

异源三倍体百合减数分裂染色体行为的研究

封紫 魏迟 贾桂霞

(北京林业大学园林学院, 国家花卉工程技术研究中心)

摘要: 采用细胞遗传学方法,对 Longiflorum × Asiatic 系列异源三倍体百合 ‘Bonsoir’ ($2n = 3x = 36$) 小孢子母细胞减数分裂进行了研究和分析。结果显示,有 64.31% 的花粉具有活力,且有活力的花粉大小范围在 $986.33 \sim 3491.68 \mu\text{m}^2$ 之间,并呈双峰分布。形成败育花粉的主要原因如下:高度不规则的染色体配对、落后染色体、染色体桥、不均等分离、微核等现象。另外,减数分裂中期 II 纺锤体的异常定向导致了末期 II 二分体和三分体的形成,产生未减数的配子,如融合纺锤体和三角纺锤体;但平行纺锤体和垂直纺锤体不参与未减数配子的形成。一些小孢子母细胞在胞质分裂过程中未形成细胞板,导致单分体的形成以及二分体和三分体的增加,提高了未减数配子的频率。通过对小孢子发生过程中各种现象的观察,对异源三倍体百合在育种中的应用进行讨论。

关键词: 百合; 异源三倍体; 小孢子母细胞; 减数分裂; 胞质分裂

中图分类号: S682.2⁺9 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2012)02-0118-07

FENG Zi; WEI Chi; JIA Gui-xia. **Meiotic chromosome behavior in allotriploid cultivar of *Lilium* hybrids.** *Journal of Beijing Forestry University* (2012) 34(2) 118-124 [Ch, 34 ref.] College of Landscape Architecture, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

The meiosis process and pollen vitality of Longiflorum × Asiatic hybrid ‘Bonsoir’ ($2n = 3x = 36$) were studied by cytogenetic methods. The results showed that 64.31% pollen grains were viable, and sizes of the viable pollen grains ranged from 986.33 to $3491.68 \mu\text{m}^2$, with a bimodal frequency distribution. During meiosis, some phenomena resulted in sterile pollen grains, such as the irregular chromosome associations in meiosis prophase, lagging chromosomes, chromosome bridges, unbalanced segregation, micronucleus, etc. Abnormal orientation of metaphase II spindles contributed to production of dyads and triads, which produced unreduced microspores, such as fused spindles and triangle spindles. But parallel and vertical orientation of spindles was not connected with dyad formation. Concerning the cytokinesis, in some pollen mother cells (PMCs), a failure of the reductional wall led to monads, dyads and triads, and finally increased the rate of unreduced pollens. The perspective of this allotriploid in the polyploidy breeding program of *Lilium* was discussed.

Key words *Lilium*; allotriploid; pollen mother cell; meiosis; cytokinesis

百合属 (*Lilium*) 有 80 余种,园艺品种众多,依据亲缘关系,英国皇家园艺协会将百合分为 9 大类:亚洲百合杂种系 (Asiatic hybrids)、星叶百合杂种系 (Martagon hybrids)、白花百合杂种系 (Euro-Caucasian hybrids)、美洲百合杂种系 (American hybrids)、麝香百合杂种系 (Longiflorum lilies)、喇叭形和奥列莲杂种系 (Trumpet and Aurelian hybrids)、东方百合杂种系 (Oriental hybrids)、其他杂种系

(Other hybrids)、原生种 (Species and cultivars of species)^[1]。应用于切花和园林绿化的百合品种主要来自亚洲百合、东方百合和麝香百合这 3 大杂种系^[2]。由于这 3 大杂种系各具不同的优缺点,近年来百合的育种方向之一就是进行杂种系间的杂交,以获得综合性状优良的品种。其中 LA 杂种系列的品种来源于麝香百合与亚洲百合杂交产生的 F1 或 F1 与亚洲百合回交后代选育而成。它集合了麝香

收稿日期: 2011-05-24

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31071819)、‘十一五’国家科技支撑计划项目 (2009BADB8B04)。

第一作者: 封紫, 博士。主要研究方向: 百合遗传育种。电话: 13671282697 Email: lelezifeng@163.com 地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学园林学院。

责任作者: 贾桂霞, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 观赏植物种质资源与遗传育种。电话: 010-62338236 Email: gxjia@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://journal.bjfu.edu.cn>

百合和亚洲百合的优良特性,花色丰富,香气淡雅,抗性较强,备受人们的喜爱。LA系列百合中二倍体是由麝香百合与亚洲百合杂交产生的F₁,其基因组成为LA(即1个麝香百合染色体组和1个亚洲百合染色体组),虽然2个染色体组亲缘关系较远,造成大部分花粉败育,但仍会产生少量具有功能性的2x配子和x配子^[3-4]。另外,Zhou^[3]通过LA系列的二倍体品种和亚洲百合的二倍体杂交获得了非整倍体后代,认为LA可产生功能性的非整倍体配子。在LA系列中,除二倍体外,大多数品种为异源三倍体,是由LA杂种产生的未减数2x配子与二倍体亚洲百合的回交后代所得^[5],其基因组成为ALA^[6]。

通常异源三倍体由于减数分裂期间亲本基因组间不规则的染色体配对导致其败育^[2,7-8],而很少被应用于育种中;然而,已证明有些三倍体杂种能产生非整倍体和整倍体(x、2x和3x)配子,并且在一些物种中已经产生了后代^[9-11]。已有的报道显示,百合ALA三倍体杂种可以产生从近似单倍(x=12+2)到三倍体(3x=36)的配子^[12],并被成功地应用于杂交育种中。Lim等^[12]用三倍体与二倍体和四倍体杂交,分别获得非整倍体或近似二倍体和五倍体的后代。Zhou^[3]用LA异源三倍体与二倍体亚洲百合栽培品种进行杂交,并在正反交后代中,获得了二倍体后代,证明了三倍体产生了均衡的x配子。

ALA基因型的GISH分析显示L染色体组和A染色体组间有一定的基因组间重组^[13],且重组染色体能被传递给后代^[14]。这对基因渗入以及物种的进化具有重要的意义;因此,本实验对LA系列的异源三倍体品种('Bonsair')减数分裂进行研究,并分析花粉活力、大小以及倍性,为异源三倍体在百合育种中的应用奠定细胞学基础。

1 材料与方法

1.1 材料

百合LA系列的'Bonsair',种植于门头沟实验基地温室(温度为20~25℃,自然光照条件)。

1.2 方法

1.2.1 倍性分析

倍性分析采用根尖压片法。取百合生长旺盛期的根尖,放入0.002 mol/L 8-羟基喹啉中预处理4~6 h。然后用卡诺氏液(V(无水乙醇):V(冰乙酸))=3:1于4℃冰箱中固定12 h。用1 mol/L盐酸在60℃条件下解离8~10 min,最后用改良的卡宝品红染色压片。于Leica DM LS2光学显微镜下镜检,寻找

染色清晰、分散而不重叠的分裂中期相拍照。

1.2.2 小孢子母细胞减数分裂

小孢子母细胞减数分裂的观察采用花药压片法。取1~3 cm花蕾,将其花药置于卡诺固定液中固定24 h以上;将花药取出放在滤纸上吸除固定液,转移到载玻片上,加1~2滴卡宝品红染色液,用镊子捣碎花药挤出花粉母细胞,除去残渣,染色1~2 min后,加盖玻片,在Leica DM LS2光学显微镜下进行显微观察摄影。对染色体粘连、落后染色体、染色体桥、不均等分离、二分体、三分体、单分体、微核等现象进行计数统计。

1.2.3 花粉大小和活力

花粉的活力主要是建立在它的染色能力和形状上。滴一滴2%醋酸洋红在新鲜花粉上,呈红色的花粉粒是有活力的,染色较浅的花粉粒部分失去活力,未染色和空瘪的花粉粒属于无活力花粉。由于'Bonsair'百合花粉粒呈椭球形,因此以极轴长(P)和赤道直径(E)的乘积作为花粉大小指标(P·E)。用目镜千分尺测量672粒有活力的花粉,统计数字,进行图表分析。

2 结果与分析

2.1 'Bonsair'的倍性分析

根据根尖染色压片法,确定'Bonsair'百合是三倍体(2n=3x=36),结果见图1。

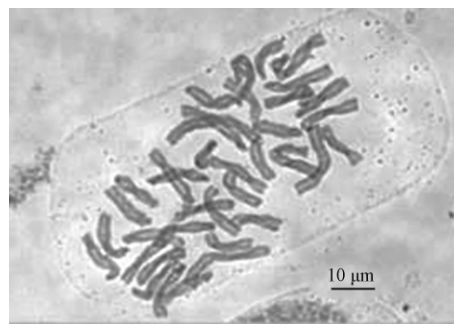


图1 'Bonsair'染色体数(2n=3x=36)

Fig. 1 Number of chromosomes for 'Bonsair' (2n=3x=36)

2.2 减数分裂过程及染色体行为

通过花药压片法,观察得出'Bonsair'百合小孢子母细胞进行2次减数分裂和2次胞质分裂,最终形成四分体,其胞质分裂的方式属于连续型。

2.2.1 减数分裂I染色体的行为

'Bonsair'花粉母细胞由间期进入前期I的细线期时,染色体发生极化形成细丝(图2-1)。在粗线期,染色体收缩变粗,形态明显,但染色体仍然较长,相互缠绕,难以区分(图2-2)。在偶线期,染色体进一步凝集(图2-3)。双线期染色体长度进一步变短,缠绕的配对联合复合体因交叉端化而逐渐

分开,而在非姊妹染色单体之间的某些部位上,可见其相互间有接触点(图2-4)。终变期可清晰地看到小孢子母细胞中染色体的配对情况,出现单价体、二价体和三价体共存的现象(图2-5)。据统计,每个小孢子母细胞中三价体平均数为9.3(范围在7~12),二价体为2.3(0~5),单价体为2.3(0~5)。不同价体的出现将导致染色体分离异常。在中期I,染色体聚集并排列在赤道板周围(图2-6)。在部分小孢子母细胞中出现滞后的染色体。后期I,配对的同源染色体开始彼此分离,由纺锤丝分别拉向细胞的两极(图2-7,8)。在这个阶段,出现了染

色体单桥和双桥的现象,并伴随落后染色体和断片(见表1)。在末期I,染色体没有出现明显的解聚现象,在细胞两极分别形成新的子核,并进行第1次胞质分裂(图2-9~14)。在这一时期仍然存在染色体单桥和双桥,频率分别为15.13%和2.16%。每个细胞包含落后染色体和断片数为1.03。少量的小孢子母细胞的2个子核之间没有形成新壁,而是相互靠近、粘连。有些细胞虽然进行了胞质分裂,但染色体桥并未断裂。另外,有些小孢子母细胞由于不均衡的染色体分离,导致二分体的1个子核内没有染色体。

表1 减数分裂后期I、末期I、后期II和末期II中落后染色体、断片和桥的频率

Tab.1 Frequency of lagging chromosomes, fragments and chromosome bridges in anaphase I, telophase I, anaphase II and telophase II in meiosis

减数分裂时期	观察细胞数	落后染色体和断片	单桥	双桥	每个细胞落后染色体和断片数(范围值)
后期I	138	94	30	7	1.67(0~6)
末期I	185	142	28	4	1.03(0~4)
后期II	194	117	71	3	1.38(0~6)
末期II	206	172	60	1	1.88(0~5)

2.2.2 减数分裂II染色体的行为

中期II,2个子细胞中的染色体都排列到细胞的赤道面上。2个赤道面的排列方式不同,分别代表了垂直纺锤体(图2-17)、平行纺锤体(图2-16)、直线纺锤体(图2-18)、三极纺锤体(八字纺锤体)(图2-15)和融合纺锤体(图2-19)。这5种纺锤体所占的比例分别为50.18%、34.39%、4.33%、7.37%和3.74%(见表2)。在中期II中仍有个别细胞保留第1次减数分裂形成的染色体桥。后期II,姊妹染色单体分开,分别移向细胞的一极,由于中期II染色体出现各种排列方式,故在后期II小孢子母细胞内出现4组、3组或2组染色体。后期II染色体桥的现象比较普遍(图2-20~23),单桥所占的比率为36.60%,双桥的比率为1.55%。有的细胞中2个子细胞均存在染色体桥的现象,甚至有的细胞仍保留第1次减数分裂时的染色体桥。这个时期一些子核并没有向两级分离而是相互靠近、粘连(图2-24)。末期II,在细胞内形成了4个、3个或2个子

核,并进行第2次胞质分裂。这个时期仍然存在染色体桥(图2-25)、落后染色体(图2-26)、不均等分离(图2-28)的现象。有个别细胞子核之间没有形成脏质壁,而是相互靠近,未进行第2次胞质分裂(图2-27)。第2次胞质分裂后,进入四分体时期。减数分裂的产物包括单分体(图2-31)、二分体(图2-29)、三分体和四分体(图2-30),所占比例分别为0.49%、3.25%、10.80%、85.48%(见表2)。这些不同类型的减数分裂产物将形成大小不同的花粉。四分体的类型包括四面体型(图2-32)、四角边型(图2-34)和平行型(图2-33)。在小孢子阶段,观察到大量微核的存在,大约73.36%的小孢子存在微核,每个小孢子中含有微核的数量不同,平均为3.14个(0~7个)(图2-36~39);有些小孢子为无核孢子和微核孢子。此外,还观察到四分体时期的二分体和小孢子时期的染色质穿壁现象,这可能是染色桥滞后表现(图2-35,36)。

表2 减数分裂中期II各种纺锤体和末期II二分体、三分体及四分体的比例

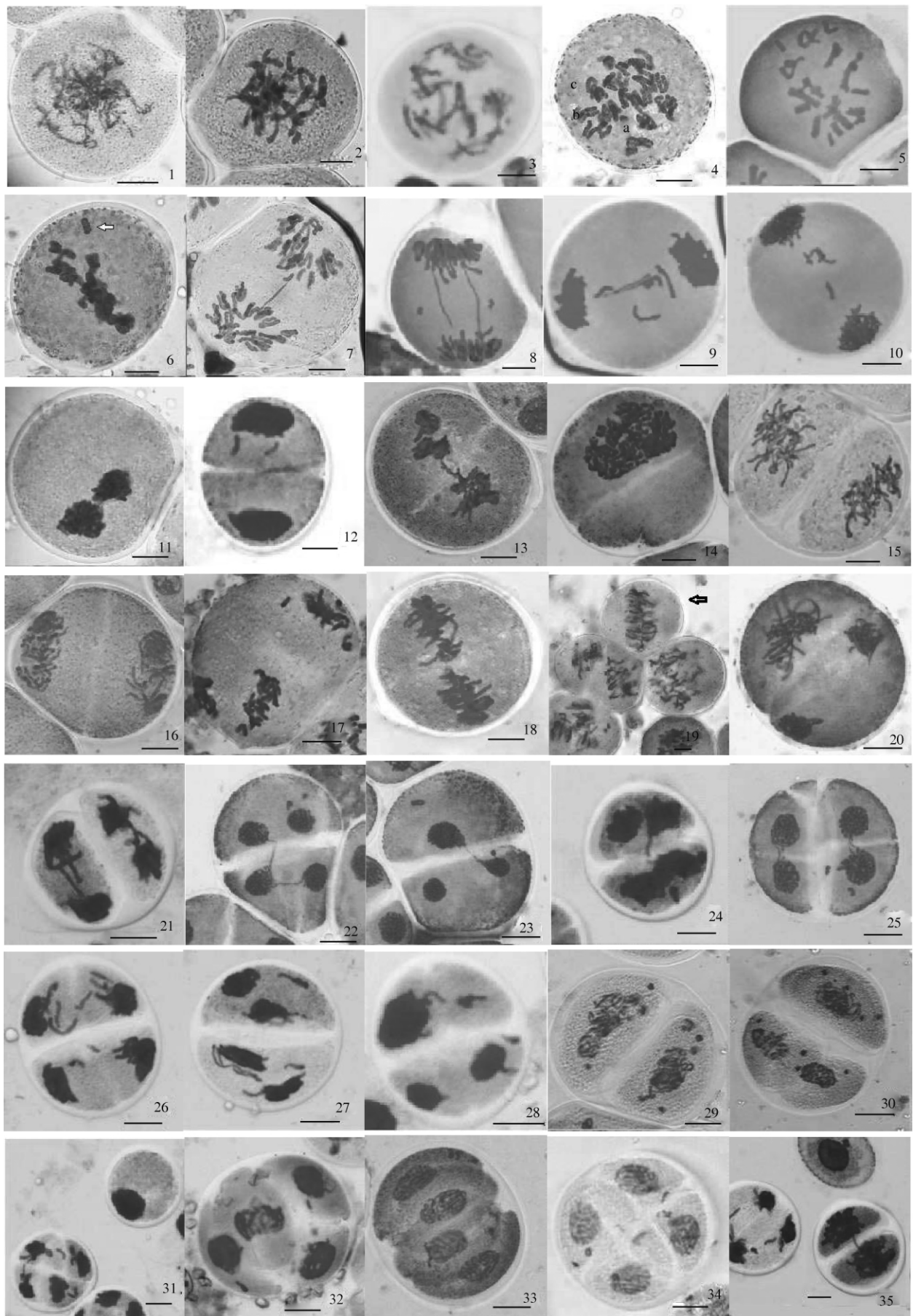
Tab.2 Frequency of different spindles at metaphase II and dyads, triads and tetrads at telophase II in meiosis

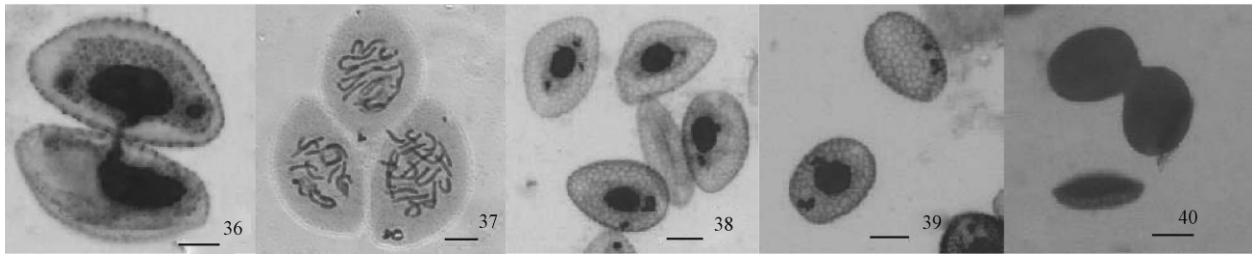
项目	减数分裂中期II纺锤体类型					减数分裂末期II分体类型		
	垂直纺锤体	平行纺锤体	直线纺锤体	三极纺锤体	融合纺锤体	二分体	三分体	四分体
观察数	429	294	37	63	32	28	93	736
比例/%	50.18	34.39	4.33	7.37	3.74	3.25	10.80	85.48

2.3 花粉大小和活力

统计了1043个花粉粒染色情况,结果其中672

个花粉粒被染成红色。根据染色情况,可以得出有活力的花粉粒占总花粉粒的比例为64.43%(见图





1. 细线期; 2. 粗线期; 3. 偶线期; 4. 双线期 (a. 单价体; b. 二价体; c. 三价体); 5. 终变期; 6. 中期 I 落后染色体; 7. 后期 I 染色体单桥; 8. 后期 I 双染色体单桥和断片; 9. 末期 I 双桥和断片; 10. 末期 I 落后染色体; 11. 第一次减数分裂后两子核靠近, 未发生胞质分裂; 12. 第一次胞质分裂后二分体中存在落后染色体; 13. 胞质分裂后仍保留染色体桥; 14. 染色体的不均等分离, 出现不含染色体的子细胞; 15. 三级纺锤体; 16. 平行纺锤体; 17. 垂直纺锤体; 18. 直线纺锤体; 19. 融合纺锤体; 20. 不同步性; 21. 末期 II 两子细胞均具染色体桥; 22. 末期 II 对角线桥; 23. 末期 II 保留第一次减数分裂的染色体桥; 24. 染色体黏连; 25. 第二次胞质分裂后仍保留染色体桥; 26. 末期 II 落后染色体; 27. 末期 II 子核靠近, 未进行胞质分裂 (未形成胼肌质壁); 28. 染色体不均等分离; 29. 具微核的二分体; 30. 三分体和四分体; 31. 单分体; 32. 四面体型的四分体; 33. 平行排列的四分体; 34. 四角边型的四分体; 35. 四分体时期二分体的染色质穿壁; 36. 小孢子时期的染色质穿壁; 37. 不同染色体含量的小孢子; 38. 具微核小孢子和无核小孢子; 39. 仅具微核的小孢子; 40. 连体花粉。标尺为 20 μm

图 2 花粉母细胞减数分裂的细胞学特性

Fig. 2 Cell biological characteristics during the meiosis of pollen mother cells

3) ,可见大多数花粉粒具有活力。除了规则的椭圆形花粉粒外,还发现有少量的连体花粉粒(图 2-40),这是由部分胞质分裂失败造成的。椭圆形花粉粒的大小有着相当大的变化,这也暗示着倍性水平的范围较广。被染色的椭圆形花粉粒的面积范围在 986.33 ~ 3 491.68 μm^2 之间,平均为 2 075.94 μm^2 (图 4)。花粉面积的频率遵循双峰分布,低谷在 2 500 ~ 2 550 μm^2 处。花粉粒面积在 950 ~ 2 550 μm^2 之间的约为 87.44%,面积在 2 550 ~ 3 000 μm^2 之间的仅为 13.37%。另外,还观察到直径超过 3 000 μm^2 的巨大的花粉粒,它们可能具有较高的倍性水平。对不同大小花粉的比例与估算的未减数配子比例 (17.3%) 进行比较,认为面积在 2 550 μm^2 以上的花粉为未减数配子。

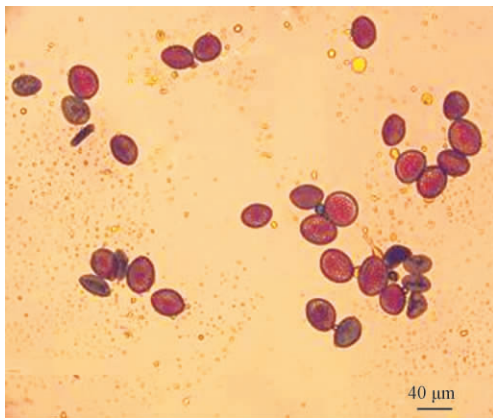


图 3 不同大小的花粉染色情况

Fig. 3 Stained pollen grains of different sizes

3 结论与讨论

由四倍体和二倍体回交产生的异源三倍体偶尔产生均衡的单倍体、二倍体和三倍体配子,同时产生

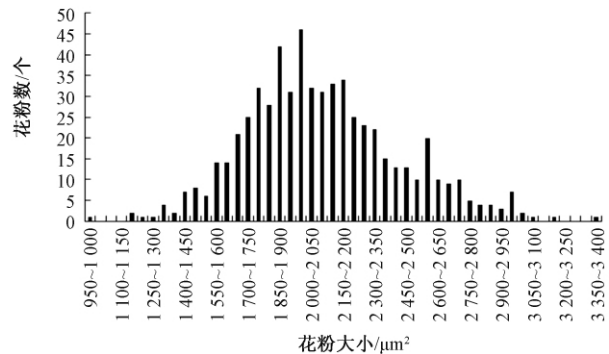


图 4 不同大小具有活力的花粉分布频率

Fig. 4 Frequency distribution of viable pollen with square measure

不均衡的非整倍的配子^[15]。多种配子的存在通常是由于不规则的染色体配对、不均衡的染色体分离以及异常的胞质分裂造成的^[16]。目前已有学者通过实验证明了非整倍体、2x、3x 的花粉是可育的^[3-4, 12, 17-19]。

众所周知,细胞大小是随着 DNA 含量的增加而增加^[20],因此,花粉的倍性水平可以通过分析花粉粒大小的方法进行研究。由于不规则的染色体配对和不均衡的染色体分离,三倍体的减数分裂可能会产生非整倍配子。在异源三倍体的研究中,花粉大小的范围较广,象征着由于不均衡染色体分离而产生的具有各种染色体数的花粉粒存在。‘Bonsoir’减数分裂产生了单倍体、二倍体和非整倍体,甚至高倍性的配子,且大部分花粉具有活力。类似的结果已经在马铃薯 (*Solanum commersonii*) 的三倍体杂种^[21]和杨属 (*Populus*) 的三倍体杂种^[16]中报道过。

未减数配子的形成主要是由于异常的纺锤体方向和缺失的胞质分裂。异常的纺锤体方向可能会引起减数分裂核重组,导致未减数配子的产生。融合

纺锤体和三极纺锤体被分别认为是二分体和三分体形成的原因^[16]。至于平行纺锤体,Ramanna^[22]认为在第2次减数分裂时期平行纺锤体的发生不会导致二分体的形成。本实验根据平行纺锤体和垂直纺锤的比例与二分体和三分体的比例进行比较,得出平行纺锤体和垂直纺锤不参与二分体和三分体的形成。根据Brown等^[23]的研究,中期Ⅱ纺锤体的方向决定四分体模式。平行纺锤体可能会造成四角边型的四分体,垂直纺锤体形成四面体型四分体,直线纺锤体可以产生4个子细胞平行的四分体。

缺失的胞质分裂也可能产生未减数配子^[16 24]。本实验中,胞质分裂在一些小孢子发生过程中是完全或部分缺少的,这导致了单分体的产生及二分体和三分体频率的增加。

异源三倍体的部分花粉是不育的,其主要原因是由不规则的染色体联会和不同频率的异常行为,如不均衡的染色体分离、没有联会的染色体的纵向分裂、染色体桥的形成、落后染色体的出现、微核的存在等^[2 7-8]。‘Bonsoir’小孢子减数分裂过程中也存在这些复杂的现象。

异源三倍体的染色体配对较为复杂,表现出单价体、二价体、三价体甚至是多价体共存的现象。异源三倍体由于基因组的染色体差异,使得在减数分裂期间染色体配对受到限制,从而导致单价体的形成。部分同源染色体联会导致二价体的形成和同源染色体重组^[25]。三价体中染色体联会仅限于同源片段。不规则的染色体配对可以导致不均衡的染色体分离和染色体的消失。

减数分裂中染色体桥和断片可能是臂内倒位造成的^[24]。在减数分裂后期Ⅰ和后期Ⅱ,凭借双着丝粒、染色单体及无着丝粒的断片,臂内环交叉或中间节段交叉产生了染色体桥和断片^[15 26]。在‘Bonsoir’终变期发现了倒位环,认为是形成染色体桥的一个因素。由倒位或易位缺失形成的断片在末期Ⅱ形成微核^[27]。

染色体不均等分离导致四分体时期各分体遗传物质的不平衡和丢失,从而造成部分配子不育及子代染色体数的多样性变化^[28]。减数分裂中,造成染色体分配的不均等的主要原因包括:一个二价体被拉向同一子细胞;染色单体融合;倒位桥的双着丝粒染色体被拉向同一极;单价体随机分配向两极^[29]。异常的染色体分离和落后染色体行为也将导致微核的形成^[30-31]。

另外,实验中还观察到了连体花粉粒,表明小孢子分离时发生了异常。小孢子分离伴随着初生外壁(原外壁)的发生和围绕在小孢子周围的胼胝质壁

的退化。Wang等^[16]认为这类花粉的形成可能是由一些小孢子胼胝质壁退化失败造成的。

由此可以看出,异源三倍体是非常重要的种质资源,可以利用其产生的多种整倍或非整倍可育配子,进行基因渗入育种及倍性育种,将期望的特性引入到栽培品种中^[32-34],提高百合栽培品种的品质,增强其抗性。另外,这类三倍体也已被应用于基因渗入图谱的构建中^[9-10]。

参 考 文 献

- [1] DONALD K. *The international lily register and checklist 2007: Second supplement* [M]. Norwich: The Royal Horticultural Society, 2010: 2-3.
- [2] BARBA-GONZALEZ R, LOKKER A C, LIM K B *et al.* Use of 2n gametes for the production of sexual polyploids from sterile Oriental × Asiatic hybrids of lilies (*Lilium*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics* 2004, 109(6): 1125-1132.
- [3] ZHOU S J. *Intergenomic recombination and introgression breeding in Longiflorum × Asiatic lilies* [D]. Wageningen: Wageningen University 2007.
- [4] NADEEM K, BARBA-GONZALEZ R, RAMANNA M S, *et al.* Relevance of unilateral and bilateral sexual polyploidization in relation to intergenomic recombination and introgression in *Lilium* species hybrids [J]. *Euphytica* 2010, 171: 157-173.
- [5] PROSCEVIČIUS J. Fertility of lilies from group LA (Longiflorum × Asiatic hybrid) [J]. *Sodininkystė ir Daržininkystė* 2004, 23(2): 232-240.
- [6] LIM K B, VAN TUYL J M. LILY: *Lilium* hybrids [G] // ANDERSON N O. *Flower breeding and genetics: Issues, challenges and opportunities for 21 century*. Dordrecht: Springer Verlag 2006: 517-537.
- [7] ASANO Y. Chromosome association and pollen fertility in some interspecific hybrids of *Lilium* [J]. *Euphytica*, 1982, 31: 121-128.
- [8] LIM K B, CHUNG J D, VAN KRONENBURG B C E, *et al.* Introgression of *Lilium rubellum* Baker chromosomes into *L. longiflorum* Thunb.: a genome painting study of the F1 hybrid, BC1 and BC2 progenies [J]. *Chromosome Research* 2000, 8: 119-125.
- [9] KING I P, MORGAN W G, ARMSTEAD I P, *et al.* Introgression mapping in the grasses. I. Introgression of *Festuca pratensis* chromosomes and chromosome segments into *Lolium perenne* [J]. *Heredity*, 1998, 81: 462-467.
- [10] KING I P, MORGAN W G, HARPER J A, *et al.* Introgression mapping in the grasses. II. Meiotic analysis of the *Lolium perenne*/*Festuca pratensis* triploid hybrid [J]. *Heredity*, 1999, 82: 107-112.
- [11] RAMANNA M S, JACOBSEN E. Relevance of sexual polyploidization for crop improvement: A review [J]. *Euphytica*, 2003, 133: 3-18.
- [12] LIM K B, RAMANNA M S, VAN TUYL J M. Evaluation of BC2 progenies derived from 3x-2x and 3x-4x crosses of *Lilium* hybrids: a GISH analysis [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106

- (3): 568–574.
- [13] VAN TUYL J M, BARBA-GONZALEZ R, VAN SILFHOUT A A *et al.* Meiotic polyploidization in five different interspecific *Lilium* hybrids[J]. *Acta Horticulturae* 2005 673: 99–105.
- [14] NADEEM K, ZHOU S J, RAMANNA M S, *et al.* Potential for analytic breeding in allopolyploids: an illustration from Longiflorum × Asiatic hybrid lilies (*Lilium*) [J]. *Euphytica*, 2009, 166: 399–409.
- [15] KAMSTRA S A, DE JONG J H, JACOBSEN E, *et al.* Meiotic behavior of individual chromosomes in allotriploid *Alstroemeria* hybrids[J]. *Heredity* 2004 93: 15–21.
- [16] WANG J, KANG X Y, ZHU Q. Variation in pollen formation and its cytological mechanism in an allotriploid white poplar[J]. *Tree Genetics & Genomes* 2010 6: 281–290.
- [17] EZURA H, KIKUTA I, OOSAWA K. Production of aneuploid melon plants following *in vitro* culture of seeds from a triploid × diploid cross [J]. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 1994 38: 61–63.
- [18] DWEIKAT I M, LYRENE P M. Production and viability of unreduced gametes in triploid interspecific blueberry hybrids [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1988 76: 555–559.
- [19] SANTAMOUR F S. A triploid elm (*Ulmus pumila* × *U. rubra*) and its aneuploid progeny [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1971 98(6): 310–314.
- [20] BRETAGNOLLE F, THOMPSON J D. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants[J]. *New Phytologist*, 1995 129: 1–22.
- [21] CARPUTO D, CARDI T, FRUSCIANTE L *et al.* Male fertility and cytology of triploid hybrids between tetraploid *Solanum commersonii* ($2n = 4x = 48$, 2EBN) and Phureja-Tuberosum haploid hybrids ($2n = 2x = 24$, 2EBN) [J]. *Euphytica*, 1995 83(2): 123–129.
- [22] RAMANNA M S. A re-examination of the mechanism of 2n gamete formation in potato and its implication for breeding [J]. *Euphytica*, 1979 28: 537–561.
- [23] BROWN R C, LEMMON B E. Nuclear cytoplasmic domains, microtubules and organelles in microsporocytes of the slipper orchid *Cypripedium californicum* A. Gray dividing by simultaneous cytokinesis[J]. *Sex Plant Reproduction*, 1996 9: 145–152.
- [24] ERRICO A, MARLA C, CLARA C. Meiotic nuclear restitution mechanisms in a triploid lily[J]. *Caryologia*, 2005 58(4): 367–373.
- [25] ISHIKAWA T, ISHIZAKA H. Chromosome association and giemsa C-banding of meiotic chromosomes in interspecific hybrid of *Alstroemeria ligtu* L. hybrid and *A. pelegrina* L. var. *rosea*, its amphidiploid, and allotriploid between the amphidiploid and the parents[J]. *Breeding Science* 2002 52: 27–33.
- [26] PALMER R G, SUN H, ZHAOM L M. Genetics and cytology of chromosome inversion in soybean germoplasm [J]. *Crop Science*, 2000 40: 683–687.
- [27] 许晓光, 陈龙, 彭建营. 酸枣和赞皇大枣花粉母细胞减数分裂的观察[J]. *园艺学报*, 2009 36(8): 1127–1133.
- [28] SERGIO F D, NICASIO T, CLARA C. Microsporogenesis in a citrus interspecific tetraploid somatic hybrid and its fusion parents [J]. *Heredity*, 1999 83: 373–377.
- [29] 张寿洲, 潘开玉, 张大明, 等. 矮牡丹小孢子母细胞减数分裂异常现象的观察[J]. *植物学报*, 1997 39(5): 397–404.
- [30] KODURU P R K, RAO M K. Cytogenetics of synaptic mutants in higher plants [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1981 59: 197–214.
- [31] BIONE N C P, PAGLIARINI M S, TOLEDO J F F. Meiotic behavior of several Brazilian soybean varieties [J]. *Genetics and Molecular Biology* 2000 23(3): 623–631.
- [32] HUMPHREYS M W, THOMAS H. Improved drought resistance in introgression lines derived from *Lolium multiflorum* × *Festuca arundinacea* hybrids [J]. *Plant Breeding*, 1993 111: 155–161.
- [33] HUMPHREYS M W, THOMAS H M, MORGAN W G, *et al.* Discriminating the ancestral progenitors of hexaploid *Festuca arundinacea* using genomic *in situ* hybridization [J]. *Heredity*, 1995 75: 171–174.
- [34] MORGAN W G, KING L P, KOCH S, *et al.* Introgression of chromosomes of *Festuca arundinacea* var. *glaucescens* into *Lolium multiflorum* revealed by genomic *in situ* hybridisation (GISH) [J]. *Theoretical and Applied Genetics* 2001 103: 696–701.

(责任编辑 董晓燕)