

DOI: 10.5846/stxb201406111208

郭水良, 于晶, 李丹丹, 周平, 方其, 印丽萍. 长三角及邻近地区 138 种草本植物 DNA C-值测定及其生物学意义探讨. 生态学报, 2015, 35(19):

Guo S L, Yu J, Li D D, Zhou P, Fang Q, Yin L P. DNA C-values of 138 herbaceous species and their biological significance. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(19):

# 长三角及邻近地区 138 种草本植物 DNA C-值测定及其生物学意义探讨

郭水良<sup>1</sup>, 于晶<sup>1</sup>, 李丹丹<sup>1</sup>, 周平<sup>1</sup>, 方其<sup>1</sup>, 印丽萍<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> 上海师范大学 生命与环境科学学院, 200234

<sup>2</sup> 上海市出入境检验检疫局, 200135

**摘要:** 为了评估 DNA C-值和基因组大小 (genome size) 在植物入侵性评估中的价值, 应用流式细胞仪测定了长三角及邻近地区 138 种草本植物的 DNA C-值, 其中 111 种为首次报道。在此基础上比较了不同植物类群这两个值的差异, 特别是入侵性与非入侵性植物这两个值的差异。结果表明: (1) 138 种草本植物平均 DNA C-值为 1.55 pg, 最大者是最小者的 37.17 倍。127 个类群平均基因组大小为 1.08 pg, 最大者是最小者的 34.11 倍; (2) 统计了菊科 (Asteraceae)、禾本科 (Poaceae)、石竹科 (Caryophyllaceae)、十字花科 (Brassicaceae)、玄参科 (Scrophulariaceae)、蓼科 (Polygonaceae)、唇形科 (Labiatae) 和伞形科 (Umbelliferae) 的 DNA C-值和基因组大小, 发现禾本科植物的这两个值显著地大于其他 7 个科 ( $P < 0.01$ )。单子叶的 DNA C-值和基因组极显著地大于双子叶植物 ( $P < 0.01$ ); (3) 杂草比非杂草具有更低的 DNA C-值 ( $P < 0.01$ ) 和基因组大小 ( $P < 0.001$ ); 与 DNA C-值相比, 基因组大小在这两个类群之间的差异更为明显 ( $P < 0.001$ ), 这种现象也体现在菊科植物中。随着基因组 ( $X_1$ ) 和 DNA C-值 ( $X_2$ ) 由大变小, 植物的杂草性 (入侵性,  $Y$ ) 由弱变强, 两者关系分别符合:  $Y = 2.2334 - 1.2847 \ln(X_1)$  ( $r = 0.4612$ ,  $P < 0.01$ ) 和  $Y = 2.4421 - 0.7234 \ln(X_2)$  ( $r = 0.2522$ ,  $P < 0.01$ ), DNA C-值和基因组大小可以作为植物入侵性评估的一个指标; (4) 多倍体杂草的基因组极明显地小于二倍体杂草 ( $P < 0.01$ ), 前者为后者的 0.63 倍。在非杂草中, 多倍体基因组比二倍体的略小, 前者仅为后者的 0.84 倍, 差异不显著 ( $P > 0.5$ )。菊科植物中多倍体杂草的基因组也显著地小于二倍体杂草 ( $P < 0.1$ )。基因组变小和多倍体化相结合, 进一步增强了植物的入侵性。在多倍体植物入侵性评估中, 基因组大小比 DNA C-值更有价值。

**关键词:** 流式细胞术; DNA C-值; 基因组大小; 杂草; 入侵性; 倍性

## DNA C-values of 138 herbaceous species and their biological significance

GUO Shuiliang<sup>1</sup>, YU Jing<sup>1</sup>, LI Dandan<sup>1</sup>, ZHOU Ping<sup>1</sup>, FANG Qi<sup>1</sup>, YIN Liping<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> College of Life and Environment Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China

<sup>2</sup> Shanghai Entry-Exit Inspection and Quarantine Bureau, Shanghai 200135, China

**Abstract:** The DNA C-value is an important biological concept and it has been used in many areas of biological research. The C-value can be used as an index for evaluating angiosperm invasiveness. However, it is still uncertain how the DNA C-value influences plant invasiveness because there is a paucity of systematic experiments that test all the important aspects of this question. There is also a lack of data that identify the relationships between DNA C-value and invasiveness using invaders and non-invaders from the same genus or family. Therefore, expanding the database of plant DNA C-values is important for elucidating the mechanism by which the DNA C-value influences plant invasiveness. Using a cytometry method, we determined the DNA C-values for 138 herbaceous species collected from the Yangtze River Delta and its neighboring area. Among these species, 111 were newly reported. According to related literature and the plants'

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31070479); 上海市科委基础研究重点项目 (10JC1412100); 国家出入境检验检疫局科研项目 (200810787); 上海市教委科技创新重点项目 (06ZZ20, NO.10ZZ81)

收稿日期: 2014-06-11; 修订日期: 2014-12-05

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yinliping@hotmail.com

distributions in artificial habitats, we also evaluated the weediness of these 138 species, and classified them using five grades: 0, 1, 2, 3, and 4. Based on these data, we calculated the genome sizes of 127 species with known ploidy levels and compared the differences in the two nuclear values (DNA C-value and genome size) between families, monocots and dicots, polyploid and diploid species, and invasive and non-invasive groups. The results showed that: (1) The average DNA C-value of the 138 herbaceous species was 1.55 pg, with the maximum 37.17 times greater than the minimum. The average genome size of the 127 species with known ploidy was 1.08 pg, with the maximum 34.11 times greater than the minimum; (2) We compared the average DNA C-value/genome size (pg) among Poaceae (2.6803/1.2436), Asteraceae (1.7007/1.2436), Caryophyllaceae (1.1612/1.1842), Brassicaceae (0.9165/0.8029), Scrophulariaceae (0.9164/0.6314), Polygonaceae (1.0003/0.7064), Labiatae (0.7990/0.7164), and Umbelliferae (0.7259/0.7259), and found that these two values in Poaceae were significantly higher than in those in the other seven families ( $P < 0.01$ ). Additionally, the two values in monocots were significantly higher than those in dicots; (3) The average DNA C-value of weeds was significantly lower than that of non-weeds ( $P < 0.01$ ), while the difference in genome sizes between the two groups was more significant than that of the DNA C-values ( $P < 0.001$ ). A similar situation was found for Asteraceae. With the decrease of genome size ( $x_1$ ) and DNA C-value ( $x_2$ ) in the focal plants, their weediness (or invasiveness,  $y$ ) increased, following  $y = 2.2334 - 1.2847 \ln(x_1)$  ( $r = 0.4612$ ,  $P < 0.01$ ) and  $y = 2.4421 - 0.7234 \ln(x_2)$  ( $r = 0.2522$ ,  $P < 0.01$ ). We suggest that the DNA C-value and genome size could be used as indicators to evaluate plant invasiveness and; (4) The genome sizes of polyploid weeds were significantly lower than those of diploid weeds ( $P < 0.01$ ), with the former 0.63 times greater than the latter. The genome size of non-weedy polyploid plants was not significantly lower than that of diploid plants ( $P > 0.5$ ). In Asteraceae weeds, the genome sizes for polyploids were significantly lower than those for diploids ( $P < 0.1$ ). Our analyses showed that genome downsizing with polyploidy enhances plant invasiveness. In the evaluation of polyploid plant invasiveness, knowing the genome size is more valuable than knowing the DNA C-value. The expansion of the plant DNA C-values database is also useful for comprehensively understanding the variation of plant DNA C-values among different taxa, and it has possible uses in taxonomic, systematic, ecological, and evolutionary studies.

**Key Words:** Flow cytometry; DNA C-value; Genome size; Weeds; Invasive; Ploidy

DNA C-值指的是一个物种配子核中没有复制时的 DNA 含量,基因组大小是指单个染色体组中的 DNA 含量,采用 DNA 2C-值除以其倍性的方法计算<sup>[1]</sup>。该值对每种生物而言基本上是恒定的,具有种的特征<sup>[2]</sup>。

生物由简单到复杂,低级向高级的进化,遗传信息肯定会增加,遗传信息的增加伴随着 DNA C-值的增加。但是,人们发现亲缘关系相近的种类,或一些复杂性相似的植物,却有极大的 DNA C-值差异<sup>[3]</sup>。

传统的观点认为,DNA C-值具有物种的特异性。但是随着研究工作的深入,人们发现 DNA C-值在某些物种也有一定程度的变异。DNA C-值在种上和种下水平的变异,具有重要的生态学、分类学、进化学上的意义<sup>[4]</sup>。

随着 DNA C-值数据的积累,人们开始应用统计方法解析它们在不同类群的分布特点及其可能的生物学意义。Bennett<sup>[5]</sup>对已有的数据统计发现,156 种重要的世界性杂草比其它植物具有更低的核 DNA C-值,恶性杂草的核 DNA C-值比一般性杂草的要低;在澳大利亚的千里光属(*Senecia*)和印度的金合欢属(*Acacia*)植物中,外来入侵种比同属其它种类均具有较低的核 DNA 含量<sup>[6-7]</sup>。郭水良等<sup>[8]</sup>对中国境内有分布的 539 中被子植物的 DNAC-值和基因组大小在单子叶植物与双子叶植物、不同生活型、不同科、不同倍性,特别是在杂草与非杂草之间的差异进行了统计;陈国奇等<sup>[9]</sup>以世界范围内 2006 年以前积累的 3676 种被子植物 DNA C-值和基因组大小为材料,作了类似的统计工作,均得出了这样一个重要结论:杂草或入侵性植物的 DNA C-值极显著地小于非杂草,随着植物 DNA C-值和基因组由大变小,它们的杂草性增强,杂草中多倍化类群的基因组又极显著地小于二倍体类群。为探讨 DNA C-值为植物入侵性之间的关系,Rejmánek & Richardson<sup>[10]</sup>对松属(*Pinus*)的 DNA C-值与入侵性之间的关系进行了研究,发现与非入侵性种相比,具有入侵性的物种具有低的核 DNA C-值,从而使其种子相对较小,世代时间也较之本地种缩短,这些均增强了其入侵能力。

另外, DNA C-值与海拔、经纬度、温度等也有一定联系<sup>[11-12]</sup>。研究发现 DNA 含量与被子植物物种的多样性、物种灭绝的风险性以及对其生境多样性的适应能力等都有一定关系<sup>[13]</sup>。

DNA C-值在种上和种下变异丰富多样, 还没有找到明显的规律性。关于 DNA C-值生态环境适应上的作用, 至今的研究结论也不尽相同。付改兰和冯玉龙<sup>[14]</sup>等研究认为, 作为整体, 外来入侵植物的平均核 DNA C-值显著低于本地种和外来非入侵种, 但是具体到某一特定类群, 核 DNA C-值与植物入侵性无必然联系。Rejmánek & Richardson<sup>[10]</sup>对松属的入侵性木本植物种研究显示核 DNA C-值与生活史、种子大小、幼苗生长时间长短有关。尽管陈国奇等<sup>[9]</sup>对多达 3676 种被子植物的 DNA C-值和基因组大小进行了统计分析, 发现在整个草本植物类群, 以及在二倍体、多倍体、不同生活型, 以及在单子叶、双子叶和菊科、禾本科、毛茛科和鸭跖草科中, 杂草的 DNA C-值和基因组均显著地小于非杂草, 然而在豆科、苋科、茄科和葱科中杂草与非杂草的两项指标上没有显著差异。而且还有众多科属由于样本太少无法进行统计检验。由于 DNA C-值和基因组大小在被子植物的不同类群中差异极大, 评估目的植物的入侵性时, 必须与来自同一类群的植物进行比较。因此, 要充分利用核 DNA C-值和基因组大小进行植物入侵性评估, 需要通过测定获得更多植物的 DNA C-值和基因组大小数据。

陈国奇等<sup>[9]</sup>统曾建立了植物入侵性与基因组大小之间的函数关系, 发现不同的类群往往有不同的了回归公式。因此, 在评估目的植物的入侵性前, 应该在相同科或属的背景下建立入侵性与核 DNA 含量的定量关系。但是, 相对于几十万种高等植物, 目前已知 DNA C-值的种类还非常有限<sup>[9]</sup>。郭水良等<sup>[8]</sup>统计发现, 我国境内有分布的近 3 万种种子植物中仅有 539 种有 DNA C-值的资料, 而且绝大部分是国外学者测定。因此, 需要在更多的植物类群中进行核 DNA 含量的测定, 丰富草本植物的核 DNA 含量数据库, 为不同类群入侵性的评估打下基础。

另外, 虽然陈国奇等<sup>[9]</sup>和郭水良等<sup>[8]</sup>统计过 DNA C-值和基因组大小在不同类群中的分布特点, 但是这些数据均是基于不同学者, 采用不同测定方法所得的数据, 因此用这些数据进行分析, 从实验设计上讲也不是十分的严谨。这是因为由于流式细胞仪生产厂家不同, 同一厂家的型号不同, 不同的细胞核悬液可能会影响植物 DNA C-值的测定结果<sup>[15-16]</sup>。前人在测定植物 DNA C-值时一般采用鸡血红细胞, Johnston 等<sup>[17]</sup>研究发现使用鸡血红细胞作为标样时, 从不同的鸡采取血液其 2C-值在 2.49 pg 至 3.01 pg 之间变化, 这又会实验结果。

杂草是某一自然地理区域, 其种群主要分布在人为干扰的环境、本身又不是目的植物的类群<sup>[18]</sup>。因此, 杂草是具有入侵性的植物类群。有研究表明, 植物的入侵性与其杂草性(在原产地的分布特点和扩散程度)关系最为密切<sup>[19]</sup>; Sutherland 也曾以杂草为对象开展北美植物的入侵性研究<sup>[20]</sup>。

本文的目的, 以长三角及邻近地区的部分杂草和非杂草为对象, 1) 应用流式细胞术在相同的条件下测定它们的 DNA C-值; 2) 对获得的数据进行统计分析, 了解其不同类群中的变异特点, 进一步评估 DNA C-值、基因组大小和植物的杂草性之间的关系, 进而探讨细胞核的这两个值在植物入侵性评估中的价值。本文工作也将丰富我国 DNA C-值数据库含量, 为更深入地了解 DNA C-值的生物学、生态学和分类学意义提供基础数据和资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

材料采自长三角地区的上海、浙江和南通郊区野外空地、田埂和废弃工地等环境, 共计 39 科 102 属 134 种 4 变种 144 个居群。每个分类群采集三份样品进行测定。为比较同一种植物不同形态差异的种群在 DNA C-值上的差异, 其中蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、北美车前(*Plantago virginica*)、三色堇(*Viola tricolor*)、春飞蓬(*Erigeron philadelphicus*)、铜锤草(*Oxalis corymbosa*)和半夏(*Pinellia ternata*)分别采集了两个不同性状的居群(表 1)。

表 1 138 种草本植物 DNA C-值和基因组大小  
Table 1 DNA C-values and genome sizes of 138 herbaceous species

| 中文名<br>Chinese name                    | 科<br>Family      | 杂草性<br>Weediness | 生活型<br>Biotype | 倍性<br>Ploidy | 来源<br>Source | DNA 1C-值<br>DNA 1C-value | 基因组大小<br>Genome size | 参考文献<br>Reference |
|----------------------------------------|------------------|------------------|----------------|--------------|--------------|--------------------------|----------------------|-------------------|
| ** 九头狮子草 <i>Peristrophe japonica</i>   | Acanthaceae      | 0                | 1              | 4            | 浙江西天目山       | 3.5702±0.0103            | 1.7851±0.0052        | [ 30 ]            |
| 爵床 <i>Rostellularia procumbens</i>     | Acanthaceae      | 1                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.024±0.0178             | 1.0240±0.0178        |                   |
| 少花马蓝 <i>Strobilanthus oliganthus</i>   | Acanthaceae      | 0                | 1              | —            | 浙江西天目山       | 1.1264±0.0136            | —                    |                   |
| 凹头苋 <i>Amaranthus lividus</i>          | Amaranthaceae    | 2                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 1.2582±0.0538            | 1.2582±0.0538        | [ 32 ]            |
| * 细叶旱芹 <i>Apium leptophyllum</i>       | Apiaceae         | 3                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.387±0.0075             | 0.3870±0.0075        |                   |
| 鸭儿芹 <i>Cryptotaenia japonica</i>       | Apiaceae         | 0                | 2              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.5587±0.0075            | 0.5587±0.0075        |                   |
| 天胡荽 <i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>  | Apiaceae         | 1                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 0.7506±0.0184            | 0.7506±0.0184        |                   |
| 芫荽 <i>Libanotis seseloides</i>         | Apiaceae         | 0                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.2804±0.0109            | 1.2804±0.0109        |                   |
| 窃衣 <i>Torilis scabra</i>               | Apiaceae         | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.6528±0.0284            | 0.6528±0.0284        |                   |
| 掌叶半夏 <i>Pinellia pedatisecta</i>       | Araceae          | 2                | 2              | 2            | 浙江西天目山       | 0.9616±0.0104            | 0.9616±0.0104        |                   |
| ** 半夏 (单叶) <i>Pinellia ternata</i>     | Araceae          | 4                | 2              | 8            | 上海师大奉贤校区     | 4.057±0.2065             | 1.0143±0.0516        |                   |
| ** 半夏 (三叶) <i>Pinellia ternata</i>     | Araceae          | 4                | 2              | 8            | 上海师大奉贤校区     | 4.222±0.261              | 1.0555±0.0653        |                   |
| ** 细辛 <i>Asarum sieboldii</i>          | Aristolochiaceae | 0                | 2              | 2            | 浙江西天目山       | 6.4975±0.0475            | 6.4975±0.0475        |                   |
| 细茎斑种草 <i>Bohrhisperrum tenellum</i>    | Boraginaceae     | 4                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 0.8265±0.0060            | 0.8265±0.0060        | [ 31 ]            |
| 附地菜 <i>Trigonotis peduncularis</i>     | Boraginaceae     | 4                | 1              | —            | 上海师大校园       | 1.0908±0.0138            | —                    |                   |
| * 荠菜 <i>Capsella bursa-pastoris</i>    | Brassicaceae     | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 0.5745±0.259             | 0.2873±0.1295        |                   |
| 碎米荠 <i>Cardamine hirsuta</i>           | Brassicaceae     | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.204±0.0214             | 1.2040±0.0214        |                   |
| 臭芥 <i>Coronopus didymus</i>            | Brassicaceae     | 4                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 1.01±0.0105              | 1.0100±0.0105        |                   |
| 诸葛菜 <i>Orychophragmus violaceus</i>    | Brassicaceae     | 0                | 1              | 2            | 上海植物园        | 1.2324±0.0043            | 1.2324±0.0043        |                   |
| * 葎菜 <i>Rorippa indica</i>             | Brassicaceae     | 3                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 0.5614±0.0014            | 0.2807±0.0007        |                   |
| 卵叶异檐花 <i>Triodanis biflora</i>         | Campanulaceae    | 4                | 1              | —            | 浙江金华北郊       | 1.3166±0.0122            | —                    |                   |
| 蚤缀 <i>Arenaria serpyllifolia</i>       | Caryophyllaceae  | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.0984±0.0050            | 0.5492±0.0025        |                   |
| 石竹 <i>Dianthus chinensis</i>           | Caryophyllaceae  | 0                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 1.2348±0.0067            | 1.2348±0.0067        |                   |
| 牛繁缕 <i>Myosoton aquaticum</i>          | Caryophyllaceae  | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.2584±0.0146            | 0.6292±0.0073        | [ 33 ]            |
| 漆姑草 <i>Sagina japonica</i>             | Caryophyllaceae  | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.0214±0.0252            | 0.5107±0.0126        |                   |
| 繁缕 <i>Stellaria media</i>              | Caryophyllaceae  | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.1932±0.0242            | 0.5966±0.0121        |                   |
| 红叶菜 <i>Beta vulgaris</i>               | Chenopodiaceae   | 0                | 1              | 2            | 上海植物园        | 2.3320±0.0296            | 2.3320±0.0296        |                   |
| 小藜 <i>Chenopodium serotinum</i>        | Chenopodiaceae   | 3                | 1              | —            | 上海师大校园       | 1.1162±0.0061            | —                    |                   |
| * 藜苣荬 <i>Ageratum conyzoides</i>       | Compositae       | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 0.6365±0.033             | 0.3183±0.0165        |                   |
| * 熊耳草 <i>Ageratum houstonianum</i>     | Compositae       | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.6965±0.052             | 0.6965±0.0520        |                   |
| 铁灯兔儿风 <i>Ainsliaea macroclinioides</i> | Compositae       | 0                | 2              | —            | 浙江西天目山       | 0.91±0.0096              | —                    |                   |
| 黄花蒿 <i>Artemisia annua</i>             | Compositae       | 3                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.106±0.0125             | 1.1060±0.0125        |                   |
| 钻形紫菀 <i>Aster subulatus</i>            | Compositae       | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.566±0.0021             | 0.5660±0.0021        |                   |
| 大狼把草 <i>Bidens frondosa</i>            | Compositae       | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 0.714±0.0030             | 0.3570±0.0015        | [ 33 ]            |
| 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>               | Compositae       | 4                | 1              | 6            | 浙江金华北郊       | 4.278±0.2153             | 1.4260±0.0718        |                   |
| 天名精 <i>Carpesium abrotanoides</i>      | Compositae       | 2                | 2              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.0372±0.0264            | 0.5186±0.0132        |                   |

续表

| 中文名<br>Chinese name                       | 科<br>Family    | 杂草性<br>Weediness | 生活型<br>Biotype | 倍性<br>Ploidy | 来源<br>Source | DNA 1C-值<br>DNA 1C-value | 基因组大小<br>Genome size | 参考文献<br>Reference |
|-------------------------------------------|----------------|------------------|----------------|--------------|--------------|--------------------------|----------------------|-------------------|
| 菊苣 <i>Gichorium intybus</i>               | Compositae     | 1                | 2              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.0338±0.0109            | 1.0338±0.0109        | [34]              |
| 刺儿菜 <i>Cirsium setosum</i>                | Compositae     | 4                | 2              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.8665±0.0055            | 0.8665±0.0055        |                   |
| 小飞蓬 <i>Conyza canadensis</i>              | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 上海浦东新区外高桥    | 0.4965±0.032             | 0.4965±0.0320        |                   |
| * 白酒草 <i>Conyza japonica</i>              | Compositae     | 0                | 1              | 2            | 浙江金华北山       | 4.665±0.1795             | 4.665±0.1795         |                   |
| 苏门白酒草 <i>Conyza sumatrensis</i>           | Compositae     | 4                | 1              | 6            | 上海浦东新区外高桥    | 2.4035±0.0895            | 0.8012±0.0298        | [36]              |
| 黄秋葵 <i>Cosmos sulphureus</i>              | Compositae     | 0                | 1—2            | 2            | 上海植物园        | 1.1932±0.0054            | 1.1932±0.0054        |                   |
| ** 野茼蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> | Compositae     | 3                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.9125±0.1               | 0.9563±0.0500        |                   |
| 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i>                | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.6395±0.0415            | 0.6395±0.0415        |                   |
| 春飞蓬(白花) <i>Erigeron philadelphicus</i>    | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 上海师大奉贤校区     | 1.2644±0.0276            | 1.2644±0.0276        | [37]              |
| 春飞蓬(红花) <i>Erigeron philadelphicus</i>    | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 上海师大奉贤校区     | 1.3935±0.0133            | 1.3935±0.0133        |                   |
| 睫毛牛膝菊 <i>Galinsoga ciliata</i>            | Compositae     | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北山       | 1.0743±0.0266            | 0.5372±0.0133        |                   |
| 非洲菊 <i>Gerbera jamesonii</i>              | Compositae     | 0                | 2              | 4            | 上海植物园        | 1.0948±0.0073            | 0.5474±0.0037        |                   |
| 鼠曲草 <i>Gnaphalium luteodubum</i>          | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.1294±0.0042            | 1.1294±0.0042        | [35]              |
| ** 菊芋 <i>Helianthus tuberosus</i>         | Compositae     | 0                | 2              | 6            | 浙江金华北郊       | 11.296±0.8075            | 3.7653±0.2692        |                   |
| 齿缘苦苣菜 <i>Ixeris dentata</i>               | Compositae     | 2                | 1              | 3            | 浙江金华北郊       | 1.1033±0.0307            | 0.7355±0.0205        |                   |
| 马兰 <i>Kalimeris indica</i>                | Compositae     | 4                | 2              | 6            | 浙江金华北郊       | 1.1778±0.0143            | 0.3926±0.0048        |                   |
| 生菜 <i>Lactuca sativa</i>                  | Compositae     | 0                | 1              | 2            | 京优一号         | 3.0675±0.14              | 3.0675±0.1400        | [35]              |
| 毒苣荬 <i>Lactuca serriola</i>               | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.065±0.017              | 1.0650±0.0170        |                   |
| 母菊 <i>Matricaria recutita</i>             | Compositae     | 0                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.0856±0.025             | 1.0856±0.0250        |                   |
| ** 烟果菊 <i>Pterocypsela indica</i>         | Compositae     | 3                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.88±0.033               | 1.8800±0.0330        |                   |
| ** 多裂翅果菊 <i>Pterocypsela lacinata</i>     | Compositae     | 3                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 2.179±0.1545             | 2.1790±0.1545        | [36]              |
| 加拿大一枝黄花 <i>Solidago canadensis</i>        | Compositae     | 4                | 2              | 6            | 上海浦东新区       | 2.9335±0.0555            | 0.9778±0.0185        |                   |
| 一枝黄花 <i>Solidago decurrens</i>            | Compositae     | 0                | 2              | 2            | 浙江金华北山       | 1.2465±0.045             | 1.2465±0.0450        |                   |
| 裸柱菊 <i>Soliva anthemifolia</i>            | Compositae     | 4                | 1              | —            | 浙江金华北郊       | 1.2161±0.0126            | —                    |                   |
| 续断菊 <i>Sonchus asper</i>                  | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.5944±0.0069            | 0.5944±0.0069        | [37]              |
| 兔儿伞 <i>Synedrella aconitifolia</i>        | Compositae     | 0                | 2              | 2            | 浙江西天目山       | 1.2172±0.0061            | 1.2172±0.0061        |                   |
| 蒲公英(裂叶) <i>Taraxacum mongolicum</i>       | Compositae     | 4                | 2              | 2            | 上海师大徐汇校区     | 1.2236±0.0129            | 1.2236±0.0129        |                   |
| 蒲公英(全缘叶) <i>Taraxacum mongolicum</i>      | Compositae     | 4                | 2              | 2            | 上海师大徐汇校区     | 1.102±0.0046             | 1.1020±0.0046        |                   |
| 碱菀 <i>Tripolium vulgare</i>               | Compositae     | 2                | 1              | 2            | 上海九段沙        | 0.5916±0.0172            | 0.5916±0.0172        | [38]              |
| 苍耳 <i>Xanthium strumarium</i>             | Compositae     | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.3012±0.0157            | 1.3012±0.0157        |                   |
| 黄鹌菜 <i>Youngia japonica</i>               | Compositae     | 2                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.8916±0.0247            | 0.8916±0.0247        |                   |
| 百日菊 <i>Zinnia elegans</i>                 | Compositae     | 0                | 1              | 2            | 上海植物园        | 1.17±0.0202              | 1.1700±0.0202        |                   |
| 打碗花 <i>Calystegia hederacea</i>           | Convolvulaceae | 4                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 1.3102±0.0454            | 1.3102±0.0454        | [39]              |
| 马蹄金 <i>Dichondra repens</i>               | Convolvulaceae | 0                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 0.612±0.0103             | 0.6120±0.0103        |                   |
| 矮牵牛 <i>Petunia hybrida</i>                | Convolvulaceae | 2                | 1              | 2            | 西天目山         | 1.1568±0.0025            | 1.1568±0.0025        |                   |
| * 裂叶牵牛 <i>Pharbitis nil</i>               | Convolvulaceae | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.674±0.0065             | 0.6740±0.0065        |                   |
| 珠芽景天 <i>Sedum bulbiferum</i>              | Crassulaceae   | 3                | 2              | 8            | 上海师大校园       | 1.1976±0.0086            | 0.2994±0.0022        |                   |

续表

| 中文名<br>Chinese name                  | 科<br>Family    | 杂草性<br>Weediness | 生活型<br>Biotype | 倍性<br>Ploidy | 来源<br>Source | DNA 1C-值<br>DNA 1C-value | 基因组大小<br>Genome size | 参考文献<br>Reference |
|--------------------------------------|----------------|------------------|----------------|--------------|--------------|--------------------------|----------------------|-------------------|
| 垂盆草 <i>Sedum sarmentosum</i>         | Crassulaceae   | 0                | 2              | —            | 西天目山         | 1.1716±0.0087            | —                    |                   |
| 铁苋菜 <i>Acalypha australis</i>        | Euphorbiaceae  | 4                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 1.1548±0.0098            | 1.1548±0.0098        | [40]              |
| 野老鹳草 <i>Geranium carolinianum</i>    | Geraniaceae    | 4                | 1              | 4            | 上海师大校园       | 1.0106±0.0087            | 0.5053±0.0044        |                   |
| 蝴蝶花 <i>Iris japonica</i>             | Iridaceae      | 0                | 2              | 2            | 浙江西天目山       | 1.214±0.0147             | 1.2140±0.0147        |                   |
| ** 鳶尾 <i>Iris tectorum</i>           | Iridaceae      | 0                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 5.2028±0.0986            | 5.2028±0.0986        |                   |
| 风铃菜 <i>Clinopodium chinense</i>      | Lamiaceae      | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 0.826±0.0087             | 0.4130±0.0044        |                   |
| 光风轮 <i>Clinopodium confine</i>       | Lamiaceae      | 4                | 1              | 2            | 浙江师大校园       | 0.6104±0.0144            | 0.6104±0.0144        |                   |
| 瘦风轮 <i>Clinopodium gracile</i>       | Lamiaceae      | 4                | 1              | 2            | 浙江师大校园       | 0.8512±0.0031            | 0.8512±0.0031        |                   |
| 宝盖草 <i>Lamium amplexicaule</i>       | Lamiaceae      | 4                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 0.5956±0.0031            | 0.5956±0.0031        |                   |
| 野芝麻 <i>Lamium barbatum</i>           | Lamiaceae      | 0                | 1              | 2            | 西天目山         | 1.1117±0.0218            | 1.1117±0.0218        |                   |
| 囊丝黄精 <i>Polygonatum sibiricum</i>    | Liliaceae      | 0                | 2              | 2            | 浙江西天目山       | 1.2076±0.0067            | 1.2076±0.0067        | [41]              |
| 吉祥草 <i>Reineckia carnea</i>          | Liliaceae      | 0                | 2              | —            | 浙江西天目山       | 0.856±0.00349            | —                    |                   |
| 紫茉莉 <i>Mirabilis jalapa</i>          | Nyctaginaceae  | 2                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 1.2973±0.0108            | 1.2973±0.0108        | [42]              |
| 裂叶月见草 <i>Oenothera laciniosa</i>     | Onagraceae     | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.6508±0.0136            | 0.6508±0.0136        |                   |
| 酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>        | Oxalidaceae    | 4                | 2              | 4            | 上海浦东新区       | 1.19±0.036               | 0.5950±0.0180        | [43]              |
| 铜锤草(白花) <i>Oxalis corymbosa</i>      | Oxalidaceae    | 3                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 0.6112±0.0059            | 0.6112±0.0059        |                   |
| 铜锤草(红花) <i>Oxalis corymbosa</i>      | Oxalidaceae    | 3                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 0.612±0.0025             | 0.6120±0.0025        |                   |
| 紫叶酢浆草 <i>Oxalis triangularis</i>     | Oxalidaceae    | 0                | 2              | 4            | 江苏南通狼山公园     | 2.93±0.010               | 1.4650±0.0050        |                   |
| 虞美人 <i>Papaver rhoeas</i>            | Papaveraceae   | 0                | 1              | 2            | 上海师大奉贤校区     | 1.3636±0.0176            | 1.3636±0.0176        |                   |
| 透骨草 <i>Phryma leptostachya</i>       | Phrymaceae     | 0                | 1              | 2            | 浙江西天目山       | 0.9116±0.0067            | 0.9116±0.0067        |                   |
| 大车前 <i>Plantago major</i>            | Plantaginaceae | 4                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 1.177±0.0257             | 1.1770±0.0257        |                   |
| * 北美车前(大叶) <i>Plantago virginica</i> | Plantaginaceae | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.5885±0.0095            | 0.5885±0.0095        | [44]              |
| * 北美车前(小叶) <i>Plantago virginica</i> | Plantaginaceae | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.621±0.0465             | 0.6210±0.0465        | [44]              |
| 日本看麦娘 <i>Alopecurus japonicus</i>    | Poaceae        | 4                | 1              | —            | 浙江金华北郊       | 3.4017±0.0999            | —                    |                   |
| 蔴草 <i>Beckmannia syzigachne</i>      | Poaceae        | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.102±0.5355             | 1.1020±0.5355        |                   |
| * 假稻 <i>Leersia japonica</i>         | Poaceae        | 4                | 2              | 4            | 浙江金华北郊       | 0.795±0.075              | 0.3975±0.0375        |                   |
| 芦葦 <i>Phragmites australis</i>       | Poaceae        | 0                | 2              | 2            | 上海九段沙        | 1.132±0.0106             | 1.1320±0.0106        |                   |
| 棒头草 <i>Polypogon fugax</i>           | Poaceae        | 4                | 1              | 6            | 浙江金华北郊       | 1.1288±0.0144            | 0.3763±0.0048        |                   |
| ** 鹅观草 <i>Roegneria kamoji</i>       | Poaceae        | 0                | 2              | 6            | 浙江西天目山       | 8.1427±0.3182            | 2.7142±0.1061        | [45]              |
| 金狗尾 <i>Setaria glauca</i>            | Poaceae        | 4                | 1              | 4            | 上海浦东新区       | 2.9255±0.186             | 1.4628±0.0930        |                   |
| 小米 <i>Setaria italica</i>            | Poaceae        | 0                | 1              | 2            | 山东章丘龙山       | 1.1235±0.028             | 1.1235±0.0280        |                   |
| 黑高粱 <i>Sorghum alnum</i>             | Poaceae        | 0                | 2              | 4            | 上海出入境检验检疫局   | 1.6375±0.0125            | 0.8188±0.0063        | [46]              |
| 高粱 <i>Sorghum bicolor</i>            | Poaceae        | 0                | 2              | 2            | 上海出入境检验检疫局   | 0.905±0.0175             | 0.9050±0.0175        | [46]              |
| 假高粱 <i>Sorghum halepense</i>         | Poaceae        | 4                | 2              | 4            | 上海出入境检验检疫局   | 1.6725±0.038             | 0.8363±0.0190        | [46]              |
| 拟高粱 <i>Sorghum propinquum</i>        | Poaceae        | 4                | 2              | 4            | 上海出入境检验检疫局   | 1.5684±0.8197            | 0.7842±0.4099        |                   |
| 苏丹草 <i>Sorghum sudanense</i>         | Poaceae        | 0                | 2              | 2            | 上海出入境检验检疫局   | 0.7775±0.0285            | 0.7775±0.0285        | [46]              |
| 金线草 <i>Antenoron filiforme</i>       | Polygonaceae   | 0                | 2              | 4            | 浙江西天目山       | 1.4172±0.0105            | 0.7086±0.0053        |                   |

续表

| 中文名<br>Chinese name                              | 科<br>Family      | 杂草性<br>Weediness | 生活型<br>Biotype | 倍性<br>Ploidy | 来源<br>Source | DNA 1C-值<br>DNA 1C-value | 基因组大小<br>Genome size | 参考文献<br>Reference |
|--------------------------------------------------|------------------|------------------|----------------|--------------|--------------|--------------------------|----------------------|-------------------|
| 辣蓼 <i>Polygonum flaccidum</i>                    | Polygonaceae     | 3                | 1              | 2            | 浙江西天目山       | 0.7216±0.0695            | 0.7216±0.0695        |                   |
| 蚕茧蓼 <i>Polygonum japonicum</i>                   | Polygonaceae     | 3                | 1              | 6            | 浙江西天目山       | 0.6436±0.0064            | 0.2145±0.0021        |                   |
| 愉悦蓼 <i>Polygonum jucundum</i>                    | Polygonaceae     | 3                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.1416±0.0109            | 1.1416±0.0109        | [47]              |
| 酸模叶蓼 <i>Polygonum lapathifolium</i>              | Polygonaceae     | 3                | 1              | 2            | 浙江西天目山       | 0.8268±0.0045            | 0.8268±0.0045        |                   |
| 春蓼 <i>Polygonum persicaria</i>                   | Polygonaceae     | 4                | 1              | 4            | 浙江西天目山       | 1.2508±0.0059            | 0.6254±0.0030        |                   |
| 禺毛茛 <i>Ranunculus cantoniensis</i>               | Ranunculaceae    | 0                | 2              | 4            | 浙江金华北郊       | 8.432±0.0559             | 4.2160±0.0280        | [48]              |
| 石龙芮 <i>Ranunculus sceleratus</i>                 | Ranunculaceae    | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.0925±0.0253            | 0.5463±0.0127        |                   |
| 蛇莓 <i>Duchesnea indica</i>                       | Rosaceae         | 2                | 2              | 12           | 浙江西天目山       | 1.1428±0.0155            | 0.1905±0.0026        |                   |
| 柔毛水杨梅 <i>Geum japonicum</i> var. <i>chinense</i> | Rosaceae         | 0                | 2              | 6            | 浙江西天目山       | 0.9392±0.0142            | 0.3131±0.0047        |                   |
| 猪殃殃 <i>Galium aparine</i> var. <i>tenerum</i>    | Rubiaceae        | 4                | 1              | 6            | 上海师大校园       | 1.2476±0.0089            | 0.4159±0.0030        |                   |
| 四叶葎 <i>Galium bungei</i>                         | Rubiaceae        | 0                | 1              | —            | 浙江师大校园       | 1.308±0.0215             | —                    |                   |
| 鱼腥草 <i>Houttuynia cordata</i>                    | Saururaceae      | 3                | 2              | 2            | 浙江西天目山       | 1.0992±0.0207            | 1.0992±0.0207        | [49]              |
| 异叶虎耳草 <i>Saxifraga diversifolia</i>              | Saxifragaceae    | 0                | 1              | 2            | 上海植物园        | 0.9436±0.0111            | 0.9436±0.0111        |                   |
| 通泉草 <i>Mazus japonicus</i>                       | Scrophulariaceae | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.5955±0.0351            | 0.7978±0.0176        |                   |
| 弹刀子菜 <i>Mazus stachydifolius</i>                 | Scrophulariaceae | 0                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 1.1693±0.0161            | 1.1693±0.0161        |                   |
| 紫花翼蓼 <i>Torenia violacea</i>                     | Scrophulariaceae | 0                | 1              | ?            | 西天目山         | 0.6516±0.0146            | —                    |                   |
| 水苦苣 <i>Veronica anagallis-aquatica</i>           | Scrophulariaceae | 4                | 1              | 4            | 浙江金华北郊       | 1.2717±0.0097            | 0.6359±0.0049        |                   |
| 直立婆婆纳 <i>Veronica arvensis</i>                   | Scrophulariaceae | 4                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 0.5924±0.0022            | 0.5924±0.0022        |                   |
| * 婆婆纳 <i>Veronica didyma</i>                     | Scrophulariaceae | 4                | 1              | 2            | 浙江金华北郊       | 0.322±0.060              | 0.3220±0.0600        |                   |
| 蚊母草 <i>Veronica peregrina</i>                    | Scrophulariaceae | 4                | 1              | 6            | 上海师大校园       | 0.8125±0.0119            | 0.2708±0.0040        |                   |
| 龙葵 <i>Solanum nigrum</i>                         | Solanaceae       | 4                | 1              | 6            | 西天目山         | 1.9575±0.1407            | 0.6525±0.0469        | [50]              |
| 毛花点草 <i>Nanoclide lobata</i>                     | Urticaceae       | 0                | 1—2            | ?            | 浙江西天目山       | 0.6324±0.0189            | —                    |                   |
| 透茎冷水花 <i>Pilea pumila</i> var. <i>pumila</i>     | Urticaceae       | 0                | 1              | ?            | 浙江西天目山       | 1.0536±0.0146            | —                    |                   |
| 荻 <i>Caryopteris divaricata</i>                  | Verbenaceae      | 0                | 2              | ?            | 浙江金华北郊       | 1.1552±0.0086            | —                    |                   |
| 五色梅 <i>Lantana camara</i>                        | Verbenaceae      | 4                | 2              | 4            | 浙江师大校园       | 0.822±0.0064             | 0.4110±0.0032        |                   |
| 紫花地丁 <i>Viola philippica</i>                     | Violaceae        | 3                | 2              | 2            | 上海师大校园       | 0.6036±0.0084            | 0.6036±0.0084        | (陈又生, 2006) [51]  |
| 三色堇(黄花) <i>Viola tricolor</i>                    | Violaceae        | 0                | 1—2            | 2            | 上海师大校园       | 1.074±0.0123             | 1.0740±0.0123        | (陈又生, 2006) [51]  |
| 三色堇(蓝花) <i>Viola tricolor</i>                    | Violaceae        | 0                | 1—2            | 2            | 上海师大校园       | 1.6588±0.0722            | 1.6588±0.0722        | (陈又生, 2006) [51]  |
| 乌薹苣 <i>Cayratia japonica</i>                     | Vitaceae         | 2                | 1              | 2            | 上海师大校园       | 0.708±0.0100             | 0.7080±0.0100        |                   |
| 山姜 <i>Alpinia pumila</i>                         | Zingiberaceae    | 0                | 2              | 4            | 浙江西天目山       | 0.9548±0.0060            | 0.4774±0.0030        | [52]              |

\* 二倍体小麦为标样, \*\* 六倍体小麦为标样, 没有标记者均为二倍体大豆为标样, 参考文献栏中, 没有标注的均参考 <http://www.tropicos.org/Project/IPCN/> 有关种的倍性信息

材料都直接从野外采集其新鲜幼嫩叶片,在两个小时内带回实验室测量 C-值,如果无法短时间带回实验室测定的材料,将植株移植于实验室,待其恢复生长后取新鲜叶片实验。凭证标本存放于上海出入境检验检疫局植物与粮谷实验室。

小米(*Setaria italica*)种子来源于山东,高粱(*Sorghum bicolor*)、假高粱(*S. halepense*)、黑高粱(*S. alnum*)、苏丹草(*S. sudanense*)、拟高粱(*S. propinquum*)种子来自上海出入境检验检疫局,经萌发后置于 20 ℃ 光照培养箱中培养获得实验材料。

## 1.2 方法

采用美国 BD 公司的 FACSCalibur 流式细胞仪测定,方法见宋平根和李素文文献<sup>[21]</sup>。

Otto 缓冲液,包括 Otto I 和 Otto II(Otto I: 100 mmol/L 柠檬酸,0.5% (v/v) Tween20,用去离子水定容至 200 mL, pH 值约 2.3, 4 度保存; Otto II: 0.4 mol/L  $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$  28.65 g, 用去离子水定容至 200 mL, 室温保存); PI-Rnase(基因公司 550825); 双面刀片(飞鹰牌); 50  $\mu\text{m}$  尼龙网; 离心机等。

选择大豆(2.4pg/2C)<sup>[22]</sup>、六倍体小麦(31pg/2C)<sup>[23]</sup>和油菜(1.4pg/2C)<sup>[24]</sup>为标样。

通过仪器自带 ModFit LT 软件分析直方图,得到样品的 G0/G1 峰值即荧光值,和 G0/G1 峰的变异系数(CV% = 标准差/平均值 $\times 100$ )<sup>[25]</sup>, CV 值小于 3% 说明结果准确, CV 值小于 5% 基本正确, CV 值大于 8% 的不能采用<sup>[26]</sup>。峰值及 CV 值均能从 ModFit LT 软件上直接读出,数据出现在直方图的右边。最后通过比较样品与标样的 G0/G1 峰值(即荧光值)来计算测试样核 DNA C-值<sup>[27]</sup>。

在测定获得 DNA 1C-值的基础上,查阅相关文献和植物染色体数目数据库(<http://www.tropicos.org/Project/IPCN/>),获得相应的倍性信息,从而计算基因组大小。基因组大小指单组染色体中的 DNA 含量,采用 DNA 2C-值除以其倍性的方法计算。

为了解 DNA C-值、基因组大小与植物杂草性之间的关系,根据 Baker<sup>[18]</sup>关于杂草的定义,将 138 种植物首先分成杂草和非杂草两大类。Holm 等<sup>[28]</sup>将世界范围内的杂草进一步细可分为普通杂草、主要杂草、恶性杂草和危害性不明的杂草。李扬汉<sup>[29]</sup>“中国杂草志”对中国境内的杂草分布和危害也作了详细记载。结合以上资料和相关植物在长三角及邻近地区不同生态系统的分布特点,按入侵性(杂草性)由强到弱将 138 种植物分成 0、1、2、3、4 五个等级。

0 级: 主要见于天然植被环境、极少见于人为干扰环境中的非杂草植物;

1 级: 主要见于天然植被环境,偶见于人为干扰环境中,入侵性弱的杂草;

2 级: 多见于人为干扰环境,但是很少形成大面积入侵种群,少见于农田中的杂草;

3 级: 为主要杂草,常见于人为干扰环境,在农田环境也常见的杂草;

4 级: 多为恶性杂草,主要见于农田或人为干扰环境,能够形成成片优势种群。

不同类群间的显著性差异均通过 SPSS11.0 统计软件中的 Independent-samples T-Test 比较获得,数据用平均值 $\pm$ 标准误差表达。

## 2 结果

### 2.1 测定植物的 DNA C-值和基因组大小

138 个分类群的 DNA-C 值和基因组大小见表 1,平均 DNA C-值为 1.55 pg,燕麦的最大(11.2115 pg),婆婆纳的最小(0.322 pg),两者差 37.17 倍。在能够计算基因组大小的 127 个类群中,平均基因组大小为 1.08 pg,细辛的最大(6.4975 pg),最小者为蛇莓(0.1905 pg),两者差 34.11 倍。上述类群中,有 111 种的核 DNA 数量为首次报道。

### 2.2 测定的 8 个科的 DNA C-值和基因组大小比较

菊科(Compositae)共计测定了 39 种,平均 DNA C-值为 1.6363pg,最大者为菊芋(11.296 pg),最小为小飞蓬(0.4965 pg);平均基因组大小为 1.18418 pg,最大者为白酒草(4.665 pg),霍香蓟的最小(0.3183 pg)。

禾本科 (Gramineae) 测定了 16 种, 平均 DNA C-值为 3.3329 pg, 燕麦的最大 (11.21115 pg), 苏丹草的最小 (0.7775 pg); 平均基因组大小为 1.5994 pg, 最大者为燕麦 (3.73720 pg), 最小者为棒头草 (0.3763 pg)。

在测定的五种石竹科 (Caryophyllaceae) 植物中, 平均的 DNA C-值为 1.1612 pg, 最大者为牛繁缕 (1.2584 pg), 最小为漆菇草 (1.0214 pg); 基因组的平均大小为 0.7041 pg, 最大者为石竹 (1.2348 pg), 最小为漆菇草 (0.5107 pg)。

测定的五种十字花科 (Cruciferae) 植物的 DNA C-值和基因组大小与石竹科的相近, 它们平均的 DNA C-值为 0.9165 pg, 最大者为诸葛菜 (1.2324 pg), 最小者为蔊菜 (0.5614 pg); 基因组大小平均值为 0.8029 pg, 最大也为诸葛菜 (1.2324 pg), 最小为荠菜 (0.2807 pg)。

共测定了玄参科 (Scrophulariaceae) 的 7 种植物, 平均的 DNA C-值和基因组大小分别为 0.9164 pg 和 0.6314 pg, 前者最大者为通泉草 (1.5955 pg), 最小者为婆婆纳 (0.322 pg), 基因组最大者为弹刀子菜 (1.1693 pg), 最小者为蚊母草 (0.2708 pg)。

测定的六种蓼科 (Polygonaceae) 植物平均的 DNA C-值为 1.0003 pg, 最大者为金线蓼 (1.4172 pg), 最小的为蚕茧蓼 (0.6436 pg); 平均的基因组大小为 0.7064 pg, 最大者为愉悦蓼 (1.4116 pg), 最小的为蚕茧蓼 (0.2415 pg)。

测定的五种唇形科 (Lamiaceae) 植物平均的 DNA C-值和基因组大小分别为 0.7990 pg 和 0.7164 pg, 野芝麻的 DNA C-值和基因组均为最大, 为 1.1117 pg, 宝盖草的 DNA C-值最小, 为 0.5956 pg, 基因组最小的为风轮菜, 仅为 0.413 pg。

伞形科 (Umbelliferae) 五种植物的平均 DNA C-值和基因组均为 0.7259 pg, 以栽培植物芫荽为最大 (1.2804 pg), 以细叶旱芹为最小 (0.387 pg)。

就以上 8 个科测定的 88 种植物中, 禾本科的 DNA C-值最大, 为 2.6803 pg, 伞形科的最小, 为 0.7259 pg, 禾本科与其他 7 个科的 DNA C-值均存在极显著的差异, 但是其他科之间的 DNA C-值没有统计学上的差异; 基因组大小在 8 个科之间没有显著差异 (表 2)。

统计还表明, DNA C-值和基因组在单子叶和双子叶植物中存在极显著的差异 ( $P < 0.01$ ) (表 3)。

表 2 八个科的 DNA C-值和基因组大小  
Table 2 DNA C-values and genome sizes of plants of eight families

| 科 Family             | DNA C-值 (pg) (样本数)<br>DNA C-value (pg) (samples) | 基因组大小 (pg) (样本数)<br>Genome size (pg) (samples) |
|----------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------------------|
| 禾本科 Poaceae          | 2.6803±0.8340 (16)                               | 1.2436±0.2635 (14)                             |
| 菊科 Asteraceae        | 1.7007±0.3084 ** (39)                            | 1.1842±0.1462 ** (34)                          |
| 石竹科 Caryophyllaceae  | 1.1612±0.0444 ** (5)                             | 1.2517±0.5585 ** (6)                           |
| 蓼科 Polygonaceae      | 1.0003±0.1280 ** (6)                             | 0.7064±0.1228 ** (6)                           |
| 十字花科 Brassicaceae    | 0.9165±0.1474 ** (5)                             | 0.8029±0.2153 ** (5)                           |
| 玄参科 Scrophulariaceae | 0.9164±0.1684 ** (7)                             | 0.6314±0.1347 ** (6)                           |
| 唇形科 Labiatae         | 0.7990±0.0944 ** (5)                             | 0.7164±0.1209 ** (5)                           |
| 伞形科 Umbelliferae     | 0.7259±0.1510 ** (5)                             | 0.7259±0.1510 ** (5)                           |

\*\* :表示与禾本科的值相比有极显著的差异

表 3 单子叶和双子叶植物 DNA C-值和基因组大小  
Table 3 DNA C-values and genome sizes in monocotyledonous and dicotyledonous plants

| 类型 Type                 | DNA C-值 (pg)<br>DNA C-value (pg) | 基因组大小 (pg)<br>Genome size (pg) |
|-------------------------|----------------------------------|--------------------------------|
| 单子叶植物 Monocotyledon     | 2.9886±0.7387 (21)               | 1.6891±0.3314 (19)             |
| 双子叶植物 Dicotyledon       | 1.4808±0.1497 (117)              | 1.05±0.0868 (111)              |
| 差异水平 Significant levels | $P < 0.01$                       | $P < 0.01$                     |

### 2.3 DNA C-值和基因组大小在杂草和非杂草之间的比较

138 种植物中, 93 种为杂草, 45 种非杂草。比较发现, 与非杂草相比, 杂草具有更低的 DNA C-值 ( $P < 0.$

01) 和基因组大小( $P < 0.001$ ), 与 DNA C-值相比, 基因组大小在这两个类群之间的差异更为明显(表 4)。

表 4 DNA C-值和基因组大小在杂草与非杂草之间的差异比较

Table 4 Comparisons of DNA C-values and genome sizes between weeds and non-weeds

| 类型<br>Type              | DNA C-值/pg<br>DNA C-value | 基因组大小/pg<br>Genome size |
|-------------------------|---------------------------|-------------------------|
| 杂草 Weeds                | 1.1702±0.07413 (90)       | 0.7911±0.0409 (85)      |
| 非杂草 Non-weeds           | 2.2620±0.0.3857 (47)      | 1.7466 pg±0.2351 (38)   |
| 差异水平 Significant levels | $P < 0.01$                | $P < 0.001$             |

而且, 随着基因组( $X_1$ ) 和 DNA C-值( $X_2$ ) 由大变小, 植物的杂草性( $Y$ ) 均由弱变强, 两者关系分别符合:  $Y = 2.2334 - 1.2847 \ln(X_1)$  ( $r = 0.4612$ ,  $P < 0.01$ ) 和  $y = 2.4421 - 0.7234 \ln(X_2)$  ( $r = 0.2522$ ,  $P < 0.01$ ) (图 1)。

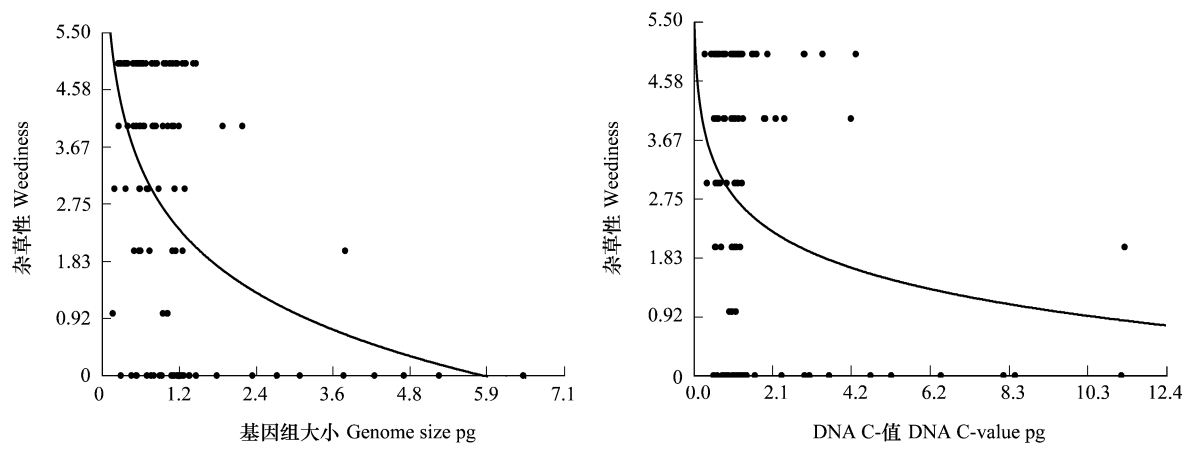


图 1 核 DNA 含量和植物杂草性之间的关系 (左: 基因组大小, 右: DNA C-value)

Fig.1 Relationship of weediness with nuclear DNA amount (Left: genome size, right: DNA C-value)

在测定的 37 种菊科植物中, 杂草的 DNA C-值和基因组大小也明显地小于非杂草(表 5)。

表 5 菊科杂草与非杂草 DNA C-值和基因组大小

Table 5 DNA C-values and genome sizes of Composite weeds and non-weeds

| 类型 Type                 | DNA C-值/pg<br>DNA C-value | 基因组大小/pg<br>Genome size |
|-------------------------|---------------------------|-------------------------|
| 杂草 Weeds                | 1.3277±0.15423 (28)       | 0.9639±0.0843 (27)      |
| 非杂草 Non-weeds           | 2.8929±1.1283 (9)         | 1.9953 pg±0.4834 (9)    |
| 差异水平 Significant levels | $P < 0.05$                | $P < 0.01$              |

在菊科测定的 36 种杂草中, 随着基因组( $X_1$ ) 和 DNA C-值( $X_2$ ) 由大变小, 植物的杂草性( $Y$ ) 由弱变强, 两者关系分别符合:  $Y = 3.219 - 1.55 \ln(X_1)$  ( $r = 0.4386$ ,  $P < 0.01$ ) 和  $Y = 3.532 - 1.05 \ln(X_2)$  ( $r = 0.3225$ ,  $P < 0.1$ )。

比较还发现, 在二倍体植物类群中, 杂草比非杂草具有更小的基因组大小( $P < 0.01$ ); 在多倍体类群中, 杂草的基因组也显著地小于非杂草( $P < 0.01$ ) (表 6)。

2.4 基因组大小在二倍体与多倍体植物之间的比较

本文检测的 92 种杂草中, 二倍体有 49 种, 多倍体有 35 种。统计发现, 多倍体杂草的基因组极明显地小于二倍体杂草, 前者为后者的 0.63 倍, 差异极显著( $P < 0.01$ )。而在非杂草中, 多倍体基因组比二倍体的略小, 前者仅为后者的 0.84 倍, 差异不显著( $P > 0.5$ )。菊科植物中多倍体杂草的基因组也显著地小于二倍体杂草( $P < 0.1$ ) (表 7)。

表 6 二倍体和多倍体基因组大小在杂草和非杂草之间的差异比较

| Table 6 Comparisons of genome sizes between diploid and polyploid weeds / between diploid and polyploid non-weeds |                         |                  |                          |                            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|------------------|--------------------------|----------------------------|
| 杂草 Weeds                                                                                                          | 基因组大小/pg<br>Genome size | 非杂草 Non-weeds    | 基因组大小 /pg<br>Genome size | 差异水平<br>Significant levels |
| 二倍体 Diploid                                                                                                       | 0.9369±0.0516 (49)      | 二倍体 Diploid      | 1.6971±0.2811 (27)       | $P < 0.01$                 |
| 多倍体 Polyploid                                                                                                     | 0.5887±0.0516           | 多倍体 Polyploid    | 1.8680±0.4775 (11)       | $P < 0.01$                 |
| 差异水平 Significant levels                                                                                           | $P < 0.001$             | 差异水平 Significant | $P > 0.5$                |                            |

表 7 菊科杂草中二倍体和多倍体 DNA C-值、基因组大小的比较

| Table 7 Comparisons of DNA C-values and genome sizes between diploid and polyploid weeds in Composite |                           |                         |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| 杂草类型<br>Weed types                                                                                    | DNA C-值/pg<br>DNA C-value | 基因组大小/pg<br>Genome size |
| 二倍体 Diploid                                                                                           | 1.0736±0.1056 (18)        | 1.0736±0.1055 (18)      |
| 多倍体 Polyploid                                                                                         | 1.8482±0.3898 (9)         | 0.7447±0.1140 (9)       |
| 差异水平 Significant levels                                                                               | $P < 0.05$                | $P < 0.1$               |

2.5 基因组大小和 DNA C-值在不同生活型植物之间的比较

一、二年生草本植物的 DNA C-值和基因组大小均小于多年生植物,但是这种差异没有达到统计上的显著相关(表 8)。在 96 份杂草样品中,多年生杂草的基因组比一、二年生的要小,这种差异统计上也不显著(表 9)。

表 8 DNA C-值和基因组大小在不同生活型草本植物之间的比较

| Table 8 Comparisons of DNA C-values and genome sizes between herbaceous plants with different life forms |                           |                         |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| 生活型 Life form                                                                                            | DNA C-值/pg<br>DNA C-value | 基因组大小/pg<br>Genome size |
| 一、二年生 Non-Perennials                                                                                     | 1.5841±0.2058 (90)        | 1.0887±0.0966 (83)      |
| 多年生 Perennials                                                                                           | 1.9068±0.3090 (48)        | 1.2398±0.1823 (47)      |
| 差异水平 Significant levels                                                                                  | $P = 0.383$               | $P = 0.423$             |

表 9 DNA C-值和基因组大小在不同生活型杂草之间的比较

| Table 9 Comparisons of DNA C-values and genome sizes among weeds with different life forms |                           |                         |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|-------------------------|
| 生活型 Life form                                                                              | DNA C-值/pg<br>DNA C-value | 基因组大小/pg<br>Genome size |
| 一、二年生 Non-Perennials                                                                       | 1.4433±0.2140 (73)        | 0.9322±0.0888 (68)      |
| 多年生 Perennials                                                                             | 1.3851±0.2069 (23)        | 0.7615±0.0634 (23)      |
| 差异水平 Significant levels                                                                    | $P = 0.846$               | $P = 0.121$             |

非杂草性植物中,一、二年生植物的 DNA C-值( $P = 0.798$ )、基因组大小( $P = 0.822$ )和与多年生的均没有明显差异

3 讨论

植物 DNA C-值和基因组大小既有种的特征,又具有生态适应上的意义。本文基于 138 种草本植物的 DNA C-值测定,结合倍性、生活型、杂草性等信息,发现 DNA C-值和基因组大小在杂草与非杂草、不同分类群之间、不同倍性的类群之间以及在不同生活型中存在差异,有的达到显著或极显著差异。

陈国奇等<sup>[9]</sup>对世界范围的 3676 种被子植物、郭水良等<sup>[8]</sup>对中国境内有分布的 539 种被子植物的统计表明,DNA C-值和基因组大小在不同植物类群中差异极大,其平均值在单子叶植物中显著高于双子叶植物,多年生植物显著高于非多年生植物。在大多数类群中 DNA C-值(基因组大小)都与被子植物的入侵性显著相关,如:草本、单子叶、双子叶、多年生、非多年生、二倍体、多倍体、以及禾本科和菊科中。因此,DNA C-值和基因组大小在植物入侵性评估中有一定的应用价值。本文研究得出了相同的结论。但是,我们前期的两篇论文

数据来自于不同的文献,这些数据是通过不同测定方法获得的,用这类数据进行分析也不十分严谨。本文在同样条件下进行测定,数据的可比性更强,因此得出的结论更科学,尽管本文的结论与前期工作的相同。

在本文测定的已知倍性信息的 138 种植物中,84 种杂草中 41.67% 的为多倍体,而 36 种非杂草中 16.67% 的种类为多倍体。前人研究也表明,多倍化是形成杂草的重要途径<sup>[53]</sup>。另一方面,在 84 种杂草中,35 种多倍体种类的基因组又极明显地小于二倍体种类。可以看出,基因组变小和多倍体化相结合,进一步增强了植物的杂草性。因此,在植物入侵性评估中,目的植物的染色体倍性信息非常重要,对于多倍体而言,基因组大小更适合用于被子植物的入侵性评估。

与非杂草性植物相比,杂草种类具有更低的 DNA C-值和基因组大小,随着基因组和 DNA C-值由大变小,植物的杂草性由弱变强,两者关系极为显著。陈国奇等<sup>[9]</sup>统计也发现,当植物的基因组大于 DNA 1C-值  $\leq 1.4$  pg 时,其成为杂草的概率是 26.06%,成为恶性杂草的概率为 7.50%;当该值超过 35 pg 时,杂草的概率为 1.24%,而统计中没有草本恶性杂草的 DNA 1C 值高于 35 pg。然而,不同的类群往往有不同的回归公式,因此在评估目的植物的入侵性前应该选择一个最有效的公式。因此,需要统计更多的研究,丰富草本植物的核 DNA 含量数据库,为不同类群入侵性的评估打下基础。

DNA C-值和基因组小的植物具有更强的杂草性有一定的生物学基础。DNA C-值低的植物,其核基因组中就含有较少的非编码序列和重复序列,其有丝分裂周期短,细胞分裂速率快、世代缩短、幼苗生长速率高,这最终决定了其能在有限的时间内顺利完成生活周期,从而得以成功适应新的环境。一个物种的最短世代时间决定着其在特定有限时间环境中的生存和繁殖能力,而 DNA C-值可以限制一个物种的生活史类型<sup>[54-55]</sup>。因此 DNA C-值与植物的杂草性相联系<sup>[5,9,56]</sup>。

DNA C 值的检测方法主要有化学分析法、孚尔根染色法<sup>[57]</sup>、复性动力学法<sup>[58]</sup>和流式细胞术等四种方法。前三种方法目前已很少使用。流式细胞术是近年来受到重视的测定植物 DNA C-值的方法。在应用流式细胞术测定植物的 DNA C-值过程中,需要选择适用的缓冲液。细胞核分离缓冲液的组成不仅与 DNA 含量分辨率有关,并且会影响细胞核从细胞质中释放、分离后细胞核的完整性,以及 DNA 的染色效果。选择的缓冲液通常由多种成分组成,要保持一定浓度的  $Mg^{2+}$ ,需要螯合剂柠檬酸钠等;为了使溶液的 pH 值与 DNA 荧光染料的一致,还需要添加 TRIS 和 MOPS 等有机物,从而使缓冲液 pH 值保持相对稳定。本文选择 Otto 缓冲液,实验结果比较稳定。前人在测定植物 DNA C 值时一般采用鸡血红细胞,但是文献报道的作为内标的鸡血红细胞 2C-值并不恒定。另外,由于动物材料中存在的性染色体,所以不同性别材料会存在 DNA C-值差异<sup>[59]</sup>。植物材料取材方便,制备过程简便。本文选择标样时,考虑到测定的目标植物的 DNA C-值与标样的值比较接近为原则,以使测定结果更加可靠。

陈国奇等<sup>[9]</sup>统计了 3676 种被子植物的 DNA C-值和基因组大小。发现草本被子植物平均的 DNA C-值和基因组大小分别为 7.04 pg 和 5.21 pg。本文测定的 138 种植物的 DNA C-值和基因组大小明显地要小。可能的原因是,陈国奇等<sup>[9]</sup>统计的 3676 种植物中,非杂草占了 84.98%,单子叶植物占了 41.84% 中,而本文中涉及的 138 种植物中,非杂草占的比例仅 34.78%,单子叶植物为 15.22%。由于非杂草的 DNA C-值和基因组明显地大于杂草,单子叶植物的这两个值也极显著地大于双子叶植物;其次由于不同的科属的 DNA C-值和基因组大小差异极大,例如陈国奇等<sup>[9]</sup>统计的 3676 种植物中,DNA C-值大的达 127.4 pg,小的仅为 0.1 pg,大小相差 1274 倍,而基因组最大的有 74.45 pg,最小的为 0.07 pg,大小相差 1064 倍。取材上的差异,也会造成测定数据的差异。

真核生物的核 DNA 由编码和非编码两部分组成,而非编码 DNA 则占了绝大部分,构成了细胞染色体的主体框架<sup>[60]</sup>。细胞核中的编码 DNA 可以通过编码蛋白质直接影响生物的性状,同时核 DNA 本身的重量及体积也可以影响生物的表型<sup>[61]</sup>。已有资料表明,DNA C-值与与被子植物物种的多样性、物种灭绝的风险性以及对其生境多样性的适应能力等都有一定关系<sup>[13]</sup>。因此,今后应该进一步开展植物 DNA C-值和基因组大小的测定,丰富被子植物 DNA C-值数据库,为深入地揭示 DNA C-值的生物学意义积累数据资料。

## 参考文献 (References):

- [1] Leitch I J, Bennett M D. Genome downsizing in polyploid plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, 82(4): 651-663.
- [2] Mishiba K I, Ando T, Mii M, Watanabe H, Kokubun H, Hashimoto G, Marchesi E. Nuclear DNA content as an index character discriminating taxa in the genus *Petunia sensu* Jussieu (Solanaceae). *Annals of Botany*, 2000, 85(5): 665-673.
- [3] 苏筱娟. 非编码 DNA 到底有没有用? 国外科技动态, 2000, (11): 32-33.
- [4] 郭水良, 周平, 印丽萍, 娄玉霞. 植物 DNA C-值在种间和种内的变异及其生物学意义. 上海师范大学学报: 自然科学版, 2011, 40(1): 102-110.
- [5] Bennett M D. Plant genome values: How much do we know? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(5): 2011-2016.
- [6] Lawrence M E. *Senecio* L. (Asteraceae) in Australia: nuclear DNA amounts. *Australian Journal of Botany*, 1985, 33(2): 221-232.
- [7] Hughes C E, Styles B T. The benefits and potential risks of woody legume introductions. *International Tree Crops Journal*, 1987, 4(4): 209-248.
- [8] 郭水良, 陈国奇, 毛俐慧. DNA C-值与被子植物入侵性关系的数据统计分析——以中国境内有分布的 539 种被子植物为例. *生态学报*, 2008, 28(8): 3698-3705.
- [9] Chen G Q, Guo S L, Yin L P. Applying DNA C-values to evaluate invasiveness of angiosperms: validity and limitation. *Biological Invasions*, 2010, 12(5): 1335-1348.
- [10] Rejmánek M, Richardson D M. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 1996, 77(6): 1655-1661.
- [11] 李国旗, 安树青, 陈兴龙, 程晓莉. 生物的 C 值矛盾与其生态适应性的关系初探. *大自然探索*, 1999, 18(2): 61-66.
- [12] Bancheva S, Greilhuber J. Genome size in Bulgarian *Centaurea* s. l. (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2006, 257(1/2): 95-117.
- [13] Kraaijeveld K. Genome size and species diversification. *Evolutionary Biology*, 2010, 37(4): 227-233.
- [14] 付改兰, 冯玉龙. 外来入侵植物和本地植物核 DNA C-值的比较及其与入侵性的关系. *生态学杂志*, 2007, 26(10): 1590-1594.
- [15] 方其, 印丽萍, 郭水良. 应用流式细胞术测定植物 DNA C-值的实验方法研究. *植物检疫*, 2011, 25(2): 40-44.
- [16] Doležel J. Flow cytometric analysis of nuclear DNA content in higher plants. *Phytochemical Analysis*, 1991, 2(4): 143-154.
- [17] Johnston J S, Bennett M D, Rayburn A L, Galbraith D W, James H. Reference standards for determination of DNA content of plant nuclei. *American Journal of Botany*, 1999, 86(5): 609-613.
- [18] Baker H G. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1974, 5: 1-24.
- [19] Williamson M H, Fitter A. The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 1996, 78(1/2): 163-170.
- [20] Sutherland S. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 2004, 141(1): 24-39.
- [21] 宋平根, 李素文. 流式细胞术的原理和应用. 北京: 北京师范大学出版社, 1992.
- [22] Bennett M D, Leitch I J. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Annals of Botany*, 1995, 76(2): 113-176.
- [23] Hanson L, McMahon K A, Johnson M A T, Bennett M D. First nuclear DNA C-values for 25 angiosperm families. *Annals of Botany*, 2001, 87(2): 251-258.
- [24] Bennett M D, Leitch I J. Nuclear DNA amounts in angiosperms-583 new estimates. *Annals of Botany*, 1997, 80(2): 169-196.
- [25] 金亮, 张宪银, 薛庆中. 分离缓冲液对水稻细胞核悬液 DNA 分辨率效应的比较. *浙江农业学报*, 2007, 19(2): 93-96.
- [26] 杜立颖, 冯仁青. 流式细胞仪. 北京: 北京大学出版社, 2008.
- [27] Seker M, Tuzcu O, Ollitrault P. Comparison of nuclear DNA content of citrus rootstock populations by flow cytometry analysis. *Plant Breeding*, 2003, 122(2): 169-172.
- [28] Holm L G, Pancho J V, Herberger J P. *A Geographical Atlas of World Weeds*. New York: John Wiley and Sons, 1979.
- [29] 李扬汉. 中国杂草志. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [30] 葛传吉, 李岩坤, 周月, 徐炳声. 山东地区药用植物染色体数目的观察(III). *云南植物研究*, 9(3): 333-338.
- [31] 李名旺, 顾德兴, 刘友良, 徐炳声. 半夏属的染色体数目、倍性与珠芽发生的关系. *植物分类学报*, 1997, 35(3): 208-214.
- [32] 张守栋, 王庆亚, 顾德兴. 繁缕和无瓣繁缕六个居群的数值分析. *云南植物研究*, 2002, 24(2): 185-190.
- [33] 张延昌, 张永明. 鬼针草的研究现状与应用前景. *山东教育学院学报*, 2004, 19(4): 79-83.
- [34] 鄢本厚, 尹祖棠. 蓟属两种植物的染色体研究. *广西植物*, 1995, 15(2): 172-175.
- [35] 何文奇. 翅果菊属 *Pterocypsela* Shih (菊科—菊苣族)分类学研究[D]. 郑州: 郑州大学, 2012.
- [36] 李国泰, 刘海滨. 蒲公英染色体核型分析. *中国林副特产*, 2004, (6): 11-12.
- [37] 葛传吉, 李岩坤, 徐炳声. 苍耳 *Xanthium strumarium* L. 染色体数目和核型的观察. *武汉植物学研究*, 1985, 3(4): 433-437.
- [38] 严寒, 周胜梅, 田志宏. 马蹄金染色体的核型分析. *长江大学学报: 自然科学版*, 2005, 2(2): 25-27.

- [39] Chen R Y, Song W Q, Li X, Li M X, Liang G, Chen C B. Chromosome atlas of major economic plants genome in China, Vol. 3, chromosome atlas of garden flowering plants in China. Beijing: Science Press, 2003.
- [40] 杨德奎, 周俊英. 山东 10 种植物的核型分析. 广西植物, 1999, 19(4): 349-354.
- [41] 方永鑫, 杨斌生, 欧善华. 黄精属几个种的染色体研究. 上海师范学院学报: 自然科学版, 1984, (1): 66-76.
- [42] 时丽冉, 高汝勇, 李会芬, 李慧凝. 紫茉莉染色体数目及核型分析. 草业科学, 2010, 27(1): 52-55.
- [43] Xu B S, Weng R F, Zhang M Z. Chromosome numbers of Shanghai plants I. Investigatio Et Studium Naturae, 1992, 12: 48-65.
- [44] 王丰, 郭继明, 郭灵云. 北美车前染色体核型研究. 植物学通报, 1993, 10(2): 57-58.
- [45] 杨瑞武, 周永红, 郑有良. 鹅观草(*Roegneria kamoji*)的染色体 C 带分析. 广西科学, 2002, 9(2): 138-141.
- [46] 李娜, 印丽萍, 郭水良. 高粱属 4 种植物的核型及其与入侵性关系探讨. 植物检疫, 2009, 23(6): 6-9.
- [47] 许崇梅. 山东蓼族植物染色体和基于 ITS 序列探讨杠板归的系统位置的研究[D]. 济南: 山东师范大学, 2004.
- [48] Liao L, Xu L L, Chen Y, Fang L. Studies of karyotypes of *Ranunculus cantoniensis* polyploid complex and its allied species. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1995, 33(3): 230-239.
- [49] 袁艺, 王莲, 王小娟. 不同居群鱼腥草的核型比较. 园艺学报, 2008, 35(9): 1377-1383.
- [50] 杨永年, 张海洋, 吴国宜. 中国龙葵复合种细胞学分析和地理分布的研究. 植物研究, 1994, 14(2): 208-213.
- [51] 陈又生. 中国堇菜属的分类修订[D]. 北京: 中国科学院研究生院(植物研究所), 2006.
- [52] 孔继君, 刘刚. 姜科植物研究进展. 西北植物学报, 2005, 25(8): 1692-1699.
- [53] 李君, 强胜. 多倍化是杂草起源与演化的驱动力. 南京农业大学学报, 2012, 35(5): 64-76.
- [54] Smith J B, Bennett M D. DNA variation in the genus *Ranunculus*. Heredity, 1975, 35(2): 231-239.
- [55] Bennett M D. Variation in genomic form in plants and its ecological implications. New Phytologist, 1987, 106(S1): 177-200.
- [56] Rejmánek M. Invasive plants: approaches and predictions. Austral Ecology, 2000, 25(5): 497-506.
- [57] Cavalier-Smith T. Eukaryote gene numbers, non-coding DNA and genome size // Cavalier-Smith T. The Evolution of Genome Size. Chichester: John Wiley & Sons, 1985: 69-103.
- [58] 陈建华. C-值悖论及其机理. 洛阳大学学报, 1994, 9(2): 14-20.
- [59] Bennett M D, Smith J B. Nuclear DNA amounts in angiosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 1976, 274(933): 227-274.
- [60] Britten R J, Graham D E, Neufeld B R. Analysis of repeating DNA sequences by reassociation // Grossman L, Moldave K. Methods in Enzymology. New York: Academic Press, 1974, 29: 363-418.
- [61] Vindel D L L, Christensen I J, Jensen G, Nissen N I. Limits of detection of nuclear DNA abnormalities by flow cytometric DNA analysis. Results obtained by a set of methods for sample-storage, staining and internal standardization. Cytometry, 1983, 3(5): 332-339.