

喉毛花属(龙胆科)植物的染色体特征及其系统学意义*

刘建全 何廷农

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘 要

本文报道了喉毛花属(*Comastoma* (Wettst.) Toyokuni) 7种 14居群的染色体数目和部分居群的核型特征。喉毛花属的染色体基数可能为 $X=9$, 在属内和居群间主要存在非整倍性和核型不对称性的变异。该属的染色体进化与各种类的形态特征及地理分布有较大的相关性。根据染色体资料, 还讨论了该属的系统位置和分类等级。

关键词: 喉毛花属; 染色体; 进化与系统学

喉毛花属(*Comastoma* (Wettst.) Toyokuni)是龙胆科龙胆族的一个小属, 约有10余种, 主要分布于我国的高山地区(Ho和Liu, 1990; 何廷农, 1988)。喉毛花属的系统位置和分类等级仍未解决。Toyokuni (1961)首次将该群植物从广义假龙胆属(*Gentianella* Monch. s.l.)中分出并提升为属, 并在后来的研究(Toyokuni, 1963)中认为它与肋柱花属(*Lomatogonium* L.)近缘。Ho和Liu (1990)、Holub (1967)及何廷农(1988)支持该属的成立, 但仍认为它与狭义假龙胆属(*Gentianella* s.s.)近缘。Massias等(1982)和Smith (1977)认为这一群植物与狭义假龙胆属的关系过于密切, 不应单立为属。我们对该属代表种的胚胎学研究表明, 该属应予独立, 且与假龙胆属的关系较为密切(刘建全、何廷农, 1996a, 1996b)。Yuan和Philippe (1995)的分子系统学研究结果却支持它与肋柱花属近缘。

染色体基数在确定一个属的系统位置和分类等级方面具有重要的系统学价值(Stebbins, 1980)。喉毛花属的染色体基数却争议较大。广布于欧洲的*C. tenellum*被广泛地进行了染色体数目计数, 为 $X=5$ (Krogulevich, 1978; Love和Love, 1975; Johanson和Packer 1968; Zhukova, 1966; Love, 1953; Kanben, 1950; Favarger, 1949); 根据该种的染色体数目, Love和Love (1975)及Love (1953)进而提出喉毛花属的染色体基数为 $X=5$ 。然而, Yuan和Kupfer (1993)及Krogulevich (1978)对中国及亚洲北部产

* 中国科学院重点项目资助课题(KZ952-S1-123)。

的种类进行染色体研究时却发现了 $X=9、8、6$ 的种类或居群。喉毛花属的染色体基数究竟是多少？属内不同染色体数目之间的进化关系如何？它们是否具有一定的系统学价值？

针对如上问题,本文研究了我国产喉毛花属 7 种 14 个居群的染色体数目和部分居群的核型特征,并总结了前人的研究结果,试图对这些问题进行初步的讨论。此外,喉毛花属主要分布于横断山及其邻近的青藏高原地区,探讨该属的染色体进化机制对于今后进一步研究横断山和青藏高原地区植物物种形成、植物多样性的演变历史均具有重要的意义。

材料与方法

材料来源见表 1。凭证标本存于中国科学院西北高原生物研究所标本馆。

表 1 喉毛花属植物的染色体数目及产地

Table 1 Chromosome numbers and localities of *Comastoma*

Taxon	Chrom. Number	Locality	Voucher Specimen* or References
<i>C. arrectum</i>	2n=18	Deqin, Yunnan, Alt. 3900m 云南,德钦,海拔 3900 米	Liu Jianquan 169*
<i>C. beesianum</i>	2n=18	Lijiang, Yunnan, Alt. 2800m 云南,丽江,海拔 2800 米	Liu Jianquan 202*
<i>C. chiuchense</i>	2n=20	Maqin, Qinghai, Alt. 4450m 青海,玛沁,海拔 4450 米	H. B. G. 478*
<i>C. falcatum</i>	2n=18	Huangzhong, Qinghai, Alt. 4000m 青海,湟中,海拔 4000 米	Liu Jianquan 7*
	2n=ca. 28	Siberia, Russia	Krogulevich, 1978
<i>C. pedunculatum</i>	2n=16	Mengyuan, Qinghai, Alt. 3500m 青海,门源,海拔 3500 米	Liu Jianquan 92008*
	N=8	Dari, Qinghai, Alt. 4400m 青海,达日,海拔 4400 米	H. B. G. 1290*
<i>C. polycladum</i>	2n=16	Gangcha, Qinghai, Alt. 3500m 青海,刚察,海拔 3500 米 Xiahe, Gansu, Alt. 3850m 甘肃,夏河,海拔 3850 米	Deng Deshan No Num Yuan & Kupfer, 1993
<i>C. pulmonarium</i>	2n=18	Mengyuan, Qinghai, Alt. 3200m 青海,门源,海拔 3200 米	Liu Jianquan 92001*
	2n=18	Maqin, Qinghai, Alt. 4000m 青海,玛沁,海拔 4000 米	H. B. G. 1181*
	2n=18	Dari, Qinghai, Alt. 4200m 青海,达日,海拔 4200 米	H. B. G. 1311*
	2n=18	Huangzhong, Qinghai, Alt. 4000m 青海,湟中,海拔 4000 米	Liu Jianquan 15*
	2n=18	Gande, Qinghai, Alt. 4000m 青海,甘德,海拔 4000 米	H. B. G. 1027*

Taxon	Chrom. Number	Locality	Voucher Specimen* or References
	N=9	Maqin, Qinghai, Alt. 3600m 青海,玛沁,海拔 3600 米	H. B. G. 566*
	2n=18	Luqu, Gansu 甘肃,碌曲	Yuan & Kupfer, 1993
	2n=18	Hezhuo, Gansu 甘肃,合作	Yuan & Kupfer, 1993
	2n=ca. 12	Siberia, Russia	Krogulevich, 1978
<i>C. traillianum</i>	2n=18	Zhongdian, Yunnan, Alt. 3382m 云南,中甸,海拔 3382 米	Liu Jianquan 182*
<i>C. tenellum</i>	2n=10	Mt. Alp.	Favarger, 1949
	2n=10	Norwegian	Knaben, 1950
	2n=10	Iceland	Love, 1953
	2n=10	Spanish	Love & Love, 1975
	2n=10	W Chukehi	Zhukova, 1966
	2n=10	Poland	Skalinska et al., 1968
	2n=10	Alaska	Johnson & Packer, 1968
	2n=ca. 10	Siberia, Russia	Krogulevich, 1978
<i>C. nanum</i>	2n=ca. 30	Mt. Alp.	Love & Love, 1986

* indicating the present research materials and voucher specimen; Chrom. = Chromosome.

由于喉毛花植物种子从硕果中散落时,胚及种子尚未成熟(刘建全、何廷农,1996a),种子萌发取根尖较为困难,该属多为一年生植物,根尖较细,野外及引种取根均不理想。因而,我们采用幼胚及花药观察染色体数目及核型特征。具体的前处理、染色及处理过程,作者已做了详细的介绍(刘建全,1996c),在此不再赘述。核形类型根据 Stebbins (1971)和 Leavn 等(1964)的标准。

观察结果

1. 染色体数目

对喉毛花属 8 种 14 个居群染色体数目的研究详见表 1。其中 5 个种(*C. arrectum*、*C. beesianum*、*C. chiuchiense*、*C. pedunculatum* 和 *C. traillianum*)的染色体数目为首次报道。镰萼喉毛花(*C. falcatum*)的染色体数目 $2n=18$,与 Krogulevich (1978)的报道 $2n=ca. 12$ 不同。 $X=10$ ($2n=20$)是喉毛花属中的新基数。

2. 核形特征

所研究各种及居群的核型与染色体相对长度组成见表 2。所有种的核型均为首次报道。从研究的种类和居群来看,种间和居群间存在核型的变异。核型为 2B、2C 和 3C 型,其中 2C 和 3C 型是目前龙胆科所发现的最为不对称的核型。从核型图和核型相对公式上可发现喉毛花属的一些种类具有小型染色体,这也是核型不对称性的一种表现(洪德元,1990),核型中出现小型染色体也属龙胆科首次报道。

表 2 喉毛花属植物的核型及相对长度公式

Table 2 Chromosome karyotypes and localities of *Comastoma*

Taxon	Population	Type	Karyotype and Size Formula
<i>C. arrectum</i>	Liu Jianquan 169	2B	$2n = 18 = 8m + 4sm + 6st = 16M + 2S$
<i>C. beesianum</i>	Liu Jianquan 202	2B	$2n = 18 = 14m + 2sm + 2st = 4L + 10M + 4S$
<i>C. chiuchiense</i>	H. B. G. 478	2C	$2n = 20 = 10m + 4sm + 6st = 8L + 6M + 6S$
<i>C. falcatum</i>	Liu Jianquan 7	2C	$2n = 18 = 12m + 2sm + 4st = 4L + 8M + 6S$
<i>C. pedunculatum</i>	Liu Jianquan 92008	2C	$2n = 16 = 6m + 2sm + 8st = 10L + 2M + 4S$
<i>C. polycladum</i>	Deng Deshan No Num	2C	$2n = 16 = 6m + 2sm + 8st = 10L + 2M + 4S$
<i>C. pulmonarium</i>	Liu Jianquan 92001	3C	$2n = 18 = 6m + 2sm + 10st = 10L + 2M + 6S$
	H. B. G. 1181	2C	$2n = 18 = 10m + 8st = 8L + 4M + 6S$
	H. B. G. 1311	3C	$2n = 18 = 6m + 2sm + 10st = 6L + 6M + 6S$
	Liu Jianquan 15	2C	$2n = 18 = 10m + 8st = 6L + 6M + 6S$
<i>C. traillianum</i>	H. B. G. 1027	3C	$2n = 18 = 6m + 2sm + 10st = 8L + 2M + 6S$
	Liu Jianquan 182	2B	$2n = 18 = 8m + 4sm + 6st = 18M$

讨 论

1. 喉毛花属的染色体基数

Love 和 Love (1975) 认为喉毛花属的染色体基数为 $X = 5$ 。从 Yuan 和 Kupfer (1993) 和我们这里研究的材料来看, 喉毛花属的染色体数目变异较大, 从 $X = 5$ 至 $X = 10$ 。因而, 喉毛花属的染色体基数需要结合新的材料进行重新判断。我们确定喉毛花属的染色体基数主要基于如下 3 条原则: ①核型由对称向不对称演化的原则, 因为在被子植物中普遍存在核型从对称向不对称演化的趋势(洪德元, 1990; Stebbins, 1971)。②性状相关性原则, 由于在被子植物各性状之间的演化存在相关性(路安民, 1985), 在某一性状演化程度较高的类群也在其他性状方面具有较高的演化状态。③地理分布递进原则, 植物类群从其起源中心向四周分布、扩散和迁移的过程中往往伴随着各性状的进化递进(王荷生, 1992)。

根据如上原则, 并结合喉毛花属植物的核型、形态性状演化、地理分布和亲缘群比较, 我们认为 $X = 9$ 可能是喉毛花属的原始染色体基数, 而 $X = 10, 8, 7, 6, 5$ 是衍生。因为: ①从表 2 可看出, 具有较原始核型(2B)的类群的染色体基数均为 $X = 9$; ②从形态特征上, *C. chiuchiense*、*C. pedunculatum*、*C. polycladum* 和 *C. tenellum* 等都是比较进化的种类, 而他们的染色体偏离 $X = 9$ 。③喉毛花属的地理分布中心及其起源中心可能都是在横断山区, 特别是云南的康滇古陆; 从表 1 各种的染色体数目和采样地点可发现, 离这一地区越远, 核型越不对称, 染色体基数偏离 $X = 9$ 的种类和居群越多, 染色体基数最低的 $X = 5$ 分布在最远的欧洲, 同一种(*C. pulmonarium*)的染色体数目变异分布也是如此: 离这一地区较近的居群(如青海的 6 个居群)具有 $X = 9$ 的基数, 较远的居群(如 Siberia)染色体基数则下降到 $X = 6$ 。

2. 喉毛花属的染色体进化机制及细胞地理学

喉毛花属植物的染色体进化途径主要有两条:一是通过非整倍性途径。二是核型不对称性增强。在非整倍性途径中,原始染色体基数 $X=9$,一方面通过非整倍性上升演化至 $X=10$ (*C. chiuchiense*),非整倍性上升的演化机制可能是由于细胞分裂过程中染色体落后而在正常的染色体的染色体组分中插入一对染色体而形成四体型所形成的,因为 *C. chiuchiense* 的核型中无端着丝粒和 T 型染色体,罗伯逊断裂造成染色体数目增加的可能性较小(洪德元,1990)。另一条非整倍性途径是通过原始染色体基数 $X=9$ 非整倍性下降演化至 $X=8$ (*C. pedunculatum* 和 *C. polycladum*),再至 $X=5$ (*C. tenellum*);比较 $X=9$ 和 $X=8$ 各种和居群的核型,未发现 $X=8$ 种类的核型有融合的迹象,因而我们推测非整倍性染色体数目下降的机制可能为不等的交互易位,造成一对染色体丢失和染色体基数的下降(洪德元,1990)。

在染色体核型演化过程中,2B 是最为对称的核型,然后通过它演化至 2C 再至 3C,在这一演化过程中,最为明显的特征是小型染色体增多。种内居群间同样存在核型分化。*C. pulmonarium* 青海 5 居群中有两种核型:2C 和 3C 型,二者之间的差别主要是第一对染色体为中部着丝点或为亚端着丝点染色体(表 2 和图版 2:15,23~26)。

喉毛花属的分布中心在横断山地区,这里分布的种类约占本属全部种类的 80%,既有原始的类群亦有较进化的类群,并有可能是该属的起源中心。从表 1 和表 2 可看出,分布在这一地区的种类均具有原始的染色体基数($X=9$)和较原始的核型(2B),离开这一地区,特别是在青藏高原地区,染色体基数开始非整倍性变化,核型演化为 2C 和 3C 型。喉毛花属的染色体进化过程不仅与其形态特征的变异紧密相关,同时也与其地理分布有较强的联系。它的这一起源和物种分化与迁移散布较为形象的说明了一些青藏高原植物的来源和演化过程。

3. 喉毛花属染色体性状的分类学意义

C. chiuchiense 是我们最近发表的新种(Ho 等,1996),它与 *C. falcatum* 在习性、分枝方式和花冠形态等性状方面近缘,但前者花萼长为花冠的 $1/3 \sim 1/2$,花冠裂片直立,近半圆形或宽矩形,花药蓝色。而后者花萼长为花冠的 $1/2$,裂片反折,花冠裂片开展,矩圆形,花药黄色。在核型上(图版 2:17~18),二者也较为接近,如均有 3 对小型中部着丝点等。但是 *C. chiuchiense* 比 *C. falcatum* 多一对中部着丝点染色体,染色体数目为 $2n=20$ 。染色体证据支持 *C. chiuchiense* 新种的成立,并与 *C. falcatum* 近缘的观点。

C. arrectum 和 *C. beesianum* 均归并在 *C. traillianum* 中(何廷农,1988)。*C. arrectum* 与 *C. traillianum* 的核型较为相似(图版 2:20~21),远小于一些种类(*C. pulmonarium*)居群内核型的变异,野外观察也发现这两种植物的外部形态特征相当连续。因此染色体研究结果支持该种合并到 *C. traillianum* 中。野外观察发现 *C. beesianum* 的花萼裂片和叶均具有细密锯齿,花萼裂片强烈不等大,明显不同于 *C. traillianum* 及有关类群,是一独立的好种。染色体研究也发现该种的核型与 *C. traillianum* 存在较大的区别(图版 2:19~21)。因而,我们建议恢复 *C. beesianum* 的种一级分类等级。

4. 喉毛花属的系统位置

根据本文大量的研究种类及居群,我们推测喉毛花属的染色体基数可能为 $X=9$, 因而 Love 和 Love (1975) 及 Love (1953) 认为喉毛花属的染色体基数为 $X=5$ 可能是错误的。Toyokuni (1963) 认为喉毛花属与肋柱花属近缘, 主要是依据二者的染色体基数均为 $X=5$ 。Love (1953) 认为肋柱花属的染色体基数 $X=5$ 也可能是错误的, 该属的染色体基数可能应为 $X=8$ (Yuan 和 Kupfer, 1993), 因此染色体基数不支持喉毛花属与肋柱花属近缘。而假龙胆属的染色体基数可能为 $X=9$ (Weaver, 1979), 表明喉毛花属与之可能有更近的亲缘关系。这与花冠形态、腺体类型及胚胎学特征上的研究结果是一致的 (刘建全、何廷农, 1996)。但是, 分子系统学研究结果支持喉毛花属与肋柱花属近缘 (Yuan 和 Kupfer, 1995)。喉毛花属的系统位置还需进一步研究。

参 考 文 献

- 王荷生, 1992. 植物区系地理. 北京: 科学出版社.
- 刘建全, 何廷农, 1996a. 喉毛花属的胚胎学研究. 植物分类学报, 34(6): 577~585.
- 刘建全, 何廷农, 1996b. 黑边假龙胆的胚胎学研究. 云南植物研究, 18(2): 151~157.
- 刘建全, 1996c. 盐酸-醋酸-酒精洋红在植物染色体制片中的应用. 植物学通报, 13(2): 63~66.
- 何廷农, 1988. 中国植物志(第 62 卷). 北京: 科学出版社.
- 洪德元, 1990. 植物细胞分类学. 北京: 科学出版社.
- 路安民, 1985. 被子植物系统学的方法论. 植物学通报, 3(3): 21~28.
- Favarger C, 1949. Contribution a petude caryologique des Gentianaceae I. Bull Soc Bot Suisse, 59: 244~257.
- Ho T N, Liu S W, 1990. The infrageneric classification of *Gentiana* (Gentianaceae). Bull Brit Mus (Nat Hist) Bot, 20: 169~192.
- Holub J, 1967. Neue namen innerhalb der gattungen *Gentianella* Moench, *Gentianopsis* Ma und *Comastoma* (Wettst.) Toyokuni. Folia Geobot Phytotax, 2: 118~120.
- Knaben N, 1950. Chromosome number of Scandinavian arctic-alpine plant species. I. Blyttia, 8: 129~155.
- Krogulevich R E, 1978. Karyologicheskij analiz vidov flora vostochnogo Sajana. V. Flora Pribajkalja. pp. 19~48. Nanka, Novosibirsk.
- Kuo S R, 1972. Karyotype analysis of some Formosan Gymnosperms. Taiwania, 17(1): 66~80.
- Johnson A W, Packer J G, 1968. Chromosome numbers in the flora of Ogotruk Creek, N W Alaska Bot Not, 121: 403~456.
- Love A, Love D, 1975. The Spanish gentians. Anales Inst Bot Cavanilles, 32(2): 221~232.
- Love D, 1953. Cytotaxonomical remarks on the Gentianaceae. Hereditas, 39: 225~235.
- Massias M, Carbonnier J, Molho D, 1982. Chemotaxonomy of *Gentianopsis*: xanthones, cglycosylflavonoids and carbohydrates. Biochem Syst Ecol, 10(4): 319~328.
- Stebbins G L, 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold Ltd.
- Toyokuni H, 1953. Conspectus Gentianacearum Japonicarum. Jour Fac Sci Hokkaido Univ Ser V, 7(4): 137~259.
- Yuan Y M & Kupfer P, 1993. Karyological studies on *Gentiana* sect. *Frigida* s. l. and sect. *Stenogyne* (Gentianaceae) from China. Bull Soc Neuchatel Sci Nat, 116(2) 65~78.
- Yuan Y M & Kupfer P, 1995. Molecular phylogenetics of the subtrib Gentianinae (Gentianaceae) inferred from the sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. Pl Syst Evol, 196: 207~226.

CHROMOSOMAL CHARACTERISTICS OF COMASTOMA (GENTIANACEAE) AND THEIR SYSTEMATIC SIGNIFICANCE

Liu Jianquan He Tingnong

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

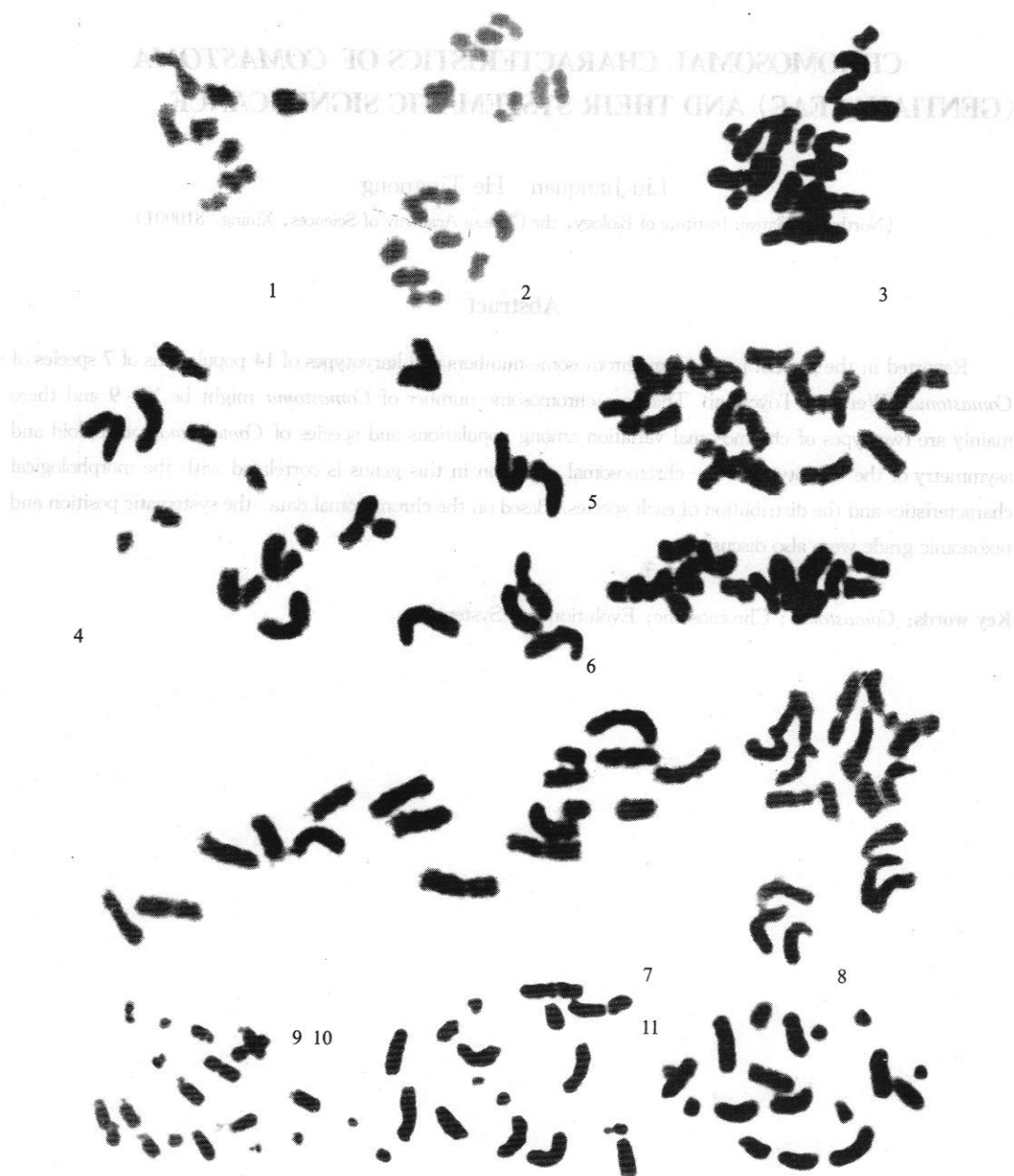
Abstract

Reported in the present paper were chromosome numbers and karyotypes of 14 populations of 7 species of *Comastoma* (Wettst.) Toyokuni. The base chromosome number of *Comastoma* might be $X=9$ and there mainly are two types of chromosomal variation among populations and species of *Comastoma*: aneuploid and asymmetry of the karyotypes. The chromosomal evolution in this genus is correlated with the morphological characteristics and the distribution of each species. Based on the chromosomal data, the systematic position and taxonomic grade were also discussed.

Key words: *Comastoma*; Chromosome; Evolution and Systematics

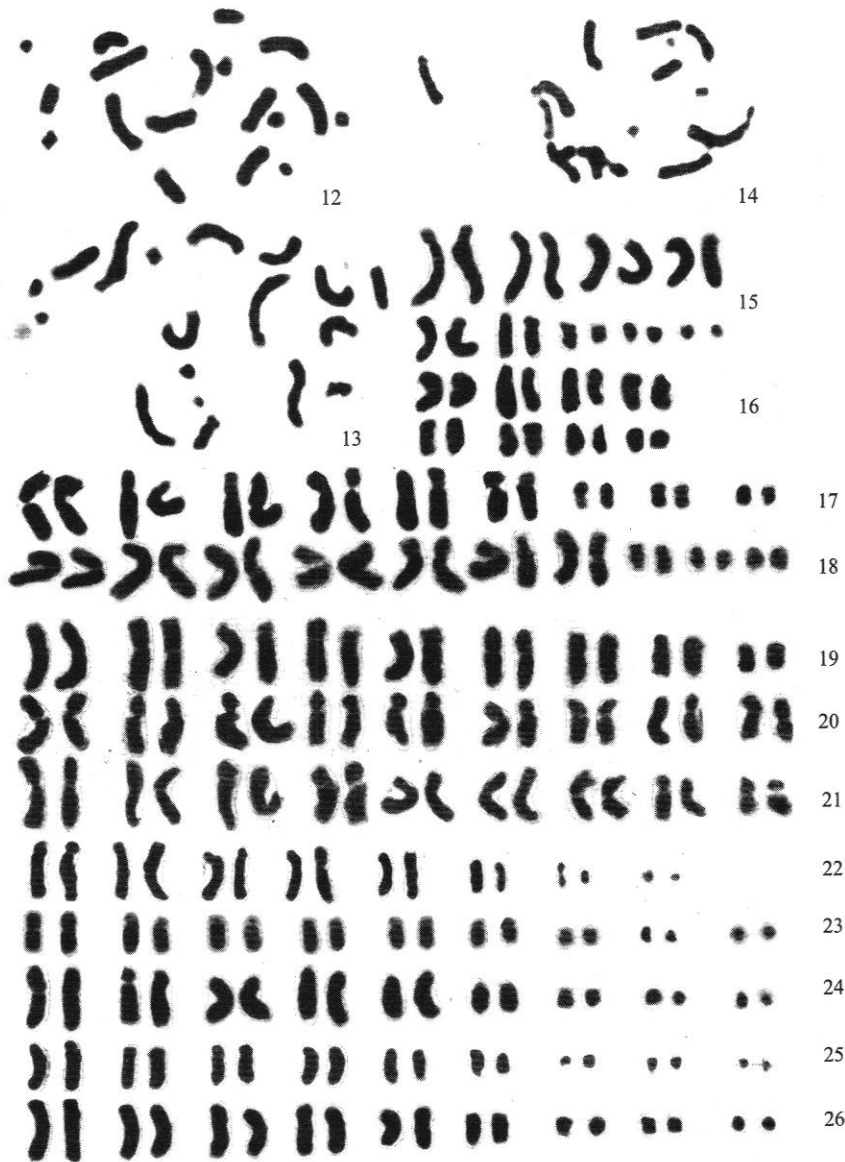
1. 棘手花 (H. B. G. 266); 2. 长筒棘手花 (H. B. G. 1290); 3. 偏基棘手花 (刘建全 71); 4. *C. chinensis* (H. B. G. 478); 5. *C. chinensis* (刘建全 169); 6. 宽叶棘手花 (刘建全 169); 7. *C. chinensis* (刘建全 302); 8. 高林棘手花 (刘建全 182); 9. 棘手花 (刘建全 12); 10. 棘手花 (H. B. G. 1181); 11. 棘手花 (H. B. G. 1027)

1. *C. polyanthum* (H. B. G. 266); 2. *C. polyanthum* (H. B. G. 1290); 3. *C. polyanthum* (刘建全 71); 4. *C. chinensis* (H. B. G. 478); 5. *C. chinensis* (刘建全 169); 6. *C. chinensis* (刘建全 169); 7. *C. chinensis* (刘建全 302); 8. *C. chinensis* (刘建全 182); 9. *C. chinensis* (刘建全 12); 10. *C. polyanthum* (H. B. G. 1181); 11. *C. polyanthum* (H. B. G. 1027)



1. 喉毛花, n=9 (H. B. G. 566); 2. 长梗喉毛花, n=8 (H. B. G. 1290); 3. 镰萼喉毛花 (刘建全 7); 4. *C. chiushiense* (H. B. G. 478); 5. *C. arrectum* (刘建全 169); 6. 皱边喉毛花 (邓德山, 无号); 7. *C. beesianum* (刘建全 202); 8. 高杯喉毛花 (刘建全 182); 9. 喉毛花 (刘建全 15); 10. 喉毛花 (H. B. G. 1181); 11. 喉毛花 (H. B. G. 1027)

1. *C. pulmonarium*, n=9 (H. B. G. 566); 2. *C. pedunculatum*, n=8 (H. B. G. 1290); 3. *C. falcatum* (Liu Jianquan 7); 4. *C. chiushiense* (H. B. G. 478); 5. *C. arrectum* (Liu Jianquan 169); 6. *C. polystachyum* (Deng Deshan No num); 7. *C. beesianum* (Liu Jianquan 202); 8. *C. traillianum* (Liu Jianquan 182); 9. *C. pulmonarium* (Liu Jianquan 15); 10. *C. pulmonarium* (H. B. G. 1181); 11. *C. pulmonarium* (H. B. G. 1027)



12. 喉毛花 (H. B. G. 1311); 13. 喉毛花 (刘建全 92001); 14. 长梗喉毛花 (刘建全 92008); 15. 喉毛花 (刘建全 92001); 16. 皱边喉毛花 (邓德山, 无号); 17. 镰萼喉毛花 (刘建全 7); 18. *C. chiushiense* (H. B. G. 478); 19. *C. beesianum* (Liu Jianquan 202); 20. *C. arrectum* (Liu Jianquan 169); 21. 高杯喉毛花 (刘建全 182); 22. 长梗喉毛花 (刘建全 92008); 23. 喉毛花 (刘建全 15); 24. 喉毛花 (H. B. G. 1181); 25. 喉毛花 (H. B. G. 1027); 26. 喉毛花 (H. B. G. 1311)

12. *C. pulmonarium* (H. B. G. 1311); 13. *C. pulmonarium* (Liu Jianquan 92001); 14. *C. pedunculatum* (Liu Jianquan 92008); 15. *C. pulmonarium* (Liu Jianquan 92001); 16. *C. polycladum* (Deng Deshan No num); 17. *C. falcatum* (Liu Jianquan 7); 18. *C. chiushiense* (H. B. G. 478); 19. *C. beesianum* (Liu Jianquan 202); 20. *C. arrectum* (Liu Jianquan 169); 21. *C. traillianum* (Liu Jianquan 182); 22. *C. pedunculatum* (Liu Jianquan 92008); 23. *C. pulmonarium* (Liu Jianquan 15); 24. *C. pulmonarium* (H. B. G. 1181); 25. *C. pulmonarium* (H. B. G. 1027); 26. *C. pulmonarium* (H. B. G. 1311)