

# 微糙三脉紫菀的细胞地理学研究

黎维平<sup>1</sup>, 刘胜祥<sup>2</sup>

(1. 湖南师范大学 生命科学学院, 中国湖南 长沙 410081; 2. 华中师范大学 生命科学学院, 中国湖北 武汉 430079)

**摘要:** 三脉紫菀多倍体复合体一直被认为是一个困难的类群。但是, 作为该复合体主产地的中国, 其分类学研究 and 细胞学资料十分缺乏。因此, 对微糙三脉紫菀 9 个居群进行了细胞学研究。结果显示, 微糙三脉紫菀为四倍体 ( $2n = 4x = 36$ ), 关于微糙三脉紫菀有六倍体的报道应属鉴定错误。微糙三脉紫菀 6 个居群的核型资料表明, 其核型的不对称性具有经度地带性变异的趋势。据此认为, 微糙三脉紫菀起源于浙皖山丘西部, 然后向西扩散, 抵达云贵高原和四川。这一假设得到横走地下茎演化证据的支持。

**关键词:** 微糙三脉紫菀; 核型; 横走地下茎; 起源; 扩散

中图分类号: Q949.783.5

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2005)01-0068-05

## Cytogeography of *Aster ageratoides* var. *scaberulus*

LI Wei-ping<sup>1</sup>, LIU Sheng-xiang<sup>2</sup>

(1. College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China;

2. College of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, Hubei, China)

**Abstract:** *Aster ageratoides* polyploid complex has been reputed to be a difficult taxonomical subject. However, taxonomical study and cytological data on the complex from China, its main distribution region, are extremely scanty. Therefore, 9 populations of *Aster ageratoides* var. *scaberulus* Ling were investigated cytologically. The result shows that *A. ageratoides* var. *scaberulus* is a tetraploid with  $2n = 4x = 36$ , and the reports that it possesses a hexaploid likely came from misidentification. Based on the fact that the karyotype variation of 6 populations of *A. ageratoides* var. *scaberulus* is correlated with longitude, it could be suggested that *A. ageratoides* var. *scaberulus* might be originated in western Zhejiang-Anhui Massif, and then disperse westwards, arriving at Yunnan-Guizhou Plateau and Sichuan. This hypothesis is supported by the evolutionary evidence of horizontal rhizome of *A. ageratoides* var. *scaberulus*.

**Key words:** *Aster ageratoides* var. *scaberulus*; karyotype; horizontal rhizome; origin; dispersal

(*Life Science Research*, 2005, 9(1): 068 ~ 072)

中国是三脉紫菀复合体的主要产区, 但系统地对国产三脉紫菀复合体进行分类学研究的仅有 Handel-Mazzetti<sup>[1]</sup>、林谔和陈艺林<sup>[2]</sup>, 而且林谔和

陈艺林基本上沿袭了 Handel-Mazzetti 的分类。迄今为止对国产三脉紫菀复合体的细胞学和细胞地理学研究仅有少量报道。Gu<sup>[3]</sup>记载了 *A. ageratoides*

收稿日期: 2004-10-08; 修回日期: 2004-12-12

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470131), 湖南省自然科学基金资助项目 (02JJY4055)

作者简介: 黎维平 (1959-), 男, 湖北监利县人, 湖南师范大学副教授, 博士, 主要从事植物分类学研究和植物生态学研究, Tel: +86-0731-8872525, E-mail: lwp@hunnu.edu.cn.

ssp. *ageratoides* 的染色体数目 ( $2n = 18$ ;  $2n = 18 + 2B$ ). Chen *et al.* [4, 5] 对三脉紫菀复合体的细胞地理学进行较大范围的研究, 涉及到5个变种的33个居群. Soejima 和 Peng<sup>[6]</sup>在台湾台中发现 *A. lasiocladus* Hayata 既有二倍体, 又有三倍体. Soejima *et al.*<sup>[7]</sup>报道云南昭通地区的 *A. ageratoides* var. *laticorymbus* 具有  $2x$ ,  $4x$  和  $8x$  等 3 种细胞型.

三脉紫菀复合体在中国分布广泛, 变异复杂, 然而迄今未见有关国产三脉紫菀复合体分类学研究的论文发表, 大多数国产变种的细胞学资料尚属空白, 已有的关于染色体数目的某些报道在分类群鉴定上也存在疑问, 各变种的起源与扩散仍无一报道. 因此国产三脉紫菀的研究有待深入开展<sup>[7]</sup>.

2000 年至 2002 年, 作者对 23 个省、市、自治区 46 个地区三脉紫菀复合体的 72 个居群进行了野外观察和采集, 从形态学、生态学、细胞地理学和分子生物学等多方面对该复合体进行了综合研究, 已报道了部分结果<sup>[8-12]</sup>. 本文首次报道了微糙三脉紫菀 (*Aster ageratoides* var. *scaberulus* (Miq.)

Ling) 的核型, 并根据其形态和核型的变异, 探讨了其起源中心与扩散路线.

## 1 材料和方法

### 1.1 居群取样

微糙三脉紫菀最初被当作种 *A. scaberulus* Miq. 发表, 后被降为 *A. trinervius* var. *ovatus* f. *pubescens* O. Kuntze. 或并入 *A. ageratoides* var. *ovatus*、*A. trinervius* var. *ovatus*<sup>[2]</sup>. 林榕则将其命名为 *Aster ageratoides* var. *scaberulus* (Miq.) Ling, 使其成为 *Aster ageratoides* 中的一个独立的变种<sup>[2]</sup>.

从前文提到的作者对三脉紫菀居群进行的野外观察和采集中得知, 其中9个居群(表1)的形态学特征与《中国植物志》(74)<sup>[2]</sup>上微糙三脉紫菀 (*A. ageratoides* var. *scaberulus*) 相似. 在对这 9 个居群的取样中, 每个居群随机采得至少 30 份标本和 15~20 个活体. 标本保存于湖南师范大学生命科学学院植物标本室 (HNNU). 活体移栽于湖南师范大学生命科学学院植物园.

表 1 实验材料的来源

Table 1 Origin and ploidy of materials

居群 Population	产地和生境 Locality and habit	海拔 Altitude/m	经度 Longitude	纬度 Latitude	凭证标本 Voucher
龙井 Longjing	Laoheshan, Hangzhou (杭州龙井); sidehill, road sides (山坡, 路边); .	50	120°09'	30°14'	LWP 01-032
汤口 Tangkou	Tangkou, Huangshan, Anhui (安徽黄山汤口); at forest margins, road sides, stream sides (林缘, 路边, 溪边); .	300~400	118°11'	30°10'	LWP 01-034
白鹅岭 Baieling	Baieling, Huangshan, Anhui (安徽黄山白鹅岭); top of the mountains (山顶); .	1 300	118°11'	30°10'	LWP 01-038
井冈山 Jinggangshan	Jinggangshan, Jiangxi (江西井冈山); at forest margins (林缘); .	500	113°50'	26°33'	LWP 00-115
芙蓉山 Furongshan	Furongshan, Anhua, Hunan (湖南安化芙蓉山); rode sides and at forest margins (林缘, 路边); .	1 000	111°48'	28°12'	LWP 01-091
南岳 Nanyue	Nanyue, Hunan (湖南南岳); at forest margins, and in woods (林缘, 林下); .	200~400	112°39'	27°15'	LWP 01-124
贵阳 Guiyang	Guiyang, Guizhou (贵州贵阳); rode sides (路边); .	1 100	106°42'	26°35'	LWP 00-117
花溪 Huaxi	Huaxi, Guiyang, Guizhou (贵州贵阳花溪); at forest margins (林缘); .	1 100	106°41'	26°33'	LWP 00-118
峨眉山 Emeishan	Emeishan, Sichuan (四川峨眉山); rode sides (路边); .	1 020	103°17'	29°21'	LWP 01-113

## 1.2 细胞学

染色体标本制备采用黎维平<sup>[9]</sup>的方法. 染色体玻片凭证标本保存于湖南师范大学生命科学学院植物学系.

每一居群观察 10~20 株植物 10 个以上、染色体分散好的有丝分裂中期细胞, 以其中 85% 以上细胞具有的恒定一致的染色体数作为该居群的染色体数目. 核型分析根据李懋学和陈瑞阳<sup>[12]</sup>的方法, 每一居群取 5 个细胞的核型平均值. 核型不对称系数 (As. k %) 计算公式为: 长臂总长 /

全组染色体总长  $\times 100$ . 核型分类按 Stebbins<sup>[13]</sup>方法划分.

## 2 结果与讨论

### 2.1 染色体数目

9 个微糙三脉紫菀居群的染色体数目均为 36 (其中 6 个居群的有丝分裂中期图见图 1A、B、E、F 和图 2C、D), 未发现 B 染色体. 由于紫菀属 (*Aster* L.) 的染色体基数只有一个, 为  $x = 9$ , 所以微糙三脉紫菀属于四倍体 ( $2n = 4x = 36$ ).



图 1 微糙三脉紫菀有丝分裂中期显微照片和核型图 (标尺 = 4  $\mu\text{m}$ )

A、C: 汤口居群; B、D: 白鹅岭居群; E: 贵阳居群; F: 峨眉山居群.

Fig. 1 Micrographs of somatic chromosomes and the karyotypes of *Asterageratoides* var. *scaberulus* at metaphase (1 bar = 4  $\mu\text{m}$ ).

A, C: Tandgkou; B, D: Baieling; E: Guiyang; F: Emeishan.

Chen *et al.*<sup>[4,5]</sup>曾报道, 在安徽黄山和附近地区发现微糙三脉紫菀 (*A. ageratoides* var. *scaberulus*) 的一个居群中有 3 种细胞型, 即除大多数为四倍体 ( $2n = 4x = 36$ ) 外, 还有少量五倍体 ( $2n = 5x = 45$ ) 和六倍体 ( $2n = 6x = 54$ ). 但本研究并未在黄山发现微糙三脉紫菀的五倍体和

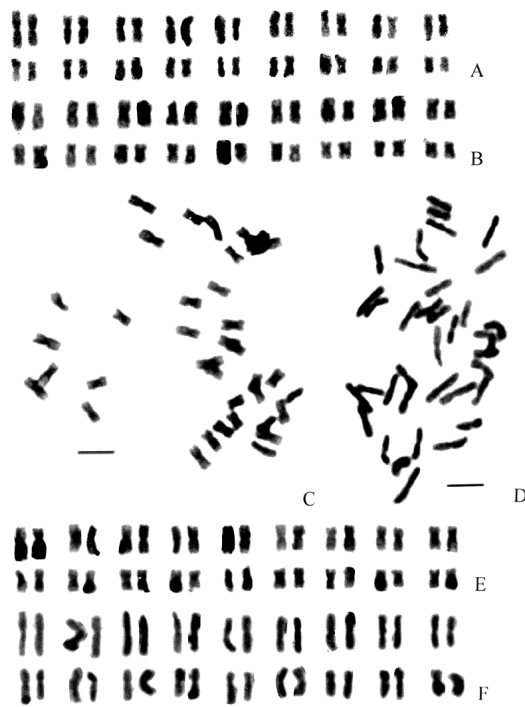


图 2 微糙三脉紫菀有丝分裂中期显微照片和核型图 (标尺 = 4  $\mu\text{m}$ )

A: 贵阳居群; B: 峨眉山居群; C、E: 龙井居群; D、F: 南岳居群.

Fig. 2 Micrographs of somatic chromosomes and the karyotypes of *Asterageratoides* var. *scaberulus* at metaphase (1 bar = 4  $\mu\text{m}$ ).

A: Guiyang; B: Emeishan; C, E: Longjing; D, F: Nanyue.

六倍体. 在黄山, 三脉紫菀的另一变种—宽伞三脉紫菀 (*A. ageratoides* var. *laticorymbus* Hand. -Mazz.) 为六倍体 ( $2n = 6x = 54$ ). 它与微糙三脉紫菀同域分布, 有时二变种的植株相距不到 1 m. Chen *et al.*<sup>[4,5]</sup>虽然报道的是整个三脉紫菀复合体的细胞学资料, 却只提到黄山的微糙三脉紫菀而未谈

及同域分布且十分常见的宽伞三脉紫菀, 所以 Chen *et al.* [4, 5] 所检测出的  $6x$  细胞型极可能是宽伞变种. 作者也检测出黄山三脉紫菀复合体中存在五倍体. 对凭证标本 (LWP01-039) 的研究表明, 此五倍体应属毛枝变种  $4x$  细胞型与宽伞变种  $6x$  细胞型之间的杂交一代 (未发表).

Chen *et al.* [4, 5] 还报道湖南南岳的微糙三脉紫菀也有  $4x$  和  $6x$  两种细胞型. 但本研究并未在南岳发现微糙三脉紫菀的  $6x$  细胞型. 作者认

为, Chen *et al.* [4, 5] 将  $6x$  的宽伞三脉紫菀误定为微糙三脉紫菀. 迄今为止, 微糙三脉紫菀只发现了一种倍性, 即四倍体 ( $2n = 4x = 36$ ).

## 2.2 核型演化

6 个微糙三脉紫菀居群的核型图见图 1C、D 和图 2A、B、E、F, 染色体参数 (核型公式、不对称系数、最长染色体/最短染色体、平均臂比和核型类型) 见表 2.

表 2 一些居群的染色体参数

Table 2 The chromosome parameters of some populations

居群 Populations	核型公式 Karyotypic formula	不对称系数 As. K/%	最长染色体/最短染色体 Lt/St	平均臂比 A. A. R	类型 Type
龙井 Longjing	$2n = 4x = 36 = 36m$	53.91	1.72	1.18	1A
汤口 Tangkou	$2n = 4x = 36 = 36m(2SAT)$	55.33	1.62	1.25	1A
白鹅岭 Baieling	$2n = 4x = 36 = 32m + 4sm$	55.78	1.66	1.29	1A
南岳 Nanyue	$2n = 4x = 36 = 36m(2SAT)$	55.51	1.71	1.27	1A
贵阳 Guiyang	$2n = 4x = 36 = 32m + 4sm$	56.57	1.75	1.32	1A
峨眉山 Emeishan	$2n = 4x = 36 = 34m + 2sm$	57.01	1.68	1.34	1A

表 2 中所列的 5 项染色体参数, 均是衡量核型不对称性的指标. 龙井、汤口二居群的染色体均为  $m$  型; 不对称系数最低, 分别为 53.91 和 55.33; 平均臂比最小, 仅 1.18 和 1.25; 汤口居群的最长染色体/最短染色体比值也是最低的, 为 1.62, 但龙井居群的却达 1.72. 综合评价, 龙井、汤口二居群的核型不对称性较低. 相比起来, 贵阳、峨眉山二居群的各项染色体参数表现出较高的不对称性. 紫菀属 (*Aster*) 的核型进化趋势是朝不对称增强的方向演化 [14], 所以位于华东地区浙皖山丘西部的龙井、汤口二居群核型较为原始, 华中的南岳居群居中, 西南的贵阳、峨眉山二居群核型较为进化. 白鹅岭居群虽然与汤口居群同位于黄山, 但前者分布于 1 300 m 的高海拔地区, 而后者见于 300 ~ 500 m 的低海拔地段, 白鹅岭居群可能是由汤口居群扩散而来, 并在更严酷的生境中发展出了较不对称的核型. 确定一个类群的起源地和它的迁移方向是植物地理学中最困难的问题之一, 而染色体资料对于植物的起源与分布历史的研究具有独特的贡献 [14]. 基于微糙三脉紫菀在中纬度地区

呈带状分布、核型不对称性具有经度地带性变化趋势等事实, 作者提出如下假设: 微糙三脉紫菀起源于包括龙井、汤口二居群在内的浙皖山丘西部低海拔地区, 然后向西扩散, 经长江中游地区到达四川和云贵高原. 同时由低海拔地区向高海拔地区延伸. 在扩散过程中, 核型的不对称性逐渐加强.

上述假设与王文采 [15] 的观点不同. 王文采 [15] 认为, “云贵高原和四川一带可能是在中白垩纪, 被子植物在赤道地区起源后向北半球扩展到达上述地区形成的一个重要发展中心, 在这里发生了强烈的演化辐射”; 三脉紫菀的迁移路线是 “由西南向东北方向”, 具体样式为 “由西南至西伯利亚或 (和) 邻近地区”. 但是, 三脉紫菀是一个由广泛分布的、多个变种组成的复合体, 其扩散途径复杂多样, 至少有 3 条主要迁移路线, 且无一类群是 “由西南向东北方向” 散布 [16].

本文以核型为依据所提出的假设, 得到形态学资料的支持. 横走根状茎一直被当成三脉紫菀的一个普遍存在的性状. 实际上, 横走根状茎从

不甚明显到十分发达,在三脉紫菀复合体的各变种间呈现复杂的变异样式,其进化趋势是从缺乏横走根状茎,行专性有性生殖,到横走根状茎发达,以营养繁殖或称克隆生长为主,兼具有性生殖<sup>[16]</sup>。浙皖山丘西部的微糙三脉紫菀龙井、汤口、及白鹅岭居群中有些植株为丛生型,横走根状茎很短甚至缺乏,为原始状态。相反,华中和西南的各居群中,横走根状茎多在10 cm以上,为游击型,较为进化。微糙三脉紫菀横走根状茎的演化与核型变异相比,也具有同样的经度地带性,这支持了本文关于微糙三脉紫菀起源、扩散的假设。

### 参考文献 (References):

- [1] HANDEL-MAZZETTI H. *Aster*. A. Dre. H. Smith annis 1921-1922, 1924 et 1934 lectae. XXXII[M]. *Plantae Sinenses: Acta Horti Gothoburgensis*, 1938, 12: 210-216.
- [2] 林榕, 陈芝林. 中国植物志 (74)[M]. 北京: 科学出版社 (LING Y, CHEN Y L. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (Tomus 74) [M]. Beijing: Science Press), 1985. 168-170.
- [3] GU H Y. On chromosome number of *Kalimeris* (Asteraceae, Asteraceae) and some related taxa[J]. *Cathaya*, 1989, 1: 1-16.
- [4] CHEN R Y, IRIFUNE K, SONG W Q, *et al.* Report on the cytogeographic investigation on Chinese *Aster ageratoides*[A]. RYUSO T. *Cytogenetics on Plant Correlating Between Japan and China*[C]. Hiroshima: Hiroshima University, 1992. 89-112.
- [5] CHEN R Y, IRIFUNE K, SONG W Q, *et al.* On the cytogeography and speciation of Chinese *Aster ageratoides* polyploid complex[A]. RYUSO T. *Cytogenetics on Plant Correlating Between Japan and China*[C]. Hiroshima: Hiroshima University, 1992. 113-136.
- [6] SOEJIMA A, PENG C I. Cytological features of the *Aster ageratoides* complex (Asteraceae) in Taiwan[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 1998, 39: 299-302.
- [7] SOEJIMA A, WU S G, IWATSUKI K. The *Aster ageratoides* complex (Asteraceae) in northeastern Yunan, China: cytological and morphological features[J]. *Acta Phytotaxonomica Geobotanica*, 1999, 50: 179-185.
- [8] 黎维平, 刘胜祥. 湖南菊科紫菀属一新种——吉首紫菀[J]. *植物分类学报* (LI W P, LIU S X. *Aster jishouensis* (Asteraceae), a new species from Hunan, China[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*), 2002, 40 (5): 455-457.
- [9] 黎维平. 三峡库区川鄂紫菀 (菊科) 的形态学和细胞学研究 [J]. *生命科学研究* (LI W P. A study on morphology and cytology of *Aster moupinensis* (Asteraceae) from the three gorge reservoir area[J]. *Life Science Research*), 2003, 7(1): 70-72.
- [10] LI W P, ZHANG Z G. *Aster shennongjiaensis* (Asteraceae), a new species from central China[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2004, 45 (1): 95-99.
- [11] LI W P. Two varieties of the *Aster ageratoides* complex in the Yuelu Mountain, China: karyotype and reproductive isolation [A]. DOBROMIR E. *Compilation of scientific papers "Natural Sciences 2004"* [C]. Shumen: University Press of Konstantin Preslavsky University, 2004.
- [12] 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* (LI M X, CHEN R Y. A suggestion on the standardization of karyotype analysis in plants[J]. *J Wuhan Bot Res*), 1985, 3(4): 297-302.
- [13] STEBBINS G L. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*[M]. London: Edward Arnold, 1971.
- [14] 洪德元. 植物细胞分类学[M]. 北京: 科学出版社 (HONG D Y. *Plant Cytotaxonomy*[M]. Beijing: Science Press), 1990. 94.
- [15] 王文采. 东亚植物区系的一些分布样式和迁移路线 (续) [J]. *植物分类学报* (WANG W T. On some distribution patterns and some migration routes found in the eastern Asiatic region (cont. ). *Acta Phytotaxonomica Sinica*), 1992, 30: 97-117.
- [16] 黎维平. 三脉紫菀多倍体复合体的物种生物学研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学 (LI W P. *Biosystematic Studies on the Aster ageratoides* (Asteraceae) Polyploid Complex [D]. Changsha: Hunan Agricultural University), 2002.