

七种灯台报春组植物的细胞学研究

申敏^{1,2}, 吴之坤^{1,2}, 乔琴^{1,2}, 张长芹^{1*}

(1. 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 对报春花科 (Primulaceae) 报春花属 (*Primula*) 灯台报春组植物 Section *Proliferae* 的 7 种报春进行了细胞学研究, 其中腾冲灯台报春和川东灯台报春的核型分析为首次报道, 结合已报道的灯台报春组其它植物的细胞学资料进行统计分析, 结果表明灯台报春组植物在染色体基数、染色体形态、着丝点位置及染色体对称性上都具有很高的统一性, 在灯台报春组有核型记录的种类中, 其核型都属于 Stebbins 的 2A 型或 2B 型, 核型差异很小, 染色体基数均为 $x = 11$, 推测其可能与报春花属中具有相同染色体基数的组亲缘关系更近。结合已发表的灯台报春组植物的细胞学资料及它们的形态特征, 对其系统演化关系进行了比较分析, 以期对该组的系统学及演化关系提供一些证据。

关键词: 灯台报春组; 染色体数目; 核型; 系统演化

中图分类号: Q949.773.2; Q942

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2009)02-0127-06

A Cytological Study of Seven Species in Section *Proliferae* of *Primula* (Primulaceae)

SHEN Min^{1,2}, WU Zhi-Kun^{1,2}, QIAO Qin^{1,2}, ZHANG Chang-Qin^{1*}

(1. Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Chromosome number and karyomorphology of seven species from section *Proliferae* of *Primula* (Primulaceae) were investigated. The karyomorphology of two species: *P. chrysochlora* Balf. f. et Ward and *P. mallophylla* Balf. f. were reported for the first time. By analysing the data in the seven species and available data published in this section, the result suggested that most species showed far-reaching conformity in size, shape of the chromosome and the main arrangement of the constrictions. The difference of karyomorphology between species was small, and most species were of median-centromeric and submedian-centromeric, which belonged to Stebbins' 2A or 2B. The basic chromosome number is $x = 11$, which supported that sect. *Proliferae* was close to some sections with same basic chromosome number in *Primula*. To offer cytology proof for systematic evolution in section *Proliferae*, we also combined the published data of cytology and morphological feature in section *Proliferae* for comparative analysis.

Key words: Section *Proliferae*; Chromosome number; Karyotype; Systematic evolution

报春花是世界著名观赏花卉, 因其花色多样、艳丽、观赏价值高而倍受园艺学家青睐, 被誉为“世界三大园艺植物”之一^[1]。灯台报春组 (Section *Proliferae* Pax) 由 Pax 1889 年创建, 约 20 余种, 是报春花属 (*Primula* L.) 中最受园艺学家们喜爱的组之一, 主要分布于东喜马拉雅山及横断山区域, 向外延伸到爪哇、苏门答腊岛、日本及中国台湾。

灯台报春组植物分布相对集中, 外表及生境相似, 且本组中多数种间能产生杂交及基因交流; 有的

种只是根据上世纪早期的标本来命名的种名, 以后再也没有人采到过这个种的标本 (如川东灯台报春 *P. mallophylla* Balfour. f.), 有的种是根据上世纪早期从其分布区采去的种子在英国生长出来的植株形态来描述的; 而根据我们的观察, 从野外采的种种植于另一个环境下时其形态会有一定程度的变异, 这样的种是否是别的种在不同环境下的变型, 是否是一个真实的种, 还值得进一步的探讨。以上各种原因致使本组内种的划分、种间关系及各个种之间的演

收稿日期: 2008-05-22, 修回日期: 2008-12-22。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30571137); 云南省自然科学基金资助项目 (2005C0051M); 林业科技支撑计划资助项目 (2006BAD01A1806)。

作者简介: 申敏 (1982 -), 女, 陕西人, 在读硕士研究生, 主要从事野生花卉资源研究 (E-mail: shenmin@mail.kib.ac.cn)。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: zhangchangqin@mail.kib.ac.cn)。

化路线变得很复杂,至今仍然没得到一致的认可。

自从细胞分类学萌芽以来,由于含有遗传物质的染色体在一定程度上负有保持种间生殖隔离和物种整合性的使命^[2,3],核型的差异被广泛地用作确定植物种间分类差别的依据。染色体作为一种比较性的资料在分类学中起着特殊的作用,在植物属间、种间,甚至种内,染色体常有不同程度的分化,这也为探讨属间和种间的进化关系以及种内的变异格局提供了重要的依据^[4]。

在灯台报春组的细胞学研究方面, Bruun 教授 20 世纪早期曾对本组的 19 个种进行过研究,他指出本组的染色体基数是 $x = 11$, 染色体较大,基本上一致^[5,6]。Shields 在研究报春花属的细胞遗传学时对本组一些种的细胞学进行过研究,并根据细胞学资料初步提出了其进化关系^[7]。Sarkar 研究报春花科的细胞分类学时,曾对本组的 5 个种进行过细胞学研究^[8]。日本的 Nakata 等人在研究从中国引种的植物的核型时,曾对本组 3 个种的核型进行过研究^[9]。朱慧芬等对本组的 6 个种进行了核型方面的研究,通过核型比较,得出了支持把偏花报春 *P. secundiflora* 置于灯台报春组的结论^[10]。Abou-El-Enain 在研究报春花属的染色体变化时对本组的 2 个种进行过核型的研究^[11]。而在本组中的腾冲灯台报春 *P. chrysoclora* Balf. f. et Ward 和川东灯台报春 *P. mallophylla* Balf. f. 至今还没有任何相关细胞学的研究资料,对灯台报春组植物的细胞学也没有系统的研究资料。

我们对灯台报春组 7 种报春进行了细胞学研究,其中腾冲灯台报春和川东灯台报春的核型分析为首次报道,并结合已发表的灯台报春组植物的细胞学资料及它们的形态特征,对其系统演化关系进行比较分析,以期对该组的系统学及演化关系提供一些证据。本研究中,分布于中国的种我们遵循陈封怀与胡启明(1990)的系统^[12],分布于国外的种我们遵循 W. W. Smith 及 H. R. Fletcher (1941) 的系统^[13]。

1 材料和方法

1.1 材料

研究材料采自于重庆大巴山及云南西北部的丽江、中甸、贡山、腾冲等地(表 1),并栽培于中国科学院昆明植物园,凭证标本存放于中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)。

表 1 实验材料、凭证标本及产地

种名 Species	采集地 Locations	海拔 Altitude (m)	凭证标本 Voucher
川东灯台报春 <i>Primula mallophylla</i>	重庆,城口 Chengkou, Chongqing	2350	吴之坤 (Z. K. Wu) 0621
小花灯台报春 <i>P. prenantha</i>	云南,贡山 Gongshan, Yunnan	2850	吴之坤 (Z. K. Wu) 0701
腾冲灯台报春 <i>P. chrysoclora</i>	云南,腾冲 Tenchong, Yunnan	1750	吴之坤 (Z. K. Wu) 0702
泽地灯台报春 <i>P. helodoxa</i>	云南,腾冲 Tengchong, Yunnan	1980	吴之坤 (Z. K. Wu) 0703
芒齿灯台报春 <i>P. melanodonta</i>	云南,福贡 Fugong, Yunnan	2900	吴之坤 (Z. K. Wu) 0732
霞红灯台报春 <i>P. beesiana</i>	云南,丽江 Lijiang, Yunnan	3050	吴之坤 (Z. K. Wu) 0620
茴香灯台报春 <i>P. anisodora</i>	云南,中甸 Zhongdian, Yunnan	3100	吴之坤 (Z. K. Wu) 0631

1.2 方法

取植株长势良好的新生根尖,在室温下用 0.002 mol/L 的 8-羟基喹啉预处理 4 ~ 5 h,卡诺氏 I 固定液(无水乙醇:冰醋酸 = 3:1)冰水中固定 30 min,然后用 1:1 的 45% 冰醋酸与 1 mol/L 的盐酸在 60℃ 下解离 50 ~ 60 s,卡宝品红染色,常规压片后在光学显微镜下观察。

每个种随机选取约 10 ~ 20 个细胞进行染色体计数,对 5 个染色体分散较好的细胞在光学显微镜下照相。间期核和有丝分裂前期染色体的形态划分按 Tanaka 的标准^[14,15],中期染色体核型分析采用李懋学和陈瑞阳的方法^[16],核型分类按 Stebbins 的标准划分^[17],核型对称程度用着丝点端化值(Centromeric terminalization value,简称 TC)来衡量, $TC\% = \text{染色体长臂总长} / \text{染色体总长} \times 100\%$ 。

2 结果与分析

灯台报春组这 7 个种中,染色体间期核形态相似,都由一些染色较深的异染色质颗粒均匀地散布于核间构成;按照 Tanaka 的分类标准,间期核属于复杂染色体中心型(complex chromocenter)(图 1:A)。在有丝分裂前期染色体上,染色较深的异固缩节段与染色较浅的常染色质节段相间排列,其属于中间型(interstitial type)(图 1:B)。体细胞有丝分裂中期的染色体核型见图 1,中期染色体的数目及主要的核型参数见表 2,各个种的核形态特征分述如下。

2.1 小花灯台报春(*P. prenantha* Balf. f. et W. W. Smith)

染色体数目为 $2n = 22$,体细胞中期染色体由 18 条中部着丝点和 4 条亚中部着丝点染色体组成

表 2 灯台报春组 7 个种的核型比较
Table 2 The karyotype data of seven species of *Primula* sect. *Proliferae*

Species	Chromosome number ($2n$)	Karyotype formula	RLR	Arm ratio > 2	type	TC%
<i>P. mallophylla</i>	22	$2n = 2x = 18m + 4sm$	1.53	0.09	2A	57.96
<i>P. prenantha</i>	22	$2n = 2x = 18m(1sat) + 4sm$	1.60	0.18	2A	55.56
<i>P. chrysochlora</i>	22	$2n = 2x = 20m + 2sm$	2.30	0.09	2B	56.42
<i>P. helodoxa</i>	22	$2n = 2x = 18m + 4sm$	1.79	0.18	2A	57.60
<i>P. melanodonta</i>	22	$2n = 2x = 18m + 4sm$	1.47	0.18	2A	57.89
<i>P. beesiana</i>	22	$2n = 2x = 18m + 4sm$	1.87	0.18	2A	57.75
<i>P. anisodora</i>	22	$2n = 2x = 20m + 2sm$	2.18	0.09	2B	55.49

RLR: Relative length ratio (longest/shortest)

(图 1:A, B, C, 1)。一核型公式为 $2n = 22 = 18m(sat) + 4sm$, 有一条染色体上具随体, 染色体大小为 $1.5 \sim 2.4 \mu m$, 18% 的染色体臂比值大于 2, 最长染色体与最短染色体长度比为 1.60, 核型不对称性为 2A 型, $TC\% = 55.56\%$ 。Bruun 曾对 *P. morsheadiana* Ward. (该种在《中国植物志》中被处理为小花灯台报春的亚种) 的核型进行过初步分析, 他描述的 22 条染色体中, 18 条具中部着丝点染色体和 2 条具亚中部着丝点染色体, 另外两条未发现着丝点, 但具有随体^[6]。

2.2 腾冲灯台报春(*P. chrysochlora* Balf. f. et Ward)

染色体数目为 $2n = 22$, 体细胞中期染色体由 20 条中部着丝点和 2 条亚中部着丝点染色体组成(图 1:D, 2)。核型公式为 $2n = 22 = 20m + 2sm$, 染色体大小为 $1.0 \sim 2.3 \mu m$, 9% 的染色体臂比值大于 2, 最长染色体与最短染色体长度比为 2.30, 核型不对称性为 2B 型, $TC\% = 56.42\%$ 。该种的染色体数目及核型均为首次报道。

2.3 川东灯台报春(*P. mallophylla* Balf. f.)

染色体数目为 $2n = 22$, 体细胞中期染色体由 18 条中部着丝点和 4 条亚中部着丝点染色体组成(图 1:E, 3)。核型公式为 $2n = 22 = 18m + 4sm$, 染色体大小为 $1.5 \sim 2.3 \mu m$, 9% 的染色体臂比值大于 2, 最长染色体与最短染色体长度比为 1.53, 核型不对称性为 2A 型, $TC\% = 57.96\%$ 。该种是在模式标本采集后至今才重新发现的种^[18], 其染色体数目及核型均为首次报道。

2.4 茴香灯台报春(*P. anisodora* Balf. f. et Forr.)

染色体数目为 $2n = 22$, 体细胞中期染色体由 20 条中部着丝点和 2 条亚中部着丝点染色体组成(图 1:F, 4)。核型公式为 $2n = 22 = 20m + 2sm$, 染色体大小为 $1.1 \sim 2.4 \mu m$, 9% 的染色体臂比值大于 2, 最长染色体与最短染色体长度比为 2.18, 核型不对称性为 2B 型, $TC\% = 55.49\%$ 。该种的核型仅 Bruun 进行过初步的描述^[6], 他描述的 22 条染色体中, 18

条具中部着丝点染色体, 2 条具亚中部染色体, 另两条没观察到着丝点, 但具随体, 我们的结果与之有些差异。

2.5 芒齿灯台报春(*P. melanodonta* W. W. Smith)

染色体数目为 $2n = 22$, 体细胞中期染色体由 18 条中部着丝点和 4 条亚中部着丝点染色体组成(图 1:G, 5)。核型公式为 $2n = 22 = 18m + 4sm$, 染色体大小为 $1.9 \sim 2.8 \mu m$, 18% 的染色体臂比值大于 2, 最长染色体与最短染色体长度比为 1.47, 核型不对称性为 2A 型, $TC\% = 57.89\%$ 。Bruun 曾对这个种的核型进行过初步的描述, 但他认为他所取的材料更可能是 *P. morsheadiana* Ward.^[6]。根据 Smith^[13] 记载, 这个种在 Bruun 之前只被 Ward 采集过, 从未有过有关这个种的栽培记录, 因此 Bruun 对这个种的核型报道, 我们不太确信。

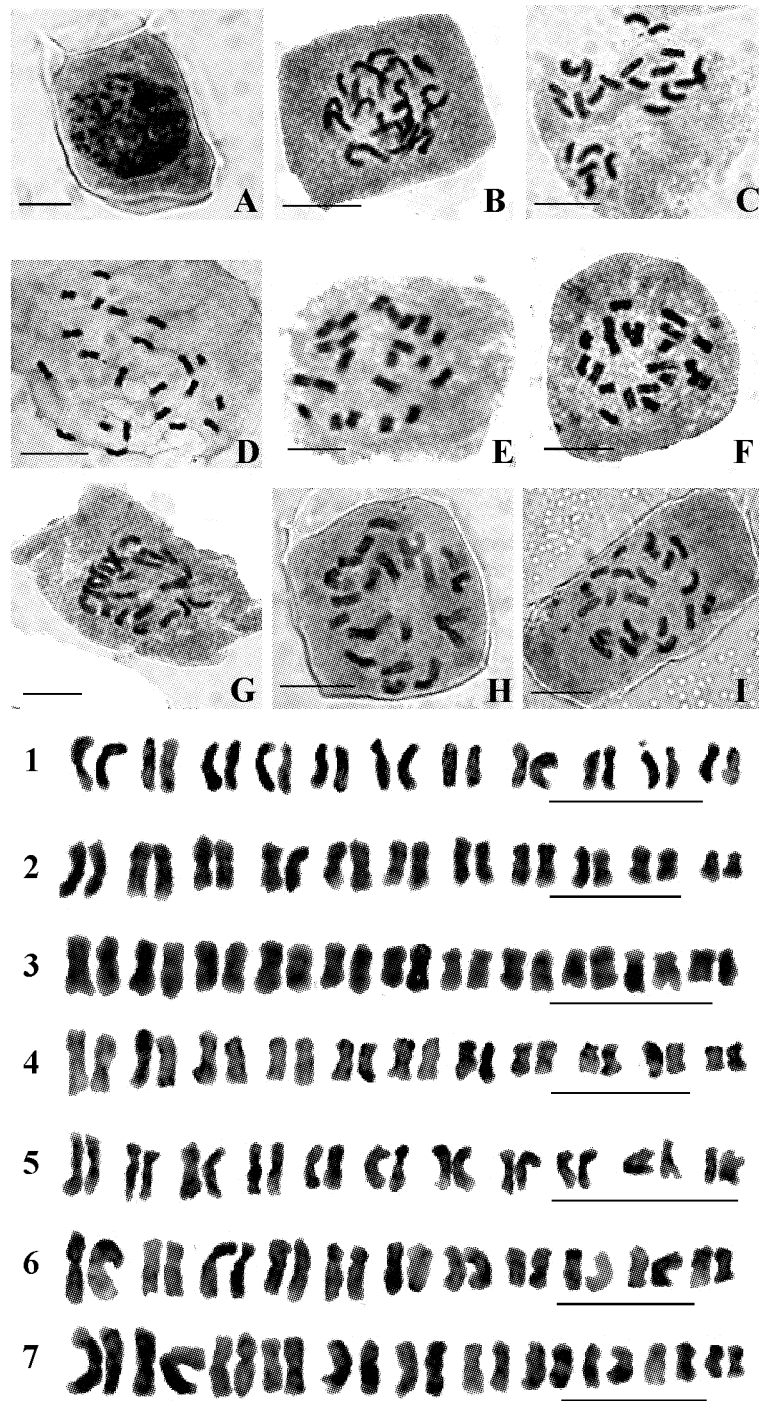
2.6 霞红灯台报春(*P. beesiana* Forr.)

染色体数目为 $2n = 22$, 体细胞中期染色体由 18 条中部着丝点和 4 条亚中部着丝点染色体组成(图 1:H, 6)。核型公式为 $2n = 22 = 18m + 4sm$, 染色体大小为 $1.5 \sim 2.8 \mu m$, 18% 的染色体臂比值大于 2, 最长染色体与最短染色体长度比为 1.87, 核型不对称性为 2A 型, $TC\% = 57.75\%$ 。Bruun、Nakata 及朱慧芬对该种的核型进行过分析^[5,6,9,10], Bruun 对该种核型描述的结果为 18 条具中部着丝点染色体和 2 条具亚中部着丝点染色体, 另外两条未发现着丝点, 但具有随体, 我们的结果与之有些差异, 但是与 Nakata 及朱慧芬报道的结果相同。

2.7 泽地灯台报春(*P. helodoxa* Balf. f.)

染色体数目为 $2n = 22$, 体细胞中期染色体由 18 条中部着丝点和 4 条亚中部着丝点染色体组成(图 1:I, 7)。核型公式为 $2n = 22 = 18m + 4sm$, 染色体大小为 $1.4 \sim 2.5 \mu m$, 18% 的染色体臂比值大于 2, 最长染色体与最短染色体长度比为 1.53, 核型不对称性为 2A 型, $TC\% = 57.6\%$ 。

从以上我们对这 7 个种的细胞学研究来看, 其



A. 小花灯台报春的间期核; B. 小花灯台报春的前期染色体。C~I. 中期染色体: C. 小花灯台报春; D. 腾冲灯台报春; E. 川东灯台报春; F. 茴香灯台报春; G. 芒齿灯台报春; H. 霞红灯台报春; I. 泽地灯台报春。1~7. 核型: 1. 小花灯台报春; 2. 腾冲灯台报春; 3. 川东灯台报春; 4. 茴香灯台报春; 5. 芒齿灯台报春; 6. 霞红灯台报春; 7. 泽地灯台报春。标尺=5 微米
A. Interphase nuclei of *P. prenantha*; B. Prophase chromosome of *P. prenantha*. C~I. Metaphase chromosome: C. *P. prenantha*; D. *P. chrysoclora*; E. *P. mallophylla*; F. *P. anisodora*; G. *P. melanodonta*; H. *P. beesiana*; I. *P. helodoxa*. 1~7. Karyogram: 1. *P. prenantha*; 2. *P. chrysoclora*; 3. *P. mallophylla*; 4. *P. anisodora*; 5. *P. melanodonta*; 6. *P. beesiana*; 7. *P. helodoxa*. Bar = 5 μ m

图1 灯台报春组植物的间期核、前期、中期染色体及其核型图

Fig. 1 The interphase nuclei, prophase chromosome, metaphase chromosome and karyogram of section *Proliferae*

染色体数目与形态都比较一致,染色体大小变化在1.0~2.8 μ m之间,属于小染色体类型,最长染色体与最短染色体的变化为渐变,变幅较小,以致同源染

染色体不易准确配对。这几个种都是二倍体,其 $2n = 22$,染色体基数 $x = 11$,染色体对称程度较高,中部着丝粒染色体占绝对优势,种间染色体核型差异较

小。其中,除腾冲灯台报春和川东灯台报春的染色体数目及核型为首次报道外,其余种类与对这个组的细胞学研究基本一致^[5-10]。

3 讨论

3.1 染色体基数对灯台报春组的系统学意义

到目前为止,本文对已有报道的灯台报春组植物的细胞学资料进行了统计,包括本研究在内,共有 25 个种或变种有细胞学方面的报道(见表 3),占本组已报道种类的 80% 以上。在已报道的细胞学资料中,染色体基数、形态、着丝点位置及染色体对称性上都具有很高的-致性,并且与已报道的其它组的细胞学资料有较为明显的区别。形态学上,灯台报春组植物的叶片、花序及果实等特征在组一级上与报春花属其它任何组都能很好地区分^[13],这种细胞学上的一致性是与形态学上的一致性相对应的。

灯台报春组植物的染色体数目无论是二倍体还是多倍体,都具有恒定的基数为 $x = 11$ 。染色体基数在确定某一类群较高分类阶元的系统位置时具有重要意义^[19]。报春花属植物中,染色体基数有 $x =$

8,9,10,11,12^[1,6,20,21]。染色体基数为 $x = 11$ 的报春花种类占绝大多数,占本属已报道种类的 53.5%^[11]。报春花属起源并分布于喜马拉雅山地区,其染色体基数为 11 的这些种类是该属的共同祖先,染色体基数为 $x = 11$ 是报春花属中原始的基数,其它基数的种都是由其进化而来的^[1,6,20,21]。但上述观点并没有得到分子系统学上的支持,染色体基数为 $x = 9,10$ 的组常与染色体基数为 $x = 11$ 的组构成姐妹群的关系^[22,23],说明报春花属内不同染色体基数的类群可能是多源起源或者平行进化的。不过具有相同染色体基数且分布于同一区域的类群,可能会具有更近的亲缘关系。因此灯台报春组应该与同样具有染色体基数为 $x = 11$ 的分布于东喜马拉雅山及横断山区域的组:如雪山报春组(Sect. *Crystallophlomis* Rupr.)、脆蒴报春组(Sect. *Petiolares* Pax)以及紫晶报春组(Sect. *Amethystina* Balf. f.)等具有更近的亲缘关系。

3.2 染色体核型进化

从表 3 可以看出,虽然灯台报春组 80% 以上的种类都曾有细胞学方面的报道,但由于这些报道处于不同的历史时期,很多都是在 20 世纪早期,所用

表 3 灯台报春组植物染色体数目、核型及地理分布
Table 3 Chromosome number, karyotype data and geographical distribution of Sect. *Proliferae* species

Species	Number(2n)	Karyotype formula	Asymmetry	Reference
<i>P. secundiflora</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm; 2n = 22 = 20m + 2sm$	2B	Zhu <i>et al.</i> , 2001; Nakata <i>et al.</i> , 1997
<i>P. poissonii</i>	22	$2n = 22 = 16m + 6sm$	2B	Zhu <i>et al.</i> , 2001; Nakata <i>et al.</i> , 1997
<i>P. beesiana</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$	2A	Zhu <i>et al.</i> , 2001; The present study; Nakata <i>et al.</i> , 1997
<i>P. bulleyana</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$	2B	Zhu <i>et al.</i> , 2001; Bruun, 1932
<i>P. aurantiaca</i>	22	$2n = 22 = 16(1sat) + 6sm$	2A	Zhu <i>et al.</i> , 2001
<i>P. pulverulenta</i>	22	$2n = 22 = 19m + 2sm + 1st$	2B	Zhu <i>et al.</i> , 2001; Sarkar, 1988; Bruun, 1932
<i>P. japonica</i>	44	$2n = 44 = 20m + 24sm; 2n = 44 = 40m + 4T$		Sarkar, 1988; Bruun, 1932
<i>P. khasiana</i>	44	$2n = 44 = 32m + 12sm$		Sarkar, 1988
<i>P. prolifera</i>	22	$2n = 22 = 20m + 2sm; 2n = 22 = 18m + 4sm$		Sarkar, 1988; Shields, 1979
<i>P. burmanica</i>	22, 44	$2n = 22 = 18m + 4sm$		Bruun, 1932; Abou-El-Enain, 2006
<i>P. prenantha</i>	22	$2n = 2x = 18m(1sat) + 4sm$	2A	Abou-El-Enain, 2006; The present study
<i>P. morsheadiana</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$		Bruun, 1932
<i>P. serratifolia</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$		Bruun, 1932
<i>P. chungensis</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$		Shields, 1979
<i>P. cockburniana</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$		Shields, 1979
<i>P. miyabeana</i>	22			Bruun, 1932
<i>P. ianthina</i>	22			Bruun, 1932
<i>P. imperialis</i>	22			Bruun, 1932
<i>P. helodoxa</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$	2A	Bruun, 1932; The present study
<i>P. smithiana</i>	22			Bruun, 1932
<i>P. anisodora</i>	22	$2n = 22 = 18m + 2sm + 2T; 2n = 22 = 20m + 2sm$	2B	Bruun, 1932; The present study
<i>P. wilsonii</i>	22	$2n = 22 = 16m + 2sm + 4st$		Bruun, 1932
<i>P. mallophylla</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$	2A	The present study
<i>P. chrysoclora</i>	22	$2n = 22 = 20m + 2sm$	2B	The present study
<i>P. melanodonta</i>	22	$2n = 22 = 18m + 4sm$	2A	The present study

的比较方法也不完全一致,因此其结果无法在核型上进行比较。这里我们用所研究的7个种及近年所报道的,并且用同样的分析方法得到该组中其他种类的核型来进行比较,并结合形态学探讨灯台报春组内的进化关系。

在有核型记录的灯台报春组种类中,其核型都属于 Stebbins 的 2A 型或 2B 型,其核型差异很小,说明他们在染色体上的分化很小,分化的时间不是很长。这些种都生长于云南西北部及四川西部山区,地理隔离不是太远,而且有些种就生长于同一居群,如 *P. beesiana* 与 *P. bulleyana* 及 *P. poissonii*, *P. secundiflora* 与 *P. poissonii*, 以及 *P. anisodora* 与 *P. poissonii* 等。这表明灯台报春组还处于分化的初始阶段,这与其各个类群里的种在形态上的相似性是一致的。

核型的不对称性在植物进化中具有重要意义,常与形态的特化相联系,高等植物核型演化的一般规律是非对称性的增加^[17]。按照上述观点,灯台报春组植物的核型演化趋势应该由 2A 演化为 2B。由于该组染色体核型和形态上的一致性,在该组各个类群中,花部不被粉、花冠变小成漏斗状以及植株矮小化等这些性状是相对进化的性状,这与 Richards 所认为的报春花属的演化趋势是一致的^[1,21]。

致谢:在实验操作中黄媛博士给予有益的指导,论文整理及写作过程中承蒙孙宝玲博士的热心帮助,在此一并感谢。

参考文献:

- [1] Richards A J. *Primula* [M]. Portland, OR, USA: Timber Press, 1993.
- [2] 徐炳声,张芝玉,陈家宽,洪德元. 染色体研究的进展与植物分类学[J]. 武汉植物学研究,1996,14(2): 177-187.
- [3] 徐炳声,张芝玉,陈家宽,洪德元. 染色体研究的进展与植物分类学[J]. 武汉植物学研究,1996,14(3): 261-268.
- [4] 洪德元,马黎明. 蓝钟花属的系统学研究[J]. 植物分类学报,1991,27(1): 25-51.
- [5] Brunn H G. The cytology of the genus *Primula* [J]. *Sven Bot Tid-skr*, 1930, 24: 468-475.
- [6] Brunn H G. Cytological studies in *Primula* with special reference to the relation between the karyology and taxonomy of the genus [J]. *Symb Bot Upsaliensis*, 1932: 1-239.
- [7] Shields C M. The cytogenetics of *Primula* L [D]. Liverpool: University of Liverpool, 1979.
- [8] Sarkar A K. Primulaceae-its evolution and assessment in status as judged through cytotaxonomy [J]. *Feddes Repertorium*, 1988, 99: 113-132.
- [9] Nakata M, Wu Q N, Kurokawa S. Cytological studies on Chinese plants introduced from Yunnan Province. I. Karyomorphology of some species of *Primula* and *Androsace* (Primulaceae) [J]. *Bull Bot Gard Toyama*, 1997, 2: 1-15.
- [10] 朱慧芬,张长芹,顾志建,龚洵. 九种报春花属植物的核形态学研究[J]. 云南植物研究,2001,23(4): 466-472.
- [11] Abou-El-Enain M M. Chromosomal variability in the genus *Primula* (Primulaceae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2006, 150(2): 211-219.
- [12] 陈封怀,胡启明. 中国植物志:第59卷,第2分册[M]. 北京:科学出版社,1990: 1-277.
- [13] Smith W W, Fletcher H R, Forrest G. The genus *Primula* [M]. Vaduz Liechtenstein: Hardcover Published, 1977.
- [14] Tanaka R. Types of resting nuclei in Orchidaceae [J]. *Bot Mag Tokyo*, 1971, 84: 118-122.
- [15] Tanaka R. Recent Karyotype Studies [M] // Ogawa K. Plant Cytology. Tokyo: Asakura Shoten, 1977: 293-326.
- [16] 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.
- [17] Stebbins G L. Chromosomal Evolution in Higher Plants [M]. London: Edward Arnold, 1971: 87-90.
- [18] Balfour F. New species of *Primula* [J]. *Notes of Royal Botanic Garden, Edinburgh*, 1916, 9: 181.
- [19] Raven P H. The bases of angiosperm phylogeny: Cytology [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1975, 62: 724-764.
- [20] Sakaya S R, Joshi K K. Karyomorphological studies in some *Primula* species of Nepal Himalaya [J]. *Cytologia*, 1990, 55: 571-579.
- [21] Richards A J. *Primula* [M]. 2nd ed. Portland, Oregon: Timber Press, 2002.
- [22] Conti E, Suring E, Boyd D. Phylogenetic relationships and character evolution in *Primula* L.: the usefulness of ITS sequence data [J]. *Plant Biosyst*, 2000, 134(3): 385-392.
- [23] Mast A R, Kelso S, Richards J, Lang J, Feller M S, Conti E. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA [J]. *Int J Plant Sci*, 2001, 162(6): 1381-1400.