

水杉是北美红杉的一个亲本吗?*

李林初

(复旦大学生物系, 上海)

摘要 本文根据有关细胞学和形态学资料, 不同意 Schlarbaum 等以红杉没有水杉属的具长着丝点区域的标记染色体来否定水杉(属)是红杉的亲本, 同时认为, 他们提出某种杉木属植物为红杉提供了染色体组而是它的亲本的意见难以成立, 从而支持 Stebbins 的假设, 水杉(属)可能是北美红杉的一个亲本。而且, 它或许还是一个父本。

关键词 水杉; 北美红杉; 亲本

北美红杉(*Sequoia sempervirens*, 以下简称红杉)是杉科(Taxodiaceae)红杉属(*Sequoia*)的孑遗单型种^[9], 裸子植物中的唯一的自然六倍体^[14, 20], 举世闻名的珍稀植物。探索它的亲本及起源一直为植物学工作者所极感兴趣。早在1948年, Stebbins^[20]就对水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、红杉进行了细胞学观察和形态学比较, 首先提出以水杉为直接后裔的水杉属的一个古代种可能是同源异源多倍体(auto-allopolyploid)AAAABB或是部分异源多倍体(segmental allopolyploid) $A_1A_1A_1A_1A_2A_2$ 或 $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ 的红杉的一个亲本(以下用“水杉”来表示这个亲本), 它为红杉提供了一(或二)个染色体组。二十多年后, Saylor & Simons^[17]研究了红杉的核型和核仁后认为它很可能是同源异源多倍体AAAABB并猜测水杉与之有染色体组上的联系。最近, Schlarbaum等^[22-25]提出不同意见, 他们鉴于发现红杉没有水杉的具长着丝点区域的标记染色体, 而认为后者不可能为前者提供染色体组而成为它的亲本, 同时从红杉与杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和台湾杉木(*C. konishii*)的染色体组模式图的比较呈有明显的亲缘关系, 并都具有同一类型的随体染色体, 他们认为红杉的亲本是某种杉木属植物。“水杉”到底是红杉的一个亲本吗? 这个对红杉的起源和杉科的演化以及对古地理、古气候的研究都有重要意义的问题, 虽然已经提出了将近四十年, 但到目前还存在很大分歧。笔者对此作如下讨论并提出自己的看法。

Stebbins^[27]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。”因此, 在探索红杉的亲本问题上, 红杉及其近缘的核型研究应该首先得到重视, 不能象 Schlarbaum 等那样置此于不顾而单凭有无具长着丝点区域染色体的个别性状来判断红杉的亲本。笔者^[1, 4]比较了杉科各属植物的核型, 发现红杉的AA染色体组型与水杉的核型非常相象且最为接近, 从表1, 李林初^[1]和Saylor等^[17](包括Schlarbaum

本文于1986年8月24日收到。

* 本文系国家自然科学基金资助项目。

等^[22])的研究结果也可以看到这一点(虽然AA和 A_1A_1 两组型的数据多少有些差异)。笔者认为“水杉”很可能作为AAAABB同源异源多倍体红杉的亲本而提供了两个染色体组(AA)。这不仅支持了Saylor等对红杉染色体组AAAABB构成的分析和与水杉可能有染色体组联系的猜测,也支持了Stebbins认为“水杉”是红杉的一个亲本的假设,同时也为红杉的AA染色体组找到了可能来源,对它的外部形态与水杉非常相象以合理的细胞学解释^[3]。

如果说“水杉”确是红杉的一个亲本,那末对Schlarbaum等作为否定理由的“红杉不具水杉的长着丝点区域染色体”又该怎样看待呢?Navashi^[15]和Rieger^[16]在还阳参属(*Crepis*)和许多其他植物中发现,种间杂交条件下的一个亲本染色体组的核仁随体染色体常常对另一个亲本染色体组的随体染色体呈显性,称作随体丧失(种间杂交)染色体形态变异(amphiplasty)或核仁显性(nucleolar dominance),这会引起次缢痕的消失、核仁组织区部分或完全钝化和显性染色体组的染色体形态发生变化,这样,亲本的核型就不一定在杂种中得到完全表达。红杉之所以没有水杉的具长着丝点区域的标记染色体,也许正是由于作为其亲本“水杉”的这个特征没有得到表达的缘故,因为水杉的具长着丝点区域染色体^[1]实即Toda^[30]的具“小体-连接丝-大随体”(Kopfchen-Connecting fiber-Large satellite)结构的随体染色体。因此笔者认为Schlarbaum等不能以红杉缺乏水杉所具的长着丝点区域染色体作为否定“水杉”是红杉亲本的理由。

表1 杉科某些种核型的比较*

Table 1 The karyotype comparison of some species in Taxodiaceae

种名 Species	平均臂比 Arm ratio in mean	染色体长度比 (最长/最短) Ratio of the longest chromosome to the shortest	臂比大于2的 染色体比例 Proportion of chro- mosomes with arm ratio > 2	核型类型 ^[23] Karyotypic type
水杉 ^[11] <i>Metasequoia</i> <i>glyptostroboides</i>	1.23	1.85	0	1A
AA ^[17]	1.22	1.97	0	1A
红杉 <i>Sequoias</i> <i>sempetvirens</i>	A_1A_1 ^[22] 1.22	1.92	0	1A
B ^[17]	1.29	2.25	0	1B
A_2 ^[22]	1.24	1.96	0	1A
巨杉 ^[19] <i>Sequoiadendron</i> <i>giganteum</i>	1.24	2.03	0	1B
杉木 ^[21] <i>Cunninghamia</i> <i>lanceolata</i>	1.32	2.35	0	1B
台湾杉木 ^[21] <i>Cunninghamia</i> <i>konishii</i>	1.30	2.44	0	1B

* 表中数据系根据有关作者(已标明)的染色体资料经运算后填入。

恰恰相反，由于红杉 AA 染色体组型与水杉的核型非常相似，表明了“水杉”很可能是红杉的一个亲本，并且得到形态学^[3]和古植物学（未发表）的支持。顺便提一下，由于红杉的 B 染色体组型与巨杉（*Sequoiadendron giganteum*）^[19]的核型特别相象（表 1），可能表明了以巨杉为其直接后裔的巨杉属古代种作为红杉的另一个亲本为它提供了 B 染色体组^[4]，这也得到了形态学和古植物学资料的支持（未发表）。因此 Schlarbaum 等^[22,25]认为，具有长着丝点区域染色体的巨杉不可能为红杉提供染色体组而成为它的亲本的断言可能同样是不适当的。

根据目前的研究资料，至少已见杉科的水杉属（*Metasequoia*）^[1]、巨杉属（*Sequoiadendron*）^[19]、柳杉属（*Cryptomeria*）^[5,8,30]、水松属（*Glyptostrobus*）^[6,7]、落羽杉属（*Taxodium*）^[24]和台湾杉属（*Taiwania*）^[2,21]植物都具有长着丝点区域的标记染色体，如按 Schlarbaum 等的逻辑，这些属都是不能成为红杉的亲本的。假如红杉的亲本应该存在于其所隶的杉科之内的话，那末就只是剩下的杉木属（*Cunninghamia*）、金松属（*Sciadopitys*）和密叶杉属（*Athrotaxis*）植物了。Schlarbaum 等^[23]的确提出了某种杉木属植物是部分异源多倍体 $A_1A_1A_1A_1A_2A_2$ 红杉的亲本而提供了染色体组 A_1A_1 ，其理由是某些杉木属植物的核型与红杉的 A_1A_1 染色体组型明显相似及都具有相同类型的随体染色体。但 Schlarbaum 等自己所作的杉木、台湾杉木的核型^[21]和红杉的 A_1A_1 染色体组型^[22]所属的核型不对称性类型^[28]就不相同，前者为“1B”，后者为“1A”（见表 1），因此谈不上什么“明显相似”。笔者认为这些“1B”核型的杉木属植物似乎不可能为红杉提供“1A”的 A_1A_1 染色体组而成为它的亲本。另外，它们外部形态上的较大差距也表明了这一点，因为根据 Stebbins^[27]的观点，如果杉木属植物与红杉存在两个染色体组（ A_1A_1 或 AA ）的供受关系的话，它们的外部形态特征将一定非常相象（如红杉与水杉那样^[3]），不管红杉是部分异源多倍体 $A_1A_1A_1A_1A_2A_2$ 还是同源异源多倍体 $AAAABB$ 。对于金松属，尽管中国植物志^[9]仍把这个单种属置于杉科，但 Hayata^[12]早在 1931 年就根据金松（*Sciadopitys verticillata*）与其他杉科植物的形态特征差别把它分出独立为金松科（*Sciadopityaceae*）并得到 Sax 和 Beal^[18]、Tahara^[20]、Hirayoshi^[13]在细胞学、胚胎学方面的支持。Schlarbaum 等^[20]在观察了 $2n = 2x = 20$ 的金松的核型后也同意他们的意见。可见金松与其他杉科植物较为远缘，它作为红杉亲本的可能性较小。而从金松的染色体基数（ $x = 10$ ）来看，更表明它不大可能成为 $2n = 6x = 66$ 的红杉（ $x = 11$ ）的亲本。至于密叶杉属植物，它们是否具有长着丝点区域的标记染色体目前尚不得而知，但因它们始终分布于南半球而早就被认为可能与北半球红杉的起源无关^[10,11]。这样，似乎杉科中不管哪一属植物都不能成为红杉的亲本了。事实当然并非如此，红杉的亲本还是存在于杉科之内，前述核型资料的比较研究已经表明水杉（属）和巨杉（属）很可能是它的两个亲本。笔者这里只是从反面证明了 Schlarbaum 等根据有无长着丝点区域的染色体来判断红杉的亲本也许是不足取的。

综上所述，笔者认为不能把红杉没有水杉所具的长着丝点区域的标记染色体作为否定“水杉”是红杉亲本的理由。这种大部分杉科植物都有的染色体核型的特征与判别红杉的亲本根本无关。笔者从细胞学和形态学资料支持 Stebbins^[20]的假设，“水杉”很可能是红杉的一个亲本。据研究^[4]，它或许还是红杉的父本。

参 考 文 献

- 1 李林初. 武汉植物学研究, 1986; 4(1): 1-5
- 2 李林初. 植物分类学报, 1986; 24(5): 376-381
- 3 李林初. 自然杂志, 1986; 9(10): 781
- 4 李林初. 云南植物研究, 1987; 9(2): 187-192
- 5 李林初. 云南植物研究, 1987; 9(3): 325-331
- 6 李林初. 广西植物, 1987; 7(2): 101-106
- 7 肖德兴, 董金生. 江西农业大学学报, 1983; (3, 4): 87-90
- 8 肖德兴, 董金生. 林业科学, 1984; 20(4): 431-433
- 9 郑万钧, 傅立国. 中国植物志(第七卷). 北京: 科学出版社, 1978
- 10 Florin R. *Acta Hort. Bergiani*, 1963; 20(4): 121-312
- 11 Gulline H F. *Pap & Proc Roy Soc Tasmania*, 1952; 86: 131-136
- 12 Hayata B. *Plant Systematics Vol.1, Angiosperms*, 1931, Tokyo
- 13 Hirayoshi I. *Seiken Ziho*, 1942; 1: 88-90
- 14 Khoshoo T N. *Evolution*, 1959; 13: 24-39
- 15 Navashis M. *Proc Int Conf Genet*, 1928; 5: 1148-1152
- 16 Rieper R, Nicoloff H, Anastasova-Kristeva M. *Biol Zbl*, 1979; 93: 381-393
- 17 Saylor L C, Simons H A. *Cytologia*, 1970; 35: 294-303
- 18 Sax K, Beal J M, *J Arnold Arbor*, 1934; 15: 255-262
- 19 Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *Silvae Genet*, 1975; 24: 23-26
- 20 Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *J Heredity*, 1976; 67: 65-67
- 21 Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *Pl Syst Evol*, 1984; 145: 169-181
- 22 Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *Silvae Genet*, 1984; 33: 55-62
- 23 Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *Pl Syst Evol*, 1984; 147: 29-54
- 24 Schlarbaum S E, Johnson I C, Tsuchiya T. *Bot Gaz*, 1983; 144: 559-565
- 25 Schlarbaum S E, Tsuchiya T, Johnson L C. *J Arnold Arbor*, 1984; 65: 251-254
- 26 Stebbins G L. *Science*, 1948; 108: 95-98
- 27 Stebbins G L. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press, 1957
- 28 Stebbins G L. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. California: Addison-Wesley Publishing Co, 1971
- 29 Tahara M. *Cytologia Fujii Jub*, 1937; 14-19
- 30 Toda Y. *Jap For Soc*, 1980; 62(7): 264-269

IS METASEQUOIA AN ANCESTOR OF SEQUOIA SEMPERVIRENS?

Li Linchu

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai)

Abstract Schlarbaum et al, recognized that an ancestor of *Sequoia sempervirens* which had not the marker chromosome pairs was not *Metasequoia* but a species of *Cunninghamia*, that had contributed a genome to *Sequoia*. According to the karyology and morphology data, the present author did not agree with the opinion and supported that *Metasequoia* was an ancestor of *Sequoia* suggested by Stebbins. *Metasequoia* may be the male parent.

Key words *Metasequoia*; *Sequoia sempervirens*; Parent