromosome to the shortest	1.77	2.11	2.07	2.33	1.8	2.25
Average of arm ratio	1.95	3.99	1.51	2.13	2.96	1.68
Percentage of chromosome with arm ratio > 2 (%)	50	50	0	50	50	37.5
Index of karyotype asymmetry $As \cdot K$ (%)	65.29	65.20	59.89	68.10	68.92	62.64
KP	2A	2B	1B	2B	2A	2B

K: Karyotype formulae, C. RL: Component of relative length, KP: Karyotype petten.

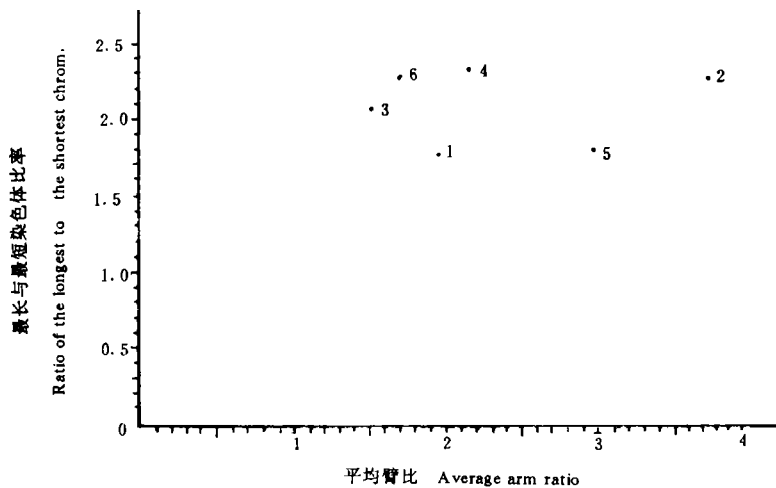


图 2 马先蒿属 6 个核型不对称性程度散布图

Fig. 2 Scatter diagram of six species of *Pedicularis* based on the degree of karyotypic asymmetry

1. *P. pilostachya*, 2. *P. przewalskii*, 3. *P. oederi* var. *sinensis*, 4. *P. rudis*, 5. *P. kansuensis*, 6. *P. muscicola*

根据 Stebbins(1957)的研究认为,核型不对称性同植物体某些器官形态上的特化或专化有一定的联系,可反映核型或植物的进化程度。因此,可以用反映核型不对称性的平均臂比值以及染色体长度比组成的平面座标图表示核型的不对称性。从而可以比较本文 6 种马先蒿核型及其相对进化程度(图 2),图 2 中,越偏右上方的种类有核型不对称性越强、植物种的进化程度越高的趋势。相反,越靠近左下角的种有核型不对称性越低、种的进化程度相对越低的趋势。图中可以看出青海马先蒿的相对进化程度似乎最高,粗野马先蒿、甘肃马先蒿次之,这三个种的核型都是 2B 型。进化水平相对较低的是绵穗马先蒿和华马先蒿,它们的核型分别为 2A 型和 1B 型。

根据钟补求先生对马先蒿属的研究认为,该属各群(Grex)植物花冠的演化规律都是花管由短→长,盔由无齿→有齿→有喙→管状长喙。本文 6 种马先蒿在图 2 中所表示的进化程度和趋势同它们花部形态构造上所表现的系统进化程度和趋势基本一致。靠近左下方的绵穗马先蒿和华马先蒿花管较短,盔瓣无齿,是较原始的类型,粗野马先蒿和甘肃马先蒿的花管较长(为花萼长的 2—3 倍),盔上有齿状突起或短喙,属于较进化的类型。青海马先蒿花管很长(为花萼的 4 倍以上),盔具管状长喙,是该属中最进化的类型。

由于马先蒿属种类繁多,花部构造和变化极为复杂,欲从细胞学方面探讨该属种间亲缘关系和系统问题,还需对该属各群进行系统深入的细胞学研究。

## 参 考 文 献

- 1 马毓泉,赵一之,陈山等. 内蒙古植物志(第四卷). 呼和浩特:内蒙古人民出版社,1993:315—335
- 2 李懋学,陈瑞阳. 关于核型分析的标准化问题. 武汉植物学研究,1985; 3(4):297—320
- 3 李林初. 落叶松属的核型及系统位置的研究. 植物分类学报,1993;31(5):405—412
- 4 刘启新,余孟兰,陈晓亚. 中国阿魏属的细胞分类学研究. 植物分类学报,1993;31(5):413—421
- 5 史旦宾期 G L(1957). 植物的变异和进化. 复旦大学遗传学研究所译,上海:上海科学技术出版社,1963:361—387
- 6 杨汉碧. 西藏马先蒿植物及其来源与演化的探讨. 植物分类学报,1982;20(1):23—32
- 7 钟补求. 中国植物志(第六十八卷). 北京:科学出版社,1963
- 8 钟补求. 马先蒿属的一个新系统. 植物分类学报,1965; 4(2—4):71—147—I. c., 5(1):19—73, 5(4):205—278—1961;I. c., 9(3—4):230—274
- 9 路易斯 W H 主编. 多倍体在植物和动物中的地位(鲍文奎,李显文,孙勇如等译校). 贵阳:贵州人民出版社,1984
- 10 Arano H. Cytological studies in subfamily *Carduoideae* (*Compositae*) of Japon. IX. Bot. Mag. (Tokyo), 1963; 76:32—39
- 11 Kuo S R *et al.* Karyotype analysis of some formosa gymnosperms. Taiwan, 1972; 17(1):66—80
- 12 Levan A, Fredga K, Sandberg A A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 1964; 52: 201—220

- 13 Tutin T G, Heywood V H. *Flora Eurpaea*(1981). Reprinted, 1972,3:271—276
- 14 Stebbins G L. *Chromosome Evolution in High Plante*. Edward Arnold. Lit. London, 1971
- 15 Жукова Л Г. Число хромосом у Некоторых видов растений Севростока СССР-Бот. Журн. ,СССР. ,1966; 52(7):983—987

### 图版说明

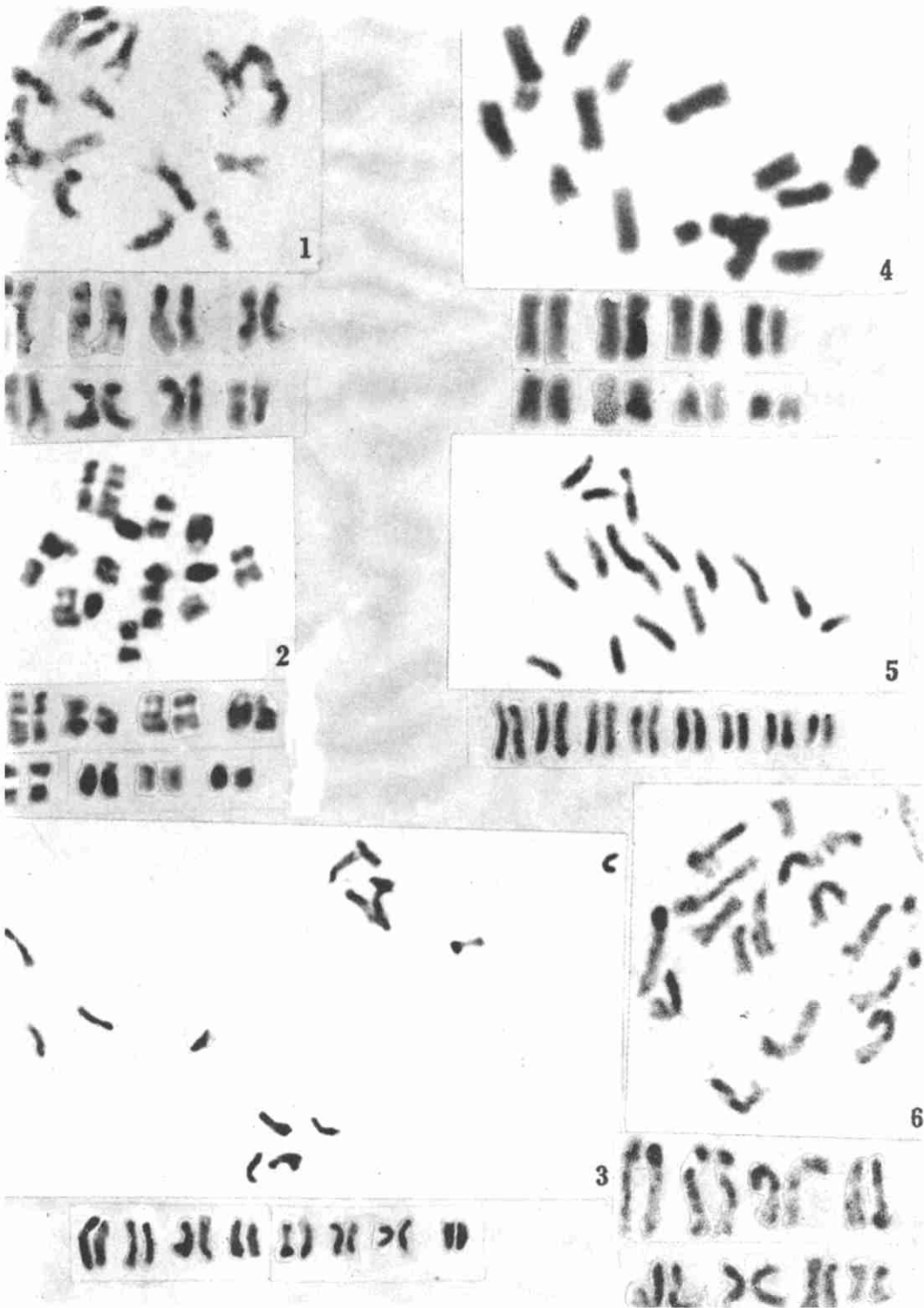
1. 绵穗马先蒿。2. 青海马先蒿。3. 华马先蒿。4. 粗野马先蒿。5. 甘肃马先蒿。6. 藓生马先蒿。

### Explanation of Plate

- Fig. 1. *P. pilostachya* Maxim. , Fig. 2. *P. przewalskii* Maxim. , Fig. 3. *P. oederi* Vahl. var. *sinensis* (Maxim. )Hurus. Fig. 4. *P. rudis* Maxim. , Fig. 5. *P. kansuensis* Maxim. subsp. *kansuensis*, Fig. 6. *P. muscicola* Maxim.

www.cnki.net





See explanation at the end of text