

部分菊属植物及其种间杂种减数分裂异常现象观察

崔娜欣, 陈发棣*, 赵宏波

(南京农业大学 园艺学院, 南京 210095)

摘要: 对不同倍数性菊属植物及其部分种间杂种的减数分裂异常现象进行观察统计, 并分析其形成机制以及在菊属系统演化中的作用。结果表明, 菊属减数分裂异常现象包括分裂不同步、二价体提前解离、二价体互锁、染色体桥、落后染色体等。减数分裂不同步现象普遍存在于菊属植物减数分裂过程。二倍体的菊花脑、甘菊、异色菊的部分二价体在终变期提前解离为单价体。菊花脑及其部分杂种中观察到了互锁二价体。四倍体菊花脑、南京野菊、‘黄英’、‘滁菊’在 AI 和 AII 都出现了染色体桥, 毛华菊有 1.5% 的 PMC 在 AI 出现染色体桥。四倍体菊花脑 AI、AII 期出现落后染色体的频率分别为 10.6% 和 7.3%; 毛华菊 AI 期出现落后染色体的频率为 4.4%; 栽培菊‘黄英’和‘滁菊’在 AI、AII 期出现落后染色体的频率高于毛华菊。杂种出现染色体桥及落后染色体的频率普遍高于亲本。倒位以及由其引起的各种染色体结构变异可能在菊属系统演化过程中起着重要作用。

关键词: 菊属; 种间杂种; 减数分裂异常行为; 染色体结构变异

中图分类号: Q942.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2007)05-0676-06

Primary study on abnormalities of meiosis in some species of *Dendranthema* and their hybrids

CUI Na-Xin, CHEN Fa-Di*, ZHAO Hong-Bo

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The meiosis abnormalities phenomenon in *Dendranthema* and some of their hybrids were observed, and the formation mechanism also the role which played in the process of phylogenesis were analyzed. The results indicated that abnormalities of meiosis in *Dendranthema* comprised nonsynchronous division, bivalent disjunction, interlocking bivalent, chromosome bridge, lagged chromosome, fragment and so on. While more, meiotic nonsynchronous division is ubiquitous in the course of meiosis of *Dendranthema*, some bivalents disjuncted at diakinesis in diploid species of *D. nankingense*, *D. lavandulifolium*, *D. dichrum*. Interlocking bivalent in *D. nankingense* and some of its hybrids were also observed. Chromosome bridge occurred in *D. nankingense*(4X), *D. indicum*, *D. morifolium* ‘Huangying’ and *D. morifolium* ‘Chuju’ at AII and AI. However, 1.5% PMCs of *D. vestitum* had chromosome bridge only at AI. The frequency of lagged chromosome in *D. nankingense*(4X) was 10.6% and 7.3% respectively. The frequency of lagged chromosome in *D. morifolium* ‘Huangying’ and *D. morifolium* ‘Chuju’ at AII and AI were higher than that of *D. vestitum*, which was 4.4% only at AI. And the frequency of the chromosome bridge and lagged chromosome of parents was normally higher than that of their hybrids. There were genes that probably controlled the formation of

收稿日期: 2006-04-20 修回日期: 2006-12-12

基金项目: 国家自然科学基金(30400308); 教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-06-0489); 上海市农委重点攻关项目((2004)D3-1)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30400308); Program for New Century Excellent Talents of Education Ministry(NCET-06-0489); Key Item of Shanghai Municipal Agricultural Committee((2004)D3-1)]

作者简介: 崔娜欣(1978-), 女, 河北保定人, 硕士, 主要从事观赏植物种质资源和遗传育种等研究。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: chenfd@njau.edu.cn)

structural variations such as chromosome inversion and translocation on some chromosomes might play important roles in the process of phylogenesis of *Dendranthema*.

Key words: *Dendranthema*; interspecific hybrids; meiosis abnormalities; structural variation of chromosome

减数分裂异常一般由基因控制或染色体结构变异等引起 (Stebbins, 1971), 普遍存在于许多物种中, 尤其在一些远缘杂种中, 异常现象出现更为频繁。减数分裂异常会导致物种染色体核型改变 (张寿洲等, 1997), 产生无活性配子, 降低花粉育性等, 在物种的系统发育和繁殖过程中产生重要影响。在百合 (李雪等, 2003)、牡丹 (张寿洲等, 1997) 以及油菜 (李猷, 1978)、马铃薯 (费水章等, 1994) 等的远缘杂种中已有大量报道。菊属广泛存在种间杂交, 栽培菊花也是一杂种复合体, 遗传基础复杂。关于菊属植物的减数分裂异常现象仅有零星报道 (陈发棣等, 1996, 1998; 白丽荣等, 2003)。本文在菊属植物及其远缘杂种减数分裂过程中的异常现象进行较详细研究的基础上, 分析了其形成的原因及其在菊属系统演化过程中的作用。

1 材料与方 法

1.1 材料

实验材料为不同倍数性菊属植物及其部分杂种, 甘菊 (*Dendranthema lavandulifilium*, $2n=18$)、异色菊 (*D. dichrum*, $2n=18$)、菊花脑 (*D. nankingense*, $2n=18$)、南京野菊 (*D. indicum*, $2n=36$)、四倍体菊花脑 (*D. nankingense*, $2n=36$, 经秋水仙素诱变获得) (陈发棣等, 2002)、毛华菊 (*D. vestitum*, $2n=54$)、‘黄英’ (*D. morifolium* ‘Huangying’, $2n=54$, 栽培小菊)、‘滁菊’ (*D. morifolium* ‘Chuju’, $2n=54$, 栽培药用菊)、甘菊 × 异色菊的杂种 F_1 ($2n=18$)、四倍体菊花脑 × 菊花脑的杂种 F_1 ($2n=27$)、‘黄英’ × 甘菊的杂种 F_1 ($2n=36$, 杂交后幼胚拯救获得) (李辛雷等, 2005)、四倍体菊花脑 × ‘滁菊’的杂种 F_1 ($2n=45$)。所有供试材料均取自南京农业大学菊花种质资源保存中心。

1.2 方法

2002 年 9~11 月份, 于晴天上午 9:00~11:00, 取直径 2~6 mm 大小的花蕾直接用卡诺氏固定液 (95% 酒精和冰醋酸体积比为 3:1) 固定 24 h, 转入 70% 酒精于 4 °C 冰箱中保存备用。制片时, 取出头状花序, 用镊子夹取管状花的花药, 用 45% 的冰醋

酸压片, 用临时压片统计中期 I (MI) 染色体配对情况。染色体制片后, 镜检统计减数分裂不同时期的异常现象。

2 结果与分析

2.1 不同步分裂

菊属植物头状花序的小花由外向内逐渐成熟, 不同小花和同一小花的不同花粉母细胞分裂同步性差异极大。所有供试材料的同一小花的花粉母细胞 (PMCs) 在双线期或粗线期各个细胞减数过程基本同步, 之后有些细胞迅速进入终变期甚至中期 I, 而有些细胞依然停滞于粗线期, 最后出现从中期 I 到末期 II 甚至四分孢子等各个时期并存的现象 (图版 I:1)。在同一 PMC 内, 甚至存在有些染色体进入后期 II, 而部分染色体仍然停滞于末期 I 的现象 (图版 I:2)。

2.2 二价体提前解离

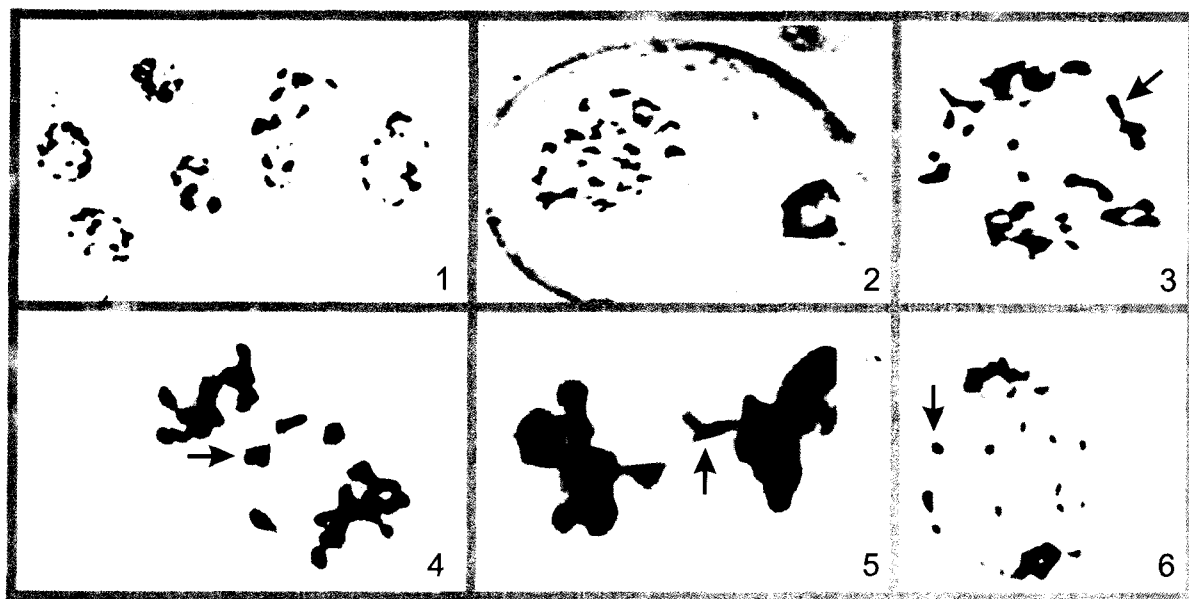
在菊花脑、甘菊、异色菊减数分裂终变期观察到部分配对染色体开始解离, 到 MI 时期出现数量不等的单价体, 一般成对出现, 数目为 2~6 个不等, 其中甘菊单价体频率最高为 15.4%, 异色菊次之为 11.4%, 菊花脑频率为 8.8%。其它各倍数性菊属植物、栽培菊及杂种中均未观察到二价体提前解离现象。

2.3 互锁二价体

在菊花脑和四倍体菊花脑 × 菊花脑、四倍体菊花脑 × ‘滁菊’杂种 F_1 PMC MI 中观察到了互锁二价体 (图版 II:1), 而在其他菊属植物和杂种中均未发现互锁二价体, 推断菊花脑中可能存在控制互锁二价体形成的相关基因。互锁二价体在后期 I (AI) 断裂是染色体发生易位的原因之一 (洪德元, 1990)。

2.4 不等二价体

‘黄英’、四倍体菊花脑以及四倍体菊花脑 × 菊花脑和四倍体菊花脑 × ‘滁菊’杂种 F_1 的 PMC MI 出现了由长度不等的染色体配对形成的不等二价体 (图版 II:2), 其他材料中未观察到。推断可能存在染色体易位、倒位等导致染色体片段的重复或缺失, 并且缺失或重复部位可能存在于染色体端部。



图版 I 不同倍性菊属植物 PMC 减数分裂异常现象 1. 南京野菊不同步分裂减数分裂; 2. ‘黄英’不同步分裂减数分裂; 3. ‘黄英’AI 落后染色体, 箭头所指为落后染色体; 4. 四倍体菊花脑 AI 落后染色体, 箭头所指为落后染色体; 5. ‘滁菊’AI 染色体桥, 箭头所指为染色体桥; 6. 毛华菊 AI 落后染色体, 箭头所指为落后染色体。

Plate I Chromosome abnormalities of PMC meiosis in different ploidy materials 1. Meiosis nonsynchronous division in *D. indicum*; 2. Meiosis nonsynchronous division in *D. morifolium* ‘Huangying’; 3. Lagged chromosome at meiosis AI in *D. morifolium* ‘Huangying’, the arrow shows lagged chromosome; 4. Lagged chromosome at meiosis AI in *D. nankingense* (4X), the arrow shows lagged chromosome; 5. Chromosome bridge at meiosis AI in *D. morifolium* ‘Chuju’, the arrow shows chromosome bridge; 6. Lagged chromosome at meiosis AI in *D. vestitum*, the arrow shows lagged chromosome.

表 1 不同菊属植物及部分杂种 F₁ 染色体桥的频率

Table 1 Frequency of chromosome bridges in different materials of *Dendranthema* and some of their F₁ hybrids

材料 Materials	AI 染色体桥 Chromosome bridges at AI		AII 染色体桥 Chromosome bridges at AII	
	观察细胞数 No. of cells observed	频率 (%) Fre- quency	观察细胞数 No. of cells observed	频率 (%) Fre- quency
菊花脑 <i>D. nankingense</i>	49	0	52	0
四倍体菊花脑 <i>D. nankingense</i> tetraploid	132	3.8	82	7.3
南京野菊 <i>D. indicum</i>	102	2.9	86	2.3
毛华菊 <i>D. vestitum</i>	68	1.5	58	0
‘黄英’ ‘Huangying’	97	3.1	60	3.3
‘滁菊’ ‘Chuju’	94	2.1	49	2.0
甘菊 × 异色菊	50	0	56	1.8
四倍体菊花脑 × 菊花脑	82	14.6	87	13.8
‘黄英’ × 甘菊	46	6.5	32	3.1
四倍体菊花脑 × ‘滁菊’	74	4.1	30	0

2.5 后期染色体桥及断片

由表 1 看出, 菊花脑、甘菊、异色菊减数分裂过程中未发现后期桥及断片。南京野菊中观察到低频率的后期 I(AI)、后期 II(AII) 单体桥, 其中 AI 桥的

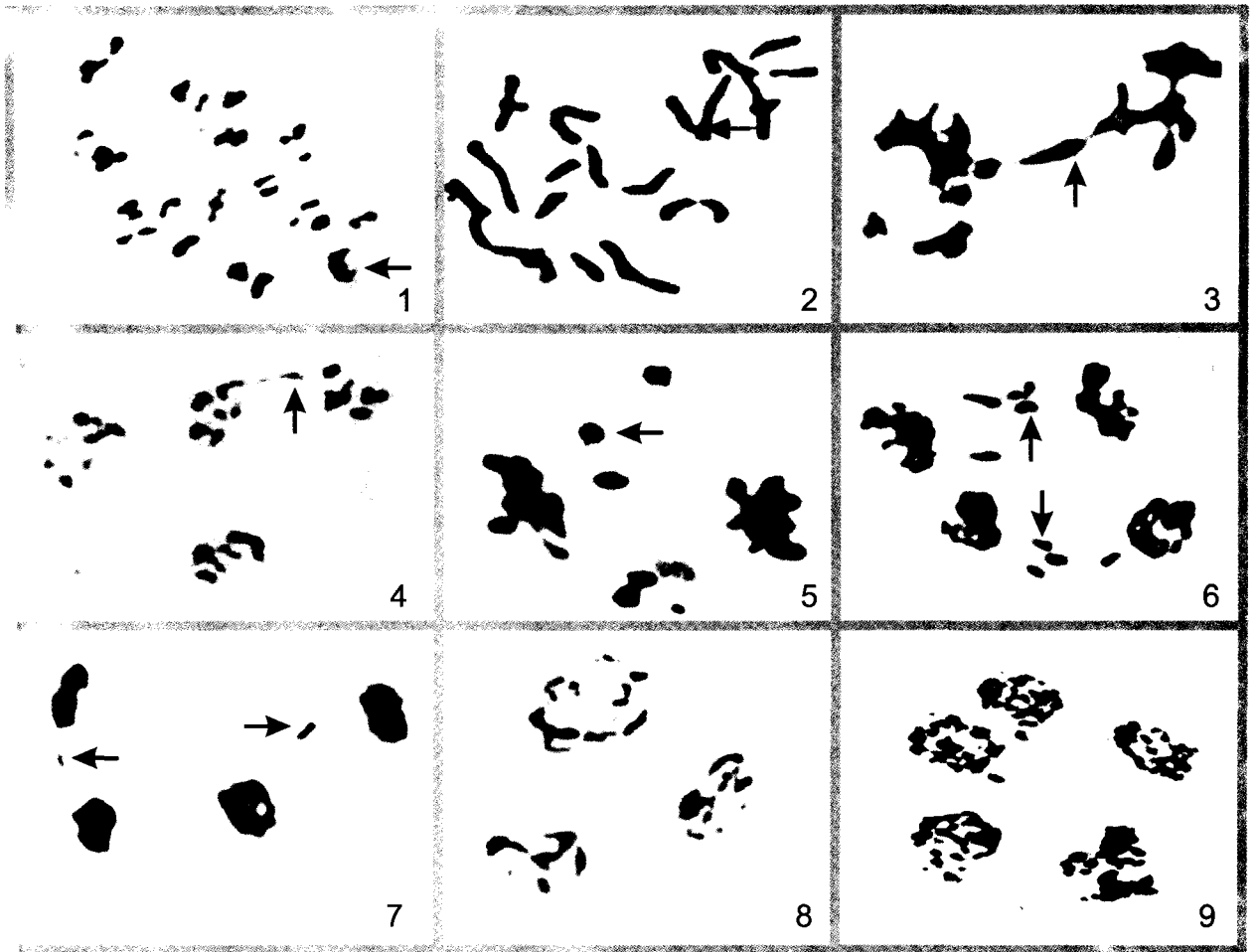
频率为 2.9%, AII 桥的频率为 2.3%。毛华菊 AI 染色体桥的频率为 1.5%, AII 未观察到染色体桥; ‘黄英’ AI 染色体桥的出现频率为 3.1%, AII 桥的频率为 3.3%; ‘滁菊’ AI、AII 染色体桥(图版 I: 5) 的频率分别为 2.1% 和 2.0%。经人工诱变获得的四倍体菊花脑减数分裂 AI、AII 染色体桥的频率较高, 其中 AI 桥的频率为 3.8%; AII 桥的频率为 7.3%, 有断片或无断片。

在杂种中, 二倍体的甘菊 × 异色菊的杂种 F₁ 中观察到一个 AII 桥, 无断片(图版 II: 4)。四倍体菊花脑 × 菊花脑的杂种 F₁ AI 和 AII 桥的频率分别为 14.6% 和 13.8%(图版 II: 3), 未观察到染色体断片; ‘黄英’ × 甘菊的杂种 F₁ 减数分裂 AI 和 AII 桥的频率分别为 6.5% 和 3.1%。四倍体菊花脑 × ‘滁菊’ 杂种 F₁ 仅在 AI 观察到染色体桥, 频率为 4.1%。

2.6 落后染色体、断片及微核

在菊属植物及其杂种的减数分裂过程中还经常观察到落后染色体及断片(表 2)。菊花脑、甘菊、异色菊和南京野菊减数分裂过程中均未观察到落后染

染色体。‘黄英’有 6.2% 的细胞在 AI 出现落后染色体(图版 I : 3)及断片, AII 落后染色体及断片的频率较低, 为 2.9%。四倍体菊花脑出现较高频率的落后染色体(图版 I : 4)及断片, 其中 AI 有 10.6%



图版 II 杂种 F₁ PMC 减数分裂异常现象 1. 四倍体菊花脑×‘滁菊’杂种 F₁ 减数分裂 MI 互锁二价体, 箭头所指为互锁二价体; 2. 四倍体菊花脑×菊花脑杂种 F₁ 减数分裂 MI 不等二价体, 箭头所指为不等二价体; 3. 四倍体菊花脑×菊花脑减数分裂 AI 染色体桥, 箭头所指为染色体桥; 4. 甘菊×宜色菊杂种 F₁ 减数分裂 AII 染色体桥, 箭头所指为染色体桥; 5. ‘黄英’×甘菊杂种 F₁ 减数分裂 AI 落后染色体, 箭头所指为落后染色体; 6. 四倍体菊花脑×菊花脑杂种 F₁ 减数分裂 AII 落后染色体及断片, 箭头所指为落后染色体及断片; 7. ‘黄英’×甘菊杂种 F₁ 减数分裂 TII 落后染色体及断片, 箭头所指为落后染色体及断片; 8. 四倍体菊花脑×菊花脑杂种 F₁ 三分体; 9. 四倍体菊花脑×‘滁菊’杂种 F₁ 五分体。

Plate II Chromosome abnormalities of PMC meiosis in some of the hybrids 1. Bivalent interlocked at meiosis MI in *D. nankingense* (4X)×*D. morifolium* ‘Chuju’ F₁ hybrid, the arrow shows bivalent interlocked; 2. Unequal bivalent at meiosis MI in *D. nankingense* (4X)×*D. nankingense* F₁ hybrid, the arrow shows unequal bivalent; 3. Chromosome bridge at meiosis AI in *D. nankingense* (4X)×*D. nankingense* F₁ hybrid, the arrow shows chromosome bridge; 4. Chromosome bridge at meiosis AII in *D. lavanduli filium*×*D. dichrum* F₁ hybrid, the arrow shows chromosome bridge; 5. Lagged chromosome at meiosis AI in *D. morifolium* ‘Huangying’×*D. lavanduli filium* F₁ hybrid, the arrow shows lagged chromosome; 6. Lagged chromosome with fragment at meiosis AII in *D. nankingense* (4X)×*D. nankingense* F₁ hybrid, the arrow shows Lagged chromosome with fragment; 7. Lagged chromosomes with fragment at meiosis TII in *D. morifolium* ‘Huangying’×*D. lavanduli filium* F₁ hybrid, the arrow shows Lagged chromosome with fragment; 8. Tritrad in *D. nankingense* (4X)×*D. nankingense* F₁ hybrid; 9. Pentad in *D. nankingense* (4X)×*D. morifolium* ‘Chuju’ F₁ hybrid.

的细胞观察到落后染色体及断片, AII 出现落后染色体及断片的细胞频率为 7.3%; 落后染色体及断片在末期 I(TI)、末期 II(TII)多形成微核或丢失。‘滁菊’AI 和 AII 落后染色体的频率分别为 8.5%

和6.1%。毛华菊在AI有4.4%的细胞观察到落后染色体(图I:6)及断片。

甘菊×异色菊杂种F₁在减数分裂过程中未发现染色体滞后现象。四倍体菊花脑×菊花脑的杂种F₁,AI,AII落后染色体及断片的出现频率分别高达17.1%和34.5%(图版II:6);落后染色体及断片在TI,TII形成微核的频率为11.5%和16.3%,少量断片滞留至TI,TII时期。‘黄英’×甘菊的杂种F₁在AI,AII落后染色体及断片的频率分别为10.9%和6.2%(图版II:5);落后染色体及断片在TI,TII形成微核的频率为3.6%和4.2%,部分落后染色体及断片滞留至TI,TII时期(图版II:7)。四倍体菊花脑×‘滁菊’的杂种F₁,AI出现落后染色体及断片的频率为22.7%,AII为26.1%;TI,TII形成微核的频率分别为9.5%和7.5%。含有微核及落后染色体的孢子一般不育。

另外,四倍体菊花脑×菊花脑以及四倍体菊花脑×‘滁菊’的杂种F₁在末期II除四分体外,还观察到极少量的三分孢子(图版II:8)、五分孢子(图版II:9)等不正常孢子,并形成大小花粉粒。

表2 不同菊属植物及部分杂种F₁的落后染色体及断片频率

Table 2 Frequency of lagged chromosomes and fragment in different materials of *Dendranthema* and some of their F₁ hybrids

材料 Materials	AI 落后染色体及断片 Lagged chromosome and fragment at AI		AII 落后染色体及断片 Lagged chromosome fragment at AII	
	观察细胞数 No. of cells	频率 (%) Frequency	观察细胞数 No. of cells	频率 (%) Frequency
	observed	quency	observed	quency
四倍体菊花脑 <i>D. nankingense</i> tetraploid	132	10.6	82	7.3
南京野菊 <i>D. indicum</i>	102	0	86	0
河南野菊 <i>D. indicum</i>	53	3.8	46	6.5
毛华菊 <i>D. vestitum</i>	68	4.4	58	0
‘黄英’ ‘Huangying’	97	6.2	60	2.9
‘滁菊’ ‘Chuju’	94	8.5	49	6.1
甘菊×异色菊	50	0	56	0
四倍体菊花脑×菊花脑	82	17.1	87	34.5
‘黄英’×甘菊	46	10.9	32	6.2
四倍体菊花脑×‘滁菊’	74	22.7	30	26.1

同倍性间、二倍体与四倍体、四倍体与六倍体间杂交比较容易,二倍体与六倍体间杂交困难的现象(戴思兰等,1996)。杂交后幼胚拯救可以获得二倍体与六倍体种间杂种,也可以将二倍体材料先行加倍,再与六倍体材料杂交从而间接获得二倍体与六倍体种间杂种,从而探索二倍体材料与六倍体栽培菊花的亲缘关系。

菊属植物及其种间杂种的不同小花及不同花粉母细胞、甚至同一花粉母细胞普遍存在减数分裂不同步现象。鲁黄均等(1995)报道了棉花种间杂种花粉母细胞减数分裂不同步现象,认为这是由单价体提前向两极移动、二价体分离滞后及二价体桥的存在导致的。菊属植物减数分裂不同步现象开始较早,大概在粗线期至终变期即出现不同步分裂,且同一花粉母细胞也存在分裂不同步现象,推测不同步分裂可能与菊属植物本身遗传特性或环境因子有关,但具体原因及形成机制还有待进一步研究。

二倍体材料菊花脑、甘菊、异色菊和甘菊×异色菊杂种F₁的减数分裂终变期部分二价体开始解离,到中期出现数量不等的单价体。但在其它不同倍数性菊属植物及二倍体与其它倍性种间杂种中均未观察到提前解离现象,说明二倍体菊属植物中可能存在控制提前解离基因,且该基因可能是一隐性基因,当二倍体材料与其它倍性材料杂交,在获得的杂种后代中不能表达。

Yacobi等(1992)和Kaul等(1985)分别在大麦和一些菊花栽培品种的减数分裂过程中观察到互锁二价体的存在,并认为二价体互锁是一种基因控制的染色体配对异常行为。我们在菊花脑及其参与的几个杂种中都观察到了二价体互锁现象,表明菊花脑中可能存在控制二价体互锁的基因。

染色体桥主要由倒位引起(Stebbins,1971;李雪,2003),菊属植物减数分裂过程发现低频率的染色体桥,而种间杂种后期桥的频率较高,推断菊属植物可能存在染色体倒位等结构变异。在菊花脑中未观察到落后染色体和染色体桥,而在人工诱变获得四倍体菊花脑中,出现了高频率的染色体桥,这说明菊花脑可能为一杂合二倍体,且菊花脑的两个染色体组亲缘关系较远,其起源不同,四倍体菊花脑为杂合四倍体。同时南京野菊、河南野菊减数分裂过程基本正常,进一步证明了两者为二倍体化的同源四倍体。甘菊、异色菊减数分裂过程中,没有观察到染色体桥,而在杂种中观察到了染色体桥,可以推测甘

3 讨论

菊属植物较易进行种间杂交,但总体上存在相

菊、异色菊也可能为杂合二倍体,但他们之间有一染色体组起源相同,但起源时间较早且后来发生了大量的变异。‘黄英’×甘菊和四倍体菊花脑×‘滁菊’的杂种 F₁ 减数分裂过程中也观察到了高频率的染色体桥,说明甘菊、菊花脑从一定程度上参与了栽培菊花的起源与演化。

菊属植物演化过程是一个从低倍到高倍然后再到栽培菊的过程,即从二倍体野生菊到四倍体野生菊、六倍体野生菊,再到六倍体栽培菊的过程(Nakata, 1987; 陈发棣等, 1996; Abd El-Twab, 2003), 我们观察到从二倍体菊花脑到四倍体野菊,再到六倍体毛华菊,然后到六倍体栽培小菊,其花粉母细胞减数分裂后期出现染色体桥和落后染色体的频率逐渐增加,这进一步验证了菊属植物为一低倍到高倍的演化过程。随着演化过程的推进,染色体组发生结构变异越丰富,减数分裂过程出现异常现象的频率越高,染色体桥、落后染色体等现象普遍存在。说明倒位、易位以及由此引起的一系列染色体结构变化在菊属系统演化以及栽培菊花品种演化过程中起着重要作用。

在菊属不同野生种、同一野生种不同地理居群和不同栽培菊花品种中存在性状、染色体核型等丰富多样、花粉活力相对较低、自交不亲和、杂交结实率低等现象,这其中菊属植物及其种间杂种中广泛存在的减数分裂异常现象是一个重要原因。

参考文献:

- 洪德元. 1990. 植物细胞分类学[M]. 北京:科学出版社
- Abd El-Twab M H, Kondo K. 2003. Physical mapping of 45s rDNA loci by fluorescent in situ hybridization and evolution among polyploid *Dendranthema* species [J]. *Chromosome Science*, 7: 71-76
- Bai LR(白丽荣), He CF(何聪芬). 2003. The phenomena and analysis about the variation of the chromosomes number from the chrysanthemum(菊花变异株染色体数目变异现象及分析)[J]. *J Agric Univ Hebei*(河北农业大学学报), 26(4): 62-66
- Chen FD(陈发棣), Chen PD(陈佩度), Fang WM(房伟民), et al. 1998. Cytogenetics of F₁-hybrids between two small-headed cultivars of *Dendranthema grandiflorum* and two wild *Dendranthema* species(栽培小菊与野生菊间杂交一代的细胞遗传学初步研究)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), 25(3): 308-309
- Chen FD(陈发棣), Chen PD(陈佩度), Li HJ(李鸿渐). 1996. Genome analysis and their phylogenetic relationships of several wild species of *Dendranthema* in China(几种中国野生菊的染色体组分析及亲缘关系初步研究)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报) 23(1): 67-72
- Chen FD(陈发棣), Jiang JF(蒋甲福), Fang WM(房伟民). 2002. Study on induction of polyploid *Dendranthema nankingense* with colchicines(秋水仙素诱导菊花脑多倍体的研究)[J]. *Acta Agric Shanghai*(上海农业学报), 18(1): 46-50
- Dai SL(戴思兰), Chen JY(陈俊愉). 1996. Artificial interspecific cross among seven species of *Dendranthema* in China(菊属 7 个种的人工种间杂交试验)[J]. *J Beijing Fore Univ*(北京林业大学学报), 18(4): 16-22
- Fei SZ(费水章), Zhou WY(周维燕). 1994. Studies on morphological and cytological variation of chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium*)(切花菊再生株的形态和细胞学变异的研究)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报) 21(2): 193-198
- Li X(李徇). 1978. Observation on cytogenetics of F₁-hybrids between *Brassica napus* and *B. campestris*(甘蓝型油菜与白菜型油菜杂种一代的细胞学研究)[J]. *Acta Genet Sin*(遗传学报), 5(1): 41-43
- Li X(李雪), Chen LM(陈丽梅), Du J(杜捷), et al. 2003. Observations on abnormal meiosis of pollen mother cells in *Lilium davidii* var. *unicolor*(兰州百合小孢子母细胞减数分裂异常现象的观察)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), 23(10): 1796-1799
- Li XL(李辛雷), Chen FD(陈发棣), Cui NX(崔娜欣). 2005. Identification of interspecific hybrids in *Dendranthema*(菊属种间杂种的鉴定)[J]. *J Nanjing Agric Univ*(南京农业大学学报), 28(1): 24-28
- Lu HJ(鲁黄均). 1995. Observation of meiosis of pollen mother cells in three interspecific hybrids of *Gossypium*(三个棉属种间杂种花粉母细胞减数分裂观察)[J]. *Acta Agric Boreali-Sin*(华北农学报), 10(1): 29-33
- Kaul M L H, Murthy T G K. 1985. Mutant genes affecting higher plant meiosis[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 70: 449-466
- Nakata M. 1987. Species of wild chrysanthemum in Japan: cytological and cytogenetical view on its entity[J]. *Acta Phytotax Geobot*, 38: 241-259
- Roxas N J L, Tashiro Y, Miyazaki S, et al. 1995. Meiosis and pollen fertility in Higo chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*)[J]. *J Japan Soc Hort Sci*, 64(1): 161-168
- Stebbins G L. 1971. Chromosomal evolution in hight plant [M]. London: Edward Arnold LTD: 89-90
- Yacobi Y Z, Mellon-Sampayo T, Feldman M. 1992. Genetic induction of bivalent interlocking in common wheat [J]. *Chromosoma*, 87: 165-175
- Zhang SZ(张寿洲), Pan KY(潘开玉), Zhang DM(张大明), et al. 1997. Observations on abnormal meiosis of pollen mother cells in *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*(矮牡丹小孢子母细胞减数分裂异常现象的观察)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 39(5): 397-404