

风毛菊属 5 种植物的核型分析

尚宝龙, 蒙奎宾, 王玉金*

(兰州大学 分子生态研究所, 兰州 730000)

摘要: 采用常规压片法, 对风毛菊属(*Saussurea*) 5 种植物的染色体数目和核型类型进行分析。结果表明: 大耳叶风毛菊(*S. macrota*)核型公式为 $2n=2x=26=10m+12sm+4st$, 属 2A 型; 长梗风毛菊(*S. dolichopoda*)核型公式为 $2n=2x=26=14m+8sm+4st$, 属 2A 型; 川陕风毛菊(*S. licentiana*)核型公式为 $2n=2x=28=12m+16sm$, 属 2B 型; 杨叶风毛菊(*S. populi folia*)核型公式为 $2n=2x=28=6m+18sm+4st$, 属 2B 型; 尾叶风毛菊(*S. caudata*)核型公式为 $2n=2x=30=14m+14sm+2st$, 属 2A 型。这 5 种风毛菊属植物中, 除大耳叶风毛菊染色体数目和核型类型与前人报道的一致外, 其余 4 种植物的染色体数目和核型类型均为首次报道, 并在川陕风毛菊中发现 1 对 B 染色体。

关键词: 风毛菊属; 染色体数目; 核型分析

中图分类号: Q343.2⁺2

文献标志码: A

Karyotype Analysis of Five *Saussurea* Species

SHANG Baolong, MENG Kuibin, WANG Yujin*

(Institute of Molecular Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: The chromosome number and karyotypes of five *Saussurea* species were analyzed by traditional squash method. The result showed that: *S. macrota* was $2n=2x=26=10m+12sm+4st$, karyotype belongs to stebbing 2A type. *S. dolichopoda* was $2n=2x=26=14m+8sm+4st$, karyotype belongs to stebbing 2A type. *S. licentiana* was $2n=2x=28=12m+16sm$, karyotype belongs to stebbing 2B type. *S. populi folia* was $2n=2x=28=6m+18sm+4st$, karyotype belongs to stebbing 2B type. *S. caudata* was $2n=2x=30=14m+14sm+2st$, karyotype belongs to stebbing 2A type. In these five species, the chromosome numbers and karyotype of *S. macrota* species reconfirmed previous reports, while the chromosome numbers and karyotypes of other four species were presented in this paper for the first time, and a pair of B chromosome was discovered in *S. licentiana*.

Key words: *Saussurea*; chromosome number; karyotypes analysis

风毛菊属(*Saussurea*)是菊科(Asteraceae)中北温带分布的世界性大属之一, 全世界约 400 余种, 主要分布于美国西北部和欧亚大陆^[1]; 中国已知约 264 种, 主要分布在西南和西北的高海拔、高纬度地区, 包括青藏高原、天山、横断山、喜马拉雅山等地^[2]。该属植物除少数种为半灌木外, 其余大多为

一年生、二年生或多年生草本植物, 多生长于山坡草地、沙地、岩石以及路边^[3]。风毛菊属是爆发成种与近期分化的典型类群^[4], 对于这样的类群通常表现出丰富的物种多样性和极大的形态变异, 正如菊科中的许多大属一样, 其复杂的形态变异无疑为本属的鉴定工作增加了困难^[5]。与此同时, 风毛菊属还

收稿日期: 2014-06-15; 修改稿收到日期: 2014-09-21

基金项目: 国家自然科学基金(81274024)

作者简介: 尚宝龙(1988—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物分类学研究。E-mail: shangpromising@126.com

* 通信作者: 王玉金, 副教授, 主要从事植物分类学研究。E-mail: wangyujin2005@163.com

是中国天然药物最集中的属之一,如雪莲亚属中的天山雪莲(*S. involucrata*)和雪兔子亚属中的水母雪兔子(*S. medusa*)等是极有前途的药源植物。目前该属在细胞学方面的研究主要集中在俄罗斯和东亚的温带区域^[6],中国该属植物染色体数目和核型资料仅有部分报道^[1,6-18],而核型分析可为植物区系起源和进化提供重要依据,同时有利于探索植物系统发育过程中属种之间的亲缘和进化关系^[19]。本研究对 5 种风毛菊属植物的核型进行了分析,以期为理解该属的起源及其分化机制提供参考依据,同时为该属药用植物资源的开发利用提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 材 料

本实验以采自野外的 5 种风毛菊为研究材料(表 1),除尾叶风毛菊采自四川九寨沟外,其余 4 种植物均采自陕西太白山。凭证标本保存于兰州大学生命科学学院分子生态研究所。

1.2 方 法

1.2.1 取材与预处理 将风毛菊种子在室温下萌发,待根尖长至 1 cm 左右时,上午 9:00~10:00 或者下午 2:00~3:00 之间剪取根尖 0.5 cm,将其置于 8-羟基喹啉(0.002 mol/L):秋水仙素(0.005%)=2:1 的溶液中,于 4℃处理 2 h。

1.2.2 固定 将预处理好的根尖用卡诺固定液(无水乙醇:冰醋酸=3:1)固定,置于-20℃冰箱 20 h 以上,然后换 70%酒精于-20℃保存待用。

1.2.3 解离 将保存的根尖取出,先用蒸馏水清洗干净,然后用 1 mol/L HCl 在 60℃水浴酸解 8 min,最后将酸解后的细胞清洗 3 次以上,充分洗去盐酸以免影响后面的染色。

1.2.4 染色、压片及镜检 用卡宝品红染色 20 min,按照常规压片方法,用 Olympus BX51 荧光显微镜对制好的玻片进行观察并对染色体分散良好、着丝点清晰处于中期的分裂进行相拍照。

1.3 染色体核型分析

根据第一届全国植物染色体学术讨论会约定的标准^[20],每种选择 30 个分散良好的细胞进行染色体计数,再从中选择 5 个图像清晰的细胞进行核型分析,核型参数取 5 个细胞的平均值。根据李懋学等^[21]的方法进行染色体核型分析,染色体分类根据 Levan 等^[22]的标准进行分类,核型不对称系数根据 Arano^[23]的方法进行计算数,核型类型分析根据 Stebbins^[24]的标准进行分类。

2 结果与分析

2.1 大耳叶风毛菊

大耳叶风毛菊主要分布于陕西、甘肃、四川、湖北。体细胞染色体数目为 $2n=26$,核型公式为 $2n=2x=26=10m+12sm+4st$,核型参数见表 2,其主要核型特征见表 3。从核型公式看出,体细胞中期染色体由 10 条中部(m)、12 条近中部(sm)及 4 条近端部着丝粒(st)染色体组成。从相对长度组成 $2n=14M_1+10M_2+2L$ 来看,大耳叶风毛菊由长染色体(L)、中长染色体(M_2)和中短染色体(M_1)3 种染色体组成,并且这 13 组染色体相对长度介于 2.94~5.07 之间,最长染色体与最短染色体长度比为 1.72,染色体平均臂比为 2.12,臂比大于 2 的染色体比例为 0.46,臂比范围为 1.19~3.52,核型不对称系数为 66.25%,没有随体结构和 B 染色体,核型属于 2A 型。大耳叶风毛菊的中期染色体形态、核型图及核型模式图分别见图 1 的 A1~A3。

2.2 长梗风毛菊

长梗风毛菊主要分布于陕西、甘肃、四川、云南、湖北。体细胞染色体数目为 $2n=26$,核型公式为 $2n=2x=26=14m+8sm+4st$,核型参数见表 2,其主要核型特征见表 3。从核型公式看出,体细胞中期染色体由 14 条中部(m)、8 条近中部(sm)及 4 条近端部着丝粒(st)染色体组成。从相对长度组成 $2n=2S+14M_1+8M_2+2L$ 来看,长梗风毛菊由长染

表 1 5 种风毛菊属植物的具体信息
Table 1 Resource of the five *Saussurea* species

种名 Species	采集地 Locality	经纬度 Longitude and latitude	海拔 Altitude/m	凭证标本 Voucher
大耳叶风毛菊 <i>Saussurea macrota</i> Franch.	陕西太白山 Taibai Mountain, Shaanxi	107°43'E, 34°08'N	2 785	WYJ-2012-10024
长梗风毛菊 <i>Saussurea dolichopoda</i> Diels.	陕西太白山 Taibai Mountain, Shaanxi	107°42'E, 34°02'N	2 861	WYJ-2012-10015
杨叶风毛菊 <i>Saussurea populiifolia</i> Hemsl.	陕西太白山 Taibai Mountain, Shaanxi	107°43'E, 34°08'N	2 785	WYJ-2012-10025
川陕风毛菊 <i>Saussurea licentiana</i> Hand. -Mazz	陕西太白山 Taibai Mountain, Shaanxi	107°43'E, 33°59'N	2 970	WYJ-2012-10029
尾叶风毛菊 <i>Saussurea caudata</i> Franch.	四川九寨沟 Jiuzhaigou, Sichuan	104°14'E, 33°16'N	2 413	WYJ-2012-09092

染色体(L)、中长染色体(M₂)、和中短染色体(M₁)3种染色体组成,并且这13组染色体的相对长度介于2.40~5.23之间,最长染色体与最短染色体长度比为1.87,染色体平均臂比为2.05,臂比大于2的染色体比例为0.38,臂比范围为1.14~3.07,核型不对称系数为68.82%,没有随体结构和B染色体,核

型属于2A型。长梗风毛菊的中期染色体形态、核型图及核型模式图分别见图1的B1~B3。

2.3 杨叶风毛菊

杨叶风毛菊主要分布于陕西、四川、云南、湖北。体细胞染色体数目为2n=28,核型公式为2n=2x=28=6m+18sm+4st,核型参数见表2,其主要核型

表 2 5 种风毛菊属植物的核型参数
Table 2 Chromosome parameters of five *Saussurea* species

种名 Species	序号 No.	相对长度 Relative length	最长/最短臂比 Arm ratio of long/short	类型 Form	相对长度指数 Relative length index
大耳叶风毛菊 <i>S. macrota</i>	1	3.02+2.02=5.07	1.51	m	1.32(L)
	2	3.53+1.00=4.53	3.53	st	1.18(M ₂)
	3	2.77+1.70=4.47	1.63	m	1.16(M ₂)
	4	3.12+1.27=4.39	2.46	sm	1.14(M ₂)
	5	2.57+1.65=4.22	1.55	m	1.10(M ₂)
	6	2.16+1.81=3.97	1.19	m	1.03(M ₂)
	7	2.86+0.88=3.74	3.25	st	0.97(M ₁)
	8	2.30+1.23=3.53	1.87	sm	0.92(M ₁)
	9	2.41+1.10=3.51	2.20	sm	0.91(M ₁)
	10	2.13+1.19=3.32	1.79	sm	0.86(M ₁)
	11	2.23+1.00=3.23	2.23	sm	0.84(M ₁)
	12	1.84+1.29=3.13	1.43	m	0.81(M ₁)
	13	2.19+0.75=2.94	2.92	sm	0.76(M ₁)
长梗风毛菊 <i>S. dolichopoda</i>	1	3.07+2.16=5.23	1.42	m	1.36(L)
	2	3.13+1.70=4.83	1.84	sm	1.25(M ₂)
	3	3.06+1.44=4.50	2.12	sm	1.17(M ₂)
	4	2.31+1.86=4.17	1.24	m	1.08(M ₂)
	5	2.66+1.25=3.91	2.13	sm	1.01(M ₂)
	6	2.80+1.07=3.87	2.62	sm	1.00(M ₁)
	7	2.27+1.48=3.75	1.53	m	0.98(M ₁)
	8	1.91+1.67=3.58	1.14	m	0.93(M ₁)
	9	2.05+1.47=3.52	1.39	m	0.92(M ₁)
	10	2.22+1.31=3.53	1.69	m	0.91(M ₁)
	11	2.35+0.78=3.13	3.02	st	0.86(M ₁)
	12	1.76+1.28=3.04	1.38	m	0.79(M ₁)
	13	1.81+0.59=2.40	3.07	st	0.73(S)
杨叶风毛菊 <i>S. populi folia</i>	1	3.63+1.94=5.57	1.88	sm	1.56(L)
	2	2.97+1.69=4.66	1.76	sm	1.35(L)
	3	2.34+1.77=4.11	1.32	m	1.15(M ₂)
	4	2.65+1.25=3.90	2.12	sm	1.09(M ₂)
	5	2.26+1.43=3.69	1.58	m	1.03(M ₂)
	6	2.28+1.24=3.52	1.84	sm	0.99(M ₁)
	7	2.37+1.12=3.49	2.12	sm	0.98(M ₁)
	8	2.25+1.17=3.42	1.93	sm	0.96(M ₁)
	9	2.63+0.72=3.35	3.65	st	0.94(M ₁)
	10	1.90+1.33=3.23	1.43	m	0.91(M ₁)
	11	2.11+0.94=3.05	2.24	sm	0.85(M ₁)
	12	2.07+0.68=2.75	3.04	st	0.82(M ₁)
	13	1.78+0.80=2.58	2.24	sm	0.72(S)
	14	1.73+0.64=2.37	2.72	sm	0.66(S)

续表 2 Continued Table 2

川陕风毛菊 <i>S. licentiana</i>	1	3.30+2.11=5.41	1.56	m	1.52(L)
	2	2.58+1.86=4.44	1.38	m	1.25(M ₂)
	3	2.62+1.43=4.05	1.83	sm	1.14(M ₂)
	4	2.32+1.59=3.91	1.46	m	1.10(M ₂)
	5	2.02+1.81=3.83	1.12	m	1.08(M ₂)
	6	2.47+1.31=3.78	1.89	sm	1.06(M ₂)
	7	2.34+1.39=3.73	1.69	m	1.05(M ₂)
	8	2.75+0.94=3.69	2.92	sm	1.04(M ₂)
	9	2.34+1.21=3.55	1.94	sm	1.00(M ₁)
	10	2.16+1.28=3.44	1.69	m	0.97(M ₁)
	11	2.27+0.90=3.17	2.54	sm	0.89(M ₁)
	12	2.04+0.76=2.79	2.69	sm	0.78(M ₁)
	13	1.97+0.88=2.57	2.23	sm	0.72(S)
	14	1.02+0.51=1.53	1.99	sm	0.43(S)
尾叶风毛菊 <i>S. caudata</i>	1	2.52+2.03=4.56	1.24	m	1.37(L)
	2	2.48+1.98=4.46	1.25	m	1.34(L)
	3	2.67+1.43=4.10	1.87	sm	1.23(M ₂)
	4	2.32+1.58=3.90	1.47	m	1.17(M ₂)
	5	2.41+1.30=3.71	1.85	sm	1.12(M ₂)
	6	2.31+1.36=3.67	1.70	m	1.10(M ₂)
	7	1.93+1.51=3.44	1.28	m	1.03(M ₂)
	8	2.18+1.12=3.30	1.95	sm	0.99(M ₁)
	9	2.18+0.92=3.10	2.36	sm	0.93(M ₁)
	10	1.65+1.27=2.92	1.30	m	0.88(M ₁)
	11	1.91+0.93=2.84	2.05	sm	0.85(M ₁)
	12	1.59+1.16=2.75	1.36	m	0.83(M ₁)
	13	1.68+0.89=2.57	1.89	sm	0.77(M ₁)
	14	1.52+0.87=2.39	1.75	sm	0.72(S)
	15	1.75+0.54=2.29	3.24	st	0.69(S)

表 3 5 种风毛菊属植物的主要核型特征
Table 3 Significant characteristics of chromosomes of five *Saussurea* species

种名 Species	核型公式 Karyotype formula	相对长度范围 Rang of relative length/ μm	相对长度构成 Constitution of relative length	臂比范围 Range of arm ration	A. A. R	Lc/Sc	P. C. A	% As. K%	类型 Type
大耳叶风毛菊 <i>S. macrota</i>	2n=2x=26=10m+12sm+4st	2.94~5.07	14M ₁ +10M ₂ +2L	1.19~3.52	2.12	1.72	0.46	66.25	2A
长梗风毛菊 <i>S. dolichopoda</i>	2n=2x=26=14m+8sm+4st	2.40~5.23	2S+14M ₁ +8M ₂ +2L	1.14~3.07	2.05	1.87	0.38	68.82	2A
杨叶风毛菊 <i>S. populifolia</i>	2n=2x=28=6m+18sm+4st	2.37~5.57	4S+14M ₁ +6M ₂ +4L	1.32~3.65	2.13	2.35	0.50	65.90	2B
川陕风毛菊 <i>S. licentiana</i>	2n=2x=28=12m+16sm	1.53~5.41	4S+8M ₁ +14M ₂ +2L	1.12~2.92	1.92	3.54	0.29	64.53	2B
尾叶风毛菊 <i>S. caudata</i>	2n=2x=30=14m+14sm+2st	2.29~4.56	4S+12M ₁ +10M ₂ +4L	1.24~3.24	1.77	1.98	0.20	62.66	2A

注: A. A. R. 平均臂比; Lc. 最长染色体; Sc. 最短染色体; P. C. A. 臂比>2 的比率; As. K. 不对称系数。

Note: A. A. R. Average arm ratio; Lc/Sc. Long/shortest chromosome; P. C. A. Percentage of arm ratio>2. As. K. Asymmetry index.

特征见表 3。从核型公式看出,体细胞中期染色体由 6 条中部(m)、18 条近中部(sm)及 4 条近端部着丝粒(st)染色体组成。从相对长度组成 2n=4S+14M₁+6M₂+4L 来看,杨叶风毛菊由长染色体(L)、中长染色体(M₂)、中短染色体(M₁)和短染色体(S)4 种染色体组成,并且这 14 组染色体的相对长度介于 2.37~5.57 之间,最长染色体与最短染色体长度比为 2.35,染色体平均臂比为 2.13,臂比大于 2 的染色体比例为 0.50,臂比范围为 1.32~3.65,核型不对称系数为 65.90%,没有随体结构和

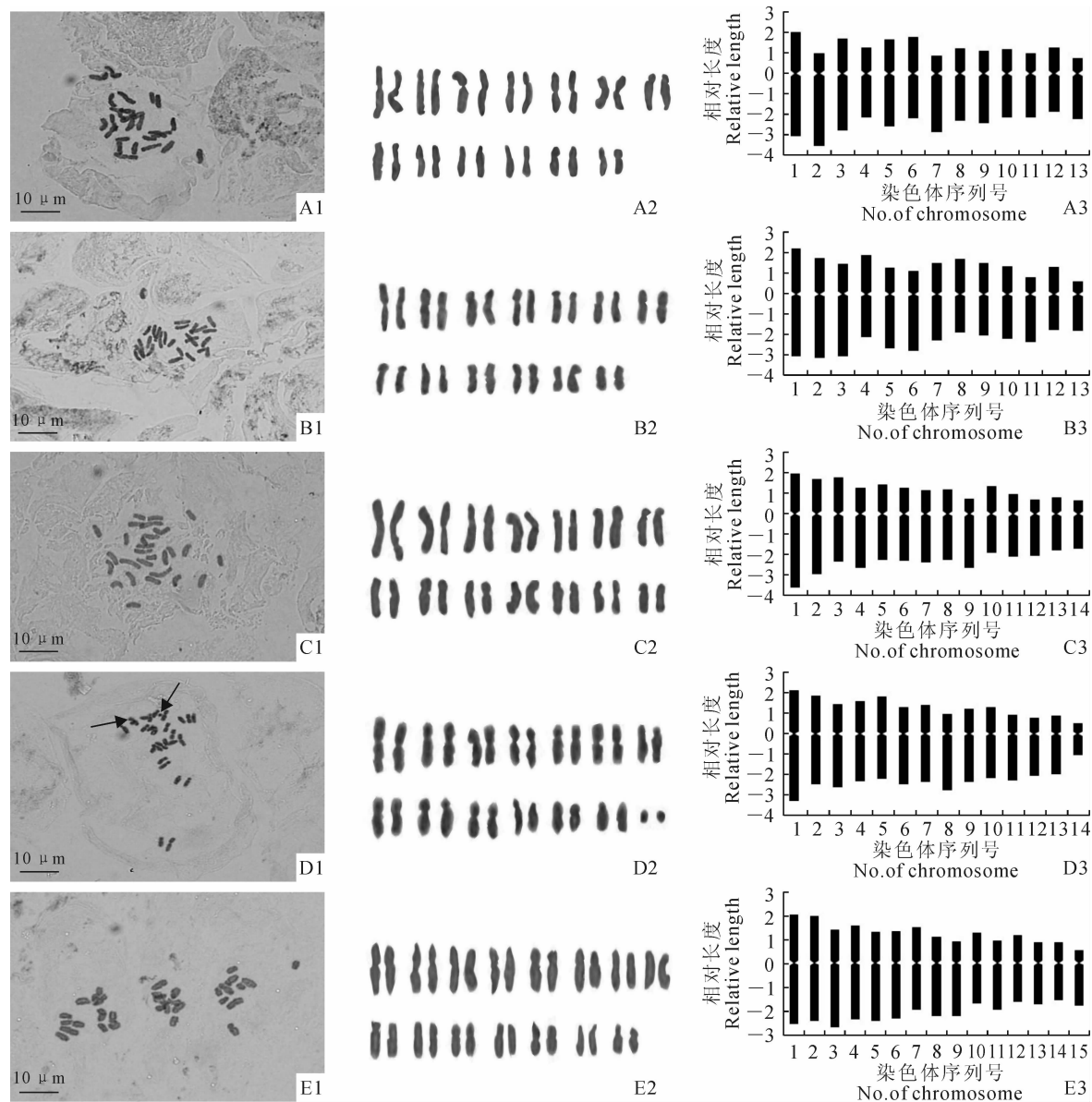


图1 5种风毛菊属植物的染色体形态(A1~E1)、核型图(A2~E2)及核型模式图(A3~E3)

A. 大耳叶风毛菊; B. 长梗风毛菊; C. 杨叶风毛菊; D. 川陕风毛菊; E. 尾叶风毛菊

Fig. 1 Photomicrographs of metaphase chromosome(A1~E1), karyotypes(A2~E2)

and ideograms(A3~E3) of five *Saussurea* species

A. *S. macrota*; B. *S. dolichopoda*; C. *S. populi folia*; D. *S. licentiana*; E. *S. caudata*

B染色体,核型属于2B型。杨叶风毛菊的中期染色体形态、核型图及核型模式图分别见图1的C1~C3。

2.4 川陕风毛菊

川陕风毛菊主要分布于陕西、四川、甘肃。体细胞染色体数目为 $2n=28$,核型公式为 $2n=2x=28=12m+16sm$,核型参数见表2,其主要核型特征见表3。从核型公式看出,体细胞中期染色体由12条中部(m)、16条近中部(sm)着丝粒染色体组成。从相对长度组成 $2n=4S+8M_1+14M_2+2L$ 来看,川陕风毛菊由长染色体(L)、中长染色体(M_2)、中短染色

体(M_1)和短染色体(S)4种染色体组成,并且这14组染色体的相对长度介于1.53~5.41之间,最长染色体与最短染色体长度比为3.54,染色体平均臂比为1.92,臂比大于2的染色体比例为0.29,臂比范围为1.12~2.92,核型不对称系数为64.53%,没有随体结构,而存在一对B染色体,核型属于2B型。川陕风毛菊的中期染色体形态、核型图及核型模式图分别见图1的D1~D3。

2.5 尾叶风毛菊

尾叶风毛菊主要分布于四川、云南。体细胞染

染色体数目为 $2n=30$,核型公式为 $2n=2x=30=14m+14sm+2st$,核型参数见表 2,其主要核型特征见表 3。从核型公式看出,体细胞中期染色体由 14 条中部(m)、14 条近中部(sm)及 2 条近端部着丝粒(st)染色体组成。从相对长度组成 $2n=4S+12M_1+10M_2+4L$ 来看,尾叶风毛菊由长染色体(L)、中长染色体(M_2)、中短染色体(M_1)和短染色体(S)4 种染色体组成,并且这 15 组染色体的相对长度介于 2.29~4.56 之间,最长染色体与最短染色体长度比为 1.98,染色体平均臂比为 1.77,臂比大于 2 的染色体比例为 0.20,臂比范围为 1.24~3.24,核型不对称系数为 62.66%,没有随体结构和 B 染色体,核型属于 2A 型。尾叶风毛菊的中期染色体形态、核型图及核型模式图分别见图 1 的 E1~E3。

3 讨 论

据统计风毛菊属已报道植物的染色体,发现其染色体数目存在很大的变异,染色体数目存在多样性, $2n=24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 38, 39, 42, 48, 50, 52, 54, 72, 78$ 等^[9-14]。本实验 5 种风毛菊属植物中有 3 种染色体数目,即 $2n=26, 28, 30$,其中大耳叶风毛菊染色体数目和核型类型与前人报道吻合^[15],一致认为染色体数目 $2n=26$,核型类型为 2A 型,属于较对称类型;其余 4 种植物染色体数目和核型类型均为首次报道,由已报道的染色体数目可推断这 4 种植物的染色体数目与该属其它植物一致。

在高等植物进化过程中,染色体核型进化趋势基本上是由对称性向非对称性演化的,系统进化上较原始或古老的植物核型对称性程度高,不对称系数较小,染色体变异小;衍生或进化程度较高的植物,核型对称性程度低,不对称系数大,染色体变异大,并且在细胞分类学上认为核型是按照 A→B→C 顺序进化的^[20,24]。在传统分类上 5 种风毛菊属植物均属风毛菊亚属(Subgen. *Saussurea*),其中大耳叶风毛菊、尾叶风毛菊和杨叶风毛菊属风毛菊组(Sect. *Saussurea*),而川陕风毛菊和长梗风毛菊属纤维组(Sect. *Laguranthera*)。从核型类型角度分析结果显示:大耳叶风毛菊、长梗风毛菊和尾叶风毛菊的核型均属于 2A 型,表明它们具有较近的亲缘

关系;而川陕风毛菊和杨叶风毛菊的核型均属于 2B 型,由此可见它们不仅具有较近的亲缘关系,并且在 5 种风毛菊植物中处于较为进化的类群。5 种风毛菊属植物核型不对称系数在 62.66%~68.82%之间,核型不对称系数由高到低依次为长梗风毛菊(68.82%)>大耳叶风毛菊(66.25%)>杨叶风毛菊(65.90%)>川陕风毛菊(64.53%)>尾叶风毛菊(62.66%)。由不对称系数可以推测 5 种风毛菊属植物中,进化程度最高的可能是长梗风毛菊,最低的可能是尾叶风毛菊;由以上结果分析发现,由核型类型与不对称系数分析所得到的结果并不完全一致,这一现象不仅存在于该属其他植物中^[25],而且在其它属,如桤木属(*Alnus* Mill.)、何首乌属(*Fallopia* Adans.)植物中也普遍存在^[26-27],对于造成这一现象的原因应该结合传统分类,从细胞和分子水平上进一步研究来确立它们在系统进化中的确切位置。

前人也有一些风毛菊属中关于 B 染色体的报道^[16-17],这种染色体的存在,一般存在以下两种可能性:一方面可能是由具随体的染色体在次缢痕处发生断裂造成^[28];另一方面可能是长时间的高海拔逆境生长,使常染色体突变产生了 1 对 B 染色体^[17]。在比较恶劣的生境条件下,植物中 B 染色体的频率明显较高,通常情况下带 B 染色体的植物较不带的具有较强的适应力和竞争力^[18]。本实验中,在川陕风毛菊中发现 1 对 B 染色体,从生境条件来看,该植物相比其它 4 种风毛菊处于较高的海拔,具有较强的耐寒冷、抗紫外及其它抗逆能力,通常能够在比较恶劣的环境中生存,一定程度上可能跟该植物中存在 B 染色体有关,同时也可能表明这种植物的遗传变异更为活跃。

风毛菊属是菊科中最大的属,同时也是物种分化十分剧烈和分类处理十分困难的一个属^[5-6],这对风毛菊属植物的鉴定造成一定的障碍,而核型分析是研究生物系统发育关系和物种分化的重要依据^[19]。由此本研究可以结合传统的分类学及其它分子证据为风毛菊属植物的鉴定提供必要的帮助,同时为风毛菊属的系统发育和分化机制在一定程度上起到推动作用。

参考文献:

- [1] FUJIKAWA K, BOUFFORD D E, OHBA H, et al. Taxonomic studies on *Saussurea* de Candolle (Asteraceae) in the Hengduan Mountains, China. 1. An annotated list of recently collected specimens [J]. *Newsletter Himalayan Bot.*, 2007, (39): 13-37.

- [2] WANG Y F(王一峰), LIU Q Q(刘启茜), PEI Z Y(裴泽宇), *et al.* Correlation between altitude and reproductive allocation in three *Saussurea* species on China's Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2012, **36**(1): 39–46 (in Chinese).
- [3] 陈艺林, 石 铸. 中国植物志(第 78 卷第 2 分册)[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 23–42.
- [4] WANG Y J, SUSANNA A, VON R E, *et al.* Island-like radiation of *Saussurea* (Asteraceae; Cardueae) triggered by uplifts of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009, (97): 893–903.
- [5] WANG Y J, LIU J Q. A preliminary investigation on the phylogeny of *Saussurea* (Asteraceae; Cardueae) based on chloroplast DNA *trnL-F* sequences[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2004, (42): 136–153.
- [6] YUE X K(岳学坤), CAI J H(蔡金红), LI ZH M(李志敏), *et al.* Karyomorphology of the three species of *Saussurea* (Asteraceae) from Hengduan Mountains and the adjacent areas[J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 2008, **30**(4): 433–436 (in Chinese).
- [7] TAI L H(邵丽华). A study on karyotypes of *Saussurea runcinata* [J]. *Journal of Inner Mongolia Normal University* (Nat. Sci. Edi.) (内蒙古师大学报·自然科学版), 1997, **2**(2): 52–54 (in Chinese).
- [8] ZHOU M D(周明东), YAN P(阎 平), LUO Q H(罗青红), *et al.* The karyotypes of *Saussurea glacialis* [J]. *Journal of Shihezi University* (Nat. Sci. Edi.) (石河子大学学报·自然科学版), 2005, **23**(1): 78 (in Chinese).
- [9] LAVRENKO A N, SERDITOV N P, ULLE Z G. Chromosome numbers in some species of vascular plants from the Pechoro-Ilychsky Reservation (Komi ASSR) [J]. *Botanicheskii Zhurnal* (Moscow & Leningrad), 1991, **76**: 473–476.
- [10] PENG C I, HSU C C. Chromosome numbers in Taiwan Compositae [J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* (Taipei), 1978, **19**: 53–66.
- [11] LIU Y H(刘玉红), WANG SH M(王善敏), WANG D J(王东江). Chromosome numbers of four species from Tibet, China [J]. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 1994, **2**(2): 55–57 (in Chinese).
- [12] AMANO M, OHBA H. Chromosome numbers of some alpine species of *Saussurea* (Asteraceae) in Nepal Himalaya [J]. *Journal of Japanese Botany*, 2000, **7**(3): 178–184.
- [13] FUJIKAWA K, IKEDA H, MURATA K, *et al.* Chromosome numbers of fifteen species of the genus *Saussurea* DC. (Asteraceae) in the Himalayas and the adjacent regions [J]. *Journal of Japanese Botany*, 2004, **79**(5): 271–280.
- [14] FUJIKAWA K, OHBA K. A cytological study of *Saussurea* subgenus *eriacoryne* (Asteraceae) from the Nepal Himalaya [J]. *Journal of Japanese Botany*, 2003, **78**(3): 135–144.
- [15] GAO T P(高天鹏), WANG ZH L(王转莉), GUO H Q(郭怀清), *et al.* Karyomorphology of 3 *Saussurea* species from the eastern of Qinghai Tibetan Plateau [J]. *Acta Pratacul Turae Sinica* (草业学报), 2009, **18**(2): 169–174 (in Chinese).
- [16] CHEN G F(陈光富), BA L J(巴罗菊), SUN W G(孙文光), *et al.* Karyotypes and chromosome numbers of eight species from the family Asteraceae in the Hengduan Mountains and the adjacent regions [J]. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), 2013, **35**(3): 367–374 (in Chinese).
- [17] WANG Y F(王一峰), WANG ZH L(王转莉), GONG H D(巩红冬), *et al.* Study on karyotypes of 4 species of *Saussurea* DC. in the east of Qinghai Tibetan Plateau [J]. *Journal of Northwest A&F University* (Nat. Sci. Edi.) (西北农林科技大学学报·自然科学版), 2008, **36**(5): 165–178 (in Chinese).
- [18] ZHOU Q X(周其兴), YANG Y P(杨永平), ZHANG M L(张明理). Karyotypes of fourteen species in *Caragana* [J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2002, **22**(4): 492–496 (in Chinese).
- [19] WU G L. The application of karyotype analysis on cytotaxonomy [J]. *Journal of Biology*, 2006, **23**(1): 39–42.
- [20] 李懋学, 张赞平. 作物染色体及其研究技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996: 1–39.
- [21] LI M X(李懋学), CHEN D Y(陈端阳). The problem on karyotype analysis standardization [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物研究), 1985, **3**(4): 297–302 (in Chinese).
- [22] LEVAN A, FREDGA K, SANDBERG A A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes [J]. *Hereditas*, 1964, **52**(2): 201–220.
- [23] ARANO H. Cytological studies in subfamily Carduoideae (Compositae) of Japan IX [J]. *Botanical Magazine*, 1963, **76**: 32–36.
- [24] STEBBINS G L. Chromosome Evolution in Higher Plants [M]. London: Edward Arnold, 1971: 87–123.
- [25] LI SH ZH(李双智), HE T SH(何廷顺), ZHANG D C(张大才), *et al.* Karyotypes of six species of genus *Saussurea* DC. in the Hengduan Mountains, Southwest China [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(11): 2194–2202 (in Chinese).
- [26] LIU H CH(刘红昌), WANG ZH(王 珍), ZHANG S Q(张素琴), *et al.* Analysis of karyotype and evolution trend of *Polygonum multiflorum* Thumb. gerplasm resources [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(6): 1123–1136 (in Chinese).
- [27] RAO L B(饶龙兵), YANG H B(杨汉波), GUO H Y(郭洪英), *et al.* Karyotypes of seven species of *Alnus* in European and American Areas [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(7): 1333–1338 (in Chinese).
- [28] GU ZH J(顾志建). Study on the origin of B-chromosome of *Paris cronguistii* [J]. *Acta Bot. Yunnan.* (云南植物研究), 1988, **10**(1): 27–32 (in Chinese).