

中国悬钩子属空心莓组与木莓组 28 种和变种的核型比较研究

王小蓉 汤浩茹* 段娟 李玲

(四川农业大学林学院园艺学院 四川雅安 625014)

A comparative study on karyotypes of 28 taxa in *Rubus* sect. *Idaeobatus* and sect. *Malachobatus* (Rosaceae) from China

Xiao-Rong WANG Hao-Ru TANG* Juan DUAN Ling LI

(College of Forestry and Horticulture, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China)

Abstract *Rubus* is a taxonomically difficult group and cytological data are expected hopefully to gain insight into the relationships of the genus. In this study the chromosome numbers and karyotypes of 18 taxa from sect. *Idaeobatus* and 10 taxa from sect. *Malachobatus* were investigated. Among them, the chromosome numbers of 10 taxa and karyotypes of 26 taxa were reported for the first time and mixoploidy was observed new in the genus. The chromosomes are small in size with a length of less than 3 μm and metacentric (about 90%) or submetacentric. All taxa have karyotypes of “1A” except *R. cockburnianus*, *R. innominatus* and *R. ellipticus* var. *obcordatus* which have karyotypes of “2A”. No aneuploids were found in all the 28 taxa studied. Plants of sect. *Idaeobatus* have diploids with $2n=2x=14$, except *R. idaeopsis* ($2n=3x=21$) and *R. parvifolius* (A mixoploid of $2n=2x=14$ and $2n=4x=28$). However, Plants of sect. *Malachobatus* have tetraploids with $2n=4x=28$, except for *R. buergeri* with $2n=8x=56$. In addition, conspicuous karyotype differences existed within the 18 taxa belonging to 11 of 7 subsections in sect. *Idaeobatus*, and the differences between some species within subsections are greater than that between subsections, while uniform karyotypes within subsections and variable karyotypes between subsections were observed in six of 13 subsections in sect. *Malachobatus* represented by 10 taxa. Systematic values of the cytological data were discussed for some cases when applicable to the two sections.

Key words chromosome number, karyotype, mixoploid, Rosaceae, *Rubus*, sect. *Idaeobatus*, sect. *Malachobatus*.
摘要 为了给悬钩子属 *Rubus* 植物的分类、系统演化和开发利用积累细胞学证据,对悬钩子属空心莓组 sect. *Idaeobatus* 18 个种(变种)和木莓组 10 个种(变种)的染色体数目和核型进行了比较研究,其中 10 个种(变种)的染色体数目和 26 个种的核型以及该属植物存在混倍体类型为首次报道。研究结果表明,研究的空心莓组和木莓组 sect. *Malachobatus* 植物染色体均小形,绝对长度均在 3 μm 以下,染色体由中部着丝点染色体(约 90%)和近中部着丝点染色体构成,核型分类主要属于“1A”型(85%以上),说明这两组植物在整个系统演化中处于相对原始的地位。本研究中的 28 个种(变种)均为整倍体,未发现非整倍体类型。但是两个组的染色体数目和核型结构有较大差异。在空心莓组的 18 种植物中,除拟复盆子 *R. idaeopsis* 为 $2n=3x=21$ 、茅莓 *R. parvifolius* 为 $2n=2x=14$ 与 $2n=4x=28$ 的混倍体外,其余种染色体数目和类型均为 $2n=2x=14$ 。而在木莓组的 10 个种中,除寒莓 *R. buergeri* 为 $2n=8x=56$ 外,其余种的染色体数目和倍性均为 $2n=4x=28$ 。此外,本研究所涉及的空心莓组 11 个亚组中的 7 个亚组的 18 个种(变种),亚组内的物种间染色体核型构成差异明显,有些甚至超过了亚组间一些物种的差异;而涉及的木莓组 13 个亚组的 6 个亚组 10 个种(变种),亚组间物种染色体核型结构差异较明显,但亚组内物种间染色体核型结构差异较小。本文依据细胞学资料对这两组植物的系统演化和一些种的分类进行了讨论。

关键词 染色体数目;核型;混倍体;蔷薇科;悬钩子属;空心莓组;木莓组

悬钩子属 *Rubus* L. 是蔷薇科 Rosaceae 中的一个 大属,全世界已知 750–1000 个种(陆玲娣, 1983; Thompson, 1997),广泛分布于世界各地。目前悬钩子属植物的分类仍主要以形态分类为主,由于本属

植物种类繁多,变异性大,类型复杂,而且存在无融合生殖类型,常出现多倍体,遗传多样性丰富,仅依据外部形态分类比较困难(陆玲娣, 1983; 俞德浚等, 1985)。俞德浚等(1985)、陆玲娣(2000)以及李维林和贺善安(2001)曾对中国悬钩子属一些植物进行分类修订,但依然存在意见分歧。染色体是生物体内在的遗传物质基础,是遗传物质的主要载体。染色体大小、数目和形态在植物的生长发育和世代

2007-05-28 收稿, 2007-09-14 收修改稿

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: htang@sicau.edu.cn; Tel.: 0835-2882515)。

繁衍过程中相对稳定,不易受环境条件变化的影响产生变异,能在很大程度上反映物种特性及其遗传差异。因此,不同物种的染色体数目、核型特征可为本属植物分类、系统发育和亲缘关系鉴定提供细胞学依据。全世界悬钩子属植物约有406种进行了染色体数目的研究,染色体基数都是7,倍性范围为 $2x-14x$ ($7x$ 除外),个别种是 $18x$ (陈瑞阳, 1993; 李秀兰等, 1993; 林盛华等, 1994; 顾姻等, 1996; Thompson, 1997; Naruhashi et al., 2002)。中国是世界悬钩子属植物的重要分布中心之一,已发表202种98变种(Li et al., 2002; 何顺志, 2006),遍及全国27个省区(陆玲娣, 1983),其中约85种的染色体被观察研究过(Longley, 1924; Longley & Darrow, 1924; Darlington & Wylie, 1955; 李秀兰等, 1993; Thompson & Zhao, 1993; 陈瑞阳, 1993; 林盛华等, 1994; Thompson, 1995; 顾姻等, 1996; Naruhashi et al., 2002)。但是,全世界悬钩子属植物涉及核型研究的只有插田泡*R. coreanus* Miq.和茅莓*R. parvifolius* L.的二倍体与四倍体类型等8个种(Pool et al., 1981; Iwatsubo & Naruhashi, 1991; 陈瑞阳, 1993; 李秀兰等, 1993; 林盛华, 1994)。Pool等(1981)研究发现复盆子*R. idaeus* L.与插田泡核型结构差异明显,可用于鉴别两个物种杂交子代染色体的来源。我国西南地区不仅悬钩子植物种类多,集中了全国悬钩子总种数的66%,而且类型多样,兼有从草本到木本的一系列类群(陆玲娣, 1983)。在四川省教育厅和国家自然科学基金的资助下,我们对西南地区悬钩子属植物资源进行了调查和收集,发现西南地区的悬钩子资源,尤其是果用优良种质或特异种质主要集中在空心莓组sect. *Idaeobatus* Focke和木莓组sect. *Malachobatus* Focke (王小蓉等, 2006)。本文报道中国西南(主要是四川)悬钩子属空心莓组和木莓组共28种(变种)植物的染色体数目和核型分析结果,其中有10个种(变种)的染色体数目和26个种(变种)的核型为首次报道。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料于2003–2006年采自四川省和贵州省等地(表1),栽种于四川农业大学教学科研园,进行常规管理。标本由四川农业大学杨光辉老师鉴定,

凭证标本保存于四川农业大学园艺系标本室内。

1.2 方法

2004–2006年3–4月或11月,分别剪取以上材料3–5个节位的嫩梢或硬枝若干,扦插于塑料大棚以蛭石为基质的插床中,进行常规管理。待不定根长至1–2 cm时,取健壮插穗正在生长的根尖,洗净后,用0.002 mol/L 8-羟基喹啉在0–4 °C下预处理24 h,再用卡诺氏固定液将材料固定20–24 h后,用1 mol/L HCl 60 ± 1 °C恒温解离4–7 min,最后切取根尖,改良苯酚品红染色压片,奥林巴斯BX-51型显微镜观察,DP70摄像头拍照、CCD分析软件进行照片处理。每份材料通常做10–20个根尖,染色体计数至少20–30个细胞,以其中的众数作为该材料的染色体数目。核型分析选取其中着丝粒清晰、有代表性的5个细胞作为分析依据。染色体相对长度、臂比及类型采用李懋学和陈瑞阳(1985)植物染色体标准化的规定分析。按Levan等(1964)的分类法对染色体各项指数进行测量和命名,核型分类按Stebbins (1971)的标准进行。核型不对称系数(As.K)=全部染色体长臂之和/全部染色体总长度 $\times 100$ 。

2 结果

2.1 染色体数目和倍性

实验观察了28个种(变种)的染色体数目(表1)。其中有10个种(变种)的染色体数目为首次报道。研究的28个种(变种)均为整倍体,未发现有非整倍体类型存在。在空心莓组的18个种(变种)中,除拟复盆子为 $2n=3x=21$ 、茅莓为 $2n=2x=14$ 与 $2n=4x=28$ 的混倍体外,其余种(变种)的染色体数目均为 $2n=2x=14$ 。在木莓组的10个种(变种)中,除寒莓为 $2n=8x=56$ 外,其余种(变种)的染色体数目和倍性均为 $2n=4x=28$,未发现有混倍体。

2.2 染色体核型

实验的28个种(变种)的中期染色体核型特征参数见表2,中期染色体形态以及核型排列见图1–56。从表2可以看出,在空心莓组的18个种(变种)中,11个种(变种)的染色体有随体。染色体长度为1.15–2.85 μm ,平均长度为1.90 μm ,最长染色体与最短染色体之比为1.27–1.96。在核型分类上,除华中悬钩子、白叶莓和栽秧泡为“2A”型外,其余均为“1A”型。染色体组成主要为中部着丝点染色体(占

表1 材料来源及染色体数

Table 1 The *Rubus* samples used in this study and their locality and chromosome numbers (2n)

分类群 Taxon	采集地 Locality	海拔 Altitude (m)	凭证标本 Voucher	本研究 染色体数 This study	曾报道 染色体数 Literature reported	参考文献 Reference	图 Figure
空心莓组Sect. <i>Idaeobatus</i> Focke							
秀丽莓 <i>R. amabilis</i> Focke	四川雅安 Ya'an, Sichuan	1250	王小蓉 (X. R. Wang) R01-14	14**			12, 40
华中悬钩子 <i>R. cockburnianus</i> Hemsl.	四川天全 Tianquan, Sichuan	1800	王小蓉 (X. R. Wang) R05-1	14	14	Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995	1, 29
山莓 <i>R. corchorifolius</i> L. f.	四川雅安 Ya'an, Sichuan	750	王小蓉 (X. R. Wang) R01-6	14	14	Iwatsubo & Naruhashi, 1993; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995; Naruhashi et al., 2002	18, 46
插田泡 <i>R. coreanus</i> Miq.	四川雅安 Ya'an, Sichuan	680	王小蓉 (X. R. Wang) R01-4	14	14	Pool et al., 1981; Iwatsubo & Naruhashi, 1991; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995	14, 42
椭圆悬钩子 <i>R. ellipticus</i> Smith	四川雅安 Ya'an, Sichuan	750	王小蓉 (X. R. Wang) R01-7	14	14	Malik, 1965; Subramanian, 1987; Iwatsubo & Naruhashi, 1992; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995	6, 34
栽秧泡 <i>R. ellipticus</i> Smith var. <i>obcordatus</i> (Franch.) Focke	四川雅安 Ya'an, Sichuan	700	王小蓉 (X. R. Wang) R01-2	14**			7, 35
蓬蘽 <i>R. hirsutus</i> Thunb.	四川龙泉 Longquan, Sichuan*	700	林艺(Y. Lin) R07-1	14	14	Jinno, 1958; Naruhashi, 1989; Iwatsubo & Naruhashi, 1992; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995	17, 45
拟复盆子 <i>R. idaopsis</i> Focke	四川西充 Xichong, Sichuan	700	王小蓉 (X. R. Wang) R03-9	21**			2, 30
白叶莓 <i>R. innominatus</i> S. Moore	四川天全 Tianquan, Sichuan	2000	王小蓉 (X. R. Wang) R05-2	14	14	Longley & Darrow, 1924; Iwatsubo & Naruhashi, 1993; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995	3, 31
红花悬钩子 <i>R. inopertus</i> (Diels) Focke	四川雅安 Ya'an, Sichuan	1740	王小蓉 (X. R. Wang) R01-5	14	14	Thompson & Zhao, 1993; Naruhashi et al., 2002	11, 39
喜阴悬钩子 <i>R. mesogaeus</i> Focke	四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan	1670	王小蓉 (X. R. Wang) R02-5	14	14	Longley & Darrow, 1924; Jinno, 1958; Naruhashi et al., 2002	9, 37
红泡刺藤 <i>R. niveus</i> Thunb.	四川雅安 Ya'an, Sichuan	700	王小蓉 (X. R. Wang) R01-1	14	14	Iwatsubo & Naruhashi, 1993; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995	4, 32
茅莓 <i>R. parvifolius</i> L.	四川西充 Xichong, Sichuan	550	王小蓉 (X. R. Wang) R03-3	2x与4x的混倍体** mixoploid of 2x and 4x**	14 21 28	Jinno, 1958; Iwatsubo & Naruhashi, 1991; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995; Naruhashi et al., 2002; Naruhashi & Iwatsubo, 1993; Chen, 1993; Lin et al., 1994	8A, 8B, 36A, 36B
红毛悬钩子 <i>R. pinfaensis</i> Lévl. & Vant.	四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan	850	王小蓉 (X. R. Wang) R02-4	14	14	Thompson, 1995; Naruhashi et al., 2002	13, 41
针刺悬钩子 <i>R. pungens</i> Camb.	四川天全 Tianquan, Sichuan	2100	王小蓉 (X. R. Wang) R05-5	14		Iwatsubo & Naruhashi, 1992; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995; Naruhashi et al., 2002	16, 44
直立悬钩子 <i>R. stans</i> Focke	四川西昌 Xichang, Sichuan	2100	王小蓉 (X. R. Wang) R06-1	14**			15, 43
紫红悬钩子 <i>R. subinopertus</i> Yü & Lu	四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan	2150	王小蓉 (X. R. Wang) R02-6	14**			5, 33
密刺悬钩子 <i>R. subtibetanus</i> Hand.-Mazz.	四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan	2450	王小蓉 (X. R. Wang) R02-7	14**			10, 38
木莓组Sect. <i>Malachobatus</i> Focke							
西南悬钩子 <i>R. assamensis</i> Focke	四川雅安 Ya'an, Sichuan	700	王小蓉 (X. R. Wang) R01-10	28	28	Iwatsubo & Naruhashi, 1992	22, 50
寒莓 <i>R. buergeri</i> Miq.	四川雅安 Ya'an, Sichuan	850	王小蓉 (X. R. Wang) R01-11	56	56	Jinno, 1958; Naruhashi & Iwatsubo, 1993; Thompson & Zhao, 1993; Naruhashi et al., 2002	26, 54
					42	Naruhashi & Iwatsubo, 1993	

表1 (续) Table 1 (continued)

分类群 Taxon	采集地 Locality	海拔 Altitude (m)	凭证标本 Voucher	本研究 染色体数 This study	曾报道 染色体数 Literature reported	参考文献 Reference	图 Figure
尾叶悬钩子 <i>R. caudifolius</i> Wuzhi	四川雅安 Ya'an, Sichuan	1700	王小蓉 (X. R. Wang) R01-16	28	28	Thompson & Zhao, 1993	28, 56
峨眉悬钩子 <i>R. faberi</i> Focke	四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan	660	王小蓉 (X. R. Wang) R02-4	28**			25, 53
宜昌悬钩子 <i>R. ichangensis</i> Hemsl. & Ktze.	四川雅安 Ya'an, Sichuan	700	王小蓉 (X. R. Wang) R01-9	28	28	Iwatsubo & Naruhashi, 1992; Thompson & Zhao, 1993	21, 49
光滑高粱泡 <i>R. lambertianus</i> Ser. var. <i>glaber</i> Hemsl.	四川雅安 Ya'an, Sichuan	680	王小蓉 (X. R. Wang) R01-8	28	28	Thompson, 1995	19, 47
大乌泡 <i>R. multibracteatus</i> Lévl. et Vant.	贵州施秉 Shibing, Guizhou	700	杨琴(Q. Yang) R20-1	28	28	Thompson & Zhao, 1993	23, 51
乌泡子 <i>R. parkeri</i> Hance	四川雅安 Ya'an, Sichuan	680	王小蓉 (X. R. Wang) R01-12	28**			20, 48
川莓 <i>R. setchuenensis</i> Bureau & Franch.	四川天全 Tianquan, Sichuan	2000	王小蓉 (X. R. Wang) R05-3	28	28	Iwatsubo & Naruhashi, 1993; Thompson & Zhao, 1993	24, 52
奕武悬钩子 <i>R. yiwuanus</i> Fang	四川雅安 Ya'an, Sichuan	1700	王小蓉 (X. R. Wang) R01-15	28**			27, 55

*上世纪70年代从浙江省引种至该地区。 ** 染色体数目为首次报道。

* Introduced to the district from Zhejiang Province in 1970s. ** Chromosome numbers were reported for the first time.

89.20%), 极少数为近中部着丝点染色体(占10.80%), 核型不对称系数为53.71–60.52。而在木莓组10个种(变种)中, 未发现有染色体带随体, 染色体长度为0.97–2.34 μm , 平均长度为1.63 μm , 最长染色体与最短染色体之比为1.37–1.90。在核型分类上, 均属于“1A”型核型。染色体组成主要为中部着丝点染色体(占92.21%), 极少数为近中部着丝点染色体(占7.79%), 核型不对称系数为53.46–58.94。

3 讨论

本研究首次报道了10个种(变种)的染色体数目和26个种(变种)的核型以及该属植物存在混倍体类型。本实验中插田泡有一对染色体带有随体, 与Pool等(1981)的结果一致。茅莓的倍性变异比较丰富, 有二倍体(Jinno, 1958; Iwatsubo & Naruhashi, 1991; Thompson & Zhao, 1993; Thompson, 1995; Naruhashi et al., 2002;)、三倍体(Naruhashi & Iwatsubo, 1993)和四倍体(陈瑞阳, 1993; 林盛华等, 1994)的报道, 本实验还观察到了茅莓有二倍体与四倍体的混倍体类型, 为首次报道。茅莓混倍体中4x细胞类型的产生可能与二倍体茅莓一些细胞的异常有丝分裂产生染色体数目加倍的细胞有关。陆玲娣(1983)和俞德浚等(1985)指出, 悬钩子属植物

存在无融合生殖类型, 常出现多倍体。由此推测, 该属植物的多倍体除由未减数配子受精融合形成外, 倍性变异也可能与分生组织一些细胞的异常有丝分裂有关。在茅莓的核型研究方面, 陈瑞阳(1993)和林盛华等(1994)研究的四倍体茅莓的核型分类为“1A”型, 发现有随体的染色体, 本研究结果的核型分类与此一致, 而在茅莓的两个不同倍性的细胞中, 还发现有随体的染色体。这可能与采样的居群有关, 也表明了茅莓分布广泛、形态复杂多样有其细胞学基础。

Raven (1975)指出, 被子植物尽管许多科甚至目是多倍体起源, 但更主要的是从二倍体向多倍体进化, 而多倍体现象是悬钩子属植物的一个普遍现象(Thompson, 1997)。陆玲娣(1983)依据该属植物的形态特征并结合部分细胞学资料将中国悬钩子属植物按系统发育的先后分为空心莓组和木莓组等8个组, 并且认为, 在这8个组中, 空心莓组是比较原始的组, 木莓组是比较进化的组。空心莓组含11个亚组, 本研究所观察的空心莓组18种(变种)植物属于其中的7个亚组。除拟复盆子为三倍体, 茅莓为二倍体和四倍体的混倍体外, 其余16个种(变种)皆为二倍体(表2), 表明空心莓组植物主要在二倍体水平上进化。所观察的木莓组10种(变种)植物涉及木莓组的11个亚组中的6个亚组, 除寒莓为八倍体外,

表2 悬钩子属空心莓组与木莓组28个种(变种)的核型特征比较

Table 2 A comparison of karyotypic characteristics of 28 taxa in *Rubus* sect. *Idaeobatus* and sect. *Malachobatus*

种类Taxon	核型公式 Karyotype formula	相对长度构成 Constitute of relation length	As.K** (%)	Lc/Sc**	类型 Type
空心莓组Sect. <i>Idaeobatus</i> Focke					
1 圆锥序亚组Subsect. <i>Thyrsidaei</i> (Focke) Yü & Lu					
华中悬钩子 <i>R. cockburnianus</i> *	2n=2x=14=8m+6sm (2SAT)	8M1+6M2	60.52	1.32	2A
拟复盆子 <i>R. idaeopsis</i> *	2n=3x=21=18m (3SAT)+3sm	9M1+12M2	57.45	1.42	1A
白叶莓 <i>R. innominatus</i> *	2n=2x=14=12m+2sm (2SAT)	8M1+4M2+2L	55.67	1.96	2A
2 伞房序亚组Subsect. <i>Idaeanthi</i> (Focke) Yü & Lu					
红泡刺藤 <i>R. niveus</i> *	2n=2x=14=14m	8M1+6M2	53.71	1.49	1A
3 绒毛果亚组Subsect. <i>Pileati</i> Yü & Lu					
紫红悬钩子 <i>R. subinopertus</i> *	2n=2x=14=12m (4SAT)+2sm	10M1+4M2	57.72	1.29	1A
4 绒毛叶亚组Subsect. <i>Stimulantes</i> Yü & Lu					
椭圆悬钩子 <i>R. ellipticus</i> *	2n=2x=14=12m+2sm	10M1+4M2	56.45	1.44	1A
栽秧泡 <i>R. ellipticus</i> var. <i>obcordatus</i> *	2n=2x=12m (2SAT)+2sm (2SAT)	6M1+8M2	57.13	1.54	2A
茅莓 <i>R. parvifolius</i>	2n=4x=28=24m+4sm(4SAT)	16M1+12M2	56.52	1.45	1A
	2n=2x=14=12m+2sm (2SAT)	10M1+2M2+2L	56.43	1.44	1A
喜阴悬钩子 <i>R. mesogaeus</i> *	2n=2x=14m	6M1+8M2	54.71	1.33	1A
密刺悬钩子 <i>R. subtibetanus</i>	2n=2x=14m (2SAT)	8M1+4M2+2L	54.68	1.54	1A
5 柔毛叶亚组Subsect. <i>Pungentes</i> (Focke) Yü & Lu					
红花悬钩子 <i>R. inopertus</i> *	2n=2x=14=14m	8M1+6M2	57.20	1.37	1A
秀丽莓 <i>R. amabilis</i> *	2n=2x=14=12m(2SAT)+2sm	8M1+6M2	58.12	1.38	1A
红毛悬钩子 <i>R. pinfaensis</i> *	2n=2x=14=12m+2sm	8M1+6M2	56.90	1.27	1A
插田泡 <i>R. coreanus</i>	2n=2x=14=14m (2SAT)	6M1+6M2+2L	55.47	1.66	1A
直立悬钩子 <i>R. stans</i> *	2n=2x=14=14m (2SAT)	10M1+4M2	58.72	1.32	1A
针刺悬钩子 <i>R. pungens</i> *	2n=2x=14=12m (2SAT)+2sm	2S+6M1+6M2	57.31	1.46	1A
6 多心皮亚组Subsect. <i>Rosaefolii</i> (Focke) Yü & Lu					
蓬蘽 <i>R. hirsutus</i> Thunb.*	2n=2x=14=12m+2sm	8M1+6M2	58.97	1.35	1A
7 球果亚组Subsect. <i>Corchorifolii</i> (Focke) Yü & Lu					
山莓 <i>R. corchorifolius</i> L. f.*	2n=2x=14=14m	6M1+8M2	57.09	1.39	1A
木莓组Sect. <i>Malachobatus</i> Focke					
1 尖叶亚组Subsect. <i>Acuminati</i> (Focke) Yü & Lu					
光滑高粱泡 <i>R. lambertianus</i> var. <i>glaber</i> *	2n=4x=28=24m+4sm	4S+12M1+4M2+8L	55.37	1.84	1A
2 长叶亚组Subsect. <i>Dolichophylli</i> Yü & Lu					
乌泡子 <i>R. parkeri</i> *	2n=4x=28=24m+4sm	4S+12M1+8M2+4L	56.50	1.90	1A
宜昌悬钩子 <i>R. ichangensis</i> *	2n=4x=28=24m+4sm	16M1+8M2+4L	57.53	1.61	1A
3 长序亚组Subsect. <i>Elongati</i> (Focke) Yü & Lu					
西南悬钩子 <i>R. assamensis</i> *	2n=4x=28=20m+8sm	16M1+12M2	58.94	1.49	1A
4 锦葵叶亚组Subsect. <i>Moluccani</i> (Focke) Yü & Lu					
大乌泡 <i>R. multibracteatus</i> *	2n=4x=28=28m	16M1+12M2	56.71	1.55	1A
川莓 <i>R. setchuenensis</i> *	2n=4x=28=28m	16M1+12M2	56.04	1.51	1A
峨嵋悬钩子 <i>R. faberi</i> *	2n=4x=28=28m	16M1+12M2	53.46	1.37	1A
寒莓 <i>R. buergeri</i> *	2n=8x=56=56m	32M1+24M2	55.18	1.51	1A
5 巨托亚组 Subsect. <i>Stipulosi</i> Yü & Lu					
奕武悬钩子 <i>R. yiwuanus</i> *	2n=4x=28=28m	16M1+12M2	56.50	1.51	1A
6 总序亚组Subsect. <i>Sozostyli</i> (Focke) Yü & Lu					
尾叶悬钩子 <i>R. caudifolius</i> *	2n=4x=28=24m+4sm	16M1+8M2+4L	57.49	1.56	1A

*核型为首次报道。 ** As.K, 不对称系数; Lc, 最长染色体; Sc, 最短染色体。

*The karyotypes were reported for the first time. ** As.K (%), index of the karyotypic asymmetry; Lc, the longest chromosome; Sc, the shortest chromosome.

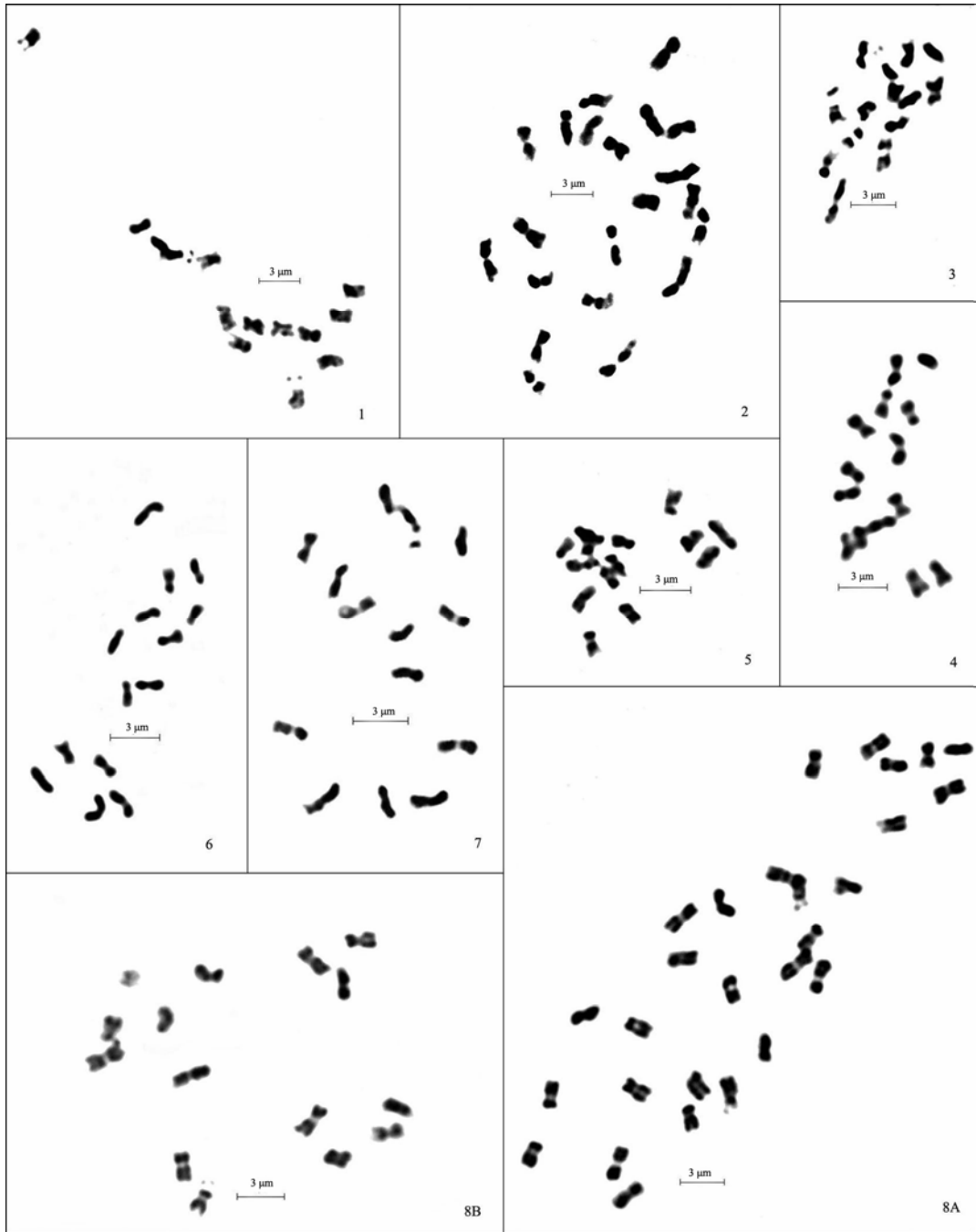


图1-8 悬钩子属空心莓组8个种(变种)细胞有丝分裂中期染色体显微照片 1. 华中悬钩子。2. 拟复盆子。3. 白叶莓。4. 红泡刺藤。5. 紫红悬钩子。6. 椭圆悬钩子。7. 栽秧泡。8A, B. 茅莓。

Figs. 1-8. Micrographs of somatic chromosomes at metaphase of 8 taxa in *Rubus* sect. *Idaeobatus*. 1. *R. cockburnianus*. 2. *R. idaeopsis*. 3. *R. innominatus*. 4. *R. niveus*. 5. *R. subinopertus*. 6. *R. ellipticus*. 7. *R. ellipticus* var. *obcordatus*. 8A, B. *R. parvifolius* A₂.

其余9个种(变种)皆为四倍体(表2), 表明木莓组植物主要在四倍体水平上进化。按照被子植物从二倍体向多倍体进化的观点, 本研究结果与陆玲娣(1983)认为木莓组比空心莓组植物进化的观点一

致。但是, Stebbins (1971)指出, 高等植物核型进化的基本趋势是由对称向不对称方向发展, 系统演化上处于比较古老或原始的植物往往具有较对称的核型, 不对称的核型通常出现在较进化或特化的植

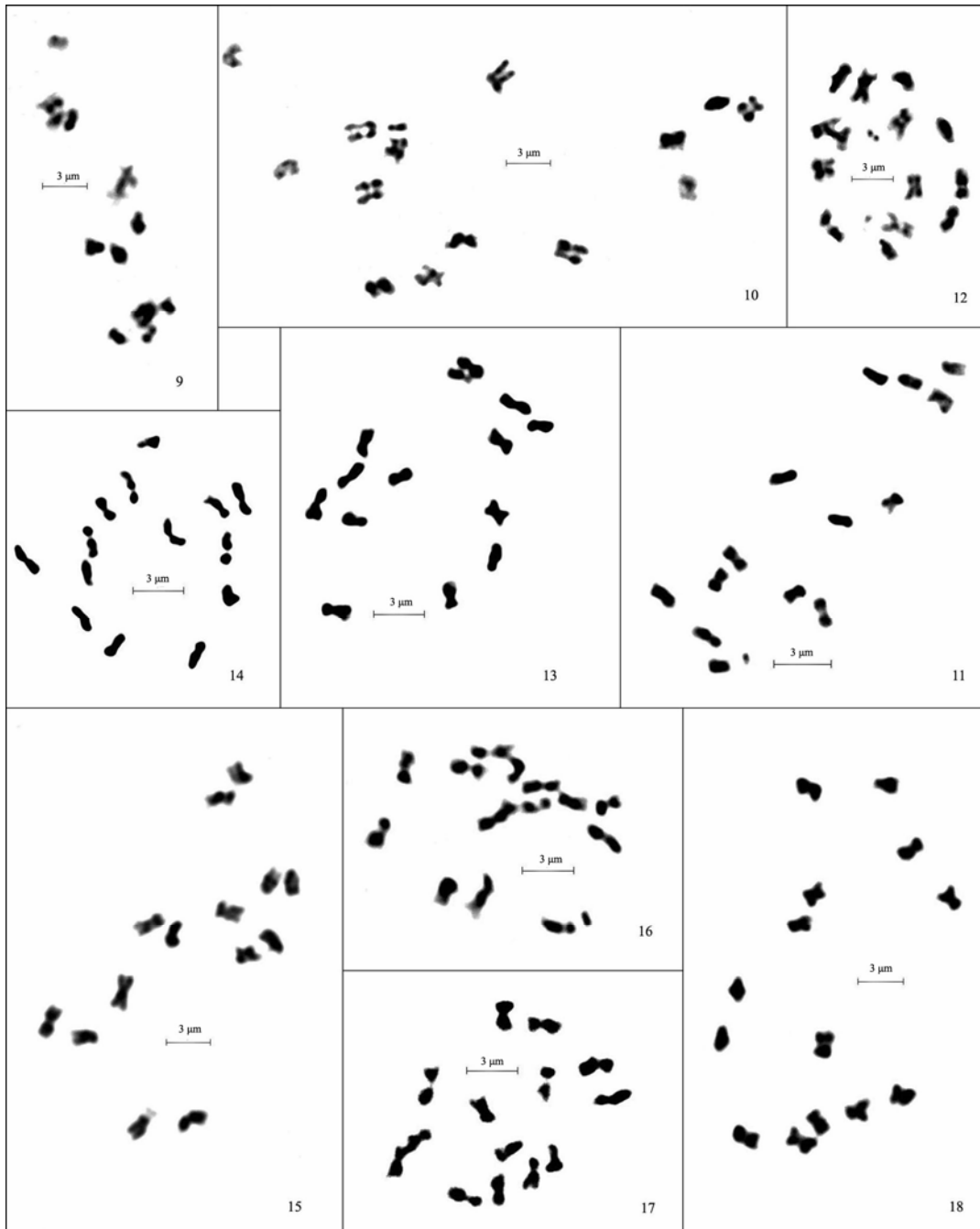


图9-18 悬钩子属空心莓组10个种细胞有丝分裂中期染色体显微照片 9. 喜阴悬钩子。10. 密刺悬钩子。11. 红花悬钩子。12. 秀丽莓。13. 红毛悬钩子。14. 插田泡。15. 直立悬钩子。16. 针刺悬钩子。17. 蓬蘽。18. 山莓。

Figs. 9-18. Micrographs of somatic chromosomes at metaphase of 10 species in *Rubus* sect. *Idaebatus*. 9. *R. mesogaeus*. 10. *R. subtibetanus*. 11. *R. inopertus*. 12. *R. amabilis*. 13. *R. pinfaensis*. 14. *R. coreanus*. 15. *R. stans*. 16. *R. pungens*. 17. *R. hirsutus*. 18. *R. corchorifolius*.

物中。从前面结果分析, 本研究所有的材料均为较对称的“1A”型或“2A”型核型(核型不对称系数为53.46%–60.52%), 染色体均由中部着丝点染色体(约90%)和近中部着丝点染色体构成, 最长染色体

与最短染色体的比值在1.26–1.96之间, 说明悬钩子属这两组植物在整个系统演化中均处于相对原始的地位。

此外, 空心莓组和木莓组亚组间核型也表现出

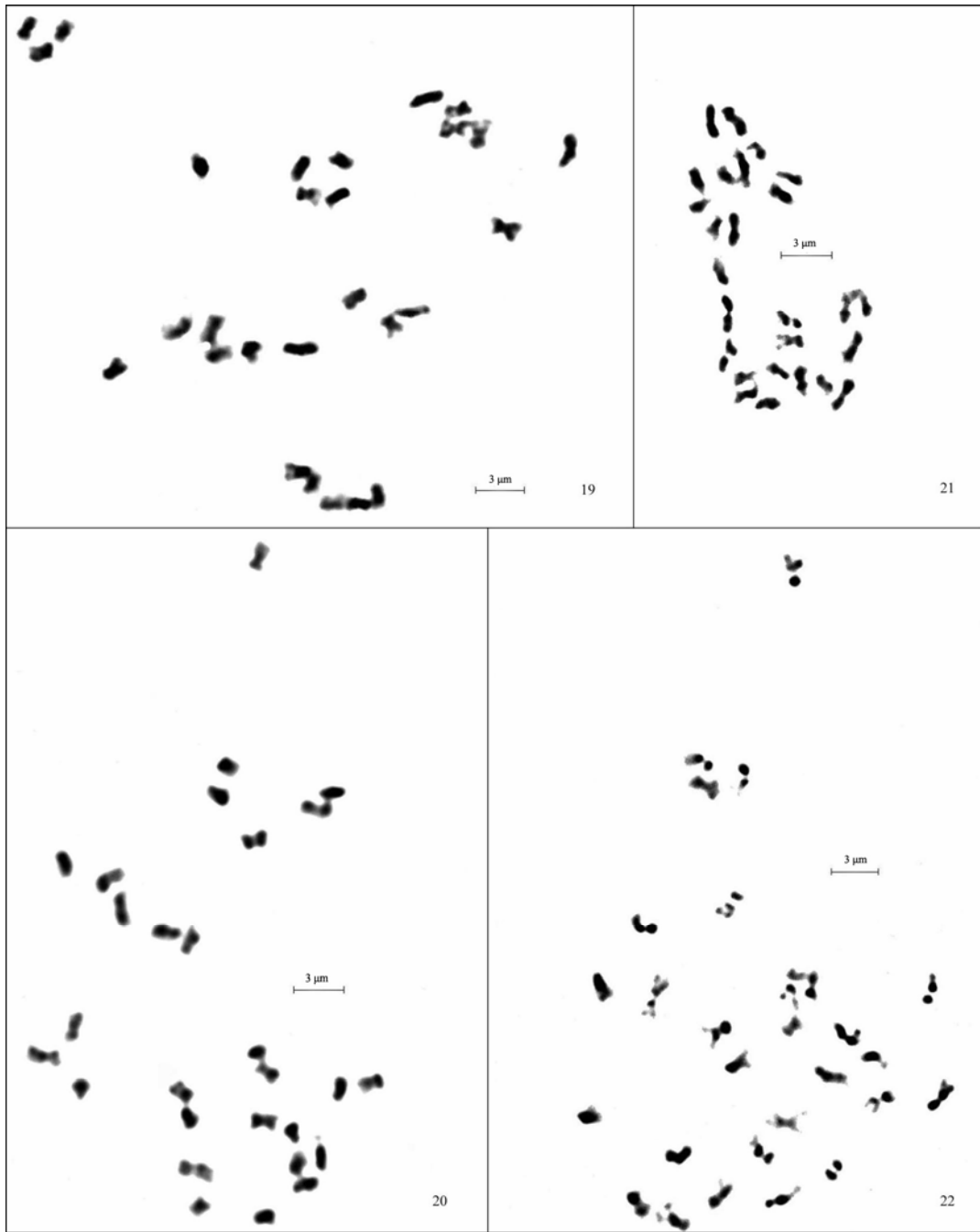


图19-22 悬钩子属木莓组4种(变种)植物细胞有丝分裂中期染色体显微照片 19. 光滑高粱泡。20. 乌泡子。21. 宜昌悬钩子。22. 西南悬钩子。

Figs. 19-22. Micrographs of somatic chromosomes at metaphase of 4 taxa in *Rubus* sect. *Malachobatus*. 19. *R. lambertianus* var. *glaber*. 20. *R. parkeri*. 21. *R. ichangensis*. 22. *R. assamensis*.

不同的进化式样。木莓组 6 个亚组间不同物种染色体核型结构差异较明显, 而亚组内物种间染色体核型结构差异较小(例如长叶亚组和锦葵叶亚组)。但空心莓组 7 个亚组内的物种间染色体核型构成差异

明显, 有些甚至比亚组间一些物种的核型差异还明显。如柔毛叶亚组的红花悬钩子与球果亚组的山莓的核型差异较小, 而与该组内其他种类的核型差异则较大。但是, 在形态上, 山莓与红花悬钩子以及

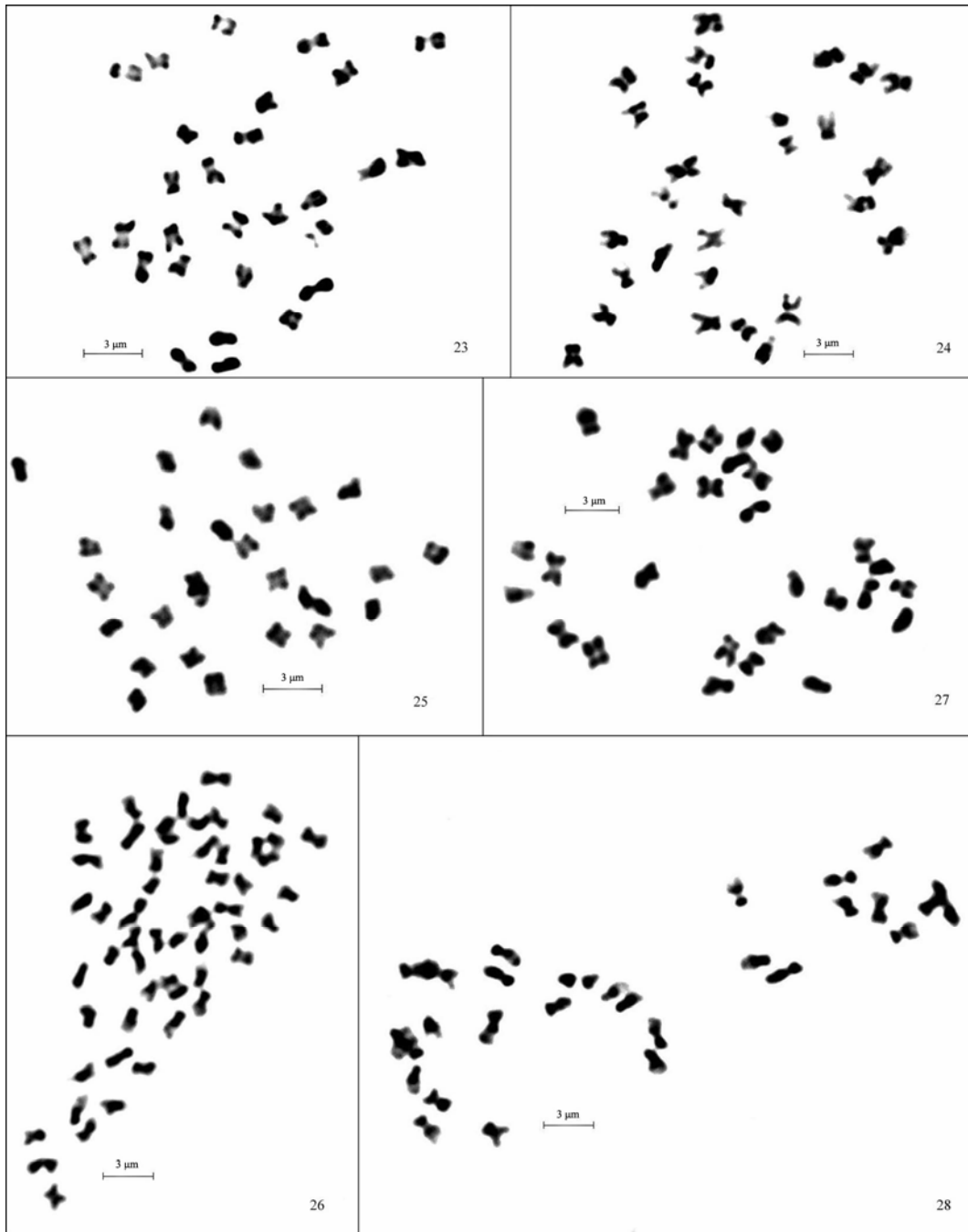


图 23-28 悬钩子属木莓组 6 种植物细胞有丝分裂中期染色体显微照片 23. 大乌泡。24. 川莓。25. 峨嵋悬钩子。26. 寒莓。27. 奕武悬钩子。28. 尾叶悬钩子。

Figs. 23-28. Micrographs of somatic chromosomes at metaphase of 6 species in *Rubus* sect. *Malachobatus*. 23. *R. multibracteatus*. 24. *R. setchuenensis*. 25. *R. faberi*. 26. *R. buergeri*. 27. *R. yiwuanus*. 28. *R. caudifolius*.

球果亚组的其他种类的差异却很大。这说明空心莓组内物种的进化,除了与染色体数目和结构变异有关外,还可能有更细微的分子结构上的变异。因此,研究悬钩子属的分类和系统演化,不仅要形态

学、还要从细胞学、孢粉学和分子生物学等方面进行综合分析。

俞德浚等(1985)将红毛悬钩子和椭圆悬钩子分别作为两个独立的种,将栽秧泡列为椭圆悬钩子的



图 29-56 悬钩子属空心莓组和木莓组 28 种(变种)植物核型 29. 华中悬钩子。30. 拟复盆子。31. 白叶莓。32. 红泡刺藤。33. 紫红悬钩子。34. 椭圆悬钩子。35. 栽秧泡。36A-B. 茅莓。37. 喜阴悬钩子。38. 密刺悬钩子。39. 红花悬钩子。40. 秀丽莓。41. 红毛悬钩子。42. 插田泡。43. 直立悬钩子。44. 针刺悬钩子。45. 蓬蘽。46. 山莓。47. 光滑高粱泡。48. 乌泡子。49. 宜昌悬钩子。50. 西南悬钩子。51. 大乌泡。52. 川莓。53. 峨嵋悬钩子。54. 寒莓。55. 奕武悬钩子。56. 尾叶悬钩子。
 Figs. 29-56. Karyotypes of 28 taxa in *Rubus* sect. *Idaeobatus* and sect. *Malachobatus*. 29. *R. cockburnianus*. 30. *R. idaeopsis*. 31. *R. innominatus*. 32. *R. niveus*. 33. *R. subinopertus*. 34. *R. ellipticus*. 35. *R. ellipticus* var. *obcordatus*. 36A-B. *R. parvifolius*. 37. *R. mesogaeus*. 38. *R. subtibetanus*. 39. *R. inopertus*. 40. *R. amabilis*. 41. *R. pinfaensis*. 42. *R. coreanus*. 43. *R. stans*. 44. *R. pungens*. 45. *R. hirsutus*. 46. *R. corchorifolius*. 47. *R. lambertianus*. var. *glaber*. 48. *R. parkeri*. 49. *R. ichangensis*. 50. *R. assamensis*. 51. *R. multibracteatus*. 52. *R. setchuenensis*. 53. *R. faberi*. 54. *R. buergeri*. 55. *R. yiwuanus*. 56. *R. caudifolius*.

变种。李维林和贺善安(2001)基于红毛悬钩子、椭圆悬钩子和栽秧泡三者的形态学和生态学差异, 建议将红毛悬钩子与椭圆悬钩子归并, 而承认栽秧泡为一个独立的种。本研究发现, 红毛悬钩子和椭圆悬钩子的核型差异较小, 而栽秧泡与这两个种的核型差异较大, 参考三者及所研究的空心莓组其他种类的核型, 并基于它们的形态学和生态学差异, 赞同将栽秧泡作为独立的种, 但红毛悬钩子与椭圆悬钩子是否为同一物种还需要做进一步的验证。

致谢 国家自然科学基金(30671454)及四川省教育厅重点项目资助(2004A025)。

参考文献

- Chen R-Y (陈瑞阳). 1993. Chromosome atlas of Chinese principal economic plants (Tomus I)—Chromosome atlas of Chinese fruit trees and their close wild relatives (中国主要经济植物染色体图谱 (第一册)中国果树及其野生近缘植物染色体图谱). Beijing: International Academic Publishers. 263–279.
- Darlington CD, Wylie AP. 1955. Chromosome atlas of flowering plants. 2nd ed. London: George Allen. 139–141.
- Gu Y (顾姻), Wang C-Y (王传永), Zhao C-M (赵昌民), Sang J-Z (桑建忠), Li W-L (李维林). 1996. Evaluation of *Rubus* genetic resources. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境) 5: 6–13.
- He S-Z (何顺志). 2006. *Rubus wuchuanensis* S. Z. He, a new species of the Rosaceae from Guizhou, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 43: 345–347.
- Iwatsubo Y, Naruhashi N. 1991. Karyomorphological and cytogenetical studies of *Rubus parvifolius*, *R. coreanus*, and *R. ×hiraseanus* (Rosaceae). *Cytologia* 56: 151–156.
- Iwatsubo Y, Naruhashi N. 1992. Cytotaxonomical studies of *Rubus* (Rosaceae) I. Chromosome numbers of 20 species and 2 natural hybrids. *Journal of Japanese Botany* 67: 270–275.
- Iwatsubo Y, Naruhashi N. 1993. Cytotaxonomical studies of *Rubus* (Rosaceae) II. Chromosome numbers of 21 species and 6 natural hybrids. *Journal of Japanese Botany* 68: 159–165.
- Jinno T. 1958. Cytogenetic and cytoecological studies on some Japanese species of *Rubus* (I. Chromosome). *Botany Magazine* (Tokyo) 71: 15–22.
- Levan A, Fregga K, Sandberg AA. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201–210.
- Li M-X (李懋学), Chen R-Y (陈瑞阳). 1985. The standardization about the karyotype analysis. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究) 3: 297–302.
- Li W-L, Wu W-L, Zhang Z-D. 2002. The utilization value and potential of Chinese bramble (*Rubus* L.). *Acta Horticulturae* 585: 133–138.
- Li W-L (李维林), He S-A (贺善安). 2001. Taxonomic revision on several taxa in the genus *Rubus* (Rosaceae). *Bulletin of Botanical Research* (植物学研究) 21: 346–249.
- Li X-L (李秀兰), Song W-Q (宋文芹), Chen R-Y (陈瑞阳). 1993. Studies on karyotype of some berry plants in north China. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究) 11: 289–292.
- Lin S-H (林盛华), Zhang B-B (张冰冰), Fang C-Q (方成泉), Lin F-Q (林凤起), Pu F-S (蒲富慎). 1994. Chromosome numbers and karyotypes of 8 species *Rubus* in China. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报) 21: 313–319.
- Longley AE. 1924. Cytological studies in the genus *Rubus*. *American Journal of Botany* 11: 249–282.
- Longley AE, Darrow GM. 1924. Cytological studies of diploid and polyploid forms in raspberries. *Journal of Agricultural Research* 27: 737–748.
- Lu L-T (陆玲娣). 1983. A study on the genus *Rubus* of China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 21: 13–25.
- Lu L-T (陆玲娣). 2000. Notes on species of some genera of Rosaceae, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 38: 276–281.
- Malik CP. 1965. Cytology of some Indian species of Rosaceae. *Cytologia* 18: 139–149.
- Naruhashi N. 1989. Notes on Japanese *Rubus* (4). *Taxon* 37: 1–4.
- Naruhashi N, Iwatsubo Y. 1993. Chromosome numbers of Japanese *Rubus*. *Acta Horticulturae* 352: 429–431.
- Naruhashi N, Iwatsubo Y, Peng C-I. 2002. Chromosome numbers in *Rubus* (Rosaceae) of Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 43: 193–201.
- Pool PA, Ingram R, Abbott RJ, Jennings DL, Topham PB. 1981. Karyotype variation in *Rubus* with particular reference to *R. idaeus* L. and *R. coreanus* Miquel. *Cytologia* 46: 125–132.
- Raven PH. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: cytology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 724–764.
- Stebbins GL. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold Ltd.
- Subramanian D. 1987. Cytotaxonomic studies of South Indian Rosaceae. *Cytologia* 52: 395–403.
- Thompson MM. 1995. Chromosome numbers of *Rubus* species at the National Clonal Germplasm Repository. *Hortscience* 30: 1447–1452.
- Thompson MM. 1997. Survey of chromosome numbers in *Rubus* (Rosaceae: Rosoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 128–164.
- Thompson MM, Zhao CM. 1993. Chromosome numbers of *Rubus* species in Southwest China. *Acta Horticulturae* 352: 493–502.
- Wang X-R (王小蓉), Tang H-R (汤浩茹), Deng Q-X (邓群仙). 2006. Advancement in research of genetic diversity of bramble (*Rubus* L.) and its breeding in China. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报) 33: 190–196.
- Yu D-J (俞德浚), Lu L-T (陆玲娣), Gu C-Z (谷粹芝), Guan K-J (关克俭), Li C-L (李朝銮). 1985. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 37: 10–218.