

- Yunis, J.J., pp.59-68, Acad. New Yoek, San Francisco, London.
- [14] Kurnit, D. M., F. L. Brown and J.J. Maio, 1978. *Cytogenet. Cell. Genet.*, 21: 145-167.
- [15] Szaba, P., L.C. Yu, T. Borun, F. Varicchio, M. Siniscalco and W. Prenskey, 1978. *Cytogenet. Cell Genet.*, 22: 359-364.
- [16] Price, M.P., J.H. Conover and K. Hirschhorn, 1972. *Nature(London)*, 237: 340-342.
- [17] Henderson, A.S.M. T. Yu and K.C. Atwood, 1978. *Cytogenet. Cell Genet.*, 21: 235-240.
- [18] Deisseroth, A., A. Nienhuis, P. Turner, R. Velez, W.F. Anderson, F. Ruddle, J. Lawrence, R. Creagen and R. Kucherlapati, 1977. *Cell.*, 12: 205-218.
- [19] Conkie, D., N. Affara, P.R. Harrison, J. Paul and K. Jones, 1974. *J. Cell Biol.*, 63: 414-419.
- [20] Harrison, P. R., D. Conkie, N. Affara and J. Paul, 1974. *J. Cell Biol.*, 63: 402-413.
- [21] John, H. A., M. Patrino-georgonlas and K. W. Jones, 1977. *Cell.*, 12: 501-508.

植物染色体数目变化和植物分类

李 正 理

(北京大学生物系)

过去几十年中对于植物分类学很有影响的一个方面,就是应用植物细胞形态到植物分类和演化的研究。由于这种影响,从而形成了一门植物分类学和植物细胞学结合在一起的边缘科学,称为植物细胞分类学。这一学科后来并与植物细胞遗传学交织在一起,利用杂交等实验手段,更丰富了它的内容。而现在的所谓实验分类学,也很多是在植物细胞分类学的基础上发展出来的。到了近年更出现了根据细胞内DNA和蛋白质的变化来说明植物的分类和系统演化,这样,随着学科的进展,势将形成另一个新的分支,所谓大分子分类学(Macromolecular Taxonomy)。

一般植物分类学中应用细胞学的特征,主要是根据染色体的数目变化(倍性分析)和染色体的形态变化(组型分析),以这二方面作为比较的基础,将植物的分类系统和种、属的亲缘关系进行了更深入的考察。同时并将减数分裂时的染色体行为(价体分析)和结构变化,作为了解种群的演化和关系的补充。

其中以染色体数目的变化(整倍性和非整

倍性变化)最容易作为一种分类的鉴别特征。事实证明,用这种特征来区别种和种之间的差异,已有很大的价值。不过,近年也陆续发现,应用染色体数目的变化来区别各种植物,实际上并不只是简单的倍数增减,而是比较复杂的,牵涉面也较广的一个问题。

地球上的种子植物(裸子植物和被子植物)大约有25万到30万之间,这方面的具体数字,尚难取得一致的意见。例如Stuessy(1978)统计各种维管植物,计有:有花植物25万种,裸子植物750种,蕨类植物1万1千种。但是Grant(1963)则认为有花植物有28万6千种,裸子植物640种,蕨类植物1万种。不过,及到目前为止,已经知道种子植物染色体数目的种,可能还不到种子植物总数的十分之一。

就是那些已报导的各種植物的染色体数目,特别在二、三十年代早期所检查的,由于当时有的没有应用恰当的技术,观察的不够准确,以及没有将所用的植物的种名鉴定正确等原因,有些染色体数目可能尚需要有一些修正。有的染色体计数可能只看到一次,或者只从

一株栽培植物上取材的。更有的原来定名就已有错误,这样也会以讹传误。所以最理想的是将染色体计数以后的标本,也仍保留在标本室中,以作日后对照鉴定,但是这一点目前很多单位还很难做到。

(一)

有花植物中的染色体数目的幅度变化很大,各种植物可有不同的数目,但是一个种内的染色体数目基本上是恒定的,而且就某一属或某一科来比较,还是有它们的变化规律性,因此,这就可以利用来作为植物分类的依据。当然其中也可能有一些例外情况。

双子叶植物的染色体数目最少的,例如 *Haplopappus gracilis*, 单倍体数可为 $2(n=2)$, 又如 *Crepis capillaris*, $n=3$ 。最多的,如一种“落地生根”植物,其单倍体数(n)大约有 250 个染色体 ($n=c, 250$)。单子叶植物中少的,如一种藏红花 (*Crocus* sp.), 单倍染色体只有 3 个 ($n=3$)。多的,如新西兰的一种早熟禾 (*Poa litorea*), $n=132$ 。至于蕨类植物,单倍体数(n)超过 100 的就很多了。Grant (1971) 根据 Darlington 和 Wylie (1955)《有花植物染色体数目集》,统计了 17138 种被子植物的染色体数,发现单倍体数在 6 以下的,大约有如下列一些种数:

$n=2$	1 种
$n=3$	15 种
$n=4$	134 种
$n=5$	225 种
$n=6$	408 种

Brown 和 Bertke (1974, p.360) 所列低数目的种数较多:

$n=2$	2 种
$n=3$	26 种
$n=4$	242 种
$n=5$	298 种

他们发现上述低染色体数的 568 种可归入 41 科, 145 属, 并认为 4 万种植物中, 大约

1.4% 具有上述较低数目的染色体, 而这些较低单倍数的染色体, 一般形状较大。

Grant (1963, 1971) 还发现有些单倍体数, 在被子植物中的种数较多, 特别是 $n=7, 8, 9$ 。这三个单倍体数, 在被子植物的演化上, 已被认为是原始祖先的染色体数目:

$n=7$	1373 种
$n=8$	1298 种
$n=9$	1386 种
$n=11$	1255 种
$n=12$	1138 种
$n=14$	1164 种

双子叶植物中, 草本和木本植物也有不同。草本双子叶植物的基本单倍体数为 $n=7, 8$ 和 9, 而木本双子叶植物的基本单倍体数有二个高峰, 一为 $n=8$ 和 9, 另一为 $n=11-14$ 。被子植物的单倍体数超过 60 个以上的 ($>n=60$), 种数就比较少了。

如果认为被子植物的原始染色体数目是 $n=7-9$, 则 $n=14$ 以上的任何染色体, 应该是一种多倍体的来源。但是这种染色体数目的增加, 可能不只由于简单的加倍, 也可能由于不同机制逐步增加形成, 也可能由于基数或多倍体数的逐步减少。这样, 在某一类植物中, 相互之间不表现出简单的数目上的关系。这种现象往往称之为非整倍性 (aneuploidy) 变化。

根据上述这种概念, 也可以说 $n=14$ 可能不一定是一个多倍体数, 而有些比它较低数目的染色体, 例如 $n=10$ 到 13, 则反有可能是一些由于基本数目 $n=5, 6$ 和 7 减少后所衍生的多倍体。

Heywood (1976) 认为如果承认 $n=14$ 和更多数目是一些多倍体的话, 从已观察过的大约 1 万 2 千种双子叶植物中, 多倍体约占 43%, 而 5 千多种单子叶植物中, 约占 58%, 就整个被子植物而论, 约占 47%。有的则认为地球上现存的被子植物, 多倍体的发生频率可以高达 50% (Müntzing 1936; Darlington, 1937), 而 Stebbins (1950) 说明现存的被子植物只有

30—35% 是多倍体。

现在对于某一植物种群的染色体数目的变化,了解还不很多。从少数已有较深入研究的植物中发现,某一植物虽然在外部形态上没有表现出明显的差别,但可以具有不同的染色体数目。一个突出的例子为十字花科中的草地碎米荠复合体(*Cardamine Pratensis complex*),其二倍体数可有 $2n = 16, 24, 28, 30, 32, 38, 40, 42-55, 56, 60, 64, 73, 56-80, 84, 88, 90$ 和大约 96。这些染色体数并没有明显的结合形态特征、地理分布或生态特性 (Heywood, 1976)。由此可见,很多以往在外部形态或一般结构上被认为一致的一个种,可能包括有不同染色体数目的种种多倍体。

近年更发现过去认为是一些简单的二倍体—四倍体种,其实可以包含有相当复杂的几种二倍体、四倍体和甚至于更高倍性的多倍体,形成了一种所谓多倍性复合体 (polyploid complexes),例如毛茛属 (*Ranunculus*) 的一个亚属 *Batrachium* 中所含的各种都是水生的或湿生的,同具有 $x = 8$ 的基数染色体,而其体细胞染色体数有 $2n = 16, 24, 32, 40$ 和 48。其中有些种具有多倍体,如 *R. omiophyllus*, $2n = 16$ 和 32, 而 *R. peltatus* $2n = 16, 32$ 和 48。有些种则只有一个染色体数目,如 *R. ololeucos*, $2n = 16$; *R. baudotii*, $2n = 32$, 和 *R. tripartitus*, $2n = 28$ 。如将所有这些种之间进行了人工杂交,发现二倍体种之间杂交就不能生存,而在四倍体或六倍体种之间杂交,则往往可以成活,并可产生能育的杂种后代。二倍体和四倍体种之间可以杂交,但是杂交后代是不育的。然而六倍体和二倍体,或者六倍体和四倍体之间杂交,常可成活和产生能育的后代。因此,这些种在实验条件下,可以认为一个种和其他任何一个种之间杂交可能有一些基因的交流,不过,这在自然界中比较困难 (Heywood, 1976)。

从构成生物学种 (Biological species) 的潜在的共同基因库的观点来看,以上的整个复合体可以认为只是一单个种。应用形态学的标

准,即使由于不育的障碍,使它们相互分开,多倍体和二倍体都可包含在同一种内。反之,育性中间的种群,则可以根据形态的基础,分成不同的种 (Heywood, 1976)。

至于植物多倍性的水平,有的也高得惊人,根据 Grant (1971)《植物的物种形成》一书所记载,委陵菜属 (*Potentilla*) ($x = 7$), 其植株细胞 $2n = 14$ 到 112, 其中 *P. haematochroa* $n = 112$, 是一种 16 倍体。一种菊花 *chrysanthemum lacustre* ($x = 9$), $2n = 198$, 22 倍体。一种千里光 *Senecio roberti-friesii* ($x = 5$), $2n = c. 180$, 大约为 36 倍体。Hair 和 Beuzenberg (1961) 研究了新西兰的一种早熟禾 (*Poa Lit-orosa*) ($x = 7$), 发现这种早熟禾的体细胞染色体数 ($2n$) 可高达 263—265, 按其基数 $x = 7$, 则应为 38 倍体。

一般倍性太高往往不能成活。Levan (1949) 曾用人工诱导 *Phleum Pratense* ($x = 7$), 得到 $2n (11x) = 77$, $(12x) = 84$ 和 $(13x) = 91$ 。11x 的能够生活, 12x 的反而生长不良, 13x 的也是生长不良。但是在自然界中, 如前所述却可生长着三十多倍染色体的植物。由此推想, 很多单倍体数超过 100 的植物, 显然它们的倍性当在十几倍或几十倍, 但已成为稳定的植物, 遍布在地球上。

(二)

在被子植物的染色体数目观察时, 常可遇到超数染色体的干扰。平常的染色体不管数目多少, 都与遗传有一定的关系, 但是这些超数染色体, 到目前为止, 还不知道与遗传有什么关系。这种染色体常常加入到一组染色体中, 数目也不一定。不过, 一种植物的超数染色体的许多种类, 可以根据它们的大小、染色质、数目和在个体中的分布等等而区别出来。它们并不和常染色体或性染色体发生联会, 但它们自己之间可以联会。

超数染色体的名称很多, 通常称为 B—染色体或副染色体, 而将一般的染色体 (常染色

体)称为A—染色体以资区别。植物具有少数这类B—染色体时,通常并不影响个体的表现型。在一种植物中,各株可具有不同的数目,甚至有时同一株的不同细胞中也发生数目上的差异。因此某种植物体细胞的常染色体的形状较小而数目众多时,往往干扰了正确的计数。

关于这种超数染色体的来源,现在还不清楚。Ostergren (1947)认为这是一些具有基因的寄生物,可在大多数植物的特殊细胞分裂中形成不规则的分布。而White (1950)则认为它们是适应自然条件下发育形成的产物。它们在植物的演化过程,可能由于常染色体易位时丢失了一部分的结果。只是这种远比常染色体细小,有的也许具有一个或几个染色粒和异染色质,因而增加了植物的变异性。不过,这些目前都还很难从细胞遗传学上得到证实。

现在所知道的超数染色体几乎全属于被子植物的。据1967年时报导,在被子植物中至少有42科163属460种具有超数染色体。有的甚至于提出,如果检查足够数量的被子植物群体内的个体,任何被子植物的某些个体中都有可能看到超数的染色体。

Anderson (1954)报导,他曾检查了一种具有超数染色体的紫露草(*Tradescantia*)和有关的其他17种植物,发现只有有些中的少数个体内,可看到超数染色体,而另外10个种的7个种的17—116个个体内,几乎每3个个体中就可看到一个个体具有超数染色体。另在8个种中,只检查了16个或更少数个体时,就都没有看到超数染色体。如此,一种植物上能否看到超数染色体,似和检查的个体数目有一定的关系。他又曾研究了一种紫露草(*T. edwardsiana*)的二个群落的17株植物,发现都没有超数染色体。但是几年以后,在这二个群落的一个群落的一部分植株中,却看到了1—4个超数染色体(Brown, 1960),不过,百分率约只有2%。总的说来,任何植物具有超数染色体的个体数目是很少的。

一个细胞核中的超数染色体,一般只有

1—2个,也可看到较高数目的,例如有些玉米品种中可有0—6个,而且当具有较多数目的品种互相杂交时,超数染色体的数目可以累积,甚至可以超过亲本相加的总和,因此,每个细胞核中可高达30个。但是玉米中如果超过15个时,就会影响表现型,植株的生活力和能育性明显下降。如果达到差不多最高数目(30个左右)时,植株生长很差,花粉败育,籽粒缺陷,导致不育。

一个植株的超数染色体的数目不多时,通常不至于影响到表现型,只有超过一定的数目,才发生不育。这种恐怕也是自然选择的结果,植物只有保持了较低数目的超数染色体,才能生存下来。

不同数目的超数染色体,不仅只在某种植物的某些个体,而且还可因组织或器官的不同而有变化。例如*Sorghum purpureum-sericeum*, *Xanthisma texanum*, *Haploppapus gracilis*及其他一些植物,当早期胚胎发生时,在根中看不到超数染色体,但存在于茎叶的细胞。高原早熟禾(*Poa alpina*)的茎和初生根中可有超数染色体,但不见于叶子和不定根。由于茎中通常都有超数染色体,这样,即可由此种地上器官,逐代相传下去。

超数染色体还可在某些组织细胞中增加数目(Rutishauser and Rothlisberger, 1966),还阳参属(*Crepis*)有三个种,当产生孢原组织细胞的有丝分裂后期,可看到超数染色体的二次分裂而增加了数目(一个增加到三个)。有的植物(例如玉米)也可在花粉粒中分裂增加。

(三)

被子植物中染色体的数目一般是比较稳定的,但是也可以在某一植物的个体内,除了发生一些可以预见的整倍性变化以外,尚可见到一种较少见而不规则的非整倍数染色体。这种体细胞内染色体数目的不规则变化,往往可以在根尖或茎端的压片中看到,特别在一些远缘杂交的植物体上尤为常见。Nielsen和Nath

(1961) 将 *Elymus inovatus* 和 *Agropyron dasystachyum* 属间杂交后, 得到的属间杂交种 *Agroelymus turneri* ($2n = 28$) 的少数观察过的植株根尖细胞, 看到了染色体数目的变异自 $2n = 4$ 到 80。

前面谈到的草地碎米荠复合体是这种染色体数目不稳定的极端例子。其他很多种植物或其一个单株中也都可以发现染色体数目的不规则变化, 例如苹果 (*Malus pumila*), 悬钩子 (*Rubus*), 柳叶菜 (*Epilobium*), 薯蓣 (*Dioscorea*), 文殊兰 (*Crinum*), 以及山羊草 (*Aegilops*) 和小麦 (*Triticum*) 的杂交种等等。马齿苋科的 *Claytonia virginica* 的各植株之间的染色体数目在自然生长下, 可有 $2n = 12$ 到 190 (Rothwell, 1959; Rothwell and Kump, 1965)。又如被子植物中染色体数目最少的 *Haplopappus gracilis* ($2n = 4$) 也可看到它的嵌合体植株, 就是在一般二倍体的体细胞中, 还有单倍体的细胞, 这种植株外表上仍和正常的一样。

早熟禾属 (*Poa*) 的一些种中, 常有多倍性的变化和无融合的生殖, 因此每一种内的染色体变异就很大。例如高原早熟禾 (*P. alpina*), 它的体细胞内二倍染色体数 ($2n$) 可有 14 到 56。而六月禾 (*P. pratensis*) 的 $2n$ 可自 28 到 142。

在细胞或组织的人工培养形成小植株, 或

人工离体培养花药, 由小孢子形成的愈伤组织或小植株时, 都可看到染色体整倍性或非整倍性变化。例如小麦的花药, 在人工离体培养下, 由单倍体小孢子产生的小植株, 未经秋水仙碱处理加倍以前, 在其体细胞中已常出现二倍体或三倍体, 甚至于四倍体的染色体数。这种单倍体植株不规则的自动加倍现象, 在其他作物的花药培养时也可看到。

有些被子植物的染色体数目的变化, 随着对各种植物的深入观察, 发现愈来愈多, 但是这种染色体数目不稳定的原因, 目前还不清楚。在自然界中, 染色体数目的变化, 常见于多倍体植物, 按照一般认为被子植物中有一半或近一半是多倍体, 那么发生变化的现象一定相当普遍。平常二倍体植株, 由于缺少一个染色体就无法生存, 而多倍体植物, 缺少一、二个染色体常可存活, 倍性越高, 可失去染色体的能力似乎也越大。据估计, 一种春小麦“中国春”, 每一百万株就可查到一株单体小麦 (缺一个染色体)。普通小麦是六倍体 [$2n(6x) = 42$], $n = 21$, 可有 21 种单体, 每种单体植株 ($2n-1 = 41$) 几乎都可正常生活。

自然杂交, 特别是远缘杂交, 出现染色体的不稳定的频率也较高。这在人工的远缘杂交试验中更为普遍, 此处将不作进一步的讨论。

人红细胞膜上的 A, B 和 H 血型抗原物质

杨 晔 农

(中国科学院动物研究所)

血型物质是在红细胞膜上存在的表现血型特异的抗原物质。在人的红细胞膜上具有 A, B, H 和 Lewis 血型特异的抗原物质^[1], 如糖蛋白, 糖脂和游离的低聚糖。血型特异的糖蛋白是唾液以及胃液等分泌液的组分。具有血型活性的低聚糖可在乳汁^[2]和尿^[3]中找到。活性的糖脂是红细胞膜^[4]和血清的组分。

有关决定 ABO 血型的物质, 对其抗原决定簇部分的结构、生物合成的机制等已有一定的了解。A 型、B 型和 O 型 (也叫 H 型物质) 之间的差异, 是由糖链的末端结构的差异所决定的 (图 1)。具有 A, B 或 O 血型的人都共同有 H 基因, 按 H 基因的指令产生酶, 使前体物质形成 H 物质。在具有 A 基因的人使 H 物质变成