

## 杉科的染色体资料及在系统演化研究中的作用

李林初

(复旦大学生物系, 上海)

**摘要** 杉科共由10属(包括金松属)、20种(变种)组成。本文整理了19种(占95%, 隶10属)植物的染色体数目和16种(占80%, 隶9属)的核型资料, 核型的模式图如图1所示。通过对这些细胞学资料的分析, 笔者支持 $2n=20$ 、 $x=10$ 的金松属从杉科( $2n=22$ 、 $x=11$ )分立成金松科。根据其他各属间的亲缘关系, 本作者认为可以把它们分隶于5个亚科: I. 柳杉亚科: *Cryptomerioideae*(*Cryptomeria*); II. 落羽杉亚科*Taxodioideae*(*Glyptostrobus*, *Taxodium*); III. 红杉亚科*Sequoioideae*(*Metasequoia*, *Sequoiadendron*, *Sequoia*); IV. 杉木亚科*Cunninghamioideae*(*Cunninghamia*, 还可能: *Athrotaxis*); V. 台湾杉亚科*Taiwainoideae*(*Taiwania*)。这些亚科和属的进化水平依序渐增, 它们分别位于进化路线A(亚科I、II、V)和进化路线L(亚科III、IV)上。这些结果是前人的演化系统所没有涉及的, 表明了染色体资料在杉科的系统演化研究中起着重要的作用。

**关键词** 杉科; 金松科; 柳杉属; 水松属; 落羽杉属; 水杉属; 巨杉属; 红杉属; 杉木属; 密叶杉属; 台湾杉属; 金松属; 染色体数目; 核型; 系统演化

杉科(Taxodiaceae)是裸子植物中科学上和生产上最重要的科之一, 分布于东亚、北美和澳洲。连同金松属*Sciadopitys*(*Sciadopityaceae*<sup>[15]</sup>)共含10属<sup>[8、12]</sup>20种(变种)(包括厚皮杉木*Cunninghamia lanceolata* var. *corticosa*<sup>[9]</sup>), 其中5属、11种为我国和邻近地区特产。该科的染色体观察早在十九世纪初就已开始<sup>[11、19]</sup>, 迄今大部分植物已作染色体计数和核型分析。美国著名植物遗传、进化学家Stebbins<sup>[28]</sup>指出, “染色体研究常为进化学家和系统发生学家提供有价值的指路明灯, 能说明该类群中所发生的进化过程的性质和进化的趋势。”本文整理、分析了杉科染色体资料并阐明它在系统演化研究中的重要作用。

### 一、杉科的染色体资料

表整理了杉科各属植物的染色体资料, 列入了每个种(变种)的细胞学观察结果(并注明其作者)。核型公式(按Levan等<sup>[20]</sup>)及其右边各栏由者根据原资料填入, 核型类型按Stebbins<sup>[29]</sup>的分类方案, 其类别取决于染色体长度比和臂比大于2的染色体比例。由于后者多为0, 增列与其相关的平均臂比以利于进行比较。进化路线A、L是本作者的研究结果<sup>[3]</sup>。已作核型分析种类的核型模式图见图。

1. 由表可见, Coker(1903)<sup>[11]</sup>、Lawson(1904)<sup>[19]</sup>最早开始进行杉科植物的染色体观察, 都没有得到明确的结果。Matsumoto(1933)<sup>[21]</sup>和Sax & Sax(1933)<sup>[25]</sup>

本文系国家自然科学基金资助课题。

率先完成了一些种类的染色体计数。目前除厚皮杉木外都已作染色体计数,占全部种类的95%。Saylor & Simons (1970)<sup>[26]</sup>首次分析了红杉的核型,迄今除密叶杉属植物和厚皮杉木外均作了核型分析,占80%。从全科的染色体资料可见,唯金松属的染色体数目为 $2n=20$ ,基数 $x=10$ ,其余均是 $2n=22$ , $x=11$ 。各属植物的核型多由中部着丝点或兼有1—3对近中着丝点染色体组成,染色体大小也差不多,都是比较原始的核型,但有程度上的差别,分属于Stebbins<sup>[29]</sup>的“1A”、“1B”或“2B”类型。这些较为齐全的细胞学资料,在杉科的系统演化研究中具有重要作用。

2. 由表可见,杉木属植物和巨杉的核型、红杉-B染色体组组型均为“1B”类型。Stebbins<sup>[29]</sup>指出该类型在高等植物中尚未发现过。如果确是这样话,那么这是一个新的高等植物核型类型<sup>[4]</sup>,对于研究杉科、裸子植物和被子植物的核型进化都有重要意义。

3. 由表、图可见,柳杉属、水松属、落羽杉属、水杉属、巨杉属、台湾杉属植物都具有长着丝点区域(long kinetochore region)<sup>[31]</sup>的特征染色体(marker chromosome,表中以\*号表示),水杉(属)有3对,其他各属植物1对。这在别的裸子植物中较少发现,因此这是杉科植物核型的一个特征。它在染色体形态上具有识别意义,但其细胞学意义尚不太清楚。Toda (1981b)<sup>[32]</sup>认为这种长着丝点区域为连接丝(connecting fiber),联系着一个大随体(large satellite)和小体(Köpfchen),因此它是染色体的次缢痕。但Schlarbaum等<sup>[27]</sup>认为长着丝点区域是染色体主缢痕,它是核仁组织者和微管的系着处。

## 二、染色体资料在杉科系统演化研究中的作用

1. 由表、图可见,唯金松属以 $2n=20$ 、 $x=10$ 的特征区别于其他各属( $2n=22$ , $x=11$ ),表明染色体资料支持金松属从杉科另立为金松科Sciadopityaceae<sup>[7]</sup>。

2. Stebbins<sup>[28]</sup>指出,“凡染色体都差不多大小,而且都是中央或亚中央着丝点的,可以称为‘对称核型’。‘不对称核型’则或是许多染色体有亚端部着丝点,或是最大与最小染色体之间长度相差很大,或两种不对称兼有。”他<sup>[29]</sup>还具体地根据染色体长度比(最长/最短染色体)和臂比大于2的染色体比例把核型的不对称性分成12种类型,并认为最对称的“1A”类型最原始,最不对称的“4C”类型最进化。由表可见,柳杉属、水松属、落羽杉属(除墨西哥落羽杉)、水杉属植物的核型同为最原始的“1A”类型,但它们与臂比大于2的染色体比例(除墨杉都为0)相关的平均臂比及染色体长度比数据渐增,表明其进化水平依序提高,其中以柳杉属最为原始,水松属与落羽杉属非常接近。同为“1B”核型类型的巨杉属和杉木属则以后者较为进化,它们比“1A”的各属具更高的进化水平。台湾杉属为“2B”类型,是杉科里最进化的一个属。

从表所列的核型数据可见红杉这个AAAABB的同源异源多倍体(autoallopolyploid)<sup>[26]</sup>的A和B染色体组组型分别与水杉和巨杉的核型属同一类型并非非常相象和最为接近,因此笔者假设以水杉和巨杉为直接后裔或留下近缘的古代种“水杉”和“巨杉”可能作为亲本为红杉提供了A和B染色体组<sup>[2]</sup>。该结果也得到形态学<sup>[5]</sup>和古植物学<sup>[6]</sup>的支持。红杉与水杉和巨杉可能在古代就组成了一个自然类群,后者的进化水平似比水松属和落

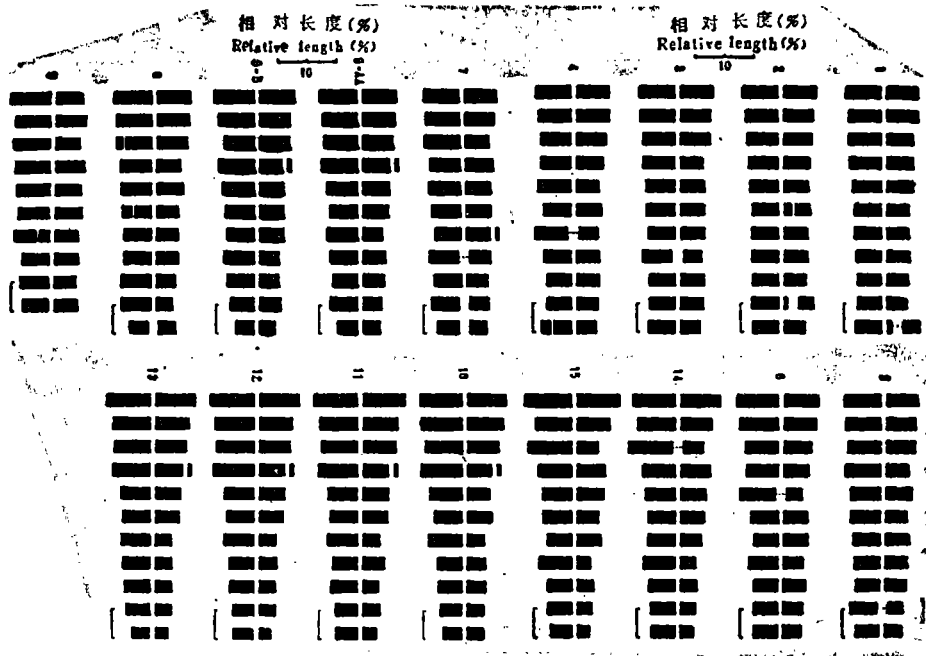


图 杉科植物的核型模式图

- 1.\* 柳杉, 2.\* 日本柳杉, 3.水松, 4.\* 落羽杉, 5.池杉, 6.\* 墨西哥落羽杉, 7.水杉, 8.\* 巨杉,  
9.\* 红杉, 10.\* 德昌杉木, 11.\* 米德杉木, 12.杉木, 13.\* 台湾杉木, 14.秃杉, 15.\* 台湾杉, 0.\* 金松  
\* 为笔者根据原作者资料而作。

Fig. The idiograms of Taxodiaceae species

- 1.\* *Cryptomeria fortunei*, 2.\* *C. japonica*, 3. *Glyptostrobus pensilis*, 4.\* *Taxodium distichum*,  
5. *T. ascendens*, 6.\* *T. mucronatum*, 7. *Metasequoia glyptostroboides*, 8.\* *Sequoiadendron*  
*giganteum*, 9.\* *Sequoia sempereirvns*, 10.\* *Cunninghamia unicanaliculata*, 11.\* *C. unicanali-*  
*culata* var. *pyramidalis*, 12. *C. lanceolata*, 13.\* *C. konishii*, 14. *Taiwania flousiana*, 15.\* *T.*  
*Cryptomerioides*, 0.\* *Sciadopitys verticillata*

\* Made by the author basing on the primitive data

羽杉属为高。

3. Sterling(1949)<sup>[30]</sup>和Florin(1952)<sup>[14]</sup>指出杉科各属是中生代北半球广泛分布并得到很好发展的一个松柏植物群的后代, 它们现在约半数属为单种属, 局限分布于狭小地区, 现存属代表着不同发育系的最后成员。杉科各属在核型上的较大差异可能反映了这种情况, 因此它们似以亚科的分阶元进行区别较为合适。笔者认为根据上述核型资料的比较分析可将金松属(科)以外的杉科各属纳入5个亚科: Subfamily I. *Cryptomerioideae* (*Cryptomeria*); Subfamily II. *Taxodioideae* (*Glyptostrobus*, *Taxodium*); Subfamily III.

杉科植物的染色体资料 (包括金松科)

种名	结 果		作 者	核型公式 <sup>••</sup>	平均臂比	染色体长度比	臂比大于2的染色体比例	核型类型进化路线	
	染色体数 n	核型							
金松(科)	10 20	1M+17m+1sm +1st 20m(2sc)	Sax and Beal, 1934; Tahara, 1937, 1940; Hirayoshi, 1942; Hirayoshi et Nakamura, 1942; Schlarbaum et al., 1985; Schlarbaum et Tsuchiya, 1976 Toda, 1985	20m (2SAT)	1.22	1.39	0	1A	
日本柳杉 <sup>•</sup>	11 22 — 22, 33, 44 — 22		Sax and Sax, 1933; Mehra and Khoshoo, 1956; Chiba, 1950; Zinnai and Chiba, 1952; Saito and Hashizume, 1958; Matsuda and Miyajima, 1977; Toda, 1977; Zinnai et al., 1982; Sasaki, 1982; Kondo et al., 1985 Matsumoto, 1933; Zinnai, 1947; Kanazawa, 1949; Stiff, 1952; Shibata et al., 1959; Kuroki, 1969; Mukherjee and Hall, 1979; Mehra and Anand, 1979; Somego and Kikuti, 1980; Schlarbaum and Tsuchiya, 1981; Schlarbaum et al., 1984; Kondo and Hizume, 1982 Toda, 1979, 1980, 1981b						

种 名	结 果		作 者	核型公式**	平均臂比	染色体长度比	臂比大于 2 的染色体比例	核型类型	进化路线
	染色体数 2n	核 型							
柳 杉*	—	20m(2sc)+2sm (sc) 22m(2SAT) *20m+2sm 22m(2sc)	Toda, 1981a Somego and Kikuti, 1983 李林初、徐炳声, 1984 肖德兴、董金生, 1984 Toda and Fujimono, 1986	22m(4SAT) 22m(2SAT)	1.15 1.14	1.50 1.41	0 0	1A 1A	A A
水 松*	—	16m+6sm 20m+2sm 20m+2m(SAT) 22m	日詰雅博、田中隆莊, 1979 肖德兴、董金生, 1983 Toda, 1985 方永鑫, 1986 李林初, 1987	22m	1.23	1.50	0	1A	A
落 羽 杉*	11, 12 —	3M+15m+ 2msm+2sm 22m(2sc)	Coker, 1903 Sax and Sax, 1933; Stebbins, 1948 Schlarbaum et al., 1983	20m+2sm	1.21	1.52	0	1A	A
墨西哥落羽杉**	—	22m+2B(m) 20m+2sm	Toda, 1985 Mehra and Khoshoo, 1956 黄少甫、徐炳声, 1984 李林初, 1988	20m+2sm	1.28	1.91	0.09	2A	A
水 杉 <i>Metasequoia (x=11) glyptostrobooides*</i>	—	22m+B 1M+16m+5msm 22m(2sc) 22m(2SAT) 20m+2m(SAT) 22m(6sc)	Stebbins, 1948; 陈瑞阳等, 1982; Popova and Ceschmedjiev, 1978 方永鑫, 1981 Schlarbaum et al., 1983 Toda, 1985 李林初, 1986a 方永鑫, 1986 Toda et al., 1986	22m(2SAT) 22m(2SAT)	1.29	1.65	0	1A	A
				22m(2SAT)	1.23	1.85	0	1A	L

(续表)

种名	结 果		作 者	核型公式**	平均臂比	染色体长度比	臂比大于2的染色体比例	核型类型	进化路线
	染色体数目 n 2n	核 型							
巨杉 <i>Sequoiadendron</i> (x=11) <i>giganteum</i> *	21— 24 11	1M+19m+2sm 20m(2sc)+2sm	Goodspeed and Crane, 1920 Buchholz, 1939a Jensen and Levan, 1941 Schlarbaum and Tsuchiya, 1975 Toda et al., 1986	20m(4SAT) +2sm	1.24	2.03	0	1B	L
红杉 <i>Sequoia</i> (x=11) <i>sempervirens</i>	16 32 12 24 ca50 40 22 33 66 — 66 66		Lawson, 1904 Goodspeed and Crane, 1920 Dark, 1932 Sax and Sax, 1933 Buchholz, 1939b Hirayoshi and Nakamura, 1943; Stebbins, 1948; Stiff, 1952 Yasui, 1946; Fozdar and Libby, 1968 Saylor and Simons, 1970						
杉木 <i>Cunninghamia</i> (x=11) <i>lanceolata</i>	11 22	10mc+6sm 20m(2SAT)+2sm 22m(2,4SAT) 1M+8m+12msm +1sm 22m	Sugibara, 1941a; Stiff, 1952; Mehra and Khoshoo, 1956; Ferakova and Murin, 1978 Kuo et al., 1972 韩一凡等, 1980, 1984 方永鑫, 夏晓敏, 1981 Schlarbaum and Tsuchiya, 1984a Toda, 1985	22m(2SAT) ×2(红衫— AA染色体组) 22m(2SAT) (红衫-B染色 体组)	1.22 1.29	1.97 2.25	0 0	1A 1B	L L

种 名	结 果		作 者	核型公式**	平均臂比	染色体长度比	臂比大于2的染色体比例	核型类型	进化路线
	染色体数 $2n$	核 型							
同 上		20m+2sm(A型) 22m (B型) 20m(2SAT)+2sm 22m(2SAT) 20m(2SAT)+2sm	方永鑫, 徐炳声, 1986 黄少甫, 徐德喜, 1986 李林初, 1987d	20m(2SAT) +2sm	1.35	2.52	0	1B	L
台 湾 杉 木	11 22		Hirayoshi and Nakamura, 1942; Stiff, 1952						
德 昌 杉 木		10mc+12sm 3M+8m+10m sm+1sm 20m+2sm	Kuo et al., 1972 Schlarbaum and Tsuchiya, 1984a	20m(2SAT) +2sm	1.35	2.60	0	1B	L
米 德 杉 木		20m+2sm 18m+4sm	徐炳声, 方永鑫, 1986 徐炳声, 方永鑫, 1986	20m(2SAT) +2sm 18m(2SAT) +4sm	1.31 1.32	2.42 2.52	0 0	1B 1B	L L
密 叶 杉 属 <i>Athrotaxis</i> <i>cupressoides</i>	11 22		Gulline, 1952						
<i>A. laxifolia</i>	11 22		Gulline, 1952						
<i>A. selaginoides</i>	11 22		Gulline, 1952						
台 湾 杉	11 22		Sax and Sax, 1933; Matsumoto, 1933; Sugihara, 1941; Stiff, 1952						
		4ac+6sm+12mc 11m+5msm+ 6sm 16m(2sc)+6sm	Kuo et al., 1972 Schlarbaum and Tsuchiya, 1984a Toda et al., 1986	18m+4sm	1.44	2.69	0.18	2B	A
秃 杉		16m+6sm 20m+2sm	李林初, 1986b 方永鑫, 1986	16m+6sm	1.48	2.21	0.18	2B	A

\*具长着丝点区域染色体; \*\*核型公式以右各栏由笔者据原资料填入。

Sequoioideae (*Metasequoia*, *Sequoiadendron*, *Sequoia*); Subfamily IV. Cunninghamioideae (*Cunninghamia*, 可能还有 *Athrotaxis*); Subfamily V. Taiwanioideae (*Taiwania*)。各亚科、属的进化水平依序渐增。*Athrotaxis* 植物尚未进行核型分析, 从它与杉木属植物一样苞鳞发育、种鳞退化的形态特征<sup>[17]</sup>来看, 似可同隶杉木亚科。

笔者<sup>[1, 3]</sup>已就中国和邻近地区杉科特有植物核型的比较提出该科可能存在 A (第①) 和 L (第②) 两条演化路线。上述 I、II、V 亚科位于 A 进化路线, 它以平均臂比快速增加、染色体长度比缓慢提高为特征; III、IV 亚科位于 L 进化路线, 以染色体长度较快增加、平均臂比较慢提高为特征。

4. 前人近期的杉科演化系统主要有: (1) Pilger (1926)<sup>[22]</sup>; (2) Hayata (1931, 1932)<sup>[16, 16]</sup>; (3) Satake (1934)<sup>[24]</sup>; (4) Buchholz (1948)<sup>[10]</sup>; (5) Pilger et al. (1954)<sup>[23]</sup>; (6) Hida (1957)<sup>[17]</sup>; (7) Hida (1962)<sup>[18]</sup>; (8) Eckenwalder (1976)<sup>[13]</sup>。它们都把金松属作为杉科的一个成员与其他各属相提并论, 都没有提出各属进化水平和演化路线, 也未涉及红杉的起源。但这些问题在本文的杉科系统中都有一定程度的进展, 表明染色体资料对杉科的系统演化研究起着重要的促进作用。

### 参 考 文 献

- [1] 李林初, 1987a: 自然杂志, 10(1): 40—42.
- [2] 李林初, 1987b: 云南植物研究, 9(2): 187—192.
- [3] 李林初, 1987c: 云南植物研究, 9(3): 325—331.
- [4] 李林初, 1987d: 广西植物, 7(3): 201—204.
- [5] 李林初, 1988a: 云南植物研究, 10(1): 33—37.
- [6] 李林初, 1988b: 云南植物研究, 10(2): 201—204.
- [7] 李林初, 1988c: 广西植物, 8(2): 135—141.
- [8] 郑万钧等, 1978: 中国植物志(第七卷)。科学出版社, 北京。
- [9] 阙再灵等, 1981: 西南师范学院学报, (自然科学版)(1): 106.
- [10] Buchholz, J. T., 1948: *Bot. Gaz.* 110: 80—91.
- [11] Coker, W. C., 1903: *Bot. Gaz.* 36: 1—27, 114—141.
- [12] Dallimore, W. and A. B. Jackson, rev. Harrison, S. G., 1966: *Handb. Conif. and Ginkgo*. ed. 4. Edward Arnold, London.
- [13] Eckenwalder, J. E., 1976: *Madrono* 23: 237—256.
- [14] Florin, R., 1952: *Bot. Not.*, 1952: 1—29.
- [15] Hayata, B., 1931: *Bot. Mag. (Tokyo)* 45: 567—569.
- [16] Hayata, B., 1932: *Bot. Mag. (Tokyo)* 46: 24—27.
- [17] Hida, M., 1957: *Bot. Mag. (Tokyo)* 70: 44—51.
- [18] Hida, M., 1962: *Bot. Mag. (Tokyo)* 75: 316—323.
- [19] Lawson, A. A., 1904: *Ann. Bot.* 18: 1—28.
- [20] Levan, A. et al., 1964: *Hereditas* 52: 201—220.
- [21] Matusmoto, K., 1933: *Bot. Zool Tokyo* 1: 1751—1756.
- [22] Pilger, R., 1926: *Coniferae*. In A. Engler. *Die natuerlichen Pflanzenfamilien*. Ed. 2, vol. 13. Leipzig, Wilhelm Engelmann.



- (23) Pilger, R. und H. Melchior, 1954: *Gymnospermae. Nacktsamer (Archispermae)*. In A. Engler (Ed.): *Syllabus der Pflanzenfamilien*, XVI. Abteilung *Gymnospermae*. Gebruder Borntraeger. Berlin-Nikolussee.
- (24) Satake, Y., 1934: *Bot. Mag. (Tokyo)* 48: 186—205.
- (25) Sax, K. and H. J. Sax, 1933: *J. Arnold Arbor.* 14: 356—375.
- (26) Saylor, L. C. and H. A. Simons, 1970: *Cytologia* 35: 294—303.
- (27) Schlarbaum, S. E. et al., 1984: *Silvae Genet.* 33 (4—5): 152—155.
- (28) Stebbins, G. L., 1957: *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press.
- (29) Stebbins, G. L., 1971: *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. California: Addison-Wesley Publishing Co.
- (30) Sterling, C., 1949: *Amer. Journ. Bot.* 36: 461—471.
- (31) Toda, Y., 1980: *Heredity* 34(6): 11—16.
- (32) Toda, Y., 1981: *J. Jap. For. Soc.* 62(7): 264—269.

## THE CHROMOSOME DATA AND ITS ROLE IN STUDY ON SYSTEMATIC EVOLUTION OF TAXODIACEAE

Li, Lin Chu

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai)

**Abstract** Taxodiaceae consists of 10 genera (incl. *Sciadopitys*) and 20 species (varieties) in all. The present paper consolidates the information on the chromosome numbers of 19 species (95%, belong to 10 genus) and karyotypes of 16 species (80%, 9 genus) (Table). The idiograms of the karyotypes are shown in Fig. After reviewing the recent cytological contributions, the writer supported separating *Sciadopitys* ( $2n=20$ ,  $x=10$ ) into *Sciadopityaceae* from *Taxodiaceae* ( $2n=22$ ,  $x=11$ ). According to the relationships of other nine genera, the author suggests that they would be divided into five subfamilies: I. *Cryptomerioideae* (*Cryptomeria*); II. *Taxodioideae* (*Glyptostrobus*, *Taxodium*); III. *Sequoioideae* (*Metasequoia*, *Sequoiadendron*, *Sequoia*); IV. *Cunninghamioideae* (*Cunninghamia*, probably *Athrotaxis* yet); V. *Taiwanioidaeae* (*Taiwania*). The evolutionary levels of the subfamilies and genera may rise gradually in the order. They are located on Evolutionary line A (Subfamily I, II, V) and L (Subfamily III, IV). The results have not been involved in previous systems. So the chromosome data have played an important role in study on the systematic evolution of Taxodiaceae.

**Key words** Taxodiaceae; *Sciadopityaceae*; *Cryptomeria*; *Glyptostrobus*; *Taxodium*; *Metasequoia*; *Sequoiadendron*; *Sequoia*; *Cunninghamia*; *Athrotaxis*; *Taiwania*; *Sciadopitys*; Chromosome number; Karyotype; Systematic evolution