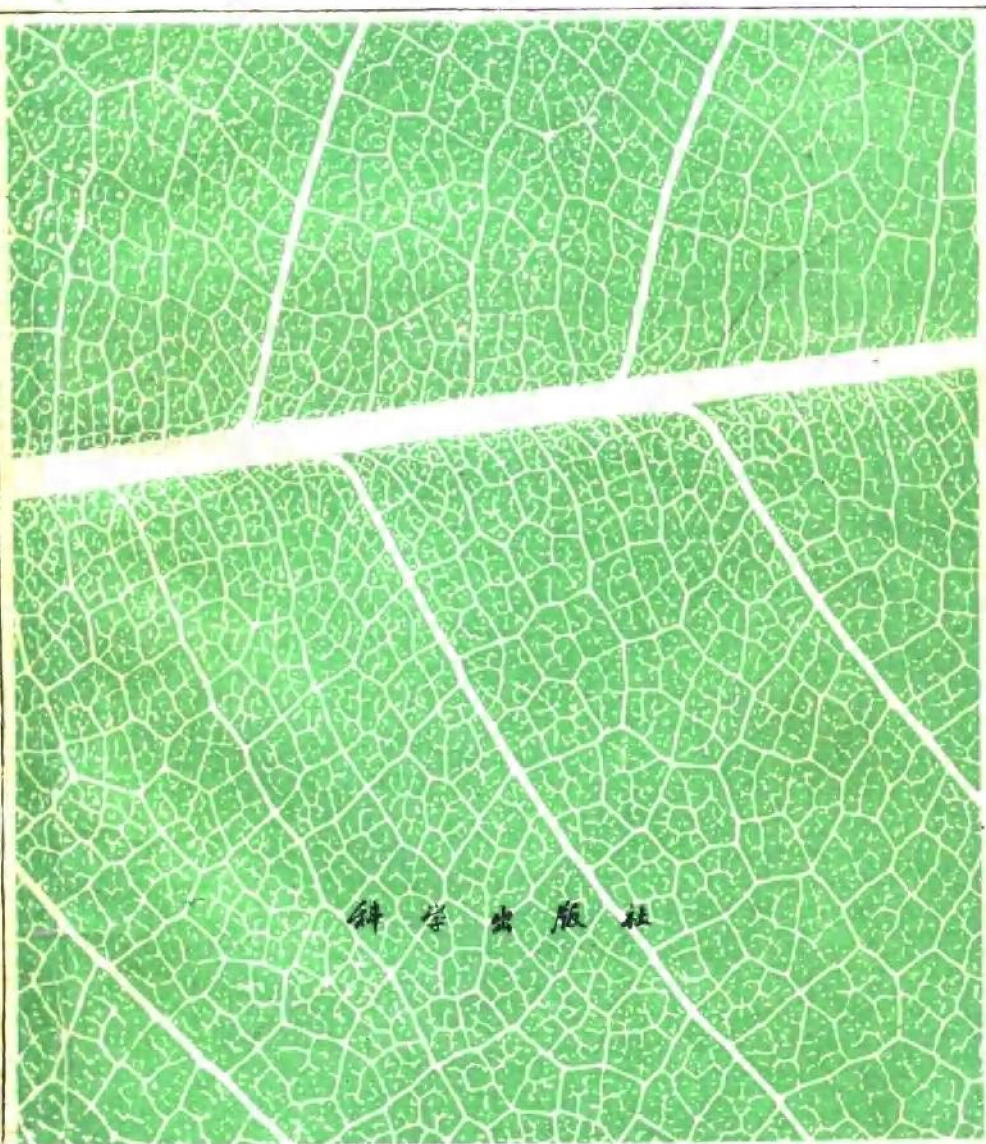


植物细胞分类学

洪德元 编著



科学出版社

植物细胞分类学

洪德元 编著

科学出版社

1990

内 容 简 介

植物细胞分类学是一门新兴的边缘学科,它将细胞学知识应用到植物分类学中,大大推动了经典分类学的发展,并为更深层次研究植物分类提供了新的研究手段。本书共分11章,全面地介绍了植物各类群中染色体的变化、各类群的进化与染色体进化的关系;多倍体的起源、分布和进化以及多倍体复合种的形成与分类的关系等等。

本书可供植物学、植物育种学、细胞遗传学、种质资源等研究人员以及大专院校有关专业的师生参考。

植物细胞分类学

洪德元 编著

责任编辑 于 拔 曾桂芳

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100707

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1990年6月第 一 版 开本:850×1168 1/32

1990年6月第一次印刷 印张:14

印数:0001—1400 字数:369 000

ISBN 7-03-001579-7/Q · 236

定 价: 16.00 元

前 言

细胞分类学 (cytotaxonomy) 从萌芽至今已有 50 多年的历史了, 但世界上还不曾有一本这样命名的书, 因此本书是一个尝试。Stebbins (1971) 的《高等植物的染色体进化》(Chromosomal Evolution in Higher Plants) 是一本重要著作, 从染色体角度探讨植物的进化。本书很多内容取自他的这本著作。我编写这本书的目的主要是为植物分类学和进化植物学的研究生提供一本读物, 亦为这两个领域的研究者和教师提供有关的理论背景; 另外, 对植物育种工作者, 我想也是有益的。阅读本书最好要有细胞遗传学和植物分类学的基础知识。

细胞分类学的实质是利用染色体资料探讨分类学问题。在这里, “分类学”一词是广义的, 包括分类 (classification)、系统学 (systematics)、植物地理学 (plant geography) 和物种生物学 (biosystematics)。也就是说, 广义的分类学包括分类处理以及对系统发育 (phylogeny) 和进化的探讨。染色体研究和杂交试验一直是物种生物学的两个主要组成部分 (70 年代起, 居群生物学——population biology——也开始成为它的主要组成部分之一)。细胞分类学在揭示物种起源方面起了并正在起着不可磨灭的作用。已经证明, 在植物界, 杂交和异源多倍体的形成是物种起源的重要途径; 多倍体复合体的形成和发展是植物界进化的重要方式; 染色体结构变异 (常伴随着数目的增加或减少), 既可能导致物种的缓慢形成 (gradual speciation), 亦可以导致物种的快速起源 (即量子式物种形成——quantum speciation)。众所周知, 植物属间、种间甚至广布种内, 染色体常有不同程度的分化。细胞分类学对于探讨属间关系、种间关系及种内变异起了极大的作用, 并且仍然有巨大潜力。因此, 深入的植物分类学研究和进化研究离不开细胞分类学。

然而,尽管 DNA 的核苷酸顺序可以变化无穷,但在整个真核生物界中,作为 DNA 载体的染色体的化学组成和基本结构却相当恒定(少数例外)。染色体在大类群之间的差异远不如外部形态性状那样显著。看来,染色体的数目和形态并没有密切地和大类群的分化相伴随。在探讨科以上的分类系统中,细胞分类学作用不大;对于某些类群的分类处理,细胞分类学也帮不了多大忙。因此,细胞分类学肯定不是解决分类处理的万能钥匙。本书主要探讨植物在染色体水平上的进化问题。

本书是在我最初为四川大学硕士生编写的《细胞分类学》讲义(1984)的基础上增删修改而成的。在 1984—1987 这 3 年的时间里,由于各方面原因,未能系统地收集有关文献资料。例如,在这段时间里, Bennett (1984)提出了“自然核型”(natural karyotype)的概念,认为染色体在细胞核中的排列不是随机的,而是按一定的规律。染色体按自然顺序排成的核型即是“自然核型”,它不仅反映核型结构的特征,还在一定程度表达功能上的含义。他建议在物种生物学中采用“自然核型”,以结束植物核型命名至今无统一标准的状态。此时对“自然核型”的真实性及其应用前景作评价,尚有困难。同时,这段时间里,对染色体异染色质(核苷酸顺序高度重复区段)的进化意义的研究也较活跃。

本书除落后了近 3 年时间外,一定还有不少别的缺陷,甚至错误。原因有二:其一,本书的编写是一个尝试;其二,本书多处讲到“杂交”,其实,“细胞分类学”本身就是细胞学和分类学“杂交”的“后代”。要写好这样一本书,自然要有这两方面的丰富知识和长期训练,还要使这两个“亲本”进行“亲和杂交”,以产生“强壮后代”。然而,这些条件我都不充分具备,尤其在细胞学知识方面。因此我恳请读者就本书范围、内容安排、具体细节等各方面提出宝贵意见,以便再版时有大的改观,成为一本真正的“植物细胞分类学”。

洪德元

1987年4月

目 录

前言	(i)
第 1 章 绪论	(1)
1-1 染色体的性质和染色体资料在分类学上的意义	(1)
1-2 细胞分类学简史和现状	(6)
第 2 章 核型与核型分析	(12)
2-1 染色体组与染色体组分	(12)
2-2 染色体的分类	(12)
2-3 核型的概念	(14)
2-4 核型分析	(16)
2-5 随体的多型性	(21)
2-6 染色体分带	(22)
2-7 Giemsa C 带和带型分析	(29)
2-8 核型的分类	(31)
第 3 章 染色体的结构变异	(32)
3-1 变异的起因	(32)
3-2 变异的类型和限制变异的因素	(35)
3-3 倒位	(38)
3-4 易位	(43)
3-5 月见草属 <i>Oenothera</i> 中的易位杂合性	(51)
3-6 其他植物类群中的月见草式永久结构杂合体	(59)
3-7 Robertson 易位	(59)
3-8 缺失	(72)
3-9 重复	(73)
3-10 染色体结构变异与物种起源	(76)
第 4 章 核型的进化	(88)
4-1 核型比较的标准及其意义	(88)
4-2 核型变异的程度和范围	(89)

4-3	属内的核型变异	(91)
4-4	核型的对称性及其进化趋势	(92)
4-5	二型性核型及其起源	(97)
4-6	着丝粒横裂和并合在高等植物进化中的意义	(100)
4-7	染色体大小	(107)
4-8	核型分化与适应	(111)
4-9	核型与植物的分布历史	(113)
4-10	核型进化的定向选择	(115)
第 5 章	染色体数目的变异	(120)
5-1	若干基本概念	(120)
5-2	非整倍性	(122)
5-3	断片倍数性	(131)
5-4	B 染色体	(138)
第 6 章	多倍体(一): 起源和类型	(150)
6-1	多倍体的定义	(150)
6-2	多倍体的类型	(151)
6-3	多倍体的起源方式	(154)
6-4	促进多倍化的内在因素	(157)
6-5	多倍化与杂交	(159)
第 7 章	多倍体(二): 多倍性与植物的进化	(172)
7-1	种内多倍性	(172)
7-2	多倍体形成后的变化	(176)
7-3	多倍体复合体	(184)
7-4	多倍化的不可逆性	(198)
7-5	多倍化与无融合生殖	(199)
7-6	第二轮多倍化	(204)
7-7	木本被子植物的染色体数目	(207)
7-8	多倍化和高级分类阶元的起源	(211)
第 8 章	多倍体(三): 多倍性与植物的分布	(213)
8-1	多倍体复合体的分布格局	(214)
8-2	多倍体与气候的关系	(218)
8-3	多倍体与湿度的关系	(222)

8-4	多倍体与土壤因子的关系·····	(223)
8-5	多倍体与生境历史的关系·····	(226)
8-6	多倍体与特有现象·····	(237)
8-7	多倍体与植物的迁移·····	(238)
第9章 植物界的染色体数目和多倍体分布概况·····		(240)
9-1	关于染色体数目的文献资料·····	(240)
9-2	多倍体在植物中的分布概况·····	(241)
9-3	藻类的染色体数目和多倍体·····	(242)
9-4	粘菌门的染色体数目和多倍体·····	(252)
9-5	真菌门的染色体数目和多倍体·····	(253)
9-6	苔藓植物的染色体数目和多倍体·····	(261)
9-7	蕨类植物的染色体数目和多倍体·····	(273)
9-8	裸子植物的染色体数目和多倍体·····	(295)
9-9	被子植物的染色体数目概况·····	(300)
第10章 染色体与植物的习性·····		(358)
10-1	习性与染色体分化的程度·····	(358)
10-2	习性与多倍体频率·····	(368)
第11章 分类处理中的细胞学资料·····		(370)
11-1	细胞学资料在分类上的应用·····	(370)
11-2	细胞型与分类处理·····	(376)
11-3	染色体配对行为与分类学·····	(382)
11-4	细胞分类学研究中的居群概念·····	(389)
参考文献·····		(391)
索引·····		(413)

第1章 绪 论

1-1 染色体的性质和染色体资料在分类学上的意义

自从1903年 Sutton-Boveri 提出“遗传的染色体假说”(chromosome theory of heredity)以来,80多年的细胞遗传学和分子遗传学研究提供了无数证据,证明遗传物质——DNA 主要在染色体上。染色体是遗传物质的载体,这已不再仅仅是一种假说,而是众所周知的事实。

染色体的功能不仅在于它是遗传物质的载体,它还调节遗传物质——基因的活动;调节有性后代中基因重组的频率;控制能育性。

染色体的第一个,也是第一位的功能是贮存、复制和传递遗传物质。有丝分裂的结果,复制过的染色体连同复制过的基因准确无误地传递给两个子细胞,使每个体细胞都准确地得到两套染色体。减数分裂后形成的配子得到一整套染色体,受精后,染色体恢复为二倍状态,这样保证后代得到双亲的遗传物质。染色体的这种奇特而有规律的行为,保证了遗传物质的代代相传。

染色体的第二个功能是对基因活动的调节。在高等植物和动物中,它们控制基因活动,使基因的原初产物在适当的时间释放,释放适当的量,使个体发育的生物化学和细胞活动的进程沿着特定的顺序有条不紊地进行。当然基因活动的调节是非常复杂的,涉及到染色体外的许多因子。但是染色体是DNA的主要载体,必定是复制和转录的场所,因而可以预料,转录过程中的基因活动主要或完全地受染色体调节。不过这方面的内容越出了本书的范围。

染色体的第三个功能是调节有性后代的基因重组频率。位于不同染色体上的基因在形成配子过程中按照独立分配的原理分

离,然而位于同一染色体上的基因却是遗传上连锁的,即它们彼此不分离地在染色体上呈线性排列。这样,在后代中,亲本中原先存在的等位基因的组合要比新的基因组合频率高些。因此连锁是遗传的一种保守力量。连锁的强弱决定于两个因素:一是两个基因位点在染色体上的距离;二是两个基因位点之间区段的交换(crossing over)频率。交换是连锁的否定,提供了新的基因组合。因此,有性后代中可能有的遗传重组的数量取决于:1) 染色体数目和与此相连的连锁群的数目;2) 各种调节交换频率的因子(包括某些特定基因)的存在与否;3) 交换频率。

连锁与交换的重要性不只是影响遗传重组的程度,某些基因群当它们相互配合时能够产生一些特别适应的性状组合,而且连锁还是一种把这些基因保持在一起的机制。在报春花属 *Primula* 中有一群基因决定花柱异长现象就是这种适应组合的例子。达尔文就发现了报春花有两种花型(图1-1)。它们的区别在于 1) 花柱长短; 2) 花药在花冠上的位置; 3) 柱头面上乳突的性质; 4) 花粉粒的表面; 5) 它们的蛋白质具有某些免疫特性,有利于“正

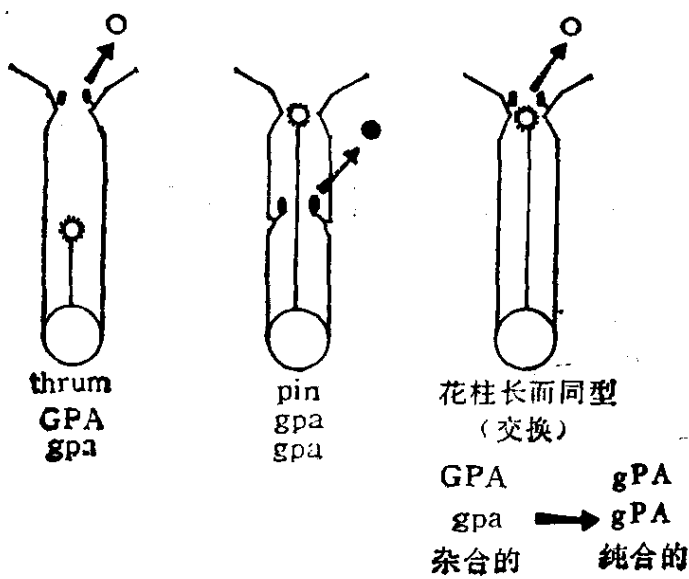


图1-1 在报春花属 *Primula* 显示正常的花柱异长(heterostyly)的种类中两种花型(thrum 和 pin)的纵剖图解。每朵花下面是根据连锁基因群假说推测的基因组成。右边是自花授粉的花柱长而同型的花,是由G和P之间的交换产生的(自 Stebbins 1971)

配”(legitimate cross, 即长花柱和短花柱遗传型之间的交配)中花粉管生长, 而抑制同型遗传型之间交配中花粉管生长。遗传研究发现, 这5个特征一般是以单个孟德尔单位形式遗传的。当长花柱植株(称为 pin)与短花柱的植株(称为 thrum)交配时, 后代总是以 pin 比 thrum 为1:1分离。在例外的条件下, 两类植株都能自花授粉。其结果 pin 植株总是纯系繁育, 即后代都具有 pin 特性, 而自交的 thrum 植株所产生的后代中, thrum 对 pin 的比例是3:1。如果我们用 *s* 代表 pin 等位基因, 认为 thrum 是由其显性等位基因 *S* 所决定, 则 pin 的基因型是 *ss*, 而 thrum 的基因型是 *Ss*。

但是大量的遗传实验证明 *S* 和 *s* 不是单个基因的等位基因。交配所得后代中偶尔会遇到这样的植株, 它们具有 thrum 的某些特征, 又有 pin 的一些特征。分析这些植株使人相信, 它们是紧紧地连锁的基因之间偶尔交换的结果。因此 *S* 和 *s* 两个符号代表的不是同一位点上的等位基因, 而是各自代表一群紧紧地连锁的等位基因。这种以独立单位遗传的紧紧地连锁着的基因群, 遗传上称之为超基因 (supergene)。

Stebbins (1971)指出, 在报春花属中有许多种具有这种连锁基因群所产生的形态特征, 并且认为它的起源是很古老的, 经历了数千万年。这种超基因的起源机制在于由倒位和易位引起的染色体重排 (chromosomal rearrangement)。第3章将叙述这方面的细节。

染色体的第四个功能是控制生物的能育性。第一种情况是如果一个植株带有倒位或易位引起的杂合性 (heterozygosity), 即两条同源染色体 (homologous chromosomes) 中仅一条带有倒位或易位区段, 那末这个植株即使基因组成完全与纯合的 (homozygous) 植株一样, 其减数分裂也往往是异常的, 结果有一半配子是不活的。其能育性自然就大大降低了。第二种情况是如果一个种的一对具中部或具近中部着丝粒染色体, 由于着丝粒同时横裂变成两对具端部着丝粒的染色体, 这样, 变异体多出一对染色体。具原始细胞型 (cytotype) 的植株和具新细胞型的植株是杂交不育的, 至

少育性降低，这就为种的分化提供了前提。染色体控制能育性的第三种情况更是常见的，一个种内如果出现了四倍体，那末这些四倍体和二倍体在生殖上往往是隔离的，即使它们之间在基因组成上完全相同或差异甚微。

鉴于染色体有这四种与生物本身息息相关的功能，生物的遗传、变异和进化是与染色体的稳定性和变异性分不开的。某些分类学家认为，染色体差异只不过是又一个形态性状而已，应该和各种外部形态特征一样看待。当然，如果我们只是进行逻辑的归类，把个体归成种，种归成组、属或更高等级，这种观点是对的。

但是，今天的分类学的含义不只是类群的分合，即分类 (classification) 而已，还要探讨亲缘关系和进化。从广义的分类学角度看，就不能把染色体差异和形态差异、生理差异、生态差异相提并论了。后三类差异是基因原初产物和次生产物一连串相互作用的最终产物，它们在发育过程中会因环境作用而饰变 (modification)。但是染色体差异多少直接地反映生物的基因内容和调节机制上的差异。例如，染色体大小方面的差异或者可能反映基因产物 (蛋白质) 的种类，数目上的差异，或者反映基因重复程度上的差异，而基因重复影响特定蛋白质合成的速率；异染色质 (DNA 上核苷酸顺序高度重复的节段) 的区别可能反映基因作用时间上的区别；核型形态 (karyotype morphology, 见第 4 章) 上的差异反映基因排列上的不同，而基因排列的不同就大大改变了基因重组频率和基因连锁群的数目大小；最后染色体数目的差异可能反映基因排列的差异，或基因重复方面的差异，或两者都反映。要认识进化，我们必须对所有这些差异都要熟悉，并纳入思考，加以解释。

现代分类学的范围和目标是：1) 为生物的鉴定和知识交流提供简便的方法；2) 完成尽可能反映生物自然关系的分类系统；3) 探索进化，揭示进化过程和解释其结果 (Davis 和 Heywood 1963)。前两项合起来是分类学中表征的 (phenetic) 研究途径，第三项是种系发生的 (phylogenetic, 又译系统发育的) 研究途径。染色体资料在两个方面都起着重要作用。这从第 3 章起分别叙述。



但是,正如在第 11 章中指出的,染色体资料对分类学的主要体现在科以下等级中,因为按照 Raven 的意见(1975),被子植物各大类群的染色体基数都是 $x = 7$,只有石竹亚纲 Caryophyllidae 特别, $x = 9$;按照 Grant 的意见(1981),被子植物各类群的 $x = 7-9$ 。对于探讨科间关系和科以上类群的关系,染色体资料很难说有什么用处。细胞分类学的研究主要集中在属级和种级,尤以种级最为突出。这不仅因为根据染色体资料,可以阐明某些类群内的种间关系和进化趋势,更重要的是因为在种一级,所做的判断可以通过实验加以检验,例如第 3 章中山字草属 *Clarkia* 中的 *C. biloba* 和 *C. lingulata* 的例子以及第 5 章中还阳参属 *Crepis* 中的 *C. fuliginosa* 和 *C. neglecta* 的例子。

在目前的科学水平上,染色体资料不是在任何类群的分类中都有用。在一些类群中,染色体表现相当一致,例如我们将在第 10 章中讲的鼠李科 *Ceanothus* 属的两个组内、栎属 *Quercus* 的两个亚属内,染色体不仅数目和形态一致,种间杂种的减数分裂行为也无明显异常。在这样的类群内(例子是不少的),染色体资料在分类上无能为力。当然染色体资料说明,这些类群的染色体一致,进化主要不是在染色体水平上进行,从这个角度来说染色体资料也有用,但这毕竟是另一个问题了。相反,有些类群,从形态等性状来看非常均一,而染色体却表现出极大的多样性,如 *Claytonia virginica* (见第 5 章)和 *Scilla autumnalis* (见第 11 章)。这样的染色体资料虽然对于阐明类群的分化和进化很有意义,然而对分类处理无甚裨益。

简而言之,染色体研究对于分类学有很大意义,但也不能把它在分类学上的价值看得太高,以为它能解决一切分类问题。特别重要的是,各个类群的情况有别,一定要对具体类群具体分析。另一个问题,就是染色体资料和其他方面的资料的关系。前面讲过,它多少直接反映基因内容。但是我们在具体分析问题时,不能有先验之见,把它看得高过一切,应有的态度是,利用尽可能多的资料,进行综合分析。当然,染色体资料是否特别重要,会在分析的

结果中显现出来。

1-2 细胞分类学简史和现状

19世纪末叶发现了染色体，并且随后证明它们是遗传信息的携带者，这是两件大事，不仅推动了20世纪的实验进化研究，也是细胞分类学的先声，因为细胞分类学就是染色体资料在分类学上的应用。

从1859年达尔文的划时代著作《物种起源》发表至本世纪初，这近半个世纪的时间里，虽有某些分类学家试图阐明达尔文著作的意义，然而它对分类学的方法和系统都没有什么影响。本世纪才是进化论对分类学发挥影响的时代，它使分类学从原理到方法、从概念到系统，面貌为之一新。细胞分类学的兴起和发展就是这种变化的一个侧面。

细胞分类学的奠基工作应当是 Rosenberg 1909 年对茅膏菜属 *Drosera* 两个种的分析。他发现，圆叶茅膏菜 *D. rotundifolia* 的染色体数目为 $2n = 20$ ，而 *D. anglica* (= *D. longifolia*) 为 $2n = 40$ ，而且发现，其间的不孕杂种中有 30 条染色体，在减数分裂时形成 20 对(双价体)和 10 个单的(单价体)。直到 1955，这个问题才由 C. Wood 解决了。他发现，*D. anglica* 原来是一个异源多倍体，由 *D. linearis* 和 *D. rotundifolia* 之间杂交衍生而来的。

1917年，Winge 在其标题为“染色体：它们的数目和普遍重要性”的长篇评论中指出，如果种间杂种的不育性是由于来自两亲本的染色体在减数分裂时彼此不配对，导致减数分裂不正常，那末这种状况可以通过染色体数目加倍得到纠正，由此产生稳定而能育的异源多倍体或双二倍体。

1921年，Belling 创立的染色体压片技术，成为植物染色体研究中最广泛采用的常规技术，推动了染色体的广泛研究。染色体计数工作开始迅速发展(图1-2)，20年代的若干研究清楚地证实 Winge 假说的正确性和普遍价值。1925年，Clausen 和 Goodspeed 鉴定出第一个人工异源多倍体——烟草属的 *Nicotiana digluta*，首

次证实了 Winge 的杂交和多倍化是物种形成的途径的推论。不久, 1927年, Karpenchenko 合成了萝卜属 *Raphanus* 和芸苔属 *Brassica* 之间的异源多倍体 *Raphanobrassica* (*R. sativus* × *B. oleracea*)。1930年 Müntzing 证明了黄鹌菜 *Galeopsis tetrahit* 这个林奈种也是异源多倍体起源的。这为许多已知具有多倍体系列的属的种系发生从假设到证实开辟了道路。在 30 年代, Dustin、Eigsti 以及 Nebel 和 Ruttle 等人发现, 可以利用秋水仙碱来合成多倍体, 这就使得这类假设的证实工作方便得多了。于是, 多倍体研究成了植物进化研究的一个重要组成部分。

对多倍性的识别和分析证实了杂交和随后的多倍化, 产生双二倍体(或异源多倍体), 是植物界物种起源的重要方式。然而这一现象的发现, 并未使分类学对这些植物类群的分类工作减轻负担。已经在许多属中发现, 多倍体在本来是界限清楚的二倍体种之间形成一长串中间类型。这些事实阐明了在多倍体比率很高的许多属内, 辨认种间界限的困难之所在, 在那些多倍化与无融合生殖 (apomixis) 相结合的属, 诸如山柳菊属 *Hieracium*、蒲公英属 *Taraxacum*、悬钩子属 *Rubus*、委陵菜属 *Potentilla* 和早熟禾属 *Poa* 中, 种间界限更是难以辨认。因此种的界限将永远是一个个人判断的问题 (Stebbins 1979)。

除了染色体数目外, 在 30 年代开始发现染色体形态和大小具有很大的分类价值。这方面研究的开拓者是 Babcock 和他在还阳参属 *Crepis* 研究中的合作者 (Hollingshead 和 Babcock 1930; Babcock 和 Cameron 1934) 以及苏联以 G. A. Levitzky (1931a, b) 和 M. S. Navashin (1932) 为首的许多研究者(文献见 Stebbins 1979)。他们全都认识到染色体结构重排 (structural rearrangements, 见第 3 章和第 4 章) 的重要性, 并根据这样的变化解释核型差异。Darlington 学派 (Darlington 1937) 除了重视核型差异外, 还重视减数分裂时的交叉和“次级配对” (secondary pairing)。在当时, 已经认识到核型分析对划分种和属的重要价值。

由于各种植物的染色体资料的不断增加, 由于多倍体起源的

证实,以及其他进化研究,在当时掀起一股新系统学(Huxley 1940)的热潮,以为“经典的”或“标本室”分类学家那些人为而常常不能提供充分证据的工作方法和决定会被建立在根基可靠的细胞遗传学原理上的精确性所取代,当时的一种议论是:“化学家有元素周期表,为什么分类学家不可以也有能够重复的单位?”在那些年里,由于对十字花科、禾本科、龙舌兰科的经典研究以及后来还阳参属 *Crepis*、曼陀罗属 *Datura*、烟草属 *Nicotiana*、山字草属 *Clarkia* 等的卓越专著研究,染色体资料在分类学中的重要作用大家都看得很清楚了。1950年 Manton 的《蕨类植物的细胞与进化问题》一书,开始了蕨类植物细胞分类学时代。那以前,由于蕨类植物染色体数目多,报道的种类不到 20 种,而且不可靠。从那以后,迅速发展,如今蕨类成了染色体计数比例最高的类群(20%)。1950年,Stebbins 的《植物的变异和进化》(1963 上海科学技术出版社)一书出版,是植物进化研究中的一件大事。著名植物学家 Raven (1974)在评论这本书时说,由于 Stebbins 的精辟论述和具有远见卓识的概括,这本书只是由于 60 年代化学分类学和数量分类学兴起才显得有些欠全面了,但在未来的若干年内,它仍然是一本经典的必读的书籍。此书也从进化角度对当时的染色体资料作了全面的概述。在这本书的影响下,物种生物学(biosystematics)¹⁾(Camp 1951),又称实验分类学,成了分类学的生长点,这门学科在那时主要涉及染色体资料。在现在,染色体研究仍然是物种生物学的主要内容之一。学者们支持从细胞遗传学角度划分生态种(ecospecies)、近群种(coenospecies)和可杂交群(comparia),反映了他们寻求在精确地定义的分类单元组成的阶层体系(hierarchy)的努力。当时进化学家和某些思想激进的分类学家充满了乐观

1) biosystematics 一词,我最初根据词的组成,直译为“生物系统学”,后来看到日本学者译为“种生物学”,觉得较好。因为这门学科主要是利用生物学各分支学科的手段综合研究物种问题,而不涉及种上等级,于是改用现今译法(见植物系统学的二十五年(1947—1972),生物科学参考资料,第十五集,科学出版社,1981 p.29)。

情绪。但是,在60年代,那种乐观的情绪逐渐淹没在一种徬徨、悲观的气氛中。物种生物学的研究并没有解决、看来也不可能完全解决分类的问题。于是出现了一个物种生物学向何处走的问题。不久,学者们的头脑开始清醒了,这反映在1969年第十一届国际植物学会代表大会(西雅图)期间召开的题为“十字路口的物种生物学”座谈会上(会议文集载于 *Taxon* 19(2):1970)。与会者通过讨论弄清了两个问题:一是作为研究植物居群进化过程的物种生物学还在繁荣中;二是认识到物种生物学是进化过程的研究,不再期望它自然地解决分类学问题。物种生物学是研究进化过程,而分类学的对象是进化的产物。分类学可以利用物种生物学的研究成果,但却不受它的支配。

这里顺便提一句,前面讲过,染色体研究是物种生物学的重要组成部分。分类学在本书中的含义是广义的,包括进化的研究;细胞分类学在这里也包括从染色体角度探讨进化的研究。细胞分类学在经典分类学上的价值还不如在进化研究上的价值,因此那些以为细胞分类学是新学科、新手段,能够依靠它解决一切分类学问题的读者会对本书的内容大失所望,但是那些不仅对经典分类,而且也对物种形成和进化感兴趣的读者会觉得其中有些可取的东西。

60年代末,染色体显带技术问世了,它使染色体研究深入一大步,因为它揭示了许多按常规技术不能显示的种间差异,更能显示种内的染色体分化。虽然在植物界至今显示的带还只有C带和Q带,G带初显苗头,而且已经应用这些技术的植物类群还不多,但可以预料,随着技术的改进和普及,它的应用必定会愈来愈普遍。但是对于带型差异的意义,至今尚未有充分而合理的解释。

由图1-2可见,细胞分类学研究仍然方兴未艾,染色体资料正在稳步增长,总的趋势是研究的速度还在逐年加快,在近20年来,每年的染色体计数(其中许多同时包括核型研究)保持在3 000—5 000,1978—1981年这3年中平均每年的计数接近6 000。从全世界来看,10%的苔类、14%的藓类植物种已有染色体报道(Fritch 1982),蕨类植物中,这个比例是20% (Löve等 1977),被子植物