

## 华福花属是五福花科中最进化的类群吗\*

卢学峰 何廷农 刘建全

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

### 摘 要

华福花属是五福花科的一个单型属,是青海省唯一的特有属,目前仅在玉树和囊谦两县发现了五个居群,个体数量非常稀少。本文首次报道了华福花属的核型。华福花的体细胞有丝分裂间期核和前期染色体形态分别为浓密分散型和连续型,染色体数目为 $2n=36$ ,中期染色体长度范围为 $2.85\mu\text{m}\sim 8.21\mu\text{m}$ ,介于四福花和五福花之间,其核型公式为 $2n=36=16m+4sm+4st+12t=6L+12M_2+10M_1+8S$ ,无随体。结合五福花科现有以及近缘类群的染色体核型,五福花科现有3属具有非常相似的间期核和中期染色体形态特征,在核型学特征上的分化并不明显,但染色体大小随倍性升高而变小,表现出明显的演化趋势;同时表明五福花科是一个非常自然的单系类群,来自一个共同的祖先,华福花在青藏高原的快速隆升过程中,其核型和染色体基数未得到明显分化,保持了较为原始的核型特征和五福花科最低的倍性。结合华福花的地理分布和孢粉学特征,作为五福花科中最进化的类群是值得怀疑的,东方五福花应是五福花科中最进化的类群。

关键词: 五福花科; 华福花; 核型

华福花属(*Sinadoxa* Z. Y. Wu 等)是吴征镒先生等(1981)建立的新单型属,仅1种——华福花(*S. corydalifolia* Z. Y. Wu, Z. L. Wu 和 R. F. Huang)。目前,根据已有的标本及近几年的野外采集,仅发现五个居群,局限分布于青海省的玉树和囊谦两县(图1),生于石灰岩基质的河谷阴湿山洞内、流水边以及高山倒石堆的石缝下。每个居群的个体数量均很少。由于在受到人为干扰或环境变化影响,居群扰动较大,可以说是高原上濒临绝灭境地的濒危种类之一,是亟待保护的山地物种。

1995年6~7月间,作者曾陪同中美联合考察队(美国哈佛大学标本馆和中科院植物研究所、中国科学院西北高原生物研究所),考察了青海省玉树地区,采到其中一个居群(囊谦县香达镇石峡小龙沟,海拔约4300m,生于河谷阴湿山洞内、流水边)。其后在1996

\* 本文承刘尚武研究员提出修改意见,谨此致谢!

中国科学院重大项目——生物区系特别支持项目和中国科学院西北高原生物研究所2001年所长基金支持项目资助。

年7~8月的中美英联合考察青海南部植物中,又采到另一个居群(玉树县巴塘乡喀拉山口,海拔4500~4700m,生于高山倒石堆的石缝下,新发现居群)。

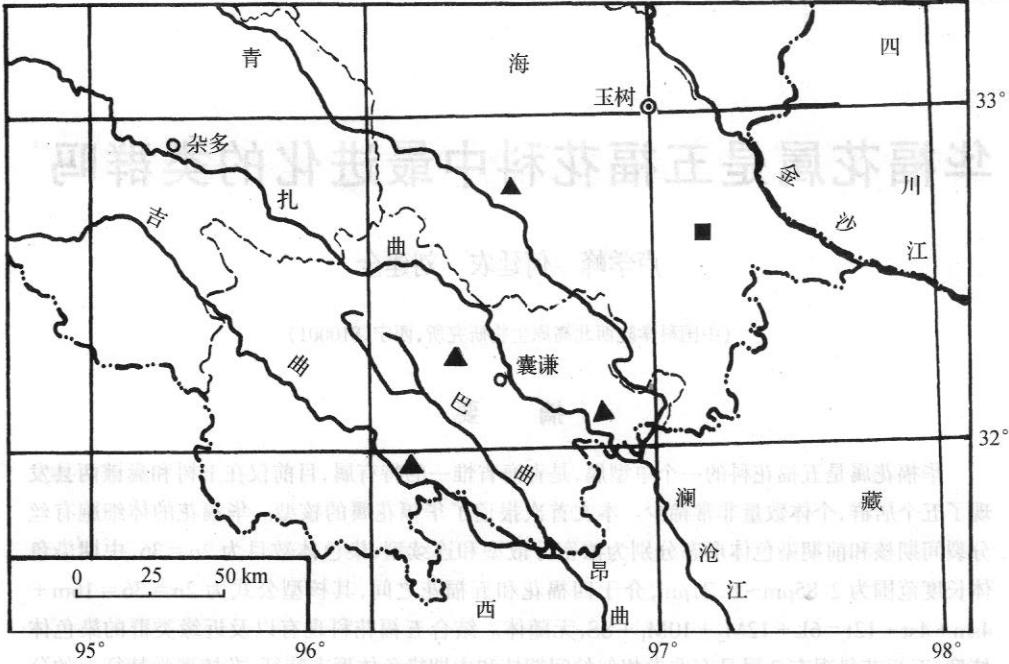


图1 华福花现代分布

■新发现居群。▲标本记录居群。

Fig. 1 The modern distribution of *Sinadoxa corydalifolia*

■ New record population. ▲ Former record populations in specimen

五福花科现有3属4种(梁汉兴等,1995),其中华福花和四福花(*Tetradoxa*)2属为单型属,均为我国特有属。四福花属植物局限分布于四川省峨眉山及雅安地区,海拔约2300m的林中荫湿处,染色体数目及核型公式为 $2n=36=6m+14sm+4st+12t$ (梁汉兴,1986)。五福花属(*Adoxa*)含东方五福花(*A. orientalis* Nepomn.)和五福花(*A. moschatellina* Linn.)2种。东方五福花局限分布于俄罗斯远东地区和我国大兴安岭地区的林中荫湿处,染色体数目及核型公式为 $2n=108=32m+24sm+20st+32t$ (梁汉兴,1993a, b),具有目前五福花科最高的染色体数目。五福花是五福花科中分布最广的类群,广泛分布于北温带地区,我国华北至西北、西南部分地区、喜马拉雅东部及欧洲南部有一些岛状分布区,其染色体数目已有多次报道,具有不同的数目, $2n=36, 45, 54$ (刘建全等,1998~1999;梁汉兴等,1993a; Löve A. 和 D. Löve, 1982; Walters, 1976; Noguchi等, 1974; Lepper, 1970; Jonson 和 Packer, 1968; Packer, 1968; Zhukova, 1967; Sokolovskaja, 1966; Kurasawa等, 1960; Hara, 1956等等)。已有 $2n=36, 54$ 两个居群进行过核型分析,其中青海省东部的两个 $2n=36$ 居群的核型公式为 $2n=36=12m+8sm+4st+12t(T)$ ,无随体(刘建全等,1998~1999);日本北部的 $2n=54$ 居群的核型公式为 $2n=54=18m+9sm+9st+21t(T)$ ,有多条染色体具随体(Noguchi et al., 1974); $2n=45$ 居群还未见核型报道。

华福花属自建立以来,因其高度简化的形态学和解剖学特征,被认为是五福花科中最进化的类群(吴征镒等,1982;王为义等,1987;梁汉兴,1986;梁汉兴等,1993a, b; 梁汉兴等 1995),但因缺乏染色体方面证据,其系统位置以及五福花科属间演化关系的推断存在偏差。因为染色体资料“在揭示物种起源方面起着不可磨灭的作用(洪德元,1992)。本文通过对采自青海玉树和囊谦的华福花两个居群染色体的研究,确定华福花的染色体数目为  $2n=36$ ,首次分析了华福花的核型,并通过与五福花属及四福花的核型数据进行比较,结合五福花科现有以及近缘类群的细胞学资料,以期探讨华福花在五福花科中的系统地位以及五福花科属间染色体核型分异。

## 材料和方法

华福花细胞学材料采自青海省玉树县巴塘乡喀拉山口(凭证标本:H. B. G. 2194)和囊谦县香达镇石狭小龙沟(凭证标本:L. B. D. 131)。凭证标本分别保存于中国科学院西北高原生物研究所标本馆(HNWP)、美国哈佛标本馆(GH)、美国加利福尼亚州科学院标本馆(CAS)及英国皇家爱丁堡植物园标本馆(E)。

野外采集的根尖预处理、固定、压片、染色、染色体制片等步骤依前文(卢学峰,1995),略有改动。核型分析按 Levan 等(1964)的标准,染色体数目观察统计了两个居群的 23 个细胞,核型统计 8 个细胞的染色体数据,取平均值,并根据基本染色体组相对长度和着丝点位置组合配对,按长度排序。染色体相对长度系数按 Kuo 等(1972)的方法,核型不对称系数  $As.K\%$  用 Hiao(1963)的方法计算,染色体臂内不对称系数  $A_1$  及臂间不对称系数  $A_2$  应用 Romero Zarco(1986)的方法。

## 观察结果

华福花体细胞有丝分裂前期和间期核染色体分别为浓密分散型和连续中间型,与东方五福花和五福花的前期及间期核染色体形态极为相近(梁汉兴,1993b;刘建全等,1998~1999)。

华福花两个居群的体细胞染色体数目为  $2n=36$ 。染色体长度表现为一渐变系列,不具二型性。核型公式为  $2n=36=16m+4sm+4st+12t(T)$ ,即具有 8 对中部着丝粒染色体,2 对近中部着丝粒染色体,2 对近端部着丝粒染色体,6 对端部或正端部着丝粒染色体,不具随体(图 2)。染色体相对长度组成为  $2n=36=6L+12M_2+10M_1+8S$ ,即 3 对长染色体,6 对中长染色体,5 对中短染色体和 4 对短染色体。染色体组总长度为  $87.9\mu\text{m}$ ,长度范围在  $2.85\sim 8.21\mu\text{m}$  之间,最长染色体和最短染色体之比为 2.88,臂比(长臂与短臂之比)范围在  $1.09\sim \infty$  之间,臂比大于 2 的染色体占整个染色体组的比例为 0.56,按照 Stebbins(1971)的核型分类标准为 3B 型,与四福花、五福花属的核型类型相同(梁汉兴,1986,1993b;刘建全等,1998~1999)。核型不对称系数  $As.K\%=73.75\%$ ,染色体臂内不对称系数  $A_1=0.61$ ,臂间不对称系数  $A_2=0.32$ 。华福花核型数据见表 1。

M	1	70.1	85.11	98.2	21.2 = 21.2 + 0	0.45 = 4.5 + 0.0
M	1	70.1	∞	98.2	21.2 = 21.2 + 0	0.45 = 4.5 + 0.0

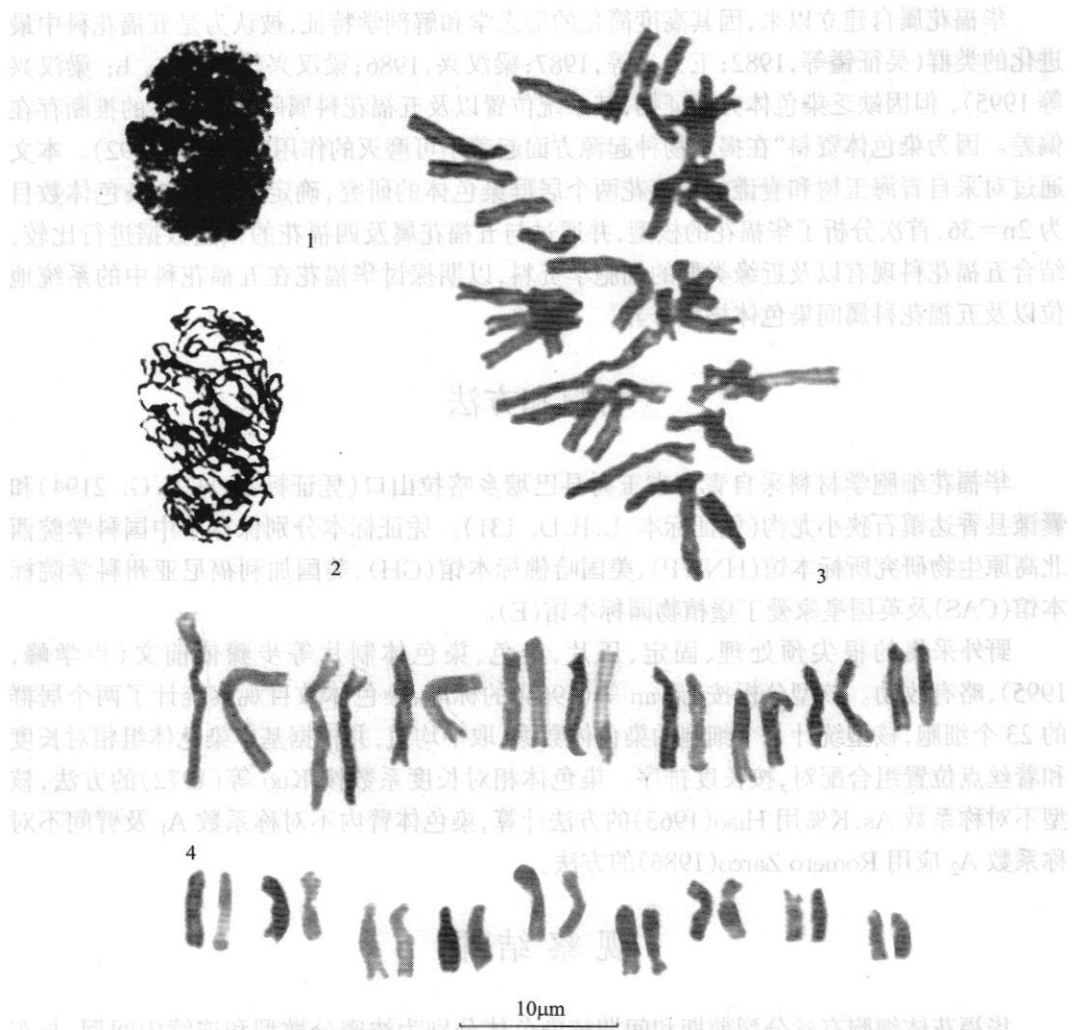


图2 华福花体细胞核形态和核型图

1. 间期核; 2. 前期; 3. 中期染色体; 4. 核型

Fig. 2 Microphotograph of somatic chromosome and karyogram of *Sinadoxa corydalifolia*

1. Resting nucleus; 2. Prophase; 3. Metaphase chromosome; 4. Karyotype

表1 华福花体细胞染色体参数

Table 1 Measurements of somatic meraphase chromosome of *Sinadoxa corydalifolia*

染色体数 Chromosome Numbers	长度 Length ( $\mu\text{m}$ )	相对长度 Relative Length	臂长比 Arm ratio	相对长度指标 Index of relative length	类型 Types	
					Leven's	Kuo's
1	3.34 + 4.87 = 8.21	9.34	1.46	1.68	m	L
2	1.76 + 6.40 = 8.16	9.28	3.64	1.67	st	L
3	3.25 + 3.55 = 6.80	7.73	1.09	1.39	m	L
4	2.43 + 3.54 = 5.97	6.80	1.46	1.22	m	M <sub>2</sub>
5	2.04 + 3.12 = 5.16	5.87	1.53	1.06	m	M <sub>2</sub>
6	0.42 + 4.73 = 5.15	5.86	11.26	1.07	t	M <sub>2</sub>
7	0 + 5.15 = 5.15	5.86	$\infty$	1.07	T	M <sub>2</sub>

续表

染色体数 Chromosome Numbers	长度 Length ( $\mu\text{m}$ )	相对长度 Relative Length	臂长比 Arm ratio	相对长度指标 Index of relative length	类型 Types	
					Leven's	Kuo's
8	1.37+3.62=4.99	5.68	2.64	1.03	sm	M <sub>2</sub>
9	2.06+2.84=4.90	5.58	1.38	1.02	m	M <sub>2</sub>
10	2.00+2.59=4.59	5.22	1.30	0.95	m	M <sub>1</sub>
11	1.18+3.10=4.28	4.87	2.63	0.89	sm	M <sub>1</sub>
12	0+4.25=4.25	4.84	$\infty$	0.88	T	M <sub>1</sub>
13	0+3.78=3.78	4.30	$\infty$	0.78	T	M <sub>1</sub>
14	1.46+2.23=3.69	4.20	1.53	0.76	m	M <sub>1</sub>
15	0+3.62=3.62	4.12	$\infty$	0.75	T	S
16	1.34+1.95=3.29	3.75	1.46	0.68	m	S
17	0.42+2.61=3.03	3.48	6.21	-0.63	st	S
18	0+2.85=2.85	3.24	$\infty$	0.59	T	S

### 五福花科各类群核型比较

根据已有的五福花科细胞学资料和我们的结果:华福花的核型公式为  $2n = 36 = 16m + 4sm + 4st + 12t(T)$ , 染色体长度在  $2.85 - 8.21\mu\text{m}$  之间, 染色体组中最长的染色体是中部着丝粒染色体, 最短的染色体为端部着丝粒染色体。四福花核型公式为  $2n = 36 = 6m + 14sm + 4st + 12t(T)$ , 染色体相对长度在  $3.97 \sim 10.08\mu\text{m}$  之间, 不对称系数  $As.K\% = 72.46\%$  (因为以前和现有的一些细胞学文献不使用  $As.K\%$  指标分析染色体的不对称性, 为了量化染色体不对称性, 作者是依据现有五福花科细胞学文献提供的各类群染色体参数和核型图计算的, 下同), 染色体组中最长的染色体是近中部着丝粒染色体, 最短的染色体为端部着丝粒染色体。五福花  $2n = 36$  居群(下称二倍体五福花)的核型公式为  $2n = 36 = 12m + 8sm + 4st + 12t(T)$ , 染色体相对长度在  $3.67\% \sim 8.09\%$  之间, 不对称系数  $As.K\% = 72.64\%$ , 染色体组中最长的染色体是中部着丝粒染色体, 最短的染色体为端部着丝粒染色体; 五福花  $2n = 54$  居群(下称三倍体五福花)的核型公式为  $2n = 54 = 18m + 9sm + 9st + 21t(T)$ , 染色体相对长度在  $2.40\% \sim 6.00\%$  之间(因该文未列出染色体参数或在文中给出相应参数, 此值是根据它的核型图测算的), 不对称系数  $As.K\% = 74.65\%$ , 染色体组中最长的染色体是近中部着丝粒染色体, 最短的染色体为端部着丝粒染色体。东方五福花的核型公式为  $2n = 108 = 32m + 24sm + 20st + 32t(T)$ , 染色体相对长度在  $0.50\% \sim 1.56\%$  之间, 不对称系数  $As.K\% = 73.63\%$ , 染色体组中最长的染色体是近中部着丝粒染色体, 最短的染色体为端部着丝粒染色体, 均为 Stebbins 的 3B 型。由此表明五福花科现有类群在核型学上的差异不大, 但染色体大小随倍性升高而变小, 表现出明显的进化趋势。

### 讨 论

根据华福花的核型分析, 其体细胞染色体数目  $2n = 36$ , 可以认为是  $n = 18$  的二倍体, 具有与四福花相同的染色体数目, 同为五福花科中染色体数目和倍性最低的种类。

通过对华福花体细胞中期染色体核型,结合五福花科现有的细胞学资料,比较分析表明:

(1) 华福花、五福花、东方五福花的体细胞有丝分裂间期核和前期染色体形态均为浓密分散型和连续型,无明显差异。四福花体细胞有丝分裂间期核和前期染色体形态因资料不全,不详。

(2) 现有细胞学资料表明,五福花科具有  $2n=36, 45, 54, 108$  四种染色体数目,至今为止还未发现有其他染色体数目的居群或个体。 $2n=36$  是本科最低的染色体数目,其单倍数可作为该类群的基数(洪德元,1990), $n=18$  应是本科的基数。如此, $2n=54$  是基数 18 的三倍体, $2n=108$  是基数 18 的六倍体,而  $2n=45$  极有可能是通过细胞学上未减数的有功能的配子体,以  $2n+n$  形式杂交形成的,并由匍匐茎繁殖这种繁育方式保存下来。分子系统学研究表明,忍冬科(Caprifoliaceae)的接骨木属(*Sambucus*)与五福花科具有非常密切的亲缘关系(Donoghue 等,1992; Eriksson 等,1997),是五福花科的姐妹群,它大部分种类的染色体数目为  $2n=36$ ,少数为  $2n=38$ , $X=18$  是该类的基数(洪德元,1990; Lewis, 1980; Lewis 等, 1973)。所以,五福花科的基数应是  $X=18$ ,而不是传统认为的  $X=9$ (Johnson 等, 1968)。此外,五福花科与其亲缘的接骨木属所在的川续断目(Dipsacales)具有广泛的二倍体基数  $X=10, 9, 8, 7, 6$ (Lewis, 1980),显然  $X=18$  的基数是次生的。此外,根据细胞学资料和分析,接骨木属植物具有较五福花科更为对称的核型,染色体较大,核型构成以中部和近中部着丝粒染色体为主,无端部着丝粒染色体,与五福花科核型有较大差别\*,五福花科与接骨木属核型的分化是明显的。

(3) 通过五福花科现有细胞学资料比较可以看出,华福花、四福花和二倍体五福花体细胞核型并无太大差别,它们的差异仅是中部和近中部着丝粒染色体数目的变化。但随着倍性的升高,核型不对称性有增加的趋势,并伴随着染色体体积明显减小,表现在核型上就是在染色体组中中部和近中部着丝粒染色体数目下降,近端部和端部染色体数目上升,不过这种数目的改变幅度不大,显然五福花属的分化较华福花、四福花活跃,分化出了较多的细胞宗,具有更为广阔的分布区。结合目前已知的五福花科染色体数目,显然东方五福花具有  $2n=108$  染色体数目,是五福花科中染色体数目和倍性最高的类群。依据“多倍化的不可逆性”原则(Stebbins, 1971; 洪德元,1990),东方五福花无疑是最进化的类群。华福花、四福花与二倍体五福花具有五福花科最低的染色体数目,它们的核型类型均为 3B 型,核型不对称系数—— $As.K\%$  系数和染色体大小上差别均不大,可能均处于五福花科中较为原始的位置上。华福花同样具有五福花科最低的倍数和染色体数目,不可能是五福花科最进化的类群。此外,核型学上的相似性表明它们是具有非常密切亲缘关系的单系类群是无可厚非的。

(4) 结合五福花科 3 属的形态、解剖学等特征的研究结果和地理分布资料(梁汉兴等,1995),显然四福花属与五福花属的亲缘关系较华福花属更为密切。华福花具有高度特化和简化的形态、解剖特征,但仍然保留了较为原始的染色体数目和核型特征,并且分布于青藏高原腹地,极有可能是由于青藏高原的快速隆升,导致华福花的快速演化,使其染色体数目和核型还来不及分化。这种情况也可从它们极为相近的孢粉学特征上得到证

\* 关于接骨木属植物的核型,将另文发表。

实。因为孢粉学特征同样是系统学中较为保守的性状,它们的花粉外壁纹饰等性状分化也不甚明显(吴征镒等,1981;王为义等,1987)。此外,华福花的分布区紧邻五福花科起源中心——横断山地区(吴征镒,1981),也具有较为原始的核型特征,同样可以说明本文的观点。所以,通过对华福花核型分析,本文不支持它作为五福花科最进化类群的观点,东方五福花应是本科最进化的类群。

综上所述,通过对华福花核型学研究,结合现有资料,作者以为五福花科是一个非常自然的单系类群,尽管在形态、解剖学等方面有一定的差异,但在核型学、孢粉学等方面具有很大的相似性,一致性程度很高。华福花也具有五福花科中最低的染色体倍性和数目,作为最进化的类群是值得怀疑的,本文不支持它作为五福花科最进化类群的观点。对于五福花科属间系统关系,仍需遗传学、分子系统学、细胞学等多学科的更深层次的综合研究,才能做出较为准确的判断。

### 参 考 文 献

- 王为义,黄荣福,1987. 华福花的解剖学特征及其同五福花的比较. 西北植物学报 7(1): 6~11.
- 卢学峰,1997. 粗茎龙胆的核型分析. 高原生物学集刊 13: 21~25.
- 刘建全、陈世龙、卢学峰、何廷农,1998~1999. 五福花二倍体核型及其系统学意义. 高原生物学集刊 14: 20~25.
- 吴征镒,1981. 五福花科的另一新属,兼论本科的科下进化和系统位置,云南植物研究 3(4): 383~388.
- 吴征镒、吴珍兰、黄荣福,1987. 华福花属——五福花科的一新属. 植物分类学报 19(2): 203~210.
- 洪德元,1990. 植物细胞分类学. 北京:科学出版社.
- 梁汉兴,1993a. 五福花科植物的染色体数目及其系统学意义. 云南植物研究 15(3): 260~262.
- 梁汉兴,1993b. 东方五福花的核型分析. 云南植物研究 15(4): 395~398.
- 梁汉兴,1986. 四福花染色体核型的分析. 云南植物研究 8(2): 153~156.
- 梁汉兴、吴征镒,1995. 论五福花科的系统、进化及分布. 云南植物研究 17(4): 380~390.
- Donoghue M. J. et al., 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstruction plant phylogeny. in P. S. Soltis et al., Molecular plant systematics. New York: Campaign and Hall. 340~368.
- Hara, 1956. Contributions on the study of variations in the Japanese plants closely related to those of Europe or North America, part 2. *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect III. Bot.* 6: 343~391.
- Hiao A., 1963. Cytological studies in Subfamily Carduoideae (Compositae) of Japan IX. The karyotype analysis and phylogenetic considerations on *Pertya* and *Ainsliaea* (2). *Bot. Mag. Tokyo* 76: 32~39.
- Johnson A. W. & J. G. Packer, 1968. Chromosome numbers in the flora of Ogotruk Creek, N. W. Alaska. *Bot. Not.* 121: 403~456.
- Kuo R. S. et al., 1972. Karyotype analysis of some formosan Gymnosperms. *Taiwania* 17(1): 66~80.
- Kurasawa S. & H. Hara, 1960. Cytotaxonomical notes on some Japanese plants (I). *Journ. Jap. Bot.* 35(2): 43~46.
- Lepper L., 1970. Beiträge zur Chromosomenzahlen-Dokumentation. *Wiss. Z. Friedrich-Schiller Univ., Jena Math.-Naturwiss. Reih.* 19: 369~376.
- Levan A. K. Fredga & A. A. Sanberg, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201~220.
- Lewis W. H., 1980. Polyploidy: Biological relevance. New York: Plenum Press. (见鲍文奎等编译,1984. 多倍体在植物和动物中的地位. 贵阳:贵州人民出版社.)
- Lewis W. H. & P. R. Fantz, 1973. Tribal classification of *Triosteum* (Caprifoliaceae). *Rhodora* 75: 120~121.
- Löve A. & D. Löve, 1982. In Löve A., IOPB chromosome number report LXXV. *Taxon* 31(2): 342~368.
- Noguchi J. & S. Kawanoet, 1974. Brief notes on the chromosome of some Japanese plants (3). *Journ. Jap. Bot.* 49(3): 76~86.
- Packer J. G., 1968. In Löve A., IOPB chromosome number report XVII. *Taxon* 17: 285~288.

- Romero Zarco C., 1986. A new method for estimation karyotype asymmetry. *Taxon* **35**: 526~530.
- Sokolovskaja A. P., 1966. Geograficheskoe rasprostranenie poliploidnykh vidov rasteniy. *Vestnik Leningr. Univ. Ser. Biol.* **3**: 92~106.
- Stebbins G. L., 1971. Chromosome evolution in higher plants. London: Edward Arnold.
- Walters S. M., 1976. Adoxaceae in Tutin T. G. et al., *Flora Europaea*. **4**: 48. London: Cambridge University Press.
- Zhukova P. G., 1967. Chromosome numbers in some species of plants of the north-eastern part of the USSR (2). *Bot. Zhur.* **52**: 983~987 (in Russian).

## IS *SINADOXA* THE MOST ADVANCED TAXON OF ADOXACEAE

Lu Xuefeng He Tingnong Liu Jianquan

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

### Abstract

*Sinadoxa* is a monotypic genus of family Adoxaceae. Presently only five populations were discovered in the habitation. In each population, it has rather rare individuals, and as a endangered species should be gotten preservation as soon as possibly. The karyomorphology of the monotypic genus *Sinadoxa* Z. Y. Wu, Z. L. Wu et R. F. Huang, investigated in this paper, is first. The interphase nuclei and the prophase chromosomes were categorized to be the densely diffuse chromocenter type and the continuous type respectively; the metaphase chromosomes were ranging from  $2.85\mu\text{m}$  to  $8.21\mu\text{m}$  in length, and in size between *Tetradoxa* and *Adoxa*. The karyotype was formulated as  $2n = 36 = 16m + 4sm + 4st + 12t$ , and the constitution of relative length as  $2n = 36 = 6L + 12M_2 + 10M_1 + 8S$ . Its distinctive higher haploid chromosome number and the characters of chromosomology, together with the references of three genera in Adoxaceae and the affined taxa, suggests that *Sinadoxa* is a relict paleopolyploid group probably. Three genera differentiate indistinctly in karyomorphological characters. Their similar karyomorphological characters of interphase nuclei and morphology of their metaphase chromosomes, support that the family Adoxaceae is a nature group, and its three genera—*Adoxa*, *Tetradoxa* and *Sinadoxa*, are probably best treated as a good family, and originate from a common ancestor; But the higher in ploidy the smaller in size of chromosomes. By comparing it with *Tetradoxa* and *Adoxa* in karyomorphology, *Sinadoxa* has the least ploidy and the same chromosome number as *Tetradoxa*, and as much as symmetrical karyotype. That is in fast arising of Qing-Zang Plateau, the karyomorphology and chromosome number of *Sinadoxa* didn't get differentiated and keep those more primary characters and the least ploidy of Adoxaceae. By the distribution and the pollen characters, the conclusion, which *Sinadoxa* is the most advanced taxon, does not support by this paper. Because, *Adoxa orientalis* have the highest chromosome numbers, it is the most advanced taxon of Adoxaceae.

**Key words:** *Sinadoxa corydaliifolia*; Adoxaceae; Karyotype