

325—330

广西植物 *Guihaia* 12(4): 325—330. Nov. 1992

川滇冷杉的核型分析兼论冷杉属的进化地位*

李林初

(复旦大学生物系, 上海 200433)

Q949.665

摘要 本文分析了我国特产树种川滇冷杉 *Abies forrestii* 的核型, $K(2n)=24=14m+8sm+2st$, 属2B类型, 染色体相对长度组成为 $2n=24=2L+10M_2+10M_1+2S$ 。冷杉属植物(除川滇冷杉)的核型全由中部和近中着丝粒染色体组成, 属2A类型(表2)。根据松科各属核型的比较, 作者讨论了冷杉属的亲缘关系和进化地位, 并得到形态学、解剖学、生化学、古植物学等的支持。

关键词 冷杉属; 川滇冷杉; 松科; 核型; 进化

松科的冷杉属 *Abies* Mill. 约50种, 分布于亚洲、欧洲、北美、中美及非洲北部的高山地带^[4]。Mehra^[14]、Hizume^[10]等已分析了有关种的核型, 但该属的进化地位尚未见进行过细胞学研究。本文分析了我国特产树种川滇冷杉 *A. forrestii* C. C. Rogers 的核型¹, 结合前人的细胞学结果作了科内属间的比较, 并联系形态学、解剖学、生化学、古植物学等资料来探讨冷杉属的亲缘关系和进化地位, 旨在为研究松科的系统演化提供必要的依据。

材料和方法

试验用川滇冷杉种子由中国科学院昆明植物园提供, 凭证标本存复旦大学生物系植物标本室。

种子经60℃温水浸泡4小时后25℃保湿培养。取长至1cm左右长的种子根用0.002 mol/L的8-羟基喹啉液预处理4小时后用卡诺氏液固定24小时, 1 mol/L HCl 液60℃解离3分钟后按常规程序制片, 改良的苯酚品红液染色。染色体测量数据取5个细胞的平均值。

染色体相对长度系数 I. R. L.、核型不对称系数 As.k% 的计算, 染色体类型和核型类型的划分方法见前文^[1]。

观察结果

一、川滇冷杉的核型

从50个细胞分裂相确定川滇冷杉的细胞染色体数为 $2n=24$, 与 Mehra^[14] 的 $n=12$ 的结果相吻合。未见染色体非整倍性变异和多倍现象, 也未见B染色体。该种的染色体长度、臂比和类型见表1, 染色体形态和核型及模式图见图1和图2。川滇冷杉的核型为 $2n=24=14m+8sm+2st$, 除7对中部着丝粒染色体外还有4对近中和1对近端着丝粒染色体, 第5、6号染色体的长、短臂分别带一随体。染色体相对长度组成为 $2n=24=2L+10M_2+10M_1+2S$ 。染色体长度比(最长/最短)2.01, 臂比大于2的染色体有4对(占0.33), 2B类

* 国家自然科学基金资助项目

型。平均臂比值 1.58, $As.k\% = 57.77$ 。

由图 1 可见第 7、12 号染色体有明显的杂合性。一般来说同源染色体在形态和结构上是类同的,但由于倒位、易位等结构变异可造成它们在形态结构上的明显差异即杂合性。7 号染色体的两条同源染色体的相对长度差为 1.62, 臂比率分别为 1.12 和 1.17; 12 号的两同源染色体的相对长度差值 1.29, 臂比率为 2.05 和 2.00。

Mehra^[14] 曾以雌配子体为材料观察过川滇冷杉的单倍染色体 ($n=12$), 经作者的测算, 核型公式为 $K(2n) = 24 = 14m + 10sm$, 染色体相对长度组成为 $2n = 24 = 14 M_2 + 6M_1 + 6S$, 染色体长度比 1.63, 臂比大于 2 的染色体有 3 对, 占 0.24, 属 2A 类型。平均臂比值 1.56, $As.k\% = 58.35$ 。该结果与本文的核型分析基本接近但有一定差距。

二、冷杉属植物的核型资料

笔者将 Mehra^[14] 和 Hizume^[15] 报道的冷杉属植物的核型资料经有关处理和计算后列入表 2, 以利于比较和分析。

与冷杉属近缘的油杉属 *Keteleeria* Carr 植物的核型资料^[2, 8, 10, 12] 也经有关处理和计算后一并列入表 2。

讨 论

一、川滇冷杉和冷杉属的核型

由表 2 可见, 据本文对川滇冷杉的分析结果, 唯有该种的核型为 $K(2n) = 14m + 8sm + 2st$, 即除中部和近中着丝粒染色体外还有 1 对近端着丝粒染色体, 属

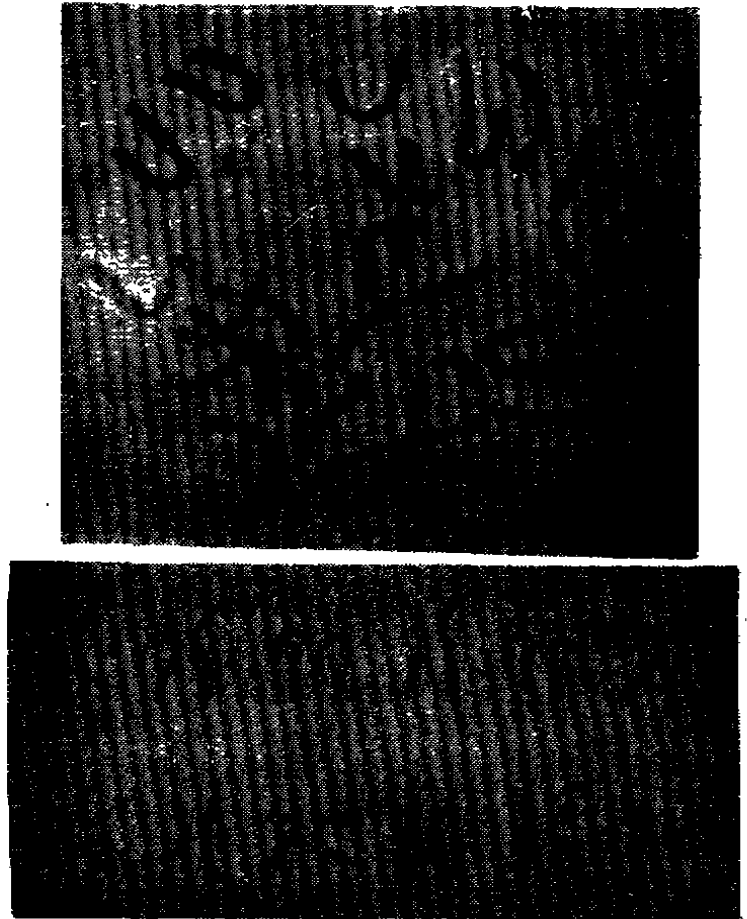


图 1 川滇冷杉的体细胞染色体形态和核型
Fig.1 The morphology of somatic chromosomes and karyotype of *Abies forrestii*

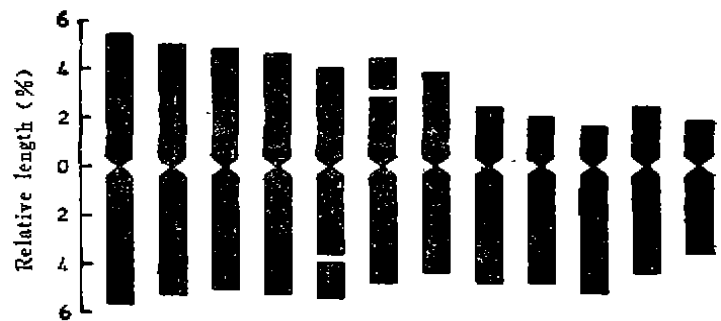


图 2 川滇冷杉的核型模式图
Fig.2 Idiogram of *Abies forrestii*

表 1 川滇冷杉的染色体长度、臂比和类型
Table 1 The lengths, arm ratios and types of chromosomes of
Abies forrestii

序 号 No.	相 对 长 度 (%) Relative length (%)			相 对 长 度 系 数 Index of relative length (I. R. L.)	臂 比 Ratio of arms (long arm / short arm)	类 型 Type
	短 臂 Short arm	长 臂 Long arm	全 长 Total			
1	5.43	5.53	10.96	1.32(L)	1.02	m
2	5.06	5.22	10.28	1.23(M ₂)	1.03	m
3	4.91	5.01	9.92	1.19(M ₂)	1.02	m
4	4.62	5.18	9.80	1.18(M ₂)	1.12	m
5	4.02	3.68+1.34	9.04	1.09(M ₂)	1.25	m*
6	1.28+2.81	4.75	8.84	1.06(M ₂)	1.16	m*
7	3.85	4.38	8.23	0.99(M ₁)	1.14	m
8	2.33	4.78	7.11	0.85(M ₁)	2.05	sm
9	2.09	4.78	6.87	0.82(M ₁)	2.29	sm
10	1.69	5.10	6.79	0.82(M ₁)	3.02	st
11	2.33	4.38	6.71	0.81(M ₁)	1.88	sm
12	1.81	3.65	5.46	0.66(S ₁)	2.02	sm

* 随体染色体 * satellite chromosome

2B类型, 平均臂比、染色体长度比、臂比大于2的染色体(4对)比例均为最高。虽然 Mehra 对该种的分析结果有差异, 但从具有最大的核型不对称系数及较高的平均臂比值和臂比大于2的染色体比例也反映了它较高的不对称性。因此就表中所列已经核型分析的12个种来看, 似以川滇冷杉的核型最不对称而比较进化。前述同源染色体之间明显的杂合现象也表明了川滇冷杉的核型较为进化, 因为一般认为由纯合向杂合的变化是染色体进化的一种趋势^[6]。

日诘雅博等^[7, 10]所描述和绘制的冷杉属植物的基本核型由7对中部和5对近中(近端着丝粒染色体)构成。但从表2所列12种冷杉属植物的核型来看, 除大部分种类符合外, 尚有 *A. gasicarpa*, *A. sachalinensis*, *A. pindrow*, *A. veitchii* 4种的核型由8对中部和4对近中着丝粒染色体组成, 因此他们描述的冷杉属的基本核型应作修正, 即至少应包括7m+5(sm, st)和8m+4(sm, st)两种组成。由表2可见冷杉属植物的核型类型为2A(2B), 即除个别种2B外一般为2A。

二、冷杉属的亲缘关系和进化地位

美国著名植物遗传、进化学家Stebbins^[16]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。作者比较了松科各属植物的核型(未发表), 发现冷杉属与油杉属十分接近。由表2可见油杉属5个种的核型也都由中部和近中着丝粒染色体组成, 平均臂比(1.37—1.61)、染色体长度比(1.67—2.06)、核型不对称系数(55.83—58.45)均与冷杉属的相近而略为偏低, 除台湾油杉 *K. formosana* 的核型为2B外都属2A类型。在以表2反映核型的不对称性及进化程度的平均臂比和染色体长度比为纵、横坐标所作的核型图(图

表2 冷杉属和油杉属的核型资料
Table 2 The karyotypic data of *Abies* and *Keteleeria*

分 类 群 Taxa	核型公式 Karyotypic formula	平均臂比 Arm ratio in mean	染色体长度比 Ratio of the longest ch- romosome to the shortest	臂比>2的 染色体比例 Propor- tion of chromo- somes with arm ratio>2	核型不 对称 系数 As.k %	核型 类型 Type	作 者 Author
<i>Abies</i>							
1. <i>A. balsamea</i>	14m+10sm	1.47	1.64	0.25	2A	56.95	Hizume1988
2. <i>A. concolor</i>	14m+10sm	1.54	1.85	0.33	2A	57.65	Hizume1988
3. <i>A. ernestii</i>	14m+10sm	1.49	1.95	0.17	2A	56.93	Hizume1988
4. <i>A. firma</i>	14m+10sm	1.54	1.73	0.25	2A	57.07	Hizume1988
5. <i>A. forrestii</i>	14m+8sm+2st	1.58	2.01	0.33	2B	57.77	本 文
	14m+10sm	1.56	1.63	0.25	2A	58.35	Mehra 1976
6. <i>A. homolepis</i>	14m+10sm	1.42	1.84	0.17	2A	56.33	Hizume1988
7. <i>A. lasiocarpa</i>	16m+8sm	1.44	1.66	0.17	2A	56.33	Hizume1988
8. <i>A. mariesii</i>	14m+10sm	1.47	1.74	0.25	2A	56.40	Hizume1988
9. <i>A. pindrow</i>	16m+8sm	1.52	1.91	0.17	2A	57.90	Mehra 1976
10. <i>A. sachalinensis</i>	16m+8sm	1.45	1.72	0.17	2A	57.01	Hizume1988
11. <i>A. veitchii</i>	16m+8sm	1.44	1.61	0.17	2A	56.43	Hizume1988
12. <i>A.v. var. sikokiana</i>	14m+10sm	1.51	1.70	0.17	2A	57.74	Hizume1988
<i>Keteleeria</i>							
1. <i>K. calcarea</i>	16m+8sm	1.47	1.84	0.33	2A	57.14	陈维新等1989
2. <i>K. cyclolepis</i>	18m+6sm	1.37	1.67	0.17	2A	55.89	李林初 1984
3. <i>K. davidiana</i>	18m+6sm	1.37	1.71	0.083	2A	55.83	Hizume1988
4. <i>K. formosana</i>	14m+10sm	1.61	2.06	0.42	2B	58.45	Kuo等 1972
5. <i>K. oblonga</i>	18m+6sm	1.39	1.80	0.17	2A	56.40	陈维新等1989

8)中则可形象地看到两属的相近亲缘关系,即以实心圆点组成的油杉属坐标区与空心圆点组成的冷杉属坐标区基本重叠,并以后者略偏上方一些表明冷杉属植物的核型较不对称而具有比较进化的趋势(松科属间核型不对称性的差异主要反映在平均臂比的差异上,各属的染色体长度比较为相近)。冷杉属12个种的平均臂比和核型不对称系数的平均值1.49和57.14均略大于油杉属5个种的平均值1.44和56.74,也表明了冷杉属的核型较为不对称和进化的趋势。核型资料的比较研究还表明冷杉属、油杉属接近于近缘的铁杉属*Tsuga*和云杉属*Picea*并比它们进化,但又不及最为进化的黄杉属*Pseudotsuga*和落叶松属*Larix*。

Liu^[3]的分类学研究认为冷杉属与油杉属最为近缘;Price等^[17]从免疫学分析指出油杉属与冷杉属最接近;胡志昂等^[6]以种子蛋白主要多肽分子量的定性估计提出两属比较相近;Hart^[8]根据48个多学科性状对松科各属的聚分析表明冷杉属与油杉属的亲缘关系最近;Van Tieghem^[10]、Greguss^[8]、胡玉熹和王伏雄^[11]、郑万钧和傅立国^[4]所进行的形态学、解剖学研究也都表明了该两属的相近关系。这些研究结果与上述的细胞学结论相符而彼此支持。Vierhapper^[20]、Pilger^[16]、郑万钧和傅立国^[4]、Napp-Zinn & Hu^[15]等系

统则不仅表明了该两属的近缘关系, 还表明了它们与云杉属、铁杉属相近, 因为这些系统都把这 4 个属纳入了同一类群。本作者收集的松科各属的化石资料也支持近缘的冷杉属、油杉属比相近的云杉属和铁杉属进化的细胞学结论。作者还发现松科各属核型的不对称性与球果鳞片苞鳞的发达程度相关。根据有关形态学资料〔4〕可见油杉属植物的苞鳞一般为种鳞的 $1/2-2/3$, 而冷杉属植物的苞鳞长度为种鳞的 $2/3$ 以上到等长或超出, 表明冷杉属较为发达的苞鳞支持它比油杉属进化。该两属的苞鳞长度总体上超过铁杉属和云杉属但不及黄杉属和落叶松属, 则又支持前述它们之间关系的细胞学结论。

致谢 承中国科学院昆明植物研究所植物园刘春林同志提供试验用种子, 复旦大学生物系摄影室傅文瑜同志协助显微摄影和印放照片, 特此一并致谢。

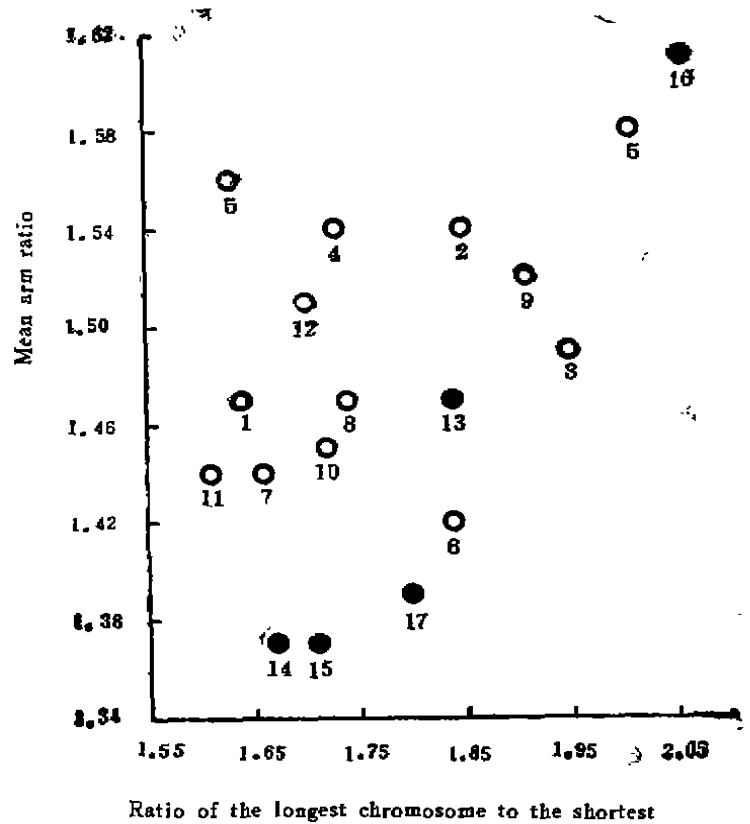


图 3 冷杉属和油杉属的核型

Fig. 3 The karyotypes of *Abies* and *Keteleeria*
 1. *A. balsamea*, 2. *A. concolor*, 3. *A. ernestii*, 4. *A. firma*, 5. *A. forrestii*, 6. *A. homolepis*, 7. *A. lasiocarpa*,
 8. *A. mariesii*, 9. *A. pindrow*, 10. *A. sachalinensis*, 11. *A. veitchii*, 12. *A. v. var. sikokiana*, 13. *K. calcarea*, 14. *K. cyclolepis*, 15. *K. davidiana*, 16. *K. formosana*, 17. *K. oblonga*

参 考 文 献

- 〔1〕 李林初, 1986: 秃杉的细胞学研究. 植物分类学报, 24(5): 376—381.
- 〔2〕 李林初、徐炳声, 1984: 江南油杉和台湾油杉核型的比较研究. 广西植物, 4(4): 277—280.
- 〔3〕 陈维新、叶志云、蔡玲, 1989: 黄枝油杉和矩鳞油杉的核型研究. 植物分类学报, 27(1): 49—52.
- 〔4〕 郑万钧、傅立国, 1978: 中国植物志(第七卷). 科学出版社, 北京.
- 〔5〕 胡志昂、刘长江、王洪新, 1984: 裸子植物的生化系统学(二)——松科植物的种子蛋白多肽. 植物分类学报, 22(5): 360—366.
- 〔6〕 顾志建、李懋学, 1982: 云南松和思茅松的染色体组研究. 云南植物研究, 4(2): 195—199.
- 〔7〕 日诘雅博、田中隆莊, 1979: 裸子植物の染色体. 遗传, 33(6): 31—37.
- 〔8〕 Greguss, P., 1955: Identification of living gymnosperms on the basis of xylogamy. Budapest: Akademiai Kiado.
- 〔9〕 Hart, J. A., 1987: A cladistic analysis of conifers: preliminary results. Journ. Arnold Arb., 68: 269—307.

- [10] Hizume, M., 1988: Karyomorphological studies in the family Pinaceae. Mem. Fac. Educ Ehime Univ., Nat Sci. 8: 1—108.
- [11] Hu, Y. S. & Wang, F. H., 1984: Anatomical studies of *Cathaya* (Pinaceae). Amer. J. Bot., 71: 727—735.
- [12] Kuo, S. R. et al., 1972: Karyotype analysis of some Formosan gymnosperms. Taiwaniana 17(1): 66—80.
- [13] Liu, T. S. 1971: A monograph of the genus *Abies*. Taipei, Taiwan.
- [14] Mehra, P. N., 1976: Conifers of the Himalayas with particular reference to the *Abies* and *Juniperus* complexes. Nucleus, 19(2): 123—139.
- [15] Napp-Zinn K. & Hu, Y. S., 1989: Anatomical studies on the bracts in pinaceous female cones III. Comparative study of (mostly Chinese) representatives of all genera. Bot. Jahrb. Syst., 110(4): 461—477.
- [16] Pilger, R., 1926: Coniferae, in Engler & Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig.
- [17] Price, R. A. et al., 1987: Relationships among the genera of Pinaceae: an immunological comparison. Syst. Bot., 12: 91—97.
- [18] Stebbins, G. L., 1957: Variation and evolution in plants. New York: Columbia University Press.
- [19] Van Tieghem, P., 1891: Structure et affinités des *Abies* et des genres les plus voisins. Bull. Soc. Bot. France, 38: 406—415.
- [20] Vierhapper, F., 1910: Entwurf eines neuen systems der Coniferen. Abh. K. K. Zool. -Bot. Ges. Wien, 5(4): 1—56.

KARYOTYPE ANALYSIS OF *ABIES FORRESTII* WITH A DISCUSSION ON THE EVOLUTIONAL POSITION OF *ABIES* (PINACEAE)

Li Linchu

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai 200433)

Abstract The present paper deals with the karyotype analysis of *Abies forrestii* C. C. Rogers endemic to China. The karyotypic formula of the species is $K(2n)=24=14m+8sm+2st$, which belongs to Stebbins' 2B type and the chromosome complement on relative length is $2n=24=2L+10M_2+10M_1+2S$. The karyotypes of the genus *Abies* (excl. *A. forrestii*) are composed of metacentric and submetacentric chromosomes and belong to 2A type (see Table 2). On the basis of the comparison among the karyotypes of pinaceous genera, the author discusses the relationship and evolutionary position of *Abies*. The conclusions are also supported by the data from morphology, anatomy, biochemistry, palaeobotany and so on.

Key words *Abies*; *A. forrestii*; Pinaceae; Karyotype; Evolution