

染色体研究的进展与植物分类学(下)

徐炳声¹ 张芝玉² 陈家宽³ 洪德元¹

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

(2 第二军医大学药学院 上海 200433) (3 武汉大学生命科学学院 武汉 430072)

ADVANCES IN CHROMOSOME STUDIES AND PLANT TAXONOMY

Hsu Pingsheng¹ Zhang Zhiyu² Chen Jiakuan³ Hong Deyuan¹

(1 Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute
of Botany, The Chinese Academy of Sciences Beijing 100093)

(2 College of Pharmacy, Second Military
Medical University Shanghai 200433)

(3 College of Life Science, Wuhan University Wuhan 430072)

关键词 染色体, 植物分类学

Key words Chromosome, Plant taxonomy

2 核型分析

为了试图了解有机体在系统发育的趋势中所涉及的机制, 已进行了大量的染色体组的分析。这已被公认为探讨进化问题的基本方法, 因为它对与遗传有关的材料所发生的变化进行直接检验。然而, 对于由 DNA 组成染色质和染色体的方式的进化意义仍然所知甚少。这主要归因于分类群之间或更多地在分类类群中存在着染色体数目、形态和大小自相矛盾的变异。例如, 棕榈科植物 *Voanioala gerardii* 染色体数目 $2n=596$ 被认为在单子叶植物中是最高的记录, 而其它同科植物通常 $2n=32$ 或 36, 但它们在表型上却无显著的变化^[67]。其它的植物类群, 如百合科中芦荟族(trib. Aloineae), 或鸢尾科的虎皮花亚族(subtrib. Tigridiinae), 种的染色体数目和形态通常恒定不变^[68, 69]。染色体的大小, 可能还有直线顺序(linear sequence)的变化被作为有关分类群共同的基本核型式样的例证而归为同一类。然而, 有些类群在近缘种之间(如虎眼万年青属 *Ornithogalum*^[70]、水仙属 *Nar-*

收稿日: 1995-01-23, 修回日: 1995-09-17。第一作者: 男, 72 岁, 教授。

cissus⁽⁷¹⁾), 或甚至在分类学种内(如美丽番红花 *Crocus speciosus*⁽⁷²⁾), 在染色体的数目、形状和大小方面都表现出异常的多样性。其它许多植物显示可预期的系列性变化, 如全臂融合和横裂(如 *Cymbispatha*⁽⁷³⁾), 重复互换(例如月见草属 *Oenothera*⁽⁷⁴⁾), 或随着染色体组体积增大而发生的核型对称性的逐渐增加(例如毛茛科⁽⁷⁵⁾, 香豌豆属 *Lathyrus*⁽⁷⁶⁾)。

保守的染色体结构变化的形式决非为某些特定的有机体所特有, 而可以出现在很不相同的类群中。例如, 两型性核型(bimodal karyotype)在动植物中都很普遍。在植物中, 它们成为许多具花瓣状花的单子叶植物典型的核型, 特别是龙舌兰属 *Agave* 及其近缘类群⁽⁷⁷⁾。异染色质(衔接重复 DNA 顺序)也倾向于集中在相似核型的同一地方。例如, 由具中间着丝粒和具端着丝粒染色体构成的核型经常显示全臂融合和横裂。这种染色体的特点是异染色质集中在着丝粒的周围和新的短臂上(如 *Cymbispatha*⁽⁷³⁾、兜兰属 *Paphiopedilum*⁽⁷⁸⁾)。可以把这类核型看成是比较原始的, 因为重组引起了断裂和仅在染色体组一有限的部分(即着丝粒)的异染色质的扩增。对某些动物类群的详细研究结果表明, 含异染色质的短臂易于扩增到临界水平, 在那以后发生的染色体重排(可能为臂间倒位)将异染色质排除掉。融合容易在含较少异染色质的染色体之间优先发生, 而横裂与富含异染色质、具中间着丝粒的染色体有关联。有人认为异染色质在某些方面是造成着丝粒区域断裂和复合的媒介^(79, 80)。这些前进的变化(被综合称为核型的定向选择⁽⁸¹⁾)无疑是由于内在的自身调节反应引起的, 而这种反应使染色体组内的最佳结构得以保持。因而, 可以预期有机体总是企图维持原状而不是发生变化。由于上述原因, 把染色体的形态作为一种系统发育的标记, 尤其在属以上水平, 其价值是有限的⁽⁸²⁾。

核型分析中的人为因素也是一个值得注意的问题。在传统的核型分析中, 常常根据染色体的相对长度这一人为标准对它们进行排序和编号而缺乏一致的规则对核型作系统的描述, 其结果造成同一条染色体可以有不同的编号。这种状况大大地阻碍了核型学资料在各领域的广泛运用。例如, 洪德元⁽⁸³⁾在比较中国和日本产的鸭跖草科竹叶子 *Streptolirion volubile* ssp. *volubile* 的核型时, 发现来自中国和日本的材料在核型上非常一致, 但从核型公式看, 中国的 3 个群体和日本的 1 个群体核型明显不同。他指出, 这种差异在一定程度上是人为造成的, 并提醒人们对核型公式的相对价值应予足够重视。Bentzer 等⁽⁸⁴⁾强调在确定臂比时必须谨慎, 因为分析技术不同, 可导致错误的解释(如用描图来和照片作比较, 以及数据是由不同人来测定的等等)。另外, 和染色体数目一样, 种内也可能存在核型的变异, 如禾本科 *Elymus striatulus* 的随体染色体的变异⁽⁸⁵⁾。这再一次强调最后的结论必须来自广泛的取样。

顺便想提一下, Levitzky⁽⁸⁶⁾提出的, 也是目前核型分析中应用最多的核型进化由对称到不对称标准, 只能认为是核型发展的一个主要趋势而决不是放之四海而皆准的普遍规律。许多类群所显示的、可视为共同属性的一系列变化, 如全臂融合(fusion)和分裂(fission)⁽⁷³⁾、重复互换⁽⁷⁴⁾, 或者核型的对称性随着染色体组体积的增加而增加等等^(75, 76), 其结果不尽与 Levitzky 的概念相符。Stebbins⁽⁷⁷⁾也指出, 核型由对称逐渐向不对称发展的趋势决非不可逆转。总之, 在进化研究中, 应尽可能全面地研究和综合其他性状, 把核型分析作为其中的一个方面统一考虑。这样我们就能够确定或者至少推测核型的进化方向⁽⁸⁷⁾。至于物种的命名和分类主要还是根据植物的外部形态及其地理分布格局, 而染色体资料

对必要的分类处理所起的作用常常是辅助性的,而决不是决定性的^[88]。

3 减数分裂的分析

以供实验用杂种的减数分裂分析来比较染色体组曾大大地扩大了进化生物学中染色体研究的视野。这对植物来说尤为真确,因为可以用杂交试验来检测亲缘分类群之间染色体同源性的程度。在植物方面,以 Darlington^[89]和 Stebbins^[77]为先驱,这种研究方法对许多对人类有重大意义的种的起源有了深入的了解(例如小麦^[90]),并阐明了在自然系统中随着染色体组的变化而来的物种形成的机制(如山字草属 *Clarkia*^[91]、月见草属 *Oenothera*^[74])。它还有助于对染色体重组和生殖隔离机制的基本了解,而这些都对物种形成产生影响^[92]。早期这种研究所发现的若干假定的、用于专门目的的系统,后来被证明对染色体组的结构和进化的理解更具普遍重要意义[例如转座因子(transposable element)的发现^[93]]。

应用杂种在减数分裂时染色体配对来估计染色体组的亲和性的一个缺点是,这种方法能受遗传和环境因素的影响^[94,95],或甚至受昆虫或病毒病的影响^[96]。对隐微的结构性重排的检测也取决于含有重排区段的交叉,因而小的重排可能会被遗漏掉。最后,不是由于专一的生殖屏障[不和谐性(incongruence)],就是因为杂种的种子不发育,在染色体上和(或)在表型上看起来相似的种杂交常不能成功。尽管后一种情形能通过胚胎挽救技术来克服^[97],但前一种情况常妨碍对染色体组同源性进行成功的比较。发育期的漫长常使得这种方法在许多植物类群中不能实行(例如在许多鳞茎植物、苏铁和大多数乔木中)。

4 染色体分带

70年代初发展起来的染色体分带技术已在系统学和进化研究中广泛应用。由染色体分带提供的带谱可用来比较亲缘种染色体的结构,并从中获得种间关系的信息。

原先仅在哺乳动物、鸟类和鱼类中应用的 G 带法,80年代初才被用于裸子植物^[98],后来在百合科、鸭跖草科和豆科植物中得到应用^[99]。在我国,有不少学者^[100~105]在若干植物上使用此法也获得成功。目前在系统发育和临床研究中,用特种分子探针来确定基因在染色体上的位置^[107]。G带还被用作评价分支系统学(cladistics)分析的依据。G带还能通过某些限制酶来产生,当识别位置是在异染色质中时这种方法尤为奏效(如 Schubert^[108])。然而,最近的研究结果表明 G 带具有一种结构的和分子的成份,它们能否与哺乳动物染色体中的分子组成相比,现在还不清楚。Greilhuber^[109]认为植物的染色体组成和两栖动物一样,而与哺乳动物、鸟类和鱼类不一样。

Giemsa C 带法虽然只有 20 多年的历史,但已成为使用最多,最成功的分带方法。和 G 带不同,C 带并不具有明显的功能,而且通常不含基因,虽然它们可能含有对染色体行为机制有重要意义的调节成份。它们在动物中只出现在着丝粒上,但在植物中位置多变,而且有时带数很多,在若干类群中曾被用作核的标记(如 White *et al.*^[110]),或在系统发育中作为染色体重构的证据(如在复合互换杂合体中)^[111],或供制基因图用(如在大麦属 *Hordeum*^[112]中)。可以在原位对 C 带中显示的分子顺序与亲缘种的染色体进行克隆、顺序测定和杂交^[113],而杂交是检验种内和近缘分类群之间相似性和差异的较为灵敏的方

法。但鉴于含有C带的随体DNA能通过新重复顺序,比较快速地协调进化(concerted evolution)而形成^[114,115],因此,相似的带型式样并不一定是系统发育上亲缘关系可信赖的指示,而应对每一个材料作独立的分析。

尽管分带式样在经过选择的植物类群中证明是很有用的,但分带方法在植物中不象在动物中那样成功,而且在可以预见到的将来,它的分辨能力和敏感性也未必能达到在动物中所达到的程度^[82]。

5 染色体组的原位杂交

对大多数自然植物群体来说,没有足够的证据可以用来确定染色体组在分子和结构上的关系。比较不同种的克隆顺序的分布和同源性的研究所提供的信息是最丰富的,但要化费大量时间,而且在进行克隆时要有经验。还有,它们只提供一部分染色体组的信息,而这一部分染色体组的形成可能不同于其它部分。英国邱植物园的Jodrell实验室在光学显微镜和杂交试验不管用时,用染色体组的原位杂交(genomic in situ hybridization,简称GISH)作为染色体组分析的一种补充方法。GISH的内容包括分离整个染色体组DNA,用一个通信分子(reporter molecule)作标记,并在显微镜玻片上在特定情况下退火以使染色体的DNA变性^[116,117](见图2)。这种方法有效地将核型分析与DNA-DNA杂交结合在一起。他们用这种方法来检测用传统方法不能继续进行的若干自然分类群染色体组的同

源性。由于GISH比较昂贵,尽量先用传统的染色体组分析法往往是明智的。下面是几个方面的例子,说明GISH能提供传统细胞学所不能提供的、关于染色体组亲缘关系的更多信息。

(1) 用GISH来确定2个自然异源多倍体的起源

过去被包括在*Milium vernale*复合种内的禾本科植物*M. montianum*,具有与众不同的两型性核型,含8个大染色体(L)和14个小染色体(S)。由于在染色体形态上十分相似,Bennett和Thomas^[118]曾认为*M. vernale*具 $2n=8$ 的细胞型是一个祖先二

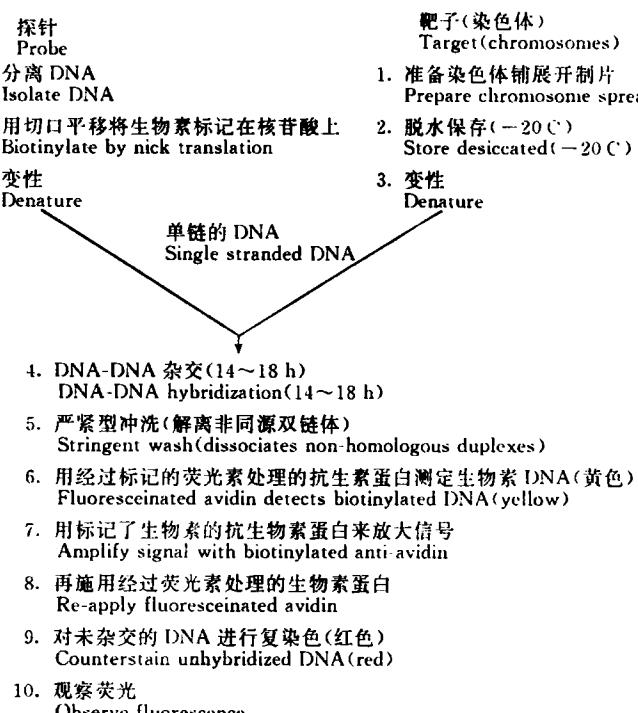


图2 染色体组原位杂交(GISH)技术的规程大纲

(引自 Kenton *et al.*^[82])
Fig. 2 Outline protocol for GISH

倍体种,而 *M. montianum* 的 L 染色体就是从它那里来的。用杂种的染色体行为作为染色体同源性的指示,来分析染色体组亲缘关系的传统方法在这里行不通,因为这两个种之间存在着强大的生殖屏障,所以不可能产生供实验用的杂种。在用 GISH 方法时,来自 *M. verna* 的染色体组 DNA 被优先地与 *M. montianum* 的 8 条 L 染色体杂交。结果证明 *M. montianum* 的 L 染色体组和 *M. verna* 的染色体组具有共同的起源,而 S 染色体肯定是从另一个现在尚不知其名的分类群来的,从而进一步证实 *M. montianum* 是异源多倍体起源。

(2) 用 GISH 来区别相同的核型

能快速和毫不含糊地把具有几乎相同核型的近缘种区分开,在进化生物学中是件很有利的事。许多经典的研究都对此作过尝试,但都失败了,不是由于不可能进行杂交试验,就是因为缺乏染色体标记。

鸭跖草科的 *Gibasis karwinskyana* 和 *G. consobrina* 是一对替代种或小种,分别产于横贯墨西哥火山带的北方和南方地区。它们是二倍体($2n=10$)或同源多倍体($2n=20,30$),除了 C 带式样在某些染色体和基因型上有所不同⁽¹¹⁹⁾以及不同的核仁组成区(NORs)外,其核型极为相似。在不同条件下对来自 *G. karwinskyana* 生物素-DNA 与 Southern 印迹杂交,结果表明这两个种的顺序同源性在 70%~80% 之间。对二倍体和四倍体杂种都应用了 GISH。用生物素-DNA 探针完全能区分开两个亲本的染色体。

在这里,GISH 显示 *G. consobrina* 和 *G. karwinskyana* 之间在顺序同源性上有着 20%~30% 的差异,而这种差异分布在整個核型上,只有小面积高度保守的顺序。大多数具鉴别标记的 DNA 很可能是由中等重复顺序组成的。出现在染色体带上的高度重复顺序用 Southern 印迹杂交或用 GISH 也都可加以鉴别。这两个小种的分子分化与它们被横贯墨西哥的火山带所隔开的地理格局相符。核型上的相似把它们在顺序同源性上全面的差异掩盖了起来,而这种分子水平的差异很可能就是部分同源性染色体(homoeologous chromosome)之间不能配对的原因。几乎可以肯定,分子趋异是由于构成大的植物染色体组主要部分的中等重复顺序缺乏均化(homogenization)的机会所致⁽¹²⁰⁾。

(3) 用 GISH 来检测不能杂交的种之间的同源性

在鸭跖草科 *Gibasis* 属属于同一个组的 5 个种中, *G. karwinskyana*、*G. consobrina* 和 *G. schiedeana* 的染色体明显相似。它们的染色体基数为 $x=5$,含有 2 个具中央着丝粒染色体和 3 个具近端着丝粒染色体。另外 2 个种 *G. pulchella* ($2n=10$) 和 *G. triflora* ($2n=12$) 在核型上异常相似,但 *G. triflora* 多了一对具亚端着丝粒染色体,而 *G. pulchella* 的染色体组是 5 个种中最大的。用来自 *G. karwinskyana* 的全部生物素-DNA 探针作 Southern 印迹杂交,每个通道用 3 μ g 的靶子 DNA (target DNA) 和低严紧型冲洗 (low stringency wash)。在这种情况下,能异花受精和产生子一代的 *G. karwinskyana* 和 *G. consobrina* 之间的分化远不及在高严紧型冲洗后和低浓度靶子 DNA 的情况下得显著。甚至在低严紧型水平上也未发现 *G. pulchella* 和 *G. karwinskyana* 之间存在着同源性。当利用 *G. pulchella* 的生物素-DNA 作为探针来测试所有 5 个种时,只有来自 *G. pulchella* 和 *G. triflora* 的通道得到示踪,这说明 *G. triflora* 与 *G. pulchella* 之间的分子同源性比它与其它 3 个种中的任何一个要高得多,有趣的是, *G. triflora* 和 *G. pulchella* 及 *G. schiedeana* 都产于

Oaxaca 的同一地区内,但海拔高度不同,*G. schiedeana* 海拔最低,*G. pulchella* 海拔最高,而这可能代表古代渐变群(cline)的一些组成部分。

当不能获得供实验用的杂种时,可以使用来自两个不同种的细胞混合剂在同一载玻片上进行 GISH。这样,对探针为 100% 同源的(即来自同一个体植物的)材料起到内部控制的作用。杂交能受精但不能产生能育种子的 *G. consobrina* 和 *G. schiedeana* 的根尖细胞核,当使用来自 *G. consobrina* 的生物素-DNA 作探针时,区别就明显了。就象在 *G. consobrina* 和 *G. karwinskyana* 之间的杂种中那样,可以看到交叉杂交染色质(*cross-hybridized chromatin*)的区域。这些区域在染色体上的位置,或在核分裂间期在核仁周围的位置启示它们与核糖体基因是有联系的。还有一个低水平的、更加普通的交叉杂交,在未用复染色时更为明显。

Gibasis pulchella 和 *G. karwinskyana* 不管是在自然界还是在实验中杂交都不孕,尽管异花授粉后有些花粉管能到达子房。当来自 *G. karwinskyana* 和 *G. pulchella* 的根尖细胞核的混合剂被用作探针和来自 *G. karwinskyana* 的全部生物素-DNA 进行 Southern 印迹杂交,并以低严紧型冲洗时,只有来自 *G. karwinskyana* 的核得到示踪。尽管 *G. pulchella* 和 *G. karwinskyana* 的二倍体具有非常相似的带型式样,但这两个种之间显然完全缺乏杂交同源性(*cross-homology*)。这些间断分布的种在异染色质组织上相似的原因现在还不清楚。

以上这些初步的结果表明,根据杂交潜力和染色体配对(两者都涉及识别过程)的染色体组亲和性的量在 GISH 的成就中得到反映。在 *Gibasis* 属中,分带式样好象并不是种间系统发育关系的一个可靠的标志,尽管它们在 *G. karwinskyana* 中用来鉴别群体时是有用的⁽¹²¹⁾。这符合以下观念,即串联排列的重复顺序的演化比染色体组的其他部分要快速。

参 考 文 献

- 67 Johnson M A T, Kenton A Y, Bennett M D et al. *Voanioala gerardii* has the highest known chromosome number in the monocotyledons. *Genome*, 1989, **32**: 328~333
- 68 Bradham P E. Evolution in a stable chromosome system. In: Bradham P E, Bennett M D eds. *Kew Chromosome Conference I*. London: Allen & Unwin, 1983, 251~260
- 69 Molseed E. The genus *Tigridia* (Iridaceae) of Mexico and Central America. *University of California Publications in Botany*, 1970, **54**: 1~127
- 70 Johnson M A T, Garbari F, Mathew B. In: Phitar D & Greuter W eds. *Botanika Chronika*. Patras, Greece: Publications of the Botanical Institute, University of Patras, 1991, **10**: 827~839
- 71 Bradham P E, Kirton P R. The chromosomes of species and cultivars of *Narcissus* L. (Amaryllidaceae). *Kew Bull*, 1987, **42**: 65~102
- 72 Brighton C A, Mathew B, Rudall P. A detailed study of *Crocus speciosus* and its ally *C. pulchellus* (Iridaceae). *Plant Syst Evol*, 1983, **142**: 187~206
- 73 Jones K, Kenton A, Hunt D R. Contributions to the cytotaxonomy of the Commelinaceae. Chromosome evolution in *Tradescantia* section *Cymbispatha*. *Bot J Linn Soc*, 1981, **83**: 157~188

- 74 Cleland R E. *Oenothera: Cytogenetics and Evolution*. New York: Academic Press, 1972
- 75 Rothfels K, Sexsmith E, Heimbigner M O. Chromosome size and DNA content in *Anemone* and related genera. *Chromosoma*, 1966, **20**: 54~74
- 76 Narayan R K J, Durrant A. DNA distribution in the chromosome of *Lathyrus*. *Genetica*, 1983, **61**: 47~53
- 77 Stebbins G L Jr. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold, 1971
- 78 Karasawa K, Tanaka R. C-banding study on centric fission in chromosome of *Paphiopedilum*. *Cytologia*, 1980, **45**: 97~102
- 79 Hatch F T, Bodnera J, Mazrinas J A et al. Satellite DNA and cytogenetic evolution. *Chromosoma*, 1976, **58**: 155~168
- 80 Redi C A, Garagna S, Mazzini G et al. Pericentromeric heterochromatin and A-T contents during Robertsonian fusion in the house mouse. *Chromosoma*, 1986, **94**: 31~35
- 81 White M J D. Animal Cytology and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1973
- 82 Kenton A, Parokonny A S, Bennett S T et al. Does genome organization influence speciation? A reappraisal of karyotype studies in evolutionary biology. In: Lee D R, Edwards D eds. Evolutionary Patterns and Processes. The Linnean Society of London. London: Academic Press, 1993
- 83 洪德元. 中国和日本产竹叶子(亚种)(鸭跖草科)核型的一致性. 植物分类学报, 1986, **24**(4): 264~267
- 84 Bentzer B, Bothmer R, Engstrand L et al. Some sources of error in the determination of arm ratios of chromosomes. *Bot Not*, 1971, **124**: 65~74
- 85 Heneen W K, Runemark H. Chromosomal polymorphism in isolated populations of *Elymus* (*Agropyron*) in the Aegean. *Bot Not*, 1972, **125**: 419~429
- 86 Levitsky G A. The Karyotype in systematics. *Bull Appl Bot Genet Pl Breed*, 1931, **27**: 220~240
- 87 洪德元. 植物细胞分类学. 北京: 科学出版社, 1990
- 88 Moore D M. The chromosomes and taxonomy. In: Street H E eds. Essays in Plant Taxonomy. London: Academic Press, 1978: 39~56
- 89 Darlington C D. Evolution of Genetic Systems. 2nd Edition. Alva: Oliver & Boyd, 1958
- 90 Dewey D R. The genome system of classification as a guide to intergenomic hybridization within the perennial Triticeae. In: Gustafson J P eds. Gene Manipulation in Plant Improvements. New York: Plenum, 1984: 209~279
- 91 Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution*, 1962, **3**: 257~271
- 92 John B. Meiosis. In: Barlow P W et al. eds. Developmental and Cell Biology Series, no. 22. Cambridge: Cambridge University Press, 1990
- 93 McClintock B. Chromosome organization and gene expression. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology*, 1951, **16**: 13~47
- 94 Evans G M. Genetic control of chromosome pairing in polyploids. In: Bradham P E eds. Kew Chromosome Conference II. London: HMSO, 1988: 253~260
- 95 Kimber G, Alonso L C, Sallee P J. The analysis of meiosis in hybrids. 1. Aneuploid hybrids. *Can J Genet Cytol*, 1981, **23**: 209~219
- 96 Kostoff D. A contribution to the sterility and irregularities in the meiotic process caused by virus diseases. *Genetica*, 1933, **15**: 103~114
- 97 Brink R A, Cooper D C, Auscherman L E. A hybrid between *Hordeum jubatum* and *Secale cereale* reared from an artificially cultivated embryo. *J Hered*, 1944, **35**: 67~75
- 98 Drewry A. G-banded chromosomes in *Pinus resinosa*. *J Hered*, 1982, **73**: 305~306
- 99 Wang H C, Kao K N. G-banding in plant chromosomes. *Genome*, 1988, **30**: 48~51
- 100 陈瑞阳, 安祝平, 宋文芹等. 植物染色体G带的初步研究. 武汉植物学研究, 1986, **4**(2): 111~118
- 101 陈瑞阳, 安祝平, 宋文芹等. 植物染色体高分辨G带技术研究. 植物学报, 1987, **29**(4): 341~346
- 102 朱凤绥, 傅骏华, 李连城. 大麦高分辨染色体显带的初步研究. 作物学报, 1986, **12**(3): 213~216

- 103 张自立,杨晓峰.黑麦染色体G带的探索.植物学报,1986,28(6):595~598
- 104 詹铁生,施立明.玉米根尖细胞染色体G带诱导.植物学报,1987,29(5):465~468
- 105 宋运淳,刘立华,谭晓岚.玉米染色体G带ASG法显带的研究.遗传学报,1987,14(6):424~427
- 106 Chen R Y, An Z P, Song W Q et al. The G-banded karyotype of *Lilium davidii* L. Cathaya, 1992, 4, 9~20
- 107 Bhatt B, McGee J O'D. Chromosomal assignment of genes. In: Polak J M, McGee J O'D eds. *In situ Hybridization. Principles and Practice*. New York: Oxford University Press, 1990. 149~164
- 108 Schubert Z. Restriction endonuclease (Re-)banding of plant chromosomes. *Caryologia*, 1990, 43: 117~130
- 109 Greilhuber J. Why plant chromosomes do not show G bands. *Theor Appl Genet*, 1977, 50: 121~124
- 110 White N S, Bennett S T, Kenton A et al. Characterising plant chromosomes and their 3-D organization using CLSM. *Scanning*, 1991, 13(Suppl. 1): 1/128~1/129
- 111 Kenton A, Davies A, Jones K. Identification of Renner complexes and duplications in permanent hybrids of *Gibasis pulchella*. *Chromosoma*, 1987, 95: 424~434
- 112 Linde Laursen I. Linkage map of the long arm of barley chromosome 3 using C-bands and marker genes. *Heredity*, 1982, 49: 27~35
- 113 Schweizer D, Strehl D, Hagemann S. Plant repetitive DNA elements and chromosome structure. In: Fredge K, Kihlman B A, Bennett M D eds. *Chromosomes Today*, vol. 10. London: Unwin Hyman, 1990. 33~43
- 114 Dover G A, Flavell R B. Molecular co-evolution: DNA divergence and the maintenance of function. *Cell*, 1984, 38: 622~623
- 115 Waye J S, Willard H F. Concerted evolution of alpha-satellite DNA: evidence for species specificity and a general lack of sequence conservation among alploid sequences of higher primates. *Chromosoma*, 1989, 98: 273~279
- 116 Schwarzacher T, Leitch A R, Bennett M D et al. In situ localization of parental genomes in a wide hybrid. *Ann Bot*, 1989, 64: 315~324
- 117 Anamthawat-Jonsson K, Schwarzacher T, Leitch A R et al. Discrimination between closely related Triticeae species using genomic DNA as a probe. *Theor Appl Genet*, 1990, 79: 721~728
- 118 Bennett S T, Thomas S M. Karyological analysis and genome size in *Milium* (Gramineae) with special reference to polyploidy and chromosomal evolution. *Genome*, 1991, 34: 868~878
- 119 Kenton A. Giemsa C-banding in *Gibasis* (Commelinaceae). *Chromosoma*, 1978, 65: 309~324
- 120 Flavell R B, O'Dell M, Hutchinson J. Nucleotide sequence organization in plant chromosomes and evidence for sequence translocation during evolution. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology*, 1981, 45: 501~508
- 121 Kenton A. Heterochromatin accumulation, disposition and diversity in *Gibasis karenskyana* (Commelinaceae). *Chromosoma*, 1991, 100: 467~478

欢迎订阅《植物杂志》

《植物杂志》是中国植物学会主办的植物学专业科普期刊,内容科学详实、深入浅出、图文并茂。主要报道植物学发展动向和最新成果;介绍经济植物、观赏植物新资源和开发利用植物资源的新知识、新技术、新方法;积极宣传倡导保护珍稀植物和生物多样性;为生产、科研和教学服务。读者对象:农、林、园艺及中草药等行业的技术干部,大专院校及中等学校师生,中、小学生生物及自然教师,农村专业户和广大植物学爱好者。

《植物杂志》为双月刊,正文48面,彩色封面。1997年每册定价3.50元,全年21元。国内邮发代号2-815,全国各地邮局均可订阅。如未在邮局订上,编辑部随时可为您办理订阅手续(有订单),地址:10093北京香山南辛村20号。