

泡沙参复合体 (桔梗科) 的物种生物学研究: I. 表型的可塑性*

葛 颂 洪德元

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

BIOSYSTEMATIC STUDIES ON *ADENOPHORA POTANINII* KORSH. COMPLEX (CAMPANULACEAE).

I. PHENOTYPIC PLASTICITY

Ge Song Hong De-yuan

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, & Herbarium, Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract Phenotypic plasticity is the environmental modification of genotypic expression and an important means by which individual plants respond to environmental heterogeneity. The study of phenotypic plasticity in the genus *Adenophora*, which is very complicated taxonomically because of great morphological variation, proves to be helpful in both investigating the phenotypic variation so as to evaluate potential taxonomic value of their characters and providing important sources of information on the variation, adaptation and evolution of the genus. Twenty-three populations representing all the six species in *Adenophora potaninii* complex were transplanted into the garden. Of them six populations were selected for studying their performance in the field and in the garden, in addition to cultivation experiment under different treatments. The results show that there exists considerable developmental plasticity in some leaf, floral and capsule characters. In particular, the leaf shape and length of calyx lobe display significant developmental variation with the maximum being three times as great as the minimum, which is noteworthy because they were previously considered as diagnostic. The characters of root, caudex, stem and inflorescence are found to be very plastic, especially the root diameter, the number of stems, stem height and inflorescence length with great environmental plasticity. In addition, the populations from different habitats show distinct amounts of plasticity. On the contrary, the characters of leaf, floral, capsule and seed are less influenced by environments. It seems that the considerable variation in

the characters of leaf is attributed mainly to genetic differences. Finally, the phenotypic plasticity of morphological characters of *A. potaninii* complex and its taxonomic significance is discussed.

Key words Phenotypic plasticity; *Adenophora potaninii* complex; Morphological characters; Variation

摘要 表型可塑性是生物变异中由环境引起的一种变异,是植物适应的一种重要方式。对沙参属这样一个形态上复杂多变、分类上很难处理的类群,研究其表型可塑性不仅为探讨性状变异、判断其系统学意义及选择可靠的分类性状提供了有益的资料,而且有助于揭示沙参属植物变异、适应和进化的机制。本文从泡沙参复合体中选择了6个居群,利用播种和移栽试验,通过对不同个体和居群在一致条件下的表现及野外和移栽后的对比,对根、茎、叶、花和果等形态性状的表型可塑性进行了初步的观测分析。结果表明,一些叶片、花部和果实性状具有较大的发育可塑性,尤其是叶形、花萼裂片不仅发育变化大,而且随发育过程定向变化。环境可塑性较大的性状主要是根、茎、花序分枝等性状,而叶片、花部、果实和种子性状的环境饰变能力都较小。最后,对泡沙参复合体形态性状的变异从发育可塑性和环境可塑性的角度进行了讨论。

关键词 表型可塑性;泡沙参复合体;形态性状;变异

前 言

沙参属 *Adenophora* Fisch. 为桔梗科 Campanulaceae 内中等大小的多年生草本属。由于其起源较晚、正处在活跃的发展之中,故形态变异复杂、性状相关性不强,且表达不稳定,是分类上很难处理的类群(Tsoong, 1935; Baranov, 1963; 洪德元, 1983)。泡沙参复合体 (*A. potaninii* Korsh. complex) 就是其中颇具代表性的复合群。按照洪德元(1983)的处理,该复合体被放在沙参组有齿亚组 Sect. *Microdiscus* Subsect. *Microdiscus*, 包括 *A. potaninii* Korsh., *A. wawreana* Zahlbr., *A. bockiana* Diels 和 *A. lobophylla* Hong 4个种。赵一之(1980)在对内蒙古沙参属初步整理时,将 *A. wawreana* 中茎生叶下部条形、上部狭披针形者定名为二型叶沙参 *A. biformifolia* Y. Z. Zhao 发表。屠鹏飞等(1990)发表了另一新种,即多齿沙参 *A. polydentata* P. F. Tu et G. J. Xu, 与 *A. potaninii* 的主要区别在于花萼裂片边缘具2—5对长齿。至此,本复合体内共有6个合法双名,均为中国特产,主要分布在东北、华北、西北和西南的高山和亚高山丘陵地带。

泡沙参复合体分布范围广,适应性强,性状上的复杂多变不仅表现在营养器官也表现在花部器官上,而且各类群间界线模糊,有许多地理上的替代和过渡。因此,本研究以泡沙参复合体为对象,运用物种生物学的原理和方法,采用栽培对比、染色体观察、子代测定、杂交试验、同工酶技术及多变量统计分析等实验和分析手段从不同水平和角度进行了较为全面的研究。这些研究揭示了本复合体形态性状复杂多变的原因及其系统学意义,进而对复合体进行了较为合理的分类处理,同时初步阐明了其物种形成的过程和机制,为沙参属的分类和系统发育关系的建立及其起源和进化研究提供了有益的资料

(葛颂, 1993)*。本文为该研究的第一部分。

表型可塑性 (phenotypic plasticity), 又称为环境饰变 (environmental modification), 是环境对基因型表达的一种修饰 (Macdonald *et al.*, 1988)。换句话说, 表型可塑性是同一基因型由于环境条件的改变在表型上作出相应变化 (响应) 的能力。Morisset *et al.* (1984) 建议将表型可塑性进一步区分为发育可塑性 (developmental plasticity) 和环境可塑性 (environmental plasticity), 前者指的是某一性状在个体不同发育阶段出现不同的表达, 以区别于纯属由于环境刺激而发生的饰变。Bradshaw (1965) 曾将发育可塑性称为“固定表型变异 (fixed phenotypic variation)”, 并认为因其不依赖于环境而应排除在可塑性范围之外。但是, Bradshaw 本人也无法将发育可塑性同环境可塑性明确区别开来。因为在某些情况下, 这两类可塑性可互为转换和影响, 因此, 不妨仍将发育可塑性作为广义的可塑性的一个方面 (Morisset *et al.*, 1984)。虽然, 环境饰变这种现象早在本世纪初一些经典实验分类学工作中就被研究过 (Turesson, 1922; Clausen *et al.*, 1940), 但其重要意义并未受到广泛的关注。正如 Davis *et al.* (1963: 335) 所指出: “分类学家所遇到的大量表型变异是个体对环境因子可塑性响应的结果, 这类表型可塑性在植物分类和进化研究中往往被低估了”。一方面, 环境饰变是生物变异的来源之一, 是生物适应环境的一种方式 (Stebbins, 1950; Grant, 1991); 另一方面, 尽管环境饰变是一种非遗传变异, 但环境饰变幅度和式样却受遗传控制, 而且环境所引起的饰变常与遗传所造成的变异相混淆 (Bradshaw, 1965; Morisset *et al.*, 1984; 徐炳声, 1987)。因此, 认识性状的可塑性及其适应意义, 对探讨植物变异和进化的机制有着十分重要的意义 (Bradshaw, 1965; Grant, 1991), 对科学地选择性状或给性状加权, 从而作出合理的分类学处理及系统发育推断也具有不可忽视的作用 (Davis *et al.*, 1963; Davis, 1983)。针对泡沙参复合体这一形态上错综复杂的类群, 可塑性研究无疑具有重要意义。本文将根据三年的栽培观察和播种试验对性状可塑性从发育变化和环境饰变两个方面逐一进行分析, 并对性状可塑性的适应和分类学意义进行讨论。

材 料 和 方 法

本研究于 1990—1992 年期间从该复合体的整个分布区共采得 23 个天然居群 (约 400 株个体), 全部移栽于试验园地 (北京香山) 内。在对移栽材料观测的同时, 还进行了播种试验。因一些居群的观测时间较短或个体较少, 本文的资料主要来自 6 个居群。这些居群的地理位置、样本大小、生境特点详见表 1。研究方法为: (1) 利用采自天然居群的自由授粉种子进行播种试验; (2) 观测移栽于试验园地内个体的生长发育情况, 并同其野生状况下的生长发育进行对比。

播种用种子为 1990 年秋和 1991 年秋采自 05、18 和 19 三个居群。经过大约四个月的冷藏后, 于翌年 3 月播于温室。种子播下后, 两个星期左右开始萌动, 20 天左右子叶出土展开。当幼苗有 3 至 4 片基生叶时, 分别移植于 25 cm 口径的花盆中进行个体发育的观察。定植时采用每盆 5 株和 10 株进行, 以便了解密度不同对根系及个体生长发育的

* 葛颂, 1993。泡沙参复合体的物种生物学研究。博士学位论文。

影响。根系的测量在当年秋末地上部分倒苗(枯死)后进行。移栽试验数据主要来自经过3年连续观测的01、05、18、19、21和22六个居群。在野外居群采样时,首先初步调查个体的生长状况及居群的生境特点;然后利用沙参属多年生的特点,在将植株地上

表1 居群编号、样本大小、地理位置和生境特点
Table 1 Population number, size, locality and habitat

居群号 Population No.	地理位置 Locality	采样数 No. of plants	生境特点 Habitat
01	辽宁建昌二道沟 Jianchang County, Liaoning	28	560m, 阴坡, 杂草丛, 土壤多石 grass of shady slope
05	山西浑源恒山 Mt. Henshan, Huenyuan County, Shanxi	16	1650m, 阴坡, 杂草灌丛, 土壤多石 grass or bushes of shady slope
18	四川茂县曲谷乡 Maoxian County, Sichuan	23	3000m, 阴坡, 杂草灌丛, 土壤多石 grass or bushes of shady slope
19	四川马尔康查北村 Barkang County, Sichuan	22	2560m, 阴坡, 田边杂草丛, 土壤深厚多石 grass or bushes near farmland on hill
21	四川宝兴城关雪山 Mt. Xueshan, Baoxing County, Sichuan	25	950m, 阴坡, 杂草灌丛, 土壤多石 grass or bushes of shady slope
22	四川金川安宁八卦洞沟 An' ning, Jichuan County, Sichuan	16	2450m, 阴坡, 林边高草灌丛, 土壤多石 bushes of shady slope or near woods

部分压成标本备室内性状测定的同时,采挖地下胡萝卜状根并保鲜带回,移栽于试验园内地内。对叶片、花部和果实性状进行了发育可塑性观测。从植株的下部按1/5植株高度的间隔向上随机选取代表不同发育阶段的叶片压成标本,随后用游标卡尺对叶片的各性状进行测定。当植株进入开花阶段时,以张开的第一朵花为首次取样,然后按8至15天的间隔再进行4次随机取样,每次花朵摘取后随即用游标卡尺测量,以减少误差。对根、茎、叶、花、果和种子性状均进行环境可塑性分析。根部性状(根粗、茎基、横走茎等)的观测根据野外的观察记录并结合不同密度的栽培试验进行。茎、叶、花、果和种子等性状,根据野外实地或采集的标本得到一次观测值,同时又进行了移栽后的连年观测,将二者进行对比分析可获得这些性状环境饰变的大小。为了定量地衡量发育变化或环境饰变的大小,本工作以变动幅度(最大值/最小值)为度量指标。

结 果

(一) 发育可塑性

1. 叶片性状 在本复合体内,叶片均为不严格互生。叶片的基本形状有三种:椭圆形、条形和半裂形,由此而构成了三类典型个体(图1)。第一类个体叶片全为椭圆形,由茎下部往上逐渐变大,再由大变小,叶缘不规则锯齿,下部叶有柄(*A. wawreana*,图1:a)或无柄(*A. potaninii*,图1:d)。第二类个体叶片卵形或近心形,半裂或深刻大锯齿,具长柄(*A. lobophylla*,图1:e)。这两类个体叶片的发育变化不大,只在叶长、叶宽和叶形(叶长/叶宽)上稍有变化。但茎基部有叶柄的个体,叶柄由下部叶的长柄向上逐渐过渡为无柄(图1:a)。第三类个体叶片全为条形或宽条形,全缘或极少齿,无柄(*A. bockiana*,*A. biformifolia*,*A. lobophylla*,图1:c,f)。这一类叶片发育变化也很小。值得注意的是,在这三类典型个体之间有各种过渡类型,使叶片性状的变化极为复杂。其中较

常见的是介于第一和第三类之间的中间型个体，其上条形、宽条形及长椭圆形叶片同时出现。通常是茎下部叶片长条形（全缘）向上逐渐变成宽条形（少锯齿）至椭圆形（多锯齿）（图 1: b），体现出很强的发育可塑性。通过对移栽于园地内 14 个居群（代表复合体全部类群）的详细观测，最具有鉴别意义且相对稳定的叶片为植株茎杆中下部（约茎杆 1/4 高度）的叶片。

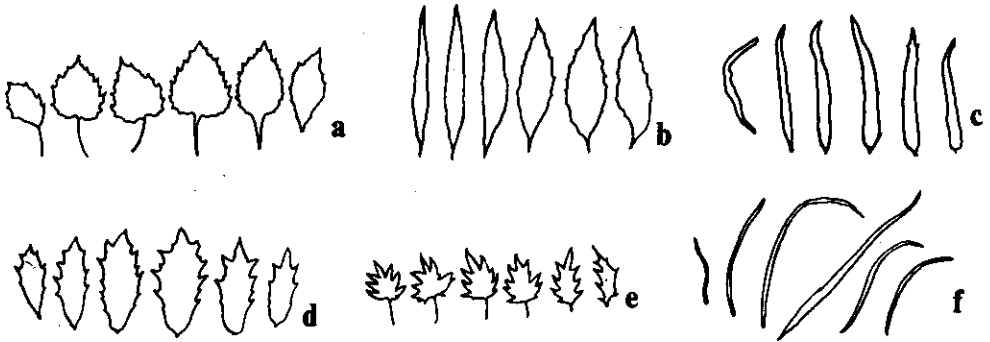


图 1. 三个居群 6 个单株叶片在不同发育阶段的形态 a, b. 来自居群 05; c, d. 来自居群 19; e, f. 来自居群 22.

Fig. 1 Outline of leaves at different stages of development from six individuals in three populations a, b. from populati 05; c, d. from population 19; e, f. from population 22.

2. 花部和果实性状 野外及栽培观察表明，本复合体单株花量很大且形态和大小有一定的变化。为了获得可靠的数据，我们在移栽的居群中选择了有代表性的 01（辽宁建昌）、05（山西恒山）和 19（四川马尔康）3 个居群，各随机选定 5 株个体作定株观察。表 2 是 5 个主要花部性状的测量值（因篇幅所限，其它花部性状的测量值从略），这 5 个性状均是以往在类群划分中起鉴别作用的性状。由表 2 可见，5 个性状随发育阶段不同均有程度不同的变化，体现出一种发育的可塑性。但这些性状按可塑性的大小及性质可分为两类。第一类是前 4 个性状，变动幅度（最大值/最小值）均小于 1.33，而且变动随开花时间的后延呈现上下波动。不同的是第二类，即花萼裂片长，不仅变动幅度很大(1.50—2.88)，表现出很强的发育可塑性，而且同一个体上开花的时间越晚，花萼裂片越短，呈

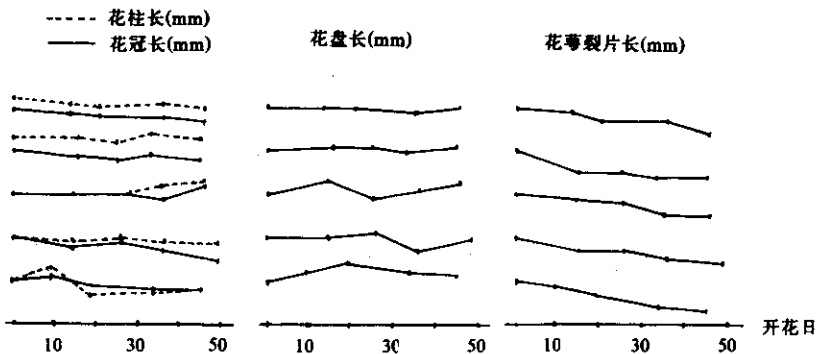


图 2 居群 19 中 5 个单株 4 个花部性状的发育可塑性示意图

fig. 2 Developmental variation of four floral characters from five individuals of population 19.

表2 三个居群各5个单株花部性状
Table 2 The measurements (mm) of floral characters of five individuals

单株编号 Plant No.	日期 (月·日) Date (M. D)	花冠长 CL	花柱长 SL	冠长/柱长 CL/SL	花盘长 DL	花萼 裂片长 LC	单株编号 Plant No.	日期 (月·日) Date (M. D)	花冠长 CL	花柱长 SL
0109	7.29	17	20	0.85	2.4	11.0	0507	7.17	15	17
	8.12	15	20	0.75	2.6	11.0		7.29	14	17
	8.27	15	21	0.71	2.2	8.0		8.6	15	19
	9.6	17	21	0.81	2.8	6.0		8.18	14	18
	9.15	16	20	0.80	2.4	5.0		9.3	18	19
VE*		1.13	1.05	1.20	1.27	2.2	VE		1.29	1.12
0115	8.2	16	20	0.80	2.6	9.5	0508	7.6	15	17
	8.13	15	25	0.60	2.7	10.0		7.10	15	20
	8.28	15	25	0.60	2.3	8.5		7.25	14	19
	9.6	15	24	0.63	2.5	6.0		8.8	15	19
	9.12	14	23	0.61	2.4	5.0		8.22	13	17
VE		1.14	1.25	1.33	1.17	2.00	VE		1.15	1.18
0119	7.30	18	20	0.90	2.4	11.5	0510	7.16	16	19
	8.12	16	19	0.84	2.5	10.5		7.28	15	18
	8.27	17	20	0.85	2.1	7.0		8.7	13	16
	9.6	18	21	0.86	2.3	4.5		8.20	13	17
	9.14	17	19	0.89	2.6	4.0		9.2	12	16
VE		1.13	1.11	1.07	1.24	2.88	VE		1.33	1.19
0120	8.7	15	22	0.68	2.2	10.5	0511	7.16	16	22
	8.20	16	22	0.73	2.4	8.5		7.28	15	21
	8.27	16	22	0.73	2.2	8.0		8.8	14	20
	9.1	16	21	0.76	2.4	7.5		8.22	13	19
	9.10	16	22	0.73	2.6	7.0		9.2	12	19
VE		1.07	1.05	1.12	1.18	1.58	VE		1.33	1.16
0122	8.1	18	22	0.82	3.0	17.0	0514	7.9	17	21
	8.12	18	22	0.82	3.0	15.0		7.24	15	19
	8.27	17	22	0.77	2.4	9.0		8.5	15	20
	9.6	16	21	0.76	2.6	7.0		8.11	15	19
	9.10	14	22	0.64	2.6	7.0		8.18	16	20
VE		1.29	1.05	1.28	1.25	2.43	VE		1.13	1.11

* VE=变动幅度(最大值/最小值)。VE, variation extent (maximum/minimum);
CL, corolla length; SL, style length; DL, disc length; LC, length of calyx lobe.

明显的递减趋势(表2)。例如, 0122号个体的第一朵花(8月1日开)花萼裂片长为17.0mm, 40天后第五次取样时的花朵, 花萼裂片长只有7.0mm(变动幅度为2.43)。同样, 0119号个体的变动幅度达2.88, 即花萼裂片长第一朵的是第五次取样时(45天后)的近3倍。将居群19的5株个体测量值作图(图2), 可以明显地看出上述的变化趋势。

此外, 对其它花部性状的观测表明, 花冠直径、花冠形状(冠长/冠宽)、花冠裂片长和宽、花盘直径等的发育可塑性均不大并随时间呈波动变化。而对果实发育的观察表明, 果实长、宽随花朵开放时间的后延呈递减趋势, 与花萼裂片长的变化有些相似。

(二) 环境可塑性

1. 根和茎基 野外观察表明, 本复合体的根变化很大, 形状从典型的胡萝卜状(圆

的发育可塑性观测值 (mm)

from each of three populations at different developmental stages

冠长/柱长 CL/SL	花盘长 DL	花萼 裂片长 LC	单株编号 Plant No.	日期 (月·日) Date (M. D)	花冠长 CL	花柱长 SL	冠长/柱长 CL/SL	花盘长 DL	花萼 裂片长 LC
0.88	2.6	4.0		6.16	21	21	1.00	2.5	7.5
0.82	2.3	4.0		6.25	22	24	0.92	2.7	7.0
0.79	2.0	4.5	2004	7.4	20	18	1.11	2.9	6.0
0.78	2.0	3.0		7.19	19	18	1.06	2.7	4.5
0.95	2.6	4.0		7.30	19	19	1.00	2.6	4.0
1.21	1.30	1.50	VE		1.16	1.33	1.21	1.16	1.88
0.88	1.8	5.5		7.6	19	22	0.86	2.0	6.0
0.75	1.8	4.5		7.21	18	22	0.82	2.1	3.5
0.74	1.6	4.0	2007	7.29	17	21	0.81	2.1	3.5
0.79	1.7	3.5		8.6	18	23	0.78	2.0	3.0
0.76	1.6	2.5		8.18	17	22	0.77	2.1	3.0
1.19	1.13	2.20	VE		1.12	1.10	1.12	1.05	2.00
0.84	2.0	5.0		7.2	21	21	1.00	2.5	5.0
0.83	2.1	4.0		7.16	21	21	1.00	2.8	4.5
0.81	2.0	3.5	2009	7.27	21	21	1.00	2.4	4.0
0.76	1.8	2.5		8.5	20	23	0.87	2.6	2.5
0.75	1.6	2.5		8.15	24	23	1.04	2.8	2.5
1.12	1.31	2.00	VE		1.20	1.10	1.20	1.17	2.00
0.72	2.1	6.5		7.22	18	20	0.90	2.1	5.5
0.71	1.9	6.5		8.4	17	19	0.89	2.1	5.0
0.70	1.8	4.0	2010	8.11	16	18	0.89	2.1	4.0
0.68	1.6	3.0		8.26	16	19	0.84	2.0	4.0
0.63	1.6	3.0		9.6	15	18	0.83	2.1	2.5
1.14	1.31	2.16	VE		1.20	1.11	1.08	1.05	2.20
0.81	2.0	6.5		7.12	23	23	1.00	2.0	6.5
0.79	1.9	4.5		7.26	21	22	0.95	2.0	5.0
0.75	2.0	4.0	2015	8.7	22	23	0.96	2.1	5.0
0.79	1.9	3.5		8.16	20	22	0.91	1.7	4.0
0.80	1.5	4.5		8.29	18	23	0.78	2.0	3.5
1.08	1.33	1.86	VE		1.28	1.05	1.28	1.24	1.86

锥状无分枝)到长圆锥状多分枝。长短和粗细也有很大差异。而且,这些形状和大小上的变化与土壤质地及水肥条件有很大关系。在土质疏松、肥沃的田边,海拔较低的半阴坡、谷地,主根通常粗大或形成大而长的分枝;而在土质差、多石及海拔较高的阳坡,主根通常细小且分枝少。有些个体的根甚至可挤进岩石缝中形似板状,足见其适应能力及可塑性之强。图3是二种栽植密度下根直径的对比图。可见,在密度相差一倍的情况下(10株/盆和5株/盆),一年生根直径的平均大小相差一倍多。

茎基在本复合体内变化非常大,有些植株只有单个茎基,有些则有多条茎基。茎基的长度也有很大差别,从1 cm到15 cm不等,偶尔还会出现细长的分枝成横走根状茎,向下能长出新的圆锥状根,向上萌条抽茎,具有明显的营养繁殖作用。例如在辽宁的居

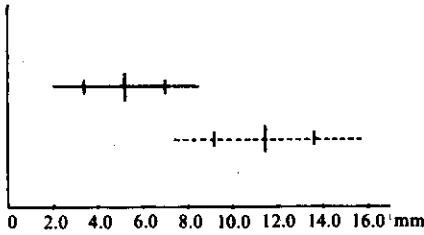


图3 两种栽植密度下根直径的平均值、变异幅度和95%置信区间(实线: 10株/盆, 虚线: 5株/盆)

Fig. 3 Root diameter under two different grades of density; total range, mean and 95% confidence limits. Solid line, 10 plants per pot; broken line, 5 plants per pot.

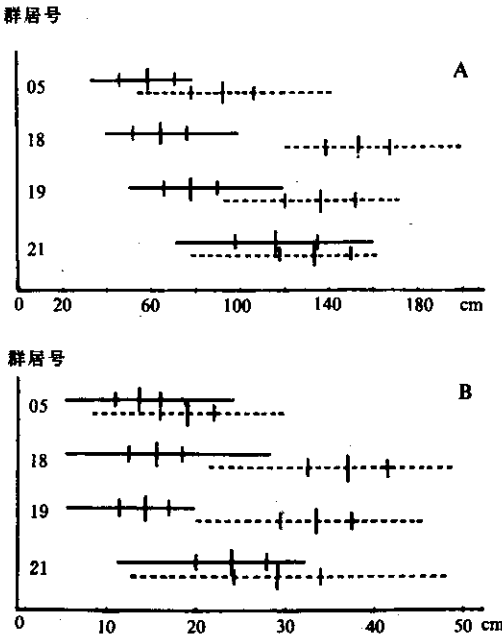


图4 四个居群茎高(A)和花序分枝长(B)在移栽前后的平均值、变异幅度和95%置信区间(实线为野外, 虚线为移栽后第三年)

Fig. 4 Total range, mean and 95% confidence limits of stem height (A) and inflorescence length (B) in four populations. Solid lines, in the field; broken lines, two years after transplantataion to the garden.

群发现单株个体的茎基多达16条,其上最长的横走根状茎为96 cm,导致方圆数平方米范围内的24支茎杆均来自同一个体(无性系)。野外观察表明,茎基的长短和根部在土壤中的位置有关。根上部覆盖的土壤越厚,一般茎基就越长。

2. 茎和花序分枝: 野外和移栽试验表明,本复合体植株的抽茎数目、茎的外型(高低及分枝与否)均变化很大,取决于年龄、根和茎基的发育状况及土壤条件等因素。野外个体茎一般直立无分枝,只有在茎上部被折断或被牲畜啃食后才在折断处或其下部长出许多侧枝,或花序分枝衍生为茎分枝。在试验园地内移栽的某些高海拔居群中,少数个体在植株下部长出若干茎分枝,或花序分枝上长出正常叶片,形似茎的分枝。但这些特征不稳定,不同年份表现不一样,显然是环境饰变的结果。野外个体的抽茎数目通常较少,大多为1—2枝茎干,而在试验园地内同样一批个体,其抽茎数目明显增多。对05, 18, 19和21四个居群52株个体的调查表明,移栽后第三年平均每株个体的抽茎数目为4枝,最多的可达12枝,但抽茎很多的并非所有茎杆均能充分发育,往往只有3—4枝能健壮生长。

茎高和花序分枝是两个可塑性很强的性状。由图4可见,茎高和花序分枝长在移栽于试验园地后明显增大,尤其是来自四川的两个高海拔居群(18和19)增长幅度更为明显,而另一来自四川的低海拔居群(21)及来自山西的居群(05)移栽后茎高及花序分枝长增加的幅度不大。而且,

茎高及花序分枝长2个性状的变化趋势十分相象。另一方面,同一居群内不同个体对环境变化的反应也不一致,图5就是从居群18(四川茂县)和居群05(山西恒山)中各随机选取10株个体的茎高(A)和花序分枝长(B)测量值。由图5A可见,大部分个体的茎高在移栽后第二年大于野外测量值。到移栽后第三年,所有个体的茎高均大于野外测

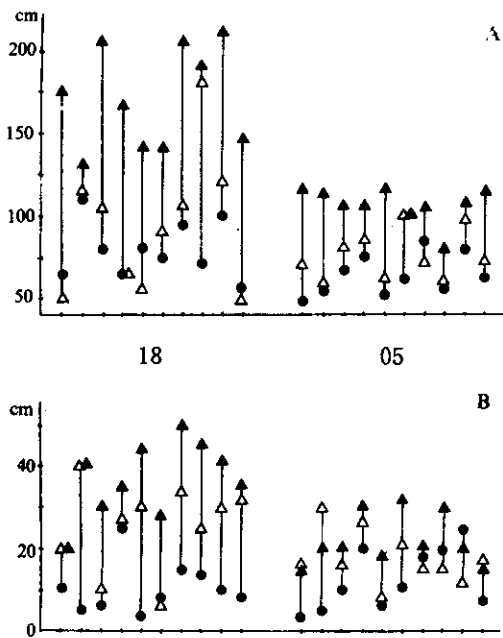


图5 居群18和05各10个单株移栽前后在茎高(A)和花序分枝长(B)上的变化(实心圆为野外测量值,空心 and 实心三角分别为移栽后第二和第三年的测量值)
 Fig. 5 Variation of stem height (A) and inflorescence length (B) of 10 individuals each in populations 18 and 05 before and after transplantation. Dots, in the field; solid and hollow triangles, one year and two years after transplantation, respectively.

量值,甚至可达野生状况时的近3倍(居群18中的第1、第3和第8株),但不同个体间的可塑性大小还是有很大差异的。平均起来,居群18中个体移栽后茎高的变化比居群05更大,与图4所显示的居群平均结果是一致的。花序分枝长的可塑性个体间差异也很大,饰变大的个体移栽后第三年的测量值是野外测量值的4倍多(居群18中的第2和第5株)。

3. 叶片性状 从居群05(山西恒山)、18(四川茂县)和19(四川马尔康)3个居群中各随机选取5株个体,对每株个体野外及移栽后第三年茎中下部叶片的几个主要性状进行了测定,结果见表3。由表3可见,叶片长和宽及长宽比(叶形)均有一定的环境可塑性,但环境饰变的幅度比前述茎高及花序分枝长小得多,野外和移栽后观测值之差均不超过野生时的1/3(平均变动幅度不到1.30)。尤其是叶长宽比,尽管最大值(条形叶)是最小值(椭圆形叶)的6倍多(1902号个体的13.67对0515号个体的2.19),但环境饰变最大

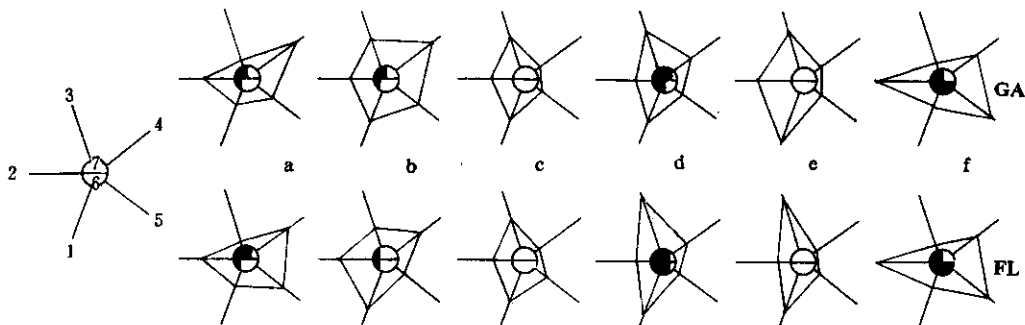


图6 三个居群共6个单株叶片性状移栽前后的变化(FL为野外测量值,GA为移栽后第三年测量值) a, b. 来自居群05; c, d. 来自居群18; e, f. 来自居群19。
 Fig. 6 Polygraphs of variation of leaf characters of six individuals in three populations. FL—in the field; GA—in the garden, two years after transplantation a, b. from population 05; c, d. from population 18; e, f. from population 19.

的个体(1902号)变动幅度也只有1.64。同样,叶缘锯齿数、锯齿长、叶被毛等环境饰变的能力均有限,平均变动幅度为1.06—1.52。而且,同一居群中同一性状移栽后的数值可能比野生时大也可能更小(表3)。从表3的3个居群中各随机选出2株个体作多角形图(图6)。由图可见,个体移栽后第三年由7个叶片性状构成的多角形与野生时的十分相近,各性状的环境饰变程度都很小。

4. 花部、果实和种子性状 如前所述,在本复合体内,花部性状存在着一定的发育可塑性,特别是花萼裂片长的发育变化很大,其长短随个体上开花时间的后延而递减。由于野外采样测定花部性状时无法使测定的发育阶段完全统一,在此只列出05和19两个居群的初步观测结果(表4)。由表可见,花部性状的环境可塑性均较小,平均变动幅度不到1.20,尤其是花冠长、花柱长及花冠长/花柱长,平均变动幅度均小于1.05。与叶片性状相似,大部分花部性状在移栽后变化方向不定(可大可小),但花萼裂片长似乎移栽后更大一些(表4)。

与此同时,对这两个居群的蒴果、种子性状也进行了类似的对比分析,其环境可塑性均很小,部分结果见表4。

表3 三个居群各5个单株叶片性状移栽前后的测量值*

Table 3 The measurements of leaf characters of five individuals from each of three populations before and after transplantation

单株号 Plant No.	叶长 Leaf length (mm)	叶宽 Leaf width (mm)	叶长/ 叶宽 Length/ width	锯齿数 No. of teeth	锯齿长 Length of tooth (mm)	叶面被毛** Pubescence upper surface	叶背被毛 Pubescence lower surface
0502	30 (30)	13 (12)	2.31 (2.50)	10 (12)	2.5 (1.5)	1 (1)	3 (2)
0511	50 (69)	21 (16)	2.38 (4.31)	16 (12)	3.0 (2.2)	0 (0)	0 (0)
0513	82 (76)	14 (10)	5.86 (7.60)	8 (12)	1.0 (2.0)	1 (1)	1 (2)
0514	62 (60)	20 (20)	3.10 (3.00)	15 (10)	2.0 (1.5)	2 (3)	2 (3)
0515	35 (32)	16 (13)	2.19 (2.67)	12 (10)	2.5 (1.8)	0 (0)	0 (0)
1803	52 (68)	7 (7)	7.43 (9.71)	2 (3)	0.5 (0.5)	0 (0)	0 (0)
1805	80 (60)	6 (5)	13.33 (12.00)	1 (1)	0.6 (0.7)	0 (0)	0 (0)
1807	71 (72)	9 (9)	7.89 (8.00)	2 (2)	1.1 (0.6)	0 (0)	0 (0)
1810	41 (30)	16 (15)	2.56 (2.00)	8 (10)	3.1 (2.2)	3 (2)	3 (3)
1813	89 (74)	7 (7)	12.71 (10.57)	5 (6)	0.6 (1.0)	0 (0)	0 (0)
1902	82 (105)	6 (16)	13.67 (8.32)	1 (4)	0.4 (1.1)	0 (0)	0 (0)
1906	54 (52)	7 (8)	7.71 (6.25)	2 (4)	1.6 (1.6)	0 (0)	0 (0)
1907	54 (70)	7 (8)	7.71 (8.75)	0 (1)	0 (0.4)	0 (0)	0 (0)
1909	44 (46)	20 (24)	2.20 (1.92)	8 (8)	3.1 (3.3)	4 (4)	2 (2)
1910	76 (62)	7 (6)	10.86 (10.33)	1 (1)	1.2 (1.2)	0 (0)	0 (0)
平均 VE	1.1798	1.2408	1.2377	1.5122	1.4895	1.0667	1.1333

* 左边数字为野外标本测量值,括号内为同一个体移栽后第三年测量值。

The figures outside parentheses, obtained in the field; these in parentheses, two years after transplantation to the garden

** 毛被: 0. 无毛; 1. 微毛; 2. 疏毛; 3. 多毛; 4. 密毛。

Pubescence: 0. glabrous; 1. puberulous; 2. sparsely tomentose; 3. tomentose; 4. densely tomentose.

讨 论

沙参属植物形态上的复杂多变早就引起了大多数研究该属的学者们的关注,也是产

生不同分类系统和类群处理结果的主要根源。Tsoong (1935) 发现该属大部分成员都显示出高度的变异性, 因而将其称为“十分有趣而又困难的属”。Baranov (1936) 和洪德元 (1983) 在对该属进行较大范围的修订和整理时, 都深感由于形态上的多变所带来的困难。邱均专等 (1993) 在对狭叶沙参 (*A. gmelinii*) 复合体的物种生物学研究中, 进行了大规模居群调查和采样, 对形态上的变异进行了较为深入的分析, 表明该复合体许多性状在居群水平上具有丰富的变异性。本研究对泡沙参复合体形态性状的变异从可塑性角度进行了分析。为了便于讨论, 现将结果归纳在表 5 中。表中两类可塑性大小的衡量均以试验中测定的变动幅度(最大值/最小值)为相对标准。有些性状未进行试验测定, 则根据野外和试验地内的观察估计得之(加括号者)。

在本复合体内, 发育的可塑性主要体现在叶片、花和果的一些性状上(表 5)。尤其是叶形和花萼裂片长这两个在类群划分中具有较大价值的性状, 不仅发育可塑性很大, 而且可塑性随发育过程定向变化。例如, 同一个体上叶形从茎基部的条形向上逐渐变为椭圆形(图 1), 花萼裂片随开花时间后延逐渐变短(图 2 和表 2)等, 对这些性状取样时间或部位的不同会得出完全不同的结果。因此, 当我们以个体为单位测定性状时, 应确定合理一致的取样方法, 以免发育可塑性带来的测量误差。

从环境可塑性上看, 本复合体植株根、茎一些性状环境饰变的能力都很强。其中茎高、花序分枝数和长度等性状的高度变异性早就受到注意, 只是不了解其变异的性质(是遗传性占的比重大还是环境占的比重大)(Tsoong, 1935; Baranov, 1963)。邱均专等 (1993) 发现狭叶沙参复合体的花序数随着海拔增高有减少的趋势。本复合体中也有近似的趋势, 而且花序分枝长似乎也与海拔有关, 通常低海拔居群的花序分枝更长些。移栽试验表明, 当那些高海拔居群, 如四川的居群 18 (海拔 3000m) 和 19 (海拔 2560m), 移栽于低海拔 (70m) 试验地后, 花序分枝明显加长; 而同在四川的低海拔 (950m) 居群 21, 移栽于试验地后长度增加却很小(图 4:B)。茎高的变化与此很相似(图 4:A)。Schlichting *et al.* (1984) 提出了一种“生态假说”来解释表型可塑性, 即生态上差异的大小, 在可塑性的幅度上会体现出来。本研究中低海拔和高海拔居群在性状饰变大小上的差别也许正是其生境差异的反映, 因为海拔上的明显不同会导致居群生境在土壤、水肥、温度和植被环境等上的差异。这些差异对生长、开花和结果等物候期的影响均很明显(葛颂, 1993)*。根部的性状除了根长、根粗环境可塑性很大外, 横走根状茎这一性状也值得注意, 因其在沙参属的分类中被认为是较重要的性状, 尤其是在亚组的划分上(洪德元, 1983)。尽管目前尚无实验证据, 但野外观察表明横走茎的有无及长短似乎受环境条件的影响, 且时常伴随有性生殖的衰退(葛颂, 1993)*, 因此其可塑性及适应意义有待进一步研究。本研究发现叶片、花部、果实和种子性状的环境可塑性较小(表 5)。花部、果实和种子性状可塑性小是预料之中的, 因为在大多数植物中花部等生殖器官性状相对于营养器官来说都是比较保守或稳定的 (Stebbins, 1950; Davis *et al.*, 1963), 许多可塑性研究也发现其环境饰变的能力较小 (Bradshaw, 1965; Davis, 1983; Macdonald *et al.*, 1988)。正因如此, 这些性状在沙参属的分类中被认为具有较大的价值 (Baranov, 1963; 洪德元, 1983; 邱均专等, 1993)。值得注意的是, 叶片性状尤其是叶形、被毛等性状在沙参属包括本复合体内变异极大 (Tsoong, 1935; Baranov, 1963; 洪德元, 1983; 邱均

表4 两个居群各8个单株花部和
Table 4 The measurements of floral and seed characters of eight individuals

个体编号 Plant No.	花冠长 Corolla length (mm)	花冠宽 Corolla diameter (mm)	花柱长 Style length (mm)	冠长/柱长 Corolla length/style length
0501	14 (14)*	11 (10)	19 (19)	0.74 (0.74)
0507	15 (14)	13 (12)	18 (17)	0.83 (0.82)
0508	15 (14)	10 (8)	19 (18)	0.79 (0.72)
0509	15 (15)	10 (9)	17 (18)	0.88 (0.83)
0510	15 (16)	14 (12)	18 (20)	0.83 (0.80)
0511	15 (15)	14 (11)	21 (20)	0.71 (0.75)
0512	14 (13)	11 (11)	17 (17)	0.82 (0.76)
0513	13 (14)	9 (10)	18 (19)	0.72 (0.74)
2002	20 (21)	17 (17)	23 (24)	0.87 (0.88)
2007	18 (18)	13 (14)	22 (21)	0.82 (0.86)
2008	21 (21)	17 (16)	22 (21)	0.96 (1.00)
2009	21 (21)	18 (17)	21 (22)	1.00 (0.96)
2010	17 (17)	13 (14)	19 (21)	0.89 (0.81)
2012	18 (16)	15 (13)	21 (20)	0.86 (0.80)
2014	26 (15)	14 (13)	18 (18)	0.89 (0.83)
2015	22 (22)	17 (19)	23 (24)	0.96 (0.92)
平均 VE	1.0378	1.1074	1.0483	1.0469

* 左边数字为野外测量值, 括号内为同一个体移栽后第三年的测量值。

The figures outside parentheses, obtained in the field; these in parentheses, two years after transplantation to the garden.

专等, 1993), 而本研究却发现其环境饰变程度并不大(表3, 5; 图6)。Marshall *et al.* (1968) 在对燕麦属 (*Avena* L.) 两个种的研究发现, 遗传上单一的 *A. barbata* 比遗传上多变的 *A. fatua* 对一系列试验处理有更强的可塑性, 因此提出一个物种表型可塑性的大小与其遗传上的杂合性大小成反比。这已得到许多实验证据的支持。例如, 在 *Stellaria longipes* 复合体的研究中, 从等位酶看, 多倍体种 (*S. longipes*) 中的遗传变异性比二倍体种 (*S. longifolia*) 高; 但在表型的可塑性上, 多倍体种却比二倍体种低 (Macdonald *et al.*, 1988)。Jain (1979) 对 *Bromus* 和 *Limnanthes* 两属近缘种的研究, 认为表型可塑性是能替代遗传多态现象来适应不稳定或异质环境的又一种选择。因此, 可以推测本复合体叶片性状丰富的变异性来自居群内遗传变异, 这已为子代测定和性状的遗传分析所证实 (葛颂, 1983)*。在本复合体内, 可塑性的个体差异也表现得很明显, 来自同一居群的不同个体在同一性状上的饰变幅度可相差很大; 如茎高和花序分枝长(图5)、叶片性状(图6)、花部性状(表4)等: 这是因为在特定环境条件下, 某一特定性状的可塑性随个体、居群和物种的不同而变化, 有些基因型高度可塑并不意味着其它基因型也会如此 (Chinnappa, *et al.*, 1984; Morisset *et al.*, 1984), 而且可塑性的幅度和式样受遗传控制 (Bradshaw, 1965; Macdonald *et al.*, 1988; Vasseur *et al.*, 1992)。因此, 在本研究所涉及的相同性状上, 同一居群不同个体受环境饰变的程度不同可能正是个体间遗传差异的体现。

应该说明的是, 可塑性是一种十分复杂的现象, 这种现象不仅表现在形态学水平上,

种子性状移栽前后的测量值*

in each of two populations before and after transplantation

花盘长 Disc length (mm)	花萼裂片长 Length of calyx lobe (mm)	种子长 Seed length (mm)	种子宽 Seed width (mm)	种子长/宽 Seed length/ width
1.7 (1.6)	3.5 (4.0)	0.98 (1.00)	0.46 (0.45)	2.13 (2.22)
2.3 (2.0)	3.6 (4.1)	1.04 (0.99)	0.52 (0.50)	2.00 (1.98)
1.7 (1.4)	5.0 (5.0)	0.95 (0.96)	0.51 (0.50)	1.86 (1.92)
1.8 (2.0)	4.6 (5.2)	0.92 (0.92)	0.46 (0.48)	2.00 (1.92)
1.8 (2.2)	4.1 (4.6)	1.08 (1.10)	0.51 (0.51)	2.12 (2.16)
2.0 (2.0)	4.4 (5.2)	0.99 (0.99)	0.46 (0.46)	2.15 (2.15)
1.8 (1.6)	3.6 (4.2)	1.09 (1.15)	0.52 (0.52)	2.10 (2.21)
1.7 (1.6)	3.8 (4.2)	1.23 (1.24)	0.48 (0.49)	2.56 (2.53)
2.5 (2.0)	6.4 (6.0)	1.13 (1.10)	0.44 (0.42)	2.57 (2.62)
2.1 (2.0)	5.2 (5.0)	1.06 (1.08)	0.44 (0.45)	2.41 (2.40)
2.5 (2.6)	4.2 (5.0)	1.08 (1.08)	0.51 (0.50)	2.12 (2.16)
2.6 (1.8)	5.0 (5.4)	1.33 (1.29)	0.46 (0.45)	2.89 (2.86)
2.1 (2.1)	5.1 (5.8)	1.09 (1.14)	0.44 (0.44)	2.48 (2.59)
2.9 (2.7)	5.5 (6.0)	1.08 (1.06)	0.52 (0.50)	2.08 (2.03)
2.9 (2.7)	5.4 (5.1)	1.28 (1.27)	0.43 (0.44)	2.98 (2.98)
2.0 (2.2)	4.8 (5.7)	1.23 (1.25)	0.52 (0.50)	2.37 (2.50)
1.1238	1.1150	1.0202	1.0226	1.0241

更重要的或许更普遍的是表现在生理学水平上 (Chinnappa *et al.*, 1984)。本文只采用了简单的移栽和播种试验, 研究的表型也只限于形态学性状, 因此结果是初步的。对沙参属这一变异复杂的类群, 还必须进行严格的试验设计, 包括将不同基因型或不同来源的材料栽植在一致的实验条件下, 以及将同一基因型或相同来源的材料栽植在不同的环境梯度下, 同时采用形态学、生理学、遗传学和生态学等学科的研究方法以及多变量统计分析和数据处理手段。这样才能进一步阐明性状变异的本质, 判断其系统学意义及选择出可靠的分类性状, 同时为进一步揭示沙参属植物变异、适应和进化的机制奠定良好的基础。

研究性状的可塑性对评估性状的分类学价值具有不可忽视的作用。Davis *et al.* (1963) 曾对分类实践中的“好”性状提出了四条标准, “不易受环境饰变的影响”就是其中重要的一条。因为任何表型性状的变异既受遗传因子的控制又受环境条件的影响, 在一个高度可塑的性状上出现的差异往往是环境条件引起的, 并不是真正遗传关系的体现, 这样的性状分类价值不大 (Davis, 1983; 徐炳声, 1986)。例如, Chinnappa *et al.* (1984) 对 *Stellaria longipes* 复合体形态性状可塑性的研究后, 发现以往起着检索作用的几个性状实际上都是高度可塑的, 以致于感叹“只要简单地改变一下这些植物的生长条件, 就可以把这几个‘种’变成另外的‘种’”。另一方面, 虽然可塑性大的性状分类价值不大, “但可能正是那些分类学上无用的性状在决定有机体生存方面担负着主要的作用” (Harper, 1977)。大量证据表明, 许多可塑性响应具有适应上的意义 (Morisset *et al.*, 1984; Grant, 1991), “表型上的饰变能保护生物个体免受不利环境的影响, 对不利环境的选择有一种缓冲作用” (Grant, 1991: 175)。植物, 尤其是长寿多年生草本, 对环境的

表5 泡沙参复合体形态性状的可塑性
Table 5 Phenotypic plasticity of morphological characters in *Adenophora potaninii* complex

性状 Character		发育可塑性 Developmental plasticity	环境可塑性 Environmental plasticity
根 Root	长 Length	--	(++)
	直径 Diameter	--	+++
	茎基 Caudex	--	(++)
	根状茎 Rhizome	--	(++)
茎 Stem	抽茎数 No. of stems	--	++
	高 Height	--	+++
	直径 Diameter	---	(+++)
	被毛 Indumentum	--	+
叶 Leaf	长 Length	++	+
	宽 Width	++	+
	叶形 Leaf shape	+++	+
	锯齿长 Length of tooth	++	+
	叶柄长 Length of petiole	++	(+)
	被毛 Indumentum	(+)	+
花序分枝数 No. of Inflorescence	--	(++)	
花序分枝长 Inflorescence length	(+)	+++	
花 Flower	花冠长 Corolla length	+	+
	花冠宽 Corolla diameter	+	+
	花冠形状 Corolla shape	+	+
	花冠裂片 Corolla lobe	(+)	+
	花柱长 Style length	+	+
	花盘长 Disc length	+	+
	花萼裂片长 Length of calyx lobe	+++	+
	花梗长 Pedicel length	(++)	(+)
蒴果 Capsule	长 Length	(++)	(+)
	直径 Diameter	(++)	(+)
	形状 Shape	(+)	(+)
种子 Seed	长 Length	--	+
	宽 Width	--	+
	形状 Shape	--	+

VE value: <1.50, +; 1.50—2.00, ++; >2.00, +++

短期性变化十分敏感,当环境条件的变化发生在个体世代交替的范围内,通过表型对这些变化作出反应能提高其适合度(Schlichting, *et al.*, 1984)。因此,可塑性的表现形式、机理,可塑性的适应意义以及可塑性与遗传变异性之间的关系都是目前物种生物学或进化生物学关注和争论的热点(Morrisset *et al.*, 1984; Macdonald *et al.*, 1988; Vasseur *et al.*, 1992),有许多假说和理论(Bradshaw, 1965; Schlichting *et al.*, 1984; Macdonald *et al.*, 1988)是未来进化生物学所要解决的重要课题。

有关本复合体形态性状的遗传变异及其与可塑性之间的关系将另文发表。

参 考 文 献

- 邱均专, 洪德元. 1993. 狭叶沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究. 植物分类学报, 31 (1): 17—41
赵一之. 1980. 内蒙古沙参属植物分类研究初报. 内蒙古大学学报, 11 (1): 53—61
洪德元. 1983. 中国植物志. 第73卷2分册(桔梗科, 草海桐科, 花柱草科). 北京: 科学出版社

- 徐炳声. 1986. 生态变异在植物分类学和进化中的重要性. 广西植物, 3: 201—216
- 屠鹏飞等. 1990. 中国沙参属新植物. 中国药科大学学报, 21 (1): 16—18
- Barranov A I. 1963. Materials to the monograph of the species of *Adenophora* of N. E. China. Quart J Taiwan, 16: 143—179
- Bradshaw A D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv Genet, 13: 115—155
- Chinnappa C C. Morton J K. 1984. Studies on the *Stellaria longipes* complex (Caryophyllaceae) -Biosystematics. Syst Bot, 9 (1): 60—73
- Clausen J D *et al.*. 1940. Experimental studies on the nature of species. 1. Effect of varied environments on Western North American plants. Carnegie Inst Washington, Publ No. 520
- Davis J I. 1983. Phenotypic plasticity and the selection of taxonomic characters in *Puccinellia* (Poaceae). Syst Bot, 8 (4): 341—353
- Davis P H. Heywood V H. 1963. Principles of Angiosperm Taxonomy. Oliver & Boyd. Edinburgh and London
- Grant V. 1991. The Evolutionary Process: A Critical Study of Evolutionary Theory. New York: Columbia Univ Press
- Harper J L. 1977. Population Biology of Plants. London: Academic Press
- Jain S. 1979. Adaptative strategies: polymorphism, plasticity, and homeostasis. In: Solbrig O T *et al.*. eds: Topics in Plant Population Biology. New York: Columbia Univ Press. 160—187
- Macdonald S E. Chinnappa C C. 1989. Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex. Amer J Bot, 76: 1627—1637
- Macdonald S E *et al.*. 1988. Evolution of phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex: comparisons among cyto-types and habitats. Evolution, 42 (5): 1036—1046
- Marshall D J. Jain S K. 1968. Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. Amer Nat, 102: 457—467
- Morisset P. Boutin C. 1984. The Biosystematic importance of phenotypic plasticity. In: Grant W E ed: Plant Biosystematics. London: Academic Press. 293—306
- Schlichting C D. Levin D A. 1984. Phenotypic plasticity of annual *Phlox*: Tests of some hypotheses. Amer J Bot, 71 (2): 252—260
- Stebbins G L. 1950. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia Univ Press
- Tsoong P C. 1935. Preliminary study on Chinese *Campanulaceae*. Contr Inst Bot Nat. Acad Peiping, 3: 66—83
- Turesson G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3: 211—350
- Vasseur L. Aarssen W. 1992. Phenotypic plasticity in *Lemna minor* (Lemnaceae). PI Syst Evol, 180: 205—219