

文章编号: 1000-4025-(2000)05-0876-06

# 赖草属 5 个种的核型与进化

智 力, 蔡联炳

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘 要:** 报道了国产赖草属 5 个种的核型, 即大赖草,  $2n = 4x = 28 = 24m (2SA T) + 4sm (2SA T)$ ; 粗穗赖草,  $2n = 4x = 28 = 22m (2SA T) + 4sm + 2st (2SA T)$ ; 若羌赖草,  $2n = 4x = 28 = 20m (4SA T) + 6sm + 2st (2SA T)$ ; 羊草,  $2n = 4x = 28 = 22m (4SA T) + 2sm + 4st (4SA T)$ ; 窄颖赖草,  $2n = 4x = 28 = 22m (2SA T) + 4sm (2SA T) + 2st (2SA T)$ 。同时, 根据 Stebbins 的核型进化理论和分支系统学的编序赋值方法, 对核型 4 个重要性状进行了分析, 总结出了 5 个种的进化指数, 并同外部形态演化分析相印证, 揭示了宏观分类中 3 个组的系统发育水平。

**关键词:** 赖草属; 核型; 进化

中图分类号: Q 941. 2      文献标识码: A

## Karyotypes and evolution of five species of *Leymus* Hochst

ZH I L I, CA I L ian-bing

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xi'ning 810001, China)

**Abstract:** The karyotypes of 5 species of *Leymus* Hochst are reported in this paper. The karyotype formulae are as follows: *L. racemosus* (L. am.) Tzvel,  $2n = 4x = 28 = 24m (2SA T) + 4sm (2SA T)$ ; *L. crassiusculus* L. B. Cai,  $2n = 4x = 28 = 22m (2SA T) + 4sm + 2st (2SA T)$ ; *L. ruoqiagensis* S. L. Lu et Y. H. Wu,  $2n = 4x = 28 = 20m (4SA T) + 6sm + 2st (2SA T)$ ; *L. chinensis* (Trin.) Tzvel,  $2n = 4x = 28 = 22m (4SA T) + 2sm + 4st (4SA T)$ ; *L. angustus* (Trin.) Pilger,  $2n = 4x = 28 = 22m (2SA T) + 4sm (2SA T) + 2st (2SA T)$ . Furthermore, according to Stebbins theory of the karyotypic evolution as well as using the method of coding of cladistics, 4 significant characters, 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  $> 1.70$ , were analysed, the evolutionary lev-

收稿日期: 1999-07-02; 修改稿收到日期: 1999-10-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39870090)。

作者简介: 智力(1973—), 女(汉族), 黑龙江桦南人, 硕士。

els of 5 species were also affirmed. And the result of cytological analysis is consistent with the morphological result analysed with the evolutionary trends of external characters. Both of cytological and morphological evidences indicate that the Sect *Leymus* of *Leymus* Hochst is a relatively primitive section, the Sect *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel a advanced section, and the Sect *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvel is between them.

**Key words:** *Leymus*; karyotype; evolution

赖草属(*Leymus* Hochst) 是禾本科(Poaceae) 小麦族(Triticeae) 的一个多年生属, 全世界共约 40 种, 主要分布于北半球的温寒地带; 我国约有 18 种, 主要分布于西北、华北、东北以及西南地区。该属多数种类是畜牧业上的优良牧草, 一些种具有穗长、粒大、抗逆强的特点, 又是小麦等作物现代育种的基因资源。据文献报道, 赖草属各个种所含的染色体数是不完全一致的, 其中以  $4x=28$  染色体数的种类居多<sup>[1,2]</sup>, 但经核型分析过的种却是极稀少的; 过去的分类研究, 主要是在种和组两个阶元上进行, 其类群间的进化层次几乎未涉及。所以鉴于遗传育种资料和植物系统演化学意义, 本文此次作了 5 个代表种的核型分析, 试图通过细胞学证据, 并配合形态学资料揭示属下某些种, 乃至组的系统发育程度。文中个别种(如羊草、大赖草) 的核型, 虽先前有过一些报道<sup>[3,4]</sup>, 但报道内容均有不全面之处, 故本文未作比较分析。

## 1 材料与方 法

供试的材料、采集地点及标本号见表 1。凭证标本存于中国科学院西北高原生物研究所植物标本馆(HNWP)。

将表 1 所列材料的种子在 25℃ 恒温条件下萌发取根, 根尖在 1%~4%、0.05% 的秋水仙碱中处理 24~40 h, 新配卡诺氏液固定 12 h 以上, 然后在 1 mol/L HCl、60℃ 的恒温水浴中离解 6~10 min, 改良苯酚品红染色, 常规压片。每个种取 5 个细胞的核型平均值, 按李懋学等<sup>[5]</sup>的方法进行计算。

表 1 供试材料的来源

Table 1 The origin of the materials

种名 Species	地点 Locality	凭证标本 Vouchers
大赖草 <i>L. racemosus</i>	新疆阿勒泰 Xinjiang, Aletai	J. H. Li L23
粗穗赖草 <i>L. crassiuculus</i>	青海西宁 Qinghai, Xining	L. B. Cai L48
若羌赖草 <i>L. ruoqiagensis</i>	青海大柴旦 Qinghai, Dachaidan	L. B. Cai L32
羊草 <i>L. chinensis</i>	新疆尼勒克 Xinjiang, Nieleke	J. H. Li L19
窄颖赖草 <i>L. angustus</i>	青海都兰 Qinghai, Dulan	P. C. Kuo L7

## 2 结果与讨论

赖草属 5 个种的染色体形态如图版 I、II 所示, 核型分析结果见表 2 以及表 3 的有关部分。

表2 赖草属5个种的染色体参数

Table 2 The parameters of chromosomes of 5 species in *Leymus*

种名 Species	编号 No.	相对长度(%) Relative length (%)	臂比 A:m ratio	类型 Type
<i>L. racemosus</i>	* 1	3.75+5.11=8.86	1.36	m (SA T)
	2	3.83+4.91=8.74	1.28	m
	3	3.23+5.43=8.66	1.68	m
	4	3.03+4.83=7.86	1.59	m
	5	3.35+4.31=7.66	1.29	m
	6	3.19+4.39=7.58	1.38	m
	7	2.91+4.23=7.14	1.45	m
	8	2.71+4.19=6.90	1.55	m
	9	1.96+4.63=6.59	2.36	sm
	10	2.44+4.07=6.51	1.67	m
	11	2.95+3.47=6.42	1.18	m
	* 12	1.60+4.27=5.87	2.67	sm (SA T)
	13	2.40+3.31=5.71	1.38	m
	14	2.16+3.31=5.47	1.53	m
<i>L. crassiusculus</i>	1	4.13+4.74=8.87	1.15	m
	2	3.52+4.69=8.21	1.33	m
	3	3.57+4.51=8.08	1.26	m
	4	3.62+4.41=8.03	1.22	m
	5	2.02+5.63=7.65	2.79	sm
	6	3.57+3.99=7.56	1.12	m
	7	2.91+4.55=7.46	1.56	m
	8	2.07+4.84=6.91	2.34	sm
	* 9	2.58+4.13=6.71	1.60	m (SA T)
	10	2.91+3.76=6.67	1.29	m
	11	2.96+3.43=6.39	1.16	m
	* 12	1.50+4.55=6.05	3.03	st (SA T)
	13	2.44+3.52=5.96	1.44	m
	14	2.25+3.19=5.44	1.42	m
<i>L. ruoqiagensis</i>	1	5.27+5.70=10.97	1.08	m
	2	3.76+5.40=9.16	1.44	m
	3	3.67+4.93=8.60	1.34	m
	* 4	3.18+5.09=8.27	1.60	m (SA T)
	5	3.64+4.47=8.11	1.07	m (SA T)
	6	2.59+5.06=7.65	1.95	sm
	7	3.11+3.95=7.06	1.27	m
	8	2.99+3.76=6.75	1.26	m
	* 9	1.57+5.00=6.57	3.18	st (SA T)
	10	2.87+3.11=5.98	1.08	m
	11	1.60+4.22=5.82	2.64	sm
	12	1.91+3.48=5.39	1.82	sm
	* 13	2.00+2.93=4.93	1.47	m (SA T)
	14	1.97+2.74=4.71	1.39	m

续表 2 continued table 2

种名 Species	编号 No.	相对长度(%) Relative length (%)	臂比 A m ratio	类型 Type
<i>L. chinensis</i>	1	4 39+ 5 15= 9 54	1. 17	m
	* 2	3 97+ 4 94= 8 91	1. 24	m (SA T)
	* 3	1. 81+ 6 71= 8 52	3. 71	st (SA T)
	4	3 43+ 4 97= 8 40	1. 45	m
	5	3 94+ 4 43= 8 37	1. 12	m
	6	3 28+ 4 36= 7 64	1. 33	m
	7	1. 87+ 5 42= 7 29	2 90	sm
	8	2 80+ 4 27= 7 07	1. 53	m
	9	2 86+ 3 52= 6 38	1. 23	m
	* 10	3 07+ 3 28= 6 35	1. 07	m (SA T)
	* 11	1. 29+ 4 73= 6 02	3 67	st (SA T)
	12	2 32+ 3 25= 5 57	1. 40	m
	13	2 08+ 2 89= 4 97	1. 39	m
	14	1. 90+ 3 07= 4 97	1. 62	m
<i>L. angustus</i>	1	3 89+ 5 50= 9 39	1. 41	m
	2	3 99+ 4 69= 8 68	1. 18	m
	3	3 62+ 4 86= 8 48	1. 34	m
	4	3 42+ 4 83= 8 25	1. 41	m
	5	3 49+ 4 43= 7 92	1. 27	m
	6	2 41+ 5 40= 7 81	2 24	sm
	7	3 39+ 4 12= 7 51	1. 22	m
	8	3 02+ 3 99= 7 01	1. 32	m
	9	2 72+ 4 02= 6 74	1. 48	m
	* 10	2 88+ 3 35= 6 23	1. 16	m (SA T)
	* 11	1. 51+ 4 66= 6 17	3 09	st (SA T)
	12	2 65+ 3 29= 5 94	1. 24	m
	13	2 15+ 3 08= 5 23	1. 43	m
	* 14	1. 71+ 2 95= 4 66	1. 73	sm (SA T)

注: \* 随体染色体, 随体长度未算在内。

Note: \* Satellite chromosome, the length of satellite is not included in the chromosome length.

表 3 赖草属 5 个种的染色体重要性状及其编码

Table 3 The significant characters of chromosome of 5 species of *L. eymus* and their codes of character states

种名 Species	核型公式 Karyotypic formula	染色体长度比 Ratio of the longest chromosome to the shortest	平均臂比 A m ratio in mean	臂比大于 1.7 的染色体比例 Proportion of chromosome with arm ratio > 1.7	不对称系数 Index of the karyotypic asymmetry	进化指数 Advance index
<i>L. racemosus</i>	2n= 4x= 28= 24m (2SA T)+ 4sm (2SA T)	1. 62 0*	1. 60 1	0. 14 0	60. 48 1	2
<i>L. crassiusculus</i>	2n= 4x= 28= 22m (2SA T)+ 4sm+ 2st (2SA T)	1. 63 0	1. 62 1	0. 21 1	59. 95 0	2
<i>L. ruoqianguensis</i>	2n= 4x= 28= 20m (4SA T)+ 6sm+ 2st (2SA T)	2. 33 3	1. 63 1	0. 29 2	59. 86 0	6
<i>L. chinensis</i>	2n= 4x= 28= 22m (4SA T)+ 2sm+ 4st (4SA T)	1. 92 1	1. 77 2	0. 21 1	60. 99 1	5
<i>L. angustus</i>	2n= 4x= 28= 22m (2SA T)+ 4sm (2SA T)+ 2st (2SA T)	2. 02 2	1. 54 0	0. 21 1	59. 16 0	3

\* 此类为性状状态编码数值。 \* Number of codes is characters of chromosome

根据实验统计的结果, 本文分析的 5 个种都是四倍体, 具有 28 条染色体, 中部、近中部和近端着丝点染色体构成了各个种的核型, 且中部着丝点染色体是各个种核型的主

要组成部分,随体均有出现,多附着于中部着丝点染色体和近端着丝点染色体上;5个种所不同的特征是随体的短、长臂着生,随体染色体的数目、位置,尤其表3列出的染色体长度比、平均臂比、臂比大于1.7的染色体比例和不对称系数有着明显的差异。由此可见,5个种染色体上的共征和自征是具有共属分种意义的。

5个种的核型特征不仅具有共属分种的意义,而且还可作为推导类群演化水平的一个旁证。就拿表3列举的4个重要性状来说,如果按照Stebbins(1971)<sup>[6]</sup>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,并借用分支系统学的常规编序、赋值方法<sup>[7,8]</sup>,则可方便地求得反映每个类群发育程度的进化指数,从而决出各自的演化水平。现性状的进化趋势及其赋值如下:

(1)染色体长度比 其比值越大,核型倾于不对称。5个种的染色体长度比可粗略分为4个进化段,即1.80以下(赋值为0) 1.80~2.00(赋值为1) 2.01~2.20(赋值为2) 2.20以上(赋值为3)。

(2)平均臂比 其比值越大,核型显示不对称。5个种的染色体平均臂比已大致呈现出3个进化段,即1.60以下(赋值为0) 1.60~1.70(赋值为1) 1.70以上(赋值为2)。

(3)臂比大于1.7的染色体比例 其值越大,核型也趋于不对称。5个种的染色体大臂比率也分明存在3个进化段,即由0.14(赋值为0) 0.21(赋值为1) 0.29(赋值为2)。

(4)不对称系数 其系值偏大,核型也显不对称。5个种的染色体不对称系数虽然差值甚微,但也可简单分为2个进化段,即60.00以下(赋值为0) 60.00以上(赋值为1)。

将上述性状状态的赋值按类群叠加起来,便能得到表3最后栏的进化指数值。显然,表3中进化指数最小的种是大赖草和粗穗赖草,其值为2,是5个类群中较原始的类群;窄颖赖草的进化指数为3,其进化程度稍高于大赖草和粗穗赖草;而羊草和若羌赖草的进化指数较高,分别为5和6,是5个种中进化和最进化的类群。

事实上,用这种方法确认的类群演化水平跟用外部性状演化趋势推证的类群演化水平是基本一致的。我们知道,赖草属的穗状花序系由圆锥花序直接进化而来<sup>[9,10]</sup>,在其进化过程中,通过初级分枝的短缩,先期出现的穗状花序其穗轴节上着生的是数目不定的混合并生小穗;后来随着花序的进一步收缩、侧枝的进一步简化,才逐渐形成穗轴节上数目稳定的单生小穗<sup>[11]</sup>。所以如是这样,则花序粗大、穗轴节上通常含3枚以上小穗的大赖草和粗穗赖草应是原始类群,花序狭窄、穗轴节上通常2~3枚小穗的窄颖赖草应是较进化的类群,而花序短狭、穗轴节上通常2枚或仅生1枚小穗的羊草和若羌赖草应是窄颖赖草之上的高级类群。

另外,在宏观划分上依Tzvelev的赖草属系统<sup>[1]</sup>,穗轴每节具4至多枚小穗的粗穗赖草应同大赖草一起归于Sect. *Leymus*,穗轴每节仅具1枚小穗的若羌赖草应同羊草一起归于Sect. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel,而穗轴每节具2~3枚小穗的窄颖赖草属于Sect. *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvel无疑。现5个种的演化级次根据细胞学和形态学的证据业已探明,那么反映在组群发育上,可能Sect. *Leymus*是该属较原始的组,Sect. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel较为进化,而Sect. *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvel居于两者之间。

致谢: 本文实验工作曾得到中国科学院西北高原生物研究所刘建全博士的支持和帮助, 谨致谢忱。

## 参考文献

- [1] TZVELEV N N. Poaceae URSS[M]. Leningrad: Nauka Publishers Leningrad Section, 1976: 176-189.
- [2] LOVE . Conspectus of the Triticeae[J]. **Feddes Repertorium**, 1984, **95**(7-8): 425-521.
- [3] 段晓刚, 王 丽, 卜秀玲. 大赖草染色体组型分析[J]. 中国草地, 1991, (1): 45-47.
- [4] 孙义凯, 赵毓棠, 董玉琛, 等. 东北地区小麦族 11 种植物的核型报道[J]. 植物分类学报, 1992, **30**(4): 342-345.
- [5] 李懋学, 陈瑞阳. 关于植物核型分析的标准化问题[J]. 武汉植物学研究, 1985, **3**(4): 297-302.
- [6] STEBBINS G L. Chromosomal evolution in higher plants[M]. London: Edward Arnold, 1971.
- [7] WILEY E O. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics[M]. New York: J Wiley and Sons, 1981.
- [8] 徐克学. 数量分类学[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- [9] 郭本兆, 王世金. 我国小麦族的花序形态演化及其属间亲缘关系的探讨[J]. 西北植物研究, 1981, **1**(1): 12-19.
- [10] 郭本兆, 王世金, 李健华. 我国小麦族的形态演化与分类、分布的研究[J]. 植物分类学报, 1985, **23**(3): 161-169.
- [11] 郭延平, 郭本兆. 小麦族植物的属间亲缘和系统发育的探讨[J]. 西北植物学报, 1991, **11**(2): 159-169.

## 图版说明:

赖草属 5 种植物的染色体及核型。

图版 I 1~2 大赖草。3~4 粗穗赖草。

图版 II 5~6 若羌赖草。7~8 羊草。9~10 窄颖赖草。

## Explanation of plates:

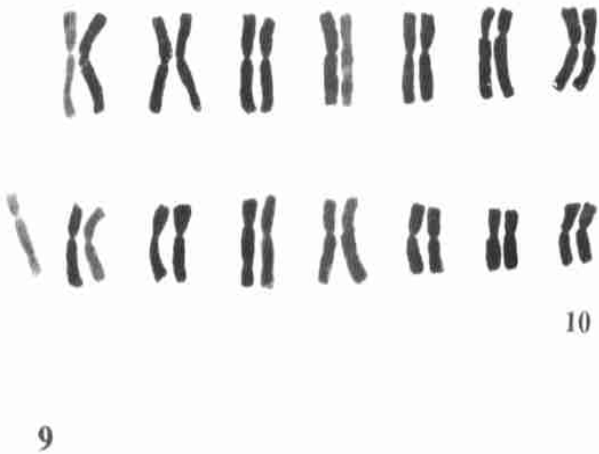
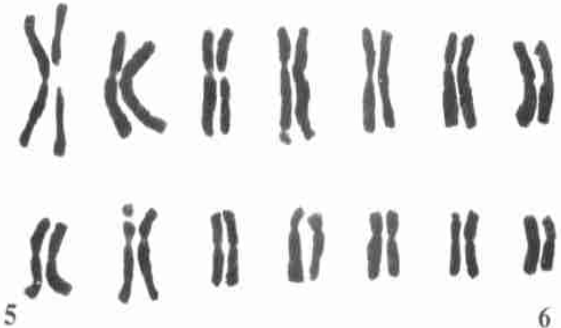
The chromosome numbers and karyotypes of 5 species of *Leymus*

**Plate I** Figs 1~2 *L. racemosus* (Lam.) Tzvel Figs 3~4 *L. crassiusculus* L. B. Cai

**Plate II** Figs 5~6 *L. ruoqiangensis* S. L. Lu et Y. H. Wu Figs 7~8 *L. chinensis* (Trin.) Tzvel Figs 9~10 *L. angustus* (Trin.) Pilger



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text