

DOI:10.13332/j.1000-1522.20180381

‘正午’牡丹核型分析及减数分裂的染色体行为观察

钟原 杜明杰 刘羽心 成仿云

(北京林业大学园林学院, 牡丹国际研究院, 国家花卉工程技术研究中心, 北京 100083)

摘要:【目的】芍药属牡丹组革质花盘亚组与肉质花盘亚组间的远缘杂交是现代牡丹育种的重要方向之一。然而, 亚组间杂种普遍高度不育, 很难继续用于杂交育种。‘正午’牡丹是一个观赏性好、适应性强的亚组间杂交品种, 虽然其通常高度不育, 但仍被用作亲本培育出一些优异的杂交后代, 表现出一定的育性。研究其减数分裂的染色体行为, 可为揭示其极低育性的形成机制提供重要的信息。【方法】本研究以‘正午’幼嫩花蕾中的雌蕊为材料, 进行体细胞染色体核型分析; 以花药为材料进行花粉母细胞减数分裂观察。【结果】‘正午’牡丹为二倍体, 核型公式为 $2n = 2x = 10 = 7m + 1sm + 2st(1SAT)$ 。其花粉母细胞可通过正常的减数分裂形成四分体及小孢子, 减数第一次分裂中约有 70% 的花粉母细胞发生染色体行为异常, 包括单价体及多价体、染色体桥、断片、落后染色体、不等分裂等, 其中染色体桥出现频率最高; 减数第二次分裂中, 染色体行为异常率同样高达 70%, 常见的异常类型包括纺锤体定位异常、不同步分裂、染色体桥、断片、落后染色体等, 最后形成二分体、三分体、微核或特小的额外小孢子。【结论】‘正午’减数分裂存在大量异常可能与其高度杂合的核型有关。普遍存在的单价体及多价体引起的不等分裂和染色体桥及断片造成的染色体片段缺失等染色体行为异常可能是导致‘正午’牡丹高度不育的重要原因。同时, 仍有一小部分花粉母细胞能够顺利完成减数分裂, 形成小孢子。其中一部分通过二分体或三分体形成未减数小孢子, 表明其具有用于培育多倍体牡丹的潜力。

关键词: ‘正午’牡丹; 亚组间杂种; 减数分裂; 染色体

中图分类号: S685.11; S722.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2019)10-0068-06

引文格式: 钟原, 杜明杰, 刘羽心, 等. ‘正午’牡丹核型分析及减数分裂的染色体行为观察 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(10):68-73. Zhong Yuan, Du Mingjie, Liu Yuxin, et al. Karyotype analysis and meiotic chromosome behavior observation on *Paeonia × lemoinei* ‘High Noon’ [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(10): 68-73.

Karyotype analysis and meiotic chromosome behavior observation on *Paeonia × lemoinei* ‘High Noon’

Zhong Yuan Du Mingjie Liu Yuxin Cheng Fangyun

(School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Peony International Institute,
National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] The inter-subsectional distant hybridization between subsect. *Delacayanae* and subsect. *Vaginatae* of *Paeonia* sect. *Moutan* is a significant direction in modern tree peony breeding. Nevertheless, the inter-subsectional hybrids are generally sterile, therefore hard to be used as breeding parents subsequently. *Paeonia × lemoinei* ‘High Noon’ is an inter-subsectional cultivar with good ornamental and resistant traits. In spite of its sterility in most cases, ‘High Noon’ was still the parent of a few excellent hybrids, showing some degree of fertility. The research on the meiotic chromosome behavior of ‘High Noon’ could provide important messages to uncover the forming mechanisms of its low fertility. [Method] We employed the pistils from the young flower buds to detect the somatic karyotype, and the

收稿日期: 2018-11-26 修回日期: 2019-05-13

基金项目: 北京林业大学青年教师科学研究中长期项目(2015ZCQ-YL-03), 北京市科技计划项目(Z181100002518001), 北京林业大学建设世界一流学科和特色发展引导专项资金(2019XKJS0324)。

第一作者: 钟原, 博士, 副教授。主要研究方向: 牡丹育种与栽培。Email: zhongyuanbjfu@126.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路35号北京林业大学园林学院。

责任作者: 成仿云, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 牡丹育种与栽培。Email: chengfy8@263.net 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

anthers to observe the meiotic chromosome behaviors during microsporogenesis in this study. [Result] ‘High Noon’ was a diploid, whose karyotype formula was $2n = 2x = 10 = 7m + 1sm + 2st$ (1SAT). The pollen mother cells (PMCs) of ‘High Noon’ could generate tetrads and microspores through regular meiosis. The meiotic abnormalities in the first meiotic division took place in about 70% of PMCs, including univalent, multivalent, chromosome bridge, chromosome segmentation, lagging chromosome, unequal chromosome segregation, etc., among which, the chromosome bridge emerged most frequently. In the second meiotic division, meiotic abnormalities occurred in 70% of PMCs as well, involving abnormal spindle orientation, chromosome segregation asynchronicity, chromosome bridge, chromosome segmentation, lagging chromosome, etc., resulting in the formation of the dyad, triad, micronucleus, and extra microspores. [Conclusion] The vast number of abnormality in meiosis of ‘High Noon’ might attributed to its heterozygous karyotype. The abnormal meiotic chromosome behaviors including the widespread unequal chromosome segregation caused by univalent or multivalent, and the chromosome segment missing due to the chromosome bridge and chromosome segmentation, might be the leading causes for the high sterility of ‘High Noon’. Meanwhile, a fraction of PMCs could accomplish the meiosis process successfully, forming the microspores. Therein some unreduced microspores were produced via dyad or triad formation, indicating its potential for polyploid tree peony breeding.

Key words: *Paeonia* × *lemoinei* ‘High Noon’; inter-subsectional hybrids; meiosis; chromosome

牡丹(*Paeonia* sect. *Moutan*)是我国特产的传统名花,经过 1 600 多年的人工栽培选育,栽培牡丹的性状与野生种相比发生了巨大改变,而种间杂交是导致这种改变的重要原因之一^[1-4]。中国传统观赏牡丹(*P. suffruticosa*)的不断改良,主要得益于牡丹组革质花盘亚组内近缘种之间的杂交^[5],而肉质花盘亚组远缘种滇牡丹(*P. delavayi*)参与的亚组间远缘杂交则实现了牡丹花色等重要性状育种的突破,并逐渐成为牡丹育种的主要发展方向^[6]。亚组间远缘杂交难以获得杂交 F1 代,为数不多的杂种 F1 高度不育,极大地限制了其性状的进一步改良^[7-9]。‘正午’牡丹(*P. × lemoinei* ‘High Noon’)是美国著名育种家 Sunders 于 1952 年育出的一个开黄花的亚组间杂种(*P. delavayi* × *P. suffruticosa*),其观赏性好、适应能力强,曾获美国牡丹芍药协会金奖,并在全世界得到广泛栽培^[7-8]。‘正午’牡丹具有形态比较正常的雌蕊和雄蕊,但其天然授粉结实率极低,仅为 0.005 3% ~ 0.013 0%;其花粉大多形态异常、极难萌发,表现出典型的高度不育性^[10]。然而,‘正午’牡丹在与其他牡丹杂交过程中,不管作为父本还是母本,均能偶尔得到杂交后代^[11-12],而且杂种表现出较好的观赏性状^[11],显示其仍具有一定的育种价值。减数分裂过程中的染色体行为是影响配子形成和育性的关键。‘正午’牡丹的花粉形态、授粉及受精过程、胚囊及胚乳的发育、胚珠的败育等有性生殖环节均有研究^[10],但其减数分裂过程仍不清楚。本研究观察并分析了‘正午’牡丹体细胞核型及花粉母细胞减数分裂过程中的染色体行为,初步揭示了其育性极低的细胞遗

传学机制,为‘正午’及类似亚组间杂种在牡丹杂交育种中的利用提供一定的参考。

1 材料与方法

1.1 核型分析

2017—2018 年从北京林业大学鹫峰牡丹研究基地栽培的‘正午’牡丹成年植株上取直径约 1 cm 花蕾的幼嫩雌蕊,对二氯苯- α 溴奈混合液 4 °C 预处理 8 ~ 12 h,卡诺固定液(无水乙醇:冰醋酸 = 3:1)4 °C 固定 24 h;蒸馏水冲洗数次,转移到 70% 酒精中保存;用 1 mol/L HCl 溶液在 60 °C 的水浴解离 8 ~ 10 min;蒸馏水冲洗后,卡宝品红染色,压片法制片,显微镜下观察并拍照。选取 5 个染色体分散良好且着丝点清晰的细胞标本照片,在制图软件 CAD 中量取每个染色体的长短臂,根据参考文献 [13] 的标准进行核型分析。

1.2 减数分裂观察

春季 4 月底至 5 月初花前采摘‘正午’牡丹花蕾,在无水乙醇:冰醋酸 = 3:1 的固定液中固定,然后放置于 70% 的酒精溶液中在 4 °C 的条件下低温保存。采用压片法制片,从保存液中取出花蕾,用镊子摘取长度为 4 ~ 6 mm 的花药,放置于载玻片中央,滴加一滴卡宝品红染液,用镊子和解剖针剖开花药,将其中的小孢子母细胞挤出,去除杂质,盖上盖玻片并压片,在显微镜下观察并拍照。

2 结果与分析

2.1 ‘正午’牡丹的核型

‘正午’牡丹为二倍体,核型公式为 $2n = 2x = 10 =$

7m + 1sm + 2st(1SAT)(表 1)。10 条染色体按长度排序后, 相邻的一对染色体长度接近, 但臂比值差异均较大(表 1、图 1), 呈现出高度的杂合性, 因此将每条染色体单独进行编号。第 8 号染色体臂比为 1.71, 属于近中部着丝点(sm)染色体^[13], 与其他所有染色体均有明显区别, 第 10 号染色体短臂末端有一个清晰可见的随体(图 1)。

表 1 ‘正午’牡丹核型数据

Tab. 1 Karyotype parameters of *Paeonia × lemoinei* ‘High Noon’

染色体序号 Chromosome No.	相对长度 Relative length/%	臂比 Arm ratio	染色体类型 Chromosome type
1	11.77 ± 0.53	1.40 ± 0.05	m
2	11.48 ± 0.53	1.17 ± 0.09	m
3	10.94 ± 0.52	1.16 ± 0.08	m
4	10.65 ± 0.23	1.52 ± 0.13	m
5	10.25 ± 0.34	1.39 ± 0.10	m
6	10.09 ± 0.24	1.15 ± 0.11	m
7	9.59 ± 0.29	1.23 ± 0.21	m
8	9.37 ± 0.47	1.71 ± 0.24	sm
9	8.27 ± 0.59	4.39 ± 0.37	st
10	7.58 ± 0.42	3.53 ± 0.17	st*

注: *随体染色体, 随体长度未计算在染色体长度内。Note: * represents sat-chromosome, the length of satellite was not included.

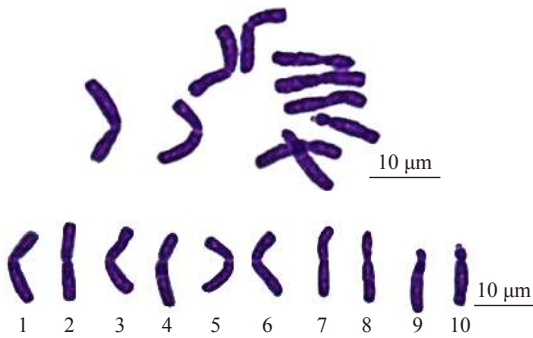


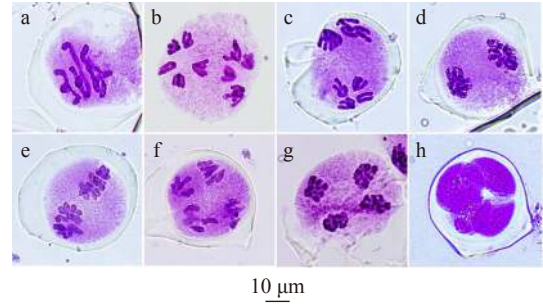
图 1 ‘正午’牡丹中期染色体及核型

Fig. 1 Metaphase chromosomes and karyotype of *Paeonia × lemoinei* ‘High Noon’

2.2 减数分裂过程及染色体行为异常

‘正午’牡丹的花粉母细胞可通过正常的减数分裂形成四分体及小孢子(图 2)。中期 I 可形成 5 个整齐排列的二价体; 后期 I 二价体分离, 各有 5 条染色体移向两极, 在末期 I 不发生胞质分裂; 中期 II 两个子核的染色体分别重新整齐排列于细胞中部, 然后姐妹染色单体发生分离, 进而产生 4 个子核, 并形成四分体。然而, 减数分裂过程中大部分细胞呈现出各种各样的染色体行为异常。

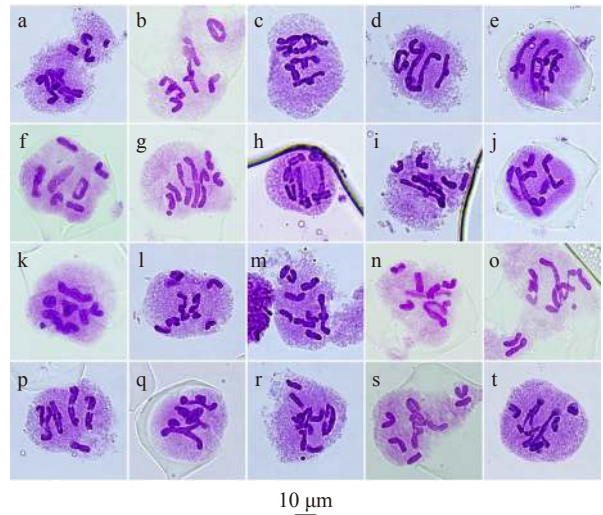
中期 I 除了极少数细胞形成 5 个二价体外, 更多的细胞形成不同数量的单价体及多价体(图 3), 表



a: 中期 I, 5 个整齐排列的棒状二价体; b, c: 后期 I; d: 末期 I; e: 中期 II; f: 后期 II; g: 末期 II; h: 四分体时期。a, metaphase I with 5 rod bivalents orderly arranged; b, c, anaphase I; d, telophase I; e, metaphase II; f, anaphase II; g, telophase II; h, tetrad.

图 2 ‘正午’牡丹花粉母细胞的正常减数分裂过程

Fig. 2 Regular meiosis of pollen mother cells in *Paeonia × lemoinei* ‘High Noon’

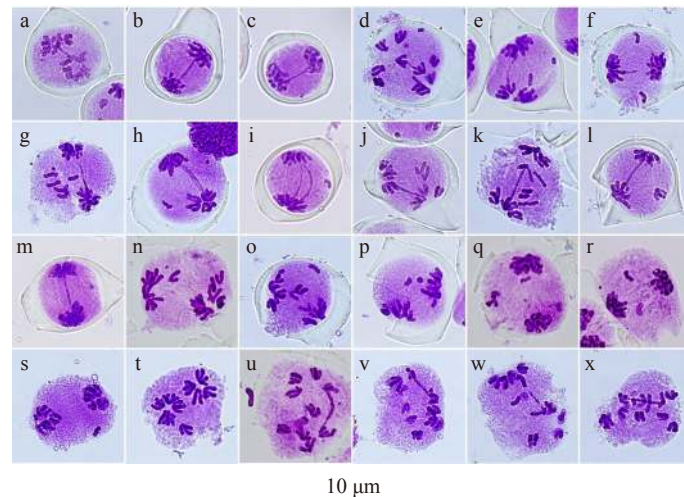


a~e: 4 个二价体 + 2 个单价体(a, e: 4 个棒状二价体 + 2 个单价体, b~d: 3 个棒状二价体 + 1 个环形二价体 + 2 个单价体); f~j: 3 个二价体 + 4 个单价体; k, l: 2 个二价体 + 6 个单价体(k: 棒状二价体 + 环形二价体 + 6 个单价体, l: 2 个棒状二价体 + 6 个单价体); m: 1 个二价体 + 8 个单价体; n: 1 个二价体 + 1 个三价体 + 5 个单价体; o: 2 个二价体 + 1 个三价体 + 3 个单价体; p: 3 个二价体 + 1 个三价体 + 1 个单价体; q: 1 个二价体 + 1 个七价体 + 1 个单价体; r: 1 个二价体 + 1 个五价体 + 3 个单价体 + 1 个断片; s: 1 个五价体 + 5 个单价体; t: 1 个六价体 + 4 个单价体。a-e, 4 bivalents + 2 univalents (a, e, 4 rod bivalents + 2 univalents, b-d, 3 rod bivalents + 1 ring bivalent + 2 univalents); f-j, 3 bivalents + 4 univalents; k-l, 2 bivalents + 6 univalents (k, rod bivalent + ring bivalent + 6 univalents; l, 2 bivalents + 6 univalents); m, 1 bivalent + 8 univalents; n, 1 bivalent + 1 trivalent + 5 univalents; o, 2 bivalents + 1 trivalent + 3 univalents; p, 3 bivalents + 1 trivalent + 1 univalent; q, 1 bivalent + 1 heptavalent + 1 univalent; r, 1 bivalent + 1 quinquevalent + 3 univalents + 1 fragment; s, 1 quinquevalent + 5 univalents; t, 1 hexavalent + 4 univalents.

图 3 减数第一次分裂中期的异常

Fig. 3 Meiotic abnormalities in metaphase I

明其染色体联会及配对过程出现较多的紊乱。后期 I 及末期 I 也表现出大量的染色体异常行为, 包括染色体桥、断片、落后染色体、不等分离等, 有的细胞中多种异常同时存在(图 4)。减数第一次分裂中约有



a~c: 有染色体桥, 无断片; d~g: 有染色体桥及 1~6 个断片; h, i: 染色体双桥及断片; j~l: 染色体桥和落后染色体; m: 末期染色体桥及断片; n~s: 无染色体桥, 有落后染色体及断片; t: 染色体不等分离; u~x: 不等分离、染色体桥、落后染色体及断片同时存在。a~c, chromosome bridge with no fragment; d~g, chromosome bridge with 1~6 fragments; h~i, chromosome double bridge with fragments; j~l, chromosome bridge with lagging chromosome; m, chromosome bridge with fragment in telophase I; n~s, lagging chromosome and fragment with no chromosome bridge; t, unequal segregation of chromosomes; u~x, unequal segregation of chromosomes with chromosome bridge, lagging chromosome and fragment.

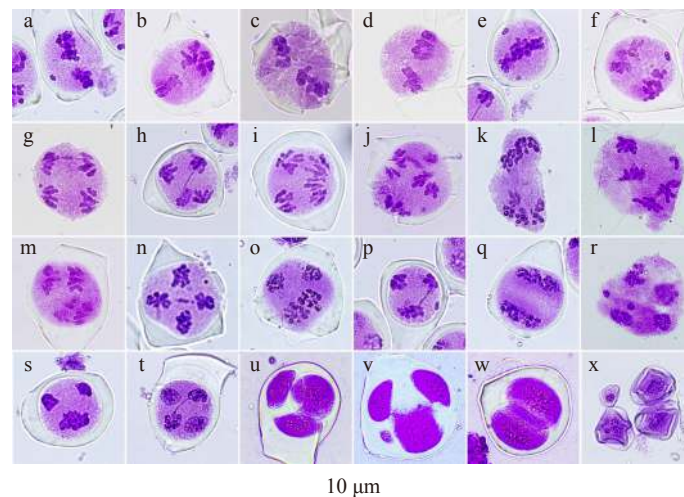
图 4 减数第一次分裂后期到末期的异常

Fig. 4 Meiotic abnormalities in anaphase I and telophase I

70% 的花粉母细胞发生染色体行为异常, 其中染色体桥最为常见。

减数第二次分裂中, 染色体的异常行为依然普遍, 异常率同样高达 70%。中期 II 纺锤体呈现不同

的定位方式, 形成直线纺锤体、垂直纺锤体、三极纺锤体、融合纺锤体、平行纺锤体等多种类型(图 5a~f)。末期 II 除了正常形成 4 个子核外, 还出现 2 个核及 3 个核现象, 进而形成二分体及三分体。此外, 在后



a~f: 中期 II 的不同纺锤体定位(a: 直线纺锤体, b: 垂直纺锤体, c, d: 三极纺锤体, e: 融合纺锤体, f: 平行纺锤体); g~n: 减 II 后期的异常(g: 染色体桥, h: 对角线桥, i, j: 三极纺锤体后期形成的 2 组减数染色体及 1 组未减数染色体, k: 融合纺锤体后期形成的 2 组未减数染色体, l: 4 组染色体及额外染色体, m: 后期 II 的不同步性, 形成 2 组减数染色体及 1 组未减数染色体, n: 后期 II 的对角线桥及染色体断片); o~t: 末期 II 的异常(o, p, s: 2 个减数核和 1 个未减数核, p: 3 个核及染色体桥、断片, q: 2 个未减数核, r: 4 个核及 2 个微核, t: 末期对角线桥); u: 三分体; v: 三分体和微核; w: 二分体; x: 2 个正常小孢子、1 个具微核的小孢子和 1 个特小的小孢子。a~f, aspects of meiotic spindles at metaphase II (a, linear spindle, b, perpendicular spindle, c~d, tripolar spindle, e, fused spindle, f, parallel spindle); g~n, meiotic abnormalities in anaphase II (g, chromosome bridge, h, chromosome diagonal bridge, i~j, 2 groups of reduced chromosomes and 1 group of unreduced chromosomes come from the tripolar spindles, k, 2 groups of unreduced chromosomes come from the fused spindles, l, 4 groups of chromosomes with extra chromosomes, m, 2 groups of reduced chromosomes and 1 group of unreduced chromosomes because of the asynchronized anaphase II, n, chromosome diagonal bridge and fragment in anaphase II); o~t, meiotic abnormalities in telophase II (o, p, s, 2 reduced nuclei and 1 unreduced nucleus, p, 3 nuclei with chromosome bridge and fragment, q, 2 unreduced nuclei, r, 4 nuclei with 2 micronuclei, t, diagonal bridge in telophase II); u, triad; v, triad with micronucleus; w, dyad; x, 2 regular microspores, 1 microspore with micronucleus and 1 extra small microspore.

图 5 减数第二次分裂的异常

Fig. 5 Meiotic abnormalities in the second meiotic division

期 II 及末期 II 中还出现染色体桥、断片及落后染色体(图 5g、h、l、n、p)等异常现象,并最终在一些小孢子中形成微核或出现特小的额外小孢子(图 5x)。

3 结论与讨论

3.1 ‘正午’核型的特点

‘正午’牡丹的核型表现出较高的杂合性(表 1),表明其亲本的染色体组在形态上存在一定差异。‘正午’是牡丹(*P. suffruticosa*)和滇牡丹(*P. delavayi*)远缘杂交的后代,但其父母本的具体品种或居群没有记载。牡丹的核型主要有 $2n=2x=10=8m+2st$ 和 $2n=2x=10=6m+2sm+2st$ 两种,极少数为 $2n=2x=10=8m+2sm$ ^[14-15];而滇牡丹除了 $2n=2x=10=6m+2sm+2st$ 外,还有 $2n=2x=10=7m+1sm+2st$ 、 $2n=2x=10=5m+2sm+3st$ 等杂合的核型^[16],二者的核型在种内均呈现一定的多样性,但两个物种的染色体组均存在较多形态相近的染色体。随体是植物染色体的重要形态特征之一,本研究发现‘正午’第 10 号染色体短臂上存在一个随体。牡丹组植物随体的数量和位置除了与种和品种有关外,还与染色体浓缩程度及制片技术有关,在用于核型分析及染色体识别时存在较高的不稳定性^[15]。因此,由于父母本染色体形态标记的不足,在异源杂种‘正午’中,来自两个亲本物种的染色体组难以依据形态特征进行区分,其精确的核型分析需要未来借助原位杂交等技术进行染色体组的识别^[17]。

3.2 ‘正午’育性极低的染色体行为机制

染色体的异常行为在‘正午’牡丹减数分裂过程中十分普遍。减 I 中期普遍存在的单价体和多价体可能导致相当一部分细胞中的同源染色体不能准确地分配到两极,从而造成染色体的重复或缺失;减 I 和减 II 中染色体桥和断片的大量存在意味着染色体结构变异也十分普遍,染色体片段的缺失也会导致不能形成可育的配子。类似的染色体结构变异在亚组间杂种牡丹‘Argosy’中也普遍存在^[18]。同为亚组间杂种的‘梦幻’为混倍体,体细胞染色体数为 9~15 条不等,其减数分裂中的染色体行为则更为混乱,几乎完全不能完成减数分裂过程,呈现完全不育的状态^[19]。整体而言,亚组间杂种牡丹的减数分裂异常情况较野生种和亚组内杂种牡丹更复杂^[20-23],这可能是导致其育性降低的主要原因。尽管如此,‘正午’仍有一小部分花粉母细胞能够经过正常的减数分裂过程,形成正常的四分体及小孢子,表现出一定的可育性。

3.3 ‘正午’2n 配子发生途径及潜在价值

除了能够形成一定数量的正常减数配子外,本

研究还观察到‘正午’牡丹可以通过二分体及三分体的形成,产生未减数的 2n 配子。二分体的发生可能是中期 II 具有融合纺锤体的细胞继续分裂的结果(图 5e)。三分体的出现可能与三极纺锤体的产生(图 5i、j)及直线纺锤体的不同步分裂(图 5m)有关。其中,融合纺锤体和三极纺锤体形成的 2n 配子在染色体组成上是类似的,为减数第一次分裂复原型(FDR);而直线纺锤体的不同步分裂形成的 2n 配子为减数第二次分裂复原型(SDR)^[24-25]。牡丹组所有种均为二倍体^[26],除‘首案红’是三倍体外,所有检测过染色体数目的品种也均为二倍体^[14-15,27-29]。‘正午’牡丹两种类型 2n 配子的产生途径为多倍体牡丹的培育提供了可能。相较于近缘杂种而言,较远缘物种间的杂种更有可能成为多倍体产生的来源^[30]。因此,亚组间杂种牡丹有望成为牡丹多倍体育种的重要材料。

参 考 文 献

- [1] 李嘉珏,张西方,赵孝庆,等.中国牡丹[M].北京:中国大百科全书出版社,2011.
Li J J, Zhang X F, Zhao X Q, et al. Tree peony of China[M]. Beijing: Encyclopedia of China Publishing House, 2011.
- [2] 王莲英.中国牡丹品种图志[M].北京:中国林业出版社,1997.
Wang L Y. Chinese tree peony[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997.
- [3] 成仿云,李嘉珏.中国牡丹的输出及其在国外的发展 I:栽培牡丹[J].西北师范大学学报(自然科学版),1998,34(1):112-119.
Cheng F Y, Li J J. Exportation of Chinese tree peonies (Mudan) and their development in other countries I: cultivated[J]. Journal of Northwest Normal University (Natural Science), 1998, 34(1): 112-119.
- [4] 成仿云,李嘉珏,于玲.中国牡丹的输出及其在国外的发展 II:野生牡丹[J].西北师范大学学报(自然科学版),1998,34(3):106-111.
Cheng F Y, Li J J, Yu L. Exportation of Chinese tree peonies (Mudan) and their developments in other countries II: wild species[J]. Journal of Northwest Normal University (Natural Science), 1998, 34(3): 106-111.
- [5] Zhou S L, Zou X H, Zhou Z Q, et al. Multiple species of wild tree peonies gave rise to the ‘king of flowers’, *Paeonia suffruticosa* Andrews[J/OL]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2014, 281: 1687 [2018-05-06]. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2014.1687>.
- [6] Cheng F Y. Advances in the breeding of tree peonies and a cultivar system for the cultivar group[J]. International Journal of Plant Breeding, 2007, 1(2): 89-104.
- [7] Page M. The gardener's peony: herbaceous and tree peonies[M]. Cambridge: Timber Press, 2005.
- [8] Wister J C. The peonies[M]. Hopkins: The American Peony Society, 1995.

- [9] 王莲英, 袁涛, 王福, 等. 中国芍药科野生种迁地保护与新品种培育 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2013: 37-38.
- Wang L Y, Yuan T, Wang F, et al. The ex-situ conservation centre of Chinese *Paeniceae* wild species and cultivation of new cultivars [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2013: 37-38.
- [10] 何桂梅, 成仿云. ‘正午’牡丹有性生殖败育的形态学观察 [J]. 园艺学报, 2006, 33(3): 660-663.
- He G M, Cheng F Y. Morphological observation of sexual reproduction abortion in ‘High Noon’ tree peony [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33(3): 660-663.
- [11] Hao Q, Aoki N, Katayama J, et al. Crossability of American tree peony ‘High Noon’ as seed parent with Japanese cultivars to breed superior cultivars [J]. Euphytica, 2013, 191: 35-44.
- [12] 吴静, 成仿云, 张栋. ‘正午’牡丹的杂交利用及部分杂种 AFLP 鉴定 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(8): 1551-1557.
- Wu J, Cheng F Y, Zhang D. Utilizing ‘High Noon’ in the crossing breeding of tree peonies and early identification of some hybrids by AFLP markers [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(8): 1551-1557.
- [13] 李懋学, 陈瑞阳. 关于植物核型分析的标准化问题 [J]. 武汉植物学研究, 1985, 3(4): 297-302.
- Li M X, Chen R Y. A suggestion on the standardization of karyotype analysis in plants [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1985, 3(4): 297-302.
- [14] 侯小改, 郭大龙, 张亚冰, 等. 部分牡丹品种的染色体核型分析 [J]. 河南科技大学学报 (自然科学版), 2012, 33(5): 83-87.
- Hou X G, Guo D L, Zhang Y B, et al. Chromosome karyotype analysis of partial cultivars in tree peony [J]. Journal of Henan University of Science and Technology (Natural Science), 2012, 33(5): 83-87.
- [15] 侯小改, 段春燕, 刘素云, 等. 中国牡丹染色体研究进展 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(2): 307-309.
- Hou X G, Duan C Y, Liu S Y, et al. Advances on chromosome study of Chinese tree peony [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(2): 307-309.
- [16] 龚洵, 顾志建, 武全安. 黄牡丹七个居群的细胞学研究 [J]. 云南植物研究, 1991, 13(4): 402-410.
- Gong X, Gu Z J, Wu Q A. A cytological study of seven populations in *Paeonia delavayi* var. *lutea* [J]. Acta Botanica Yunnanica, 1991, 13(4): 402-410.
- [17] 舒巧利, 陈志, 党江波, 等. 染色体识别技术及其在园艺植物上的应用进展 [J]. 园艺学报, 2017, 44(9): 1772-1786.
- Shu Q L, Chen Z, Dang J B, et al. Progress of chromosome identification technology and application on horticultural plants [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2017, 44(9): 1772-1786.
- [18] Stebbins G L. Cytogenetic studies in *Paeonia* (II): the cytology of the diploid species and hybrids [J]. Genetics, 1938, 23(1): 83-110.
- [19] 何丽霞, 李睿, 张延东. 杨山牡丹×紫牡丹杂交后代“梦幻”的细胞遗传学 [J]. 兰州大学学报 (自然科学版), 2010, 46(4): 70-75.
- He L X, Li R, Zhang Y D. Cytogenetics of the ‘Dream’ hybrid from *Paeonia ostii* × *Paeonia delavayi* [J]. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 2010, 46(4): 70-75.
- [20] 何丽霞. 黄牡丹花粉母细胞减数分裂过程的细胞遗传学观察 [J]. 兰州大学学报, 2004, 40(6): 78-82.
- He L X. The cytogenetic observation on pollen mother cell of *Paeonia lutea* [J]. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 2004, 40(6): 78-82.
- [21] 李子峰, 王佳, 胡永红, 等. ‘凤丹白’牡丹核型分析与减数分裂的细胞遗传学观察 [J]. 园艺学报, 2007, 34(2): 411-416.
- Li Z F, Wang J, Hu Y H, et al. Karyotype analysis and cytology observation on eiosis of *Paeonia ostii* ‘Phoenix White’ [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(2): 411-416.
- [22] 王士泉, 张大明. 四川牡丹和块根芍药第五号染色体异常的减数分裂证据 [J]. 植物分类学报, 2008, 46(2): 155-162.
- Wang S Q, Zhang D M. Meiotic abnormalities of the fifth pair of chromosomes in *Paeonia decomposita* and *P. intermedia* [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2008, 46(2): 155-162.
- [23] 王雁, 李艳华, 彭镇华. 黄牡丹的大小孢子发生及雌雄配子体发育 [J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(5): 62-65.
- Wang Y, Li Y H, Peng Z H. Megasporogenesis, microsporogenesis and development of female and male gametophytes of *Paeonia delavayi* var. *lutea* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2010, 38(5): 62-65.
- [24] 李树贤. 植物染色体与遗传育种 [M]. 北京: 科学出版社, 2008.
- Li S X. Plant chromosome and genetic breeding [M]. Beijing: Science Press, 2008.
- [25] Zhang X, Cao Q, Zhou P, et al. Meiotic chromosome behavior of the male-fertile allotriploid lily cultivar ‘Cocossa’ [J]. Plant Cell Reports, 2017, 36(10): 1641-1653.
- [26] Hong D Y. Peonies of the world: taxonomy and phylogeography [M]. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2010.
- [27] 刘淑敏, 王莲英, 秦魁杰, 等. 牡丹三倍体品种: 首案红 [J]. 北京林学院学报, 1983(4): 62-67.
- Liu S M, Wang L Y, Qin K J, et al. ‘Shou An Hong’, a triploid cultivar of tree peony (*Paeonia suffruticosa*) [J]. Journal of Beijing Forestry College, 1983(4): 62-67.
- [28] 李懋学, 张敦方. 三倍体牡丹的细胞遗传学观察 [J]. 遗传, 1982, 4(5): 19-21.
- Li M X, Zhang X F. Cytogenetic observation of triploid tree peony [J]. Hereditas, 1982, 4(5): 19-21.
- [29] 赵娜. 牡丹远缘杂交后代及亲本形态与核型研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- Zhao N. Study on morphology and chromosome karyotype of distant hybridization progenies and their parents of tree peony [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2014.
- [30] Sang T, Pan J, Zhang D M, et al. Origins of polyploids: an example from peonies (*Paeonia*) and a model for angiosperms [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2004, 82: 561-571.

(责任编辑 冯秀兰
责任编辑 包满珠)