

矮牡丹小孢子母细胞减数分裂异常现象的观察*

张寿洲 潘开玉 张大明 洪德元

(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)

摘要 矮牡丹(*Paenonia suffruticosa* subsp. *spontanea*)(永济居群)存在多种结构杂合现象, 减数分裂存在一些异常: 如单价体、异形二价体、互锁四价体、六价体、后期 I 倒位桥、落后单价体、不均等分离、后期 II 桥和微核等。统计了这些异常现象出现的频率, 并对其形成的机制和对正常小孢子形成的影响进行了讨论。从细胞学水平上探讨了矮牡丹可能的濒危机制。同时结合前人的研究, 对芍药属内 3 个组的结构杂合程度进行了比较。

关键词 矮牡丹, 小孢子母细胞, 减数分裂, 异常现象

OBSERVATIONS ON ABNORMAL MEIOSIS OF POLLEN MOTHER CELLS IN *PAEONIA* *SUFFRUTICOSA* SUBSP. *SPONTANEA*

Zhang Shou-zhou, Pan Kai-yu, Zhang Da-ming and Hong De-yuan

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

Abstract *Paenonia suffruticosa* subsp. *spontanea* presents a variety of structural heterozygosity. Some abnormalities in meiosis of pollen mother cell (PMC) were observed in one variety of the natural population from Yongji County, Shanxi Province. Abnormalities observed are as follows: (1) Univalents. They were caused by failure in pairing, asynapsis and precocious cancellation of terminal chiasma. Oriented univalent pair was distributed at two poles normally in A I, while non-oriented univalent pair only at one pole. Another factor leading to univalents was that chromosomes were paired but without substantial exchange. The number and ratio of three kinds of chromosomes and their univalents were analysed and the result disagreed with that of Haga and Ogata. (2) Heteromorphic bivalents. A few cells were observed with unequal E bivalents. Segements of the short arm of one E chromosome might be deleted or else be involved in translocation. (3) Bivalent interlocking. A few cells were found with two or three bivalents interlocked, which might cause translocation. (4) A I and A II bridges. There were three kinds of bridges in A I and A II; they were one single chromatid bridge, two single chromatid bridges and double bridge. The ratio of these three kinds of bridges was 11.8%, 1.5% and 0.19% respectively. Bridges at A II occurred as continuity of those of A I owing to simultaneous development of microspores. Some bridges without fragments are also discussed. (5) There were 1.69% A I cells with abnormal disjunction of bivalents, which were caused by nondisjunct bivalents pulled to one pole and non-oriented univalent pair moving to one pole. (6) A few cells were found with lagged univalents and micronucli at A I, A II and T II, some fragments could be observed at A I and M II. The relationship between abnormalities in

收稿日期: 1995-12-19 接受日期: 1996-06-18

* 国家自然科学基金重大项目(No. 39391500)和中国科学院分类区系特别支持费资助项目。

meiosis of PMC and somatic karyotype and pollen sterility are discussed. It is concluded that aborted pollen grains and ovules, space limitation in carpellum and low germination rate of seeds in natural populations are the main causes leading to endangered status of this species—*P. suffruticosa* subsp. *spontanea*, the heterozygosity degree of Sect. Mudan is lower than that of the other two sections.

Key words *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*, Pollen mother cell, Meiosis, Abnormality

芍药属(*Paeonia*)一些种小孢子母细胞减数分裂高度不规则,有诸如单价体、多价体、染色体互锁、异形二价体、不均等分离和后期 I (A I)倒位桥等异常现象^[1-16]。这些现象揭示出所研究类群存在大量的结构杂合性,这种杂合性在芍药属 3 个组中均有分布,而且彼此在交叉位置及杂合程度上有差异,即与形态有一定相关性^[6]。目前为止,该属减数分裂观察多集中在北美芍药组(Sect. *Onaepia*)和芍药组(Sect. *Paeonia*),而牡丹组(Sect. *Mudan*)仅 Sax^[1,4]、Dark^[3]和 Stebbins^[5]对栽培牡丹(*Paeonia suffruticosa*)和引种于北美的滇牡丹(*P. delavayi*)进行过研究,野生居群则未涉及。该组为我国特有类群,由于人为采挖丹皮和某种遗传及生理的原因,该组内各个种分布区逐渐缩小。《中国植物红皮书》^[17]指出该类群处于绝灭边缘,而其濒危的机制究竟是什么?基于这种想法,我们选择矮牡丹作实验材料进行系统研究,本文即是从小孢子母细胞减数分裂观察来探讨该种的濒危机制。

1 材料和方法

矮牡丹(*Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*)分布于陕西的铜川和延安、山西的永济和稷山等地,以前学者曾对其染色体核型进行研究,证明矮牡丹和该组其它类群以及与芍药组大多数类群核型高度一致,均由 3 对中部着丝粒染色体、1 对近中部和一对近端着丝粒染色体组成^[18,19]①。为讨论方便,文中将这 3 类染色体按 Stebbins^[5]分别以 M、D、E 表示。

用于减数分裂观察的花芽采自山西永济县城关镇水峪口村海拔 1 200 m 的山坡杂木林下,花芽用 Carnoy 固定液(无水乙醇:冰醋酸 = 3:1)固定 6 d 后,于 70% 酒精中 4 ℃ 保存,压片法制片,卡宝品红染色,液氮揭盖片,加拿大树胶封片,Leitz Orthoplan 显微镜照相,相片放大倍数为 800 倍。

减数分裂异常现象统计是在 ×40 物镜下对视野中出现的每一个可分辨的细胞进行观察,统计中期 I (M I)时单价体的类型、数目、环状二价体和棒状二价体出现的频率;后期 I (A I)两极的正常分离与异常分离频率、倒位桥的类型、断片数目、落后单价体;后期 II (A II)和末期 II (T II)统计出现的桥和微核等异常现象。

2 观察和分析

矮牡丹小孢子母细胞减数分裂不规则,存在单价体、染色体互锁、异型二价体、不均等分离、A I 倒位桥和断片、A II 桥和微核等异常现象。

2.1 单价体

小孢子母细胞减数分裂前期 I 的双线期、终变期以及 M I 常出现成对(一对、二对或三对)单价体,这些单价体在 M I 排列于赤道板两侧(定向单价体对, oriented pair of univa-

① 裴颜龙. 牡丹复合体的研究(博士论文). 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, 1993.

lents)或一侧(不定向单价体对, non-oriented pair of univalents),前者在 A I 规则移向两极,后者则很可能随机分配或在 A I 时落后于其它二价体而在 T I、T II 形成微核。这类单价体形成源于 3 方面因素:(1)不联会(asynapsis),同源染色体没有发生联会(图版 I, 2);(2)同源染色体只是空间上接近,但并无实质性交换,这种空间上的接近(即配对但无交叉)在偶线期后即分离,但如图版 I 图 3 和图版 II 图 4 所示这种“联会”方式一直到中期 I 和末期 I 尚未分离,则可能二者之间有某种异常结合或粘连,可能也与着丝粒区未启动有关;(3)双价体提早分离(图版 I, 10)。从细胞学上,不联会以及配对但不交叉的“联会”所形成的单价体形态为体细胞染色体(图版 I, 2、3),而早分离的形态为半个二价体(图版 I, 4),前者在 A I 常随机移动,而后者则多定向分离。其中双价体提早分离是形成单价体的主要因素^[15]。

在所统计的 566 个 M I 细胞中,有 308 个细胞具单价体,占所统计 M I 细胞的 54.42%,这一数值明显高于 Sax^[1]、Stebbins^[5]、Haga 和 Ogata^[7]及李懋学^[15]的统计。三种不同类型着丝粒的单价体所占的比例如表 1,其中 D 型频率最高,M 次之,E 型最少,而上述学者则认为 M 最高,D、E 次之。对这一问题 Haga 和 Ogata^[7]做过详细研究,认为各类着丝粒染色体作为单价体出现频率应相等,故 M:D:E 应为 3:1:1,但 Stebbins^[5]和李懋学^[15]的统计以及我们的结果均与之不符。

在具单价体的 308 个中期 I 分裂相中,具 1 对、2 对、3 对单价体的细胞数目分别为 258、46 和 4,其中具 1 对单价体的频率最高,这与矮牡丹在 M I 较少具环状二价体,而棒状二价体多在末端区仅具 1~2 个交叉相关。Stebbins 和 Ellerton^[6]对 *P. californica* 和 *P. brownii* 的研究亦认为配对和交叉限制在末端区,故此我们认为这种仅具 1 个交叉的棒状二价体在 M I 常提早分离。

2.2 异形二价体

最早报道的芍药属异形二价体是 Dark^[3]在一些园艺品种的减数分裂观察中发现的,并称之为不等二价体。Walters^[9]在对 *P. californica* 减数分裂观察时亦发现了两类异形配对,其中 1 种在 1 个个体中发现,即在 D 对联会时,每一染色体的长臂总是与另一同源染色体的短臂配对,第二种类型是由 M 染色体结构发生变化,形成一对 D 与 M 染色体的中间类型 M'M',这类异形配对在 500 个植株中的 22 个个体中发现,Walters 认为这两种异形配对由臂间倒位(pericentric inversion)而来。因这种倒位在 A I 并不形成倒位桥和断片,故只能从减数分裂粗线期是否形成倒位环来加以证实。具有这种现象的小孢子母细胞和臂内倒位相似,因此倒位后的染色体含重复和缺失片段,产生一些不能成活或无效的配子。Walters^[9]对具 D'M'异形配对的 2 株植物花粉通过染色鉴定其活力,发现分别有 90% 和 93% 的可染花粉,与具正常类型二价体的植株花粉可育性基本相同。

矮牡丹减数分裂中双线期至 M I 也发现异形配对(图版 I, 1、2),其频率为 1.68%,这

表 1 三种类型染色体的单价体比例

Table 1 Number and ratio of three kinds of chromosomes and their univalents

染色体类型 Type of chromosome	M	D	E
单价体对数 Numbers of univalent pairs	119	174	70
%	32.78	47.93	19.28

M. 中部着丝粒染色体; D. 近中部着丝粒染色体; E. 近端着丝粒染色体。

M. Median centromere; D. Submedian centromere; E. Subterminal centromere.

类异形二价体的形成可能是由于 E 型对中的一条染色体的短臂参与了易位,或者是由于短臂部分发生断裂而引起缺失,而 Stebbins 和 Ellerton^[6]在对北美两个种的研究中发现 D、E 在环或链中总是在一块,故认为无证据表明 E 对短臂参与易位。

2.3 二价体互锁

到目前为止,仅在极少数类群中发现二价体互锁现象^[14]。Stebbins 和 Ellerton^[6]及 Walters^[10]在 *P. brownii* 和 *P. californica* 的一些植株上发现二价体互锁很普遍。这些植株的减数分裂常形成各个大小的环,染色体易位可能由减数分裂前期互锁以及互锁的断裂引起。互锁有两种含义,我们观察到的类型属于 b 型(图 1),参与这种互锁的染色体多为 M 型(图版 I, 5、6)。这可能是因为这种染色体不配对臂的长度或疏松配对的中部片段与紧密配对的端部长度比大于 D 型和 M 型染色体的缘故。

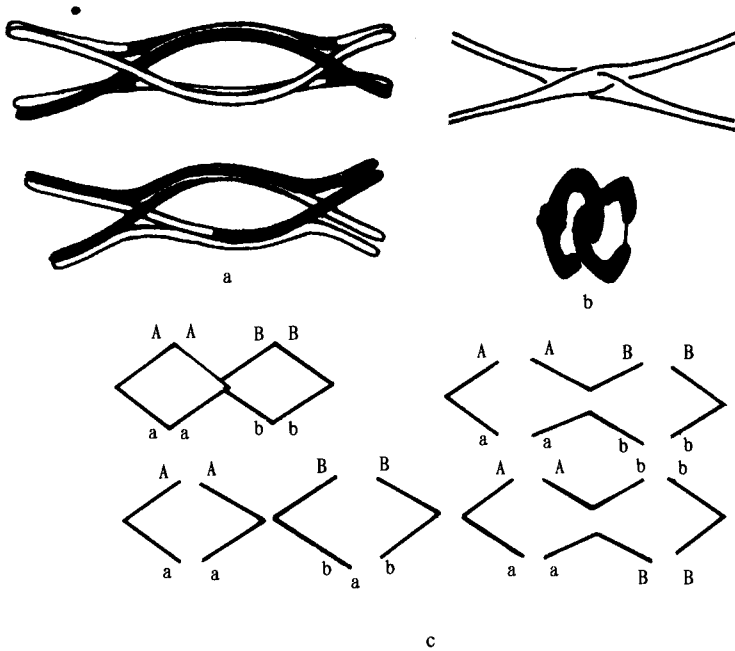


图 1 两种互锁现象

a. 同源染色体互锁,其中两条非姊妹染色体发生了互换; b. 互锁二价体,两个二价体当其中一个非同源染色体穿过正在配对的同源染色体的环时,便发生互锁; c. b 型互锁的效应。

Fig.1 Two kinds of interlocking

a. Homologous chromosome interlocking, among the four chromatides two interlocked with interchanged segments; b. Interlocked bivalents, interlock occurred when one non-homologous chromosome passing through the ring of paired chromosome; c. Fate of b type interlocking.

2.4 后期桥

矮牡丹永济居群中有复杂的臂内杂合倒位。在 534 个 A I 和 A II 期分裂相中,具后期桥的细胞共 76 个,占 14.23%。这些后期桥分以下几种(表 2)。

2.4.1 A I 单染色单体桥 这类桥在倒位环内只有一次交换,涉及 2 条染色单体,所产生配子只有 50% 可育。在具单染色单体桥的分裂相中,有一部分具桥而未有断片(23.81%) (图版 I, 7),Stebbins 和 Ellerton^[6]对此已有报道,并认为可能是由于二价体的每个染色体中的一个染色单体的端部发生融合所致(两染色单体融合)。李懋学^[15]在 *P. lactiflora* 花

粉母细胞(PMC)减数分裂观察中发现只有极个别后期 I 有染色单体桥,这些桥均无断片,并认为可能是很小的倒位,故此断片很小以致于难以观察。

表 2 A I 和 A II 臂内倒位桥类型
Table 2 Type of A I, A II paracentric inversion bridges

A I					A II	
单染色单体桥 Single chromatid bridge		双染色单体桥 Two chromatid bridges		双桥 Double bridge	单染色单体桥 Single chromatid bridge	双染色单体桥 Two chromatid bridges
具断片 With fragment	无断片 Without fragment	具断片 With fragment	无断片 Without fragment	具断片 With fragment	具断片 With fragment	具断片 With fragment
48	15	3	5	1	3	1

共统计 A I、A II 细胞数目 534 个,各种桥所占比例为 14.2%。

Total number of statistical cell:534, the ratio of all kinds of bridges is 14.2%.

2.4.2 双染色单体桥 除单染色单体桥外矮牡丹中还存在另一类型桥即双染色单体桥,这类桥仅占所统计 A I 和 A II 细胞的 1.5%,是由于两个双价体上分别有倒位片段,进入 A I 形成 2 个染色单体桥,对于每一个倒位,其结果与单染色单体桥相同,即在所形成的配子中仅 50% 能育(图版 II, 2)。

2.4.3 双桥 与双染色单体桥不同,双桥为在 1 个双价体上同时具 2 个倒位片段,在 A I 则形成 2 个桥 2 个断片,在所统计的细胞中仅发现 1 个,这类桥是由于倒位环内发生四股双交换或四股三交换所致,所产生的配子均不育(图版 II, 1)。

2.4.4 A I 和 A II 桥并存 Walters^[8]在 *P. californica* A II 中发现一“奇特”的桥,这种“对角线”式的桥是 M 染色体在 A I 倒位的结果,即 A II 所看到的桥为 A I 桥的延续,A I 时 D 和 E 二价体并未分离,而是移向一极,故此形成的配子全不育。我们观察到的“对角线”式桥与 Tzanoudakis^[16]对 *P. peregrina* (4x) 研究结果相同,其中 D 和 E 二价体在 A I 正常分离(图版 II, 9),该桥亦为 A I 倒位桥。除此以外,我们发现另一种桥构型(图版 II, 10),图中小箭头所指为正常的 A I 染色单体桥,而大箭头则是由于 A I 时被拉向同一极的一个二价体(该二价体具倒位桥)或染色单体融合的同源染色体在 A II 方分开,其中所存在的染色单体桥恢复其形态或融合的染色体单体很难分开,形成 A II 桥。该细胞中有 2 对染色体具杂合倒位片段,由于 A I 一个二价体拉向同一极(图版 II, 5),故第二次减数分裂结束后所形成的配子不均衡以致全部败育。

2.5 异常分离

Hick 和 Stebbins^[2]在芍药属一些草本类群中发现有异常分配,矮牡丹也存在这种不正常现象(图版 II, 5),在 A I 细胞中所占比例为 1.69%。这种异常分配的原因有以下几点:(1)一个二价体被拉向同一子细胞;(2)染色单体融合;(3)倒位桥的双着丝粒染色体被拉向同一极;(4)单价体随机分配向两极。

2.6 落后单价体、非倒位性断片和微核

矮牡丹小孢子母细胞减数分裂 A I,有时可看到落后单价体(图版 II, 3),这类单价体在 A I 并未被纺锤丝拉向两极,在 T I 时常形成微核,因 *Paeonia* 减数分裂的胞质分裂为同时型,故 T I 的微核一直可持续至 T II,当这种细胞进入四分体时期,由于微核随机分配,故造成部分配子不育。除落后单价体外,在 A I、M II、A II 有一些细胞具非倒位性断

片(图版 II, 6), 这类断片与倒位断片不同之处在于其为双链, 可能由缺失引起。Stebbins^[5]、Sax^[4]和 Walters^[12]对此皆进行了详尽的分析, 我们仅在 A I 和 M II 极少数细胞中观察到这种断片, 在 M I 则未发现, 这些断片在减数分裂 T II 皆以微核形式存在。具这种断片的小孢子母细胞与落后单价体的小孢子母细胞相同, 所形成的配子部分不育。

2.7 异常现象的生物学意义

2.7.1 PMC 减数分裂异常现象与核型

Stebbins^[5]认为芍药属内所有种的染色体形态均很相似, 洪德元等^[19]通过对 8 个种 15 个居群的核型研究, 认为组内各种间核型相对稳定没有明显分化, 而组间核型则有一定的差异, 裴颜龙^①对牡丹复合体(*P. suffruticosa* complex)核型研究也得出相同的结论。尽管如此, Walters^[9]发现具异形对的 *P. californica* 核型中一对 M 染色体明显有变化, Tzanoudakis^[16]^②对希腊 4 个野生种不同居群进行研究, 发现 *P. clusii* 和 *P. mascula* 具 3 类异常核型, 根据 PMC 减数分裂研究结果, 他认为是由染色体易位和臂间倒位引起, *P. peregrina* 不同居群中也发现 3 种异常核型, 其 PMC 减数分裂也不规则。裴颜龙^①在对四川牡丹(*P. decomposita*)茂县、理县和马尔康不同居群核型研究中也发现有些个体核型异常(易位杂合, 第四对染色体臂比有差异)。矮牡丹体细胞核型相对稳定^[19, 20], 其 PMC 减数分裂之异常频率最高是臂内倒位, 而这种结构重排并不引起核型的变化, 但促使了同源染色体的分化。其它的结构重排因频率较低, 对核型也无大的影响, 由于材料所限, 我们没能够从居群水平上取不同的个体进行核型和减数分裂观察, 这些工作还有待于进一步的研究。

2.7.2 PMC 减数分裂异常与花粉可育性

矮牡丹永济居群存在多种结构杂合现象, 包括染色体易位和倒位, 而倒位的频率相对较高, 从低频率双单桥、双桥和高频的单染色单体桥分析, 5 对染色体中至少有 3 对具倒位片段, 而断片的不同长度也说明倒位杂合并非只有 1 个。在自然居群中, 倒位作为“浮动”的结构差异存在, 往往具中性效应, 若倒位因机遇而与具选择价值的基因组合在一起, 则可能在群体中适应, 为该居群永远具有, 也可以成为纯合状态而促进亚种的分化, 矮牡丹则很可能就是牡丹原种在进化过程中由于这些结构变异而分化的一个类群。倒位另一个最明显的遗传学效应即是降低小孢子的能育性, 形成不均衡配子, 导致 50% 甚或全部配子不育^[12~14]。

除多态性倒位外, 染色体互锁、落后单价体、不均等的 4:6 分离、异形配对以及由各种原因形成的断片等皆影响雄配子的发育。Sax^[4]对栽培牡丹的花粉可育性进行检测, 发现 66% 败育, Stebbins^[5]对具这些现象的芍药花粉检查, 发现最低的可育花粉仅占 30%, 即 70% 的花粉由于上述诸因素造成不育。矮牡丹自然居群的花粉可育性平均在 80%, 这又与我们的观察结果不相吻合, 很可能在同一居群中不同植株其结构杂合程度不同, 很可惜用于观察花粉可育性的材料并非是由于减数分裂观察的材料, 我们估计其花粉可育性最高在 60% 左右。即由于结构重排等致使可育性花粉比例减小, 加上小型花粉(小型花粉不同于败育花粉)使得能够在柱头上萌发的花粉数量骤减。根据潘开玉等(待发表)对永济矮牡丹的胚胎发育统计, 在自然状态下, 平均每心皮内含 10.81 颗胚珠, 结实种子仅有

① 裴颜龙. 牡丹复合体的研究(博士论文). 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, 1993.

② Tzanoudakis D. Cytotaxonomical study of the genus *Paeonia* L. in Greece (Doctorate thesis). Botanical Institute, University of Patras, 1977.

1.67 颗, 即矮牡丹胚珠败育率高达 85%, 说明胚珠发育既受遗传因素影响, 又受发育生理方面影响。综上所述, 我们认为无活力花粉、败育的胚珠、心皮空间对胚珠的限制^[11]以及天然居群中低的种子萌发力和外界条件变化等因素共同作用是矮牡丹致濒的原因。

2.7.3 从芍药属 PMC 减数分裂异常看芍药属组间分化 芍药属 3 个组的物种多具有不同程度的杂合结构重排, 其中北美芍药组研究最为广泛^[5,6,8-14], 从细胞水平上分析, 该组的两个种 *P. brownii* 具完全的易位结构杂合环, 系统位置相对孤立, 与 *P. californica* 相比其起源可能更近一些, 而 *P. californica* 从形态学上分析则更接近于欧亚大陆类群, Stebbins 和 Ellerton^[6]认为这两个种与古大陆类群在交叉位置上不同, 前者主要在端部, 而后者则不固定; 并推测这两个种很可能起源于第三纪早期或白垩纪末期; 芍药组是该属中唯一既具二倍体、又具多倍体的类群, 其 PMC 减数分裂也有不同程度的杂合, 明显地分成两大类, 而且多倍体无论从体细胞核型还是从 PMC 减数分裂观察均证明已趋于二倍体化; 牡丹组是唯一的木本类群, 其分布多呈子遗分布式样, 往往远隔数里有一小片分布, 从形态学上分析, 多数学者认为该组为芍药属现存最原始的类群, 根据 Sax^[1,4]、Stebbins^[5]和 Dark^[3]以及我们对矮牡丹的研究, 该类群亦存在杂合结构重排, 已研究过的两个类群(*P. suffruticosa* 和 *P. delavayi*)中, *P. delavayi* 的杂合程度明显高于 *P. suffruticosa*, 而且 Dark^[3]发现前者具多价体, 并认为是非同源染色体上的重复片段配对的结果。根据我们对该组牡丹复合体 21 个个体的败育花粉的初步统计分析, 其败育率在 10% ~ 75% 之间。说明其杂合现象有一定的变异幅度, 但从总体来讲, 牡丹组的杂合程度明显低于其它两组, 说明细胞方面的特性支持 Sect. *Mudan* 更为原始的观点。

芍药属染色体属大型, 但在 PMC 减数分裂前期交叉却比较少, 且有各种复杂的联合会构型, A I 具高频率桥及断片构型, 又与其交叉频率相对较低不呈正相关, 从以上的分析似乎可以看出该属遗传结构正处在强烈的分化阶段。除北美芍药组外, 芍药组和牡丹组均具一些多型种, 出现这种现象的原因主要是其遗传结构的多型性, 即易位和倒位的多型性, 易位和倒位导致染色体重排引起植株外部形态学上的相应变化, 而倒位片段除作为一个整体(或称超基因)在居群中分离, 致使形态的一定改变外, 在倒位片段内也能有效地抑制重组, 即因倒位引起的形态改变又具有一定的稳定性, 也就是说杂合现象在芍药属的自然居群中具有一定的选择优势, 这一点在对北美芍药组和芍药组地中海一些类群的分析中已得到证实。

参 考 文 献

- 1 Sax K. Meiosis and chiasma formation in *Paeonia suffruticosa*. *J Arnold Arb*, 1932. 13:375 ~ 384
- 2 Hick G C, Stebbins G L. Meiosis in some species and a hybrid of *Paeonia*. *Amer J Bot*, 1934. 21:228 ~ 241
- 3 Dark S D S. Meiosis in diploid and tetraploid *Paeonia* species. *J Genet*, 1936. 32:353 ~ 372
- 4 Sax K. Chromosome inversion in *Paeonia suffruticosa*. *Cytologia*; Fuji vol 1937:108 ~ 114
- 5 Stebbins G L. Cytogenetic studies in *Paeonia* I. The cytology of the diploid species and hybrids. *J Genet*, 1938. 23:83 ~ 110
- 6 Stebbins G L, Ellerton S. Structural hybridity in *Paeonia californica* and *Paeonia brownii*. *J Genet*, 1939. 38:1 ~ 36
- 7 Haga T, Ogata T. A cytogenetic survey of a natural population of *Paeonia* with special reference to the failure of meiotic chromosome pairing. *Cytologia*, 1956. 21:11 ~ 20
- 8 Walters J L. Distribution of structural hybrids in *Paeonia californica*. *Amer J Bot*, 1942. 29:270 ~ 275
- 9 Walters J L. Heteromorphic chromosome pairs in *Paeonia californica*. *Amer J Bot*, 1952. 39:145 ~ 151
- 10 Walters J L. Spontaneous meiotic chromosome breakage in natural populations of *Paeonia californica*. *Amer J Bot*, 1956. 43:342 ~ 352
- 11 Schlising R A. Reproductive proficiency in *Paeonia californica*. *Amer J Bot*, 1876. 63:1095 ~ 1103

- 12 Grant V. Genetics of Flowering Plants. New York: Columbia University Press, 1975. 374 ~ 407
 13 Darlington C D. Chromosome Botany. London: George Allen Unwin, 1956. 75 ~ 78
 14 Rees H, Jones R N. Chromosome Genetics. London: Edward Arnold, 1977. 32 ~ 57, 100 ~ 117
 15 李懋学. 芍药的小孢子母细胞减数分裂和花粉的发育. 园艺学报, 1981. 8: 49 ~ 55
 16 Tzanoudakis D. Karyotype of four *Paeonia* species from Greece. *Nord J Bot*, 1983. 393: 307 ~ 318
 17 傅坤俊, 张志英. 矮牡丹. 见: 傅立国主编, 中国植物红皮书——稀有濒危植物. 第一册. 北京: 科学出版社, 1991. 532 ~ 535
 18 于兆英, 李思锋. 珍稀植物——紫斑牡丹和矮牡丹核型分析. 西北植物学报, 1987. 7: 12 ~ 16
 19 洪德元, 张志宪, 朱相云. 芍药属研究(1)——国产几种野生种核型报道. 植物分类学报, 1988. 26: 33 ~ 43

图 版 说 明

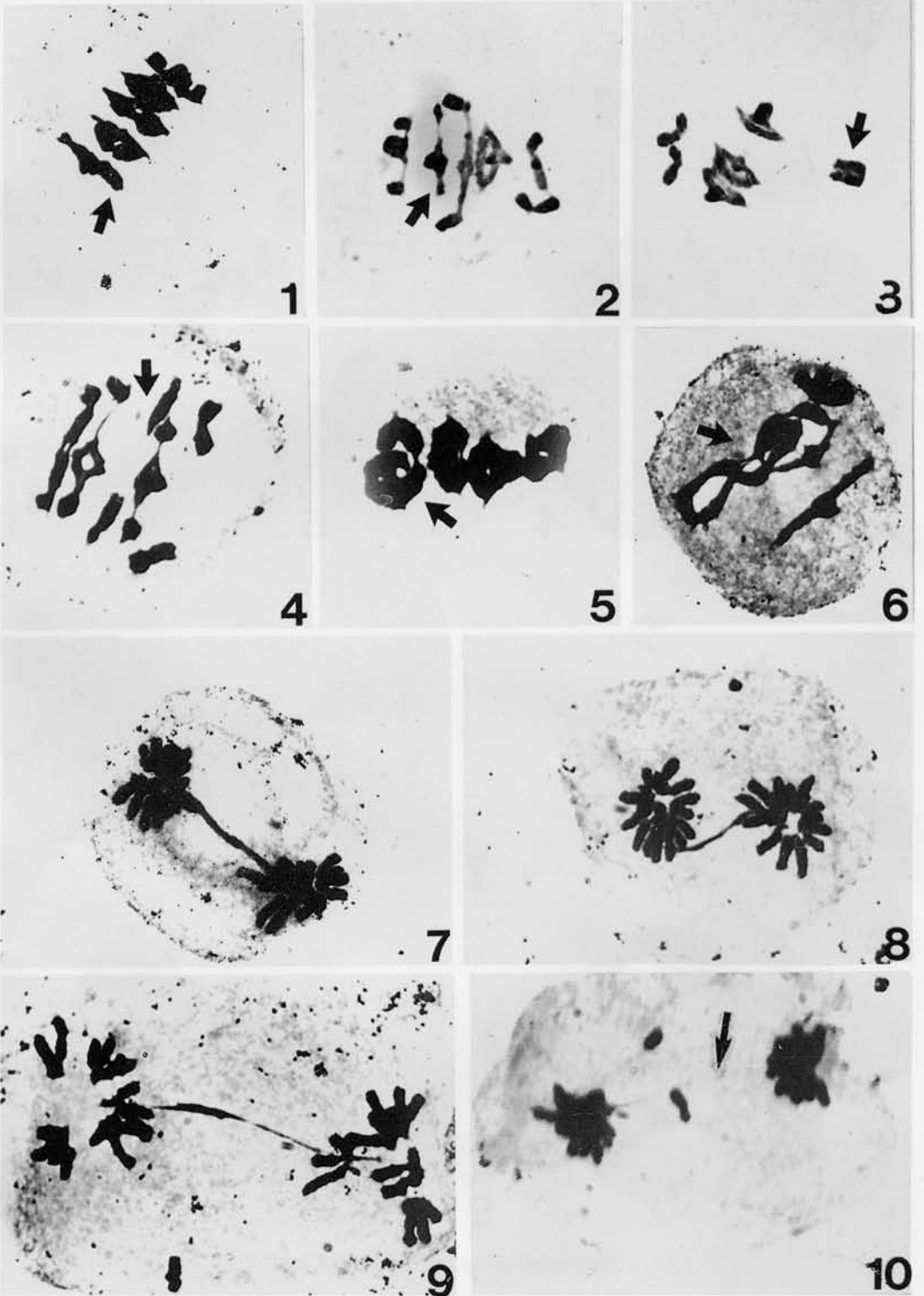
图版 I 1~10. 矮牡丹小孢子母细胞减数分裂异常现象。×800 1. M I, 箭头所指为 E 异形对。2. M I, 具 2 单价体, 箭头所指为 E 异形对。3. M I, 具 4 条单价体, 其中 E 形对配对但无实质性交换, 为非定向型单价体对。4. M I, 具 2 定向型单价体对, 箭头所指为半个二价体。5. M I, 示 2 对 M 型二价体互锁。6. M I, 示 3 对二价体互锁。7. A I, 具倒位桥但无断片。8. A I, 倒位桥具小断片。9. A I, 倒位桥具长断片。10. T I, 倒位桥未完全断开, 并具落后单价体。

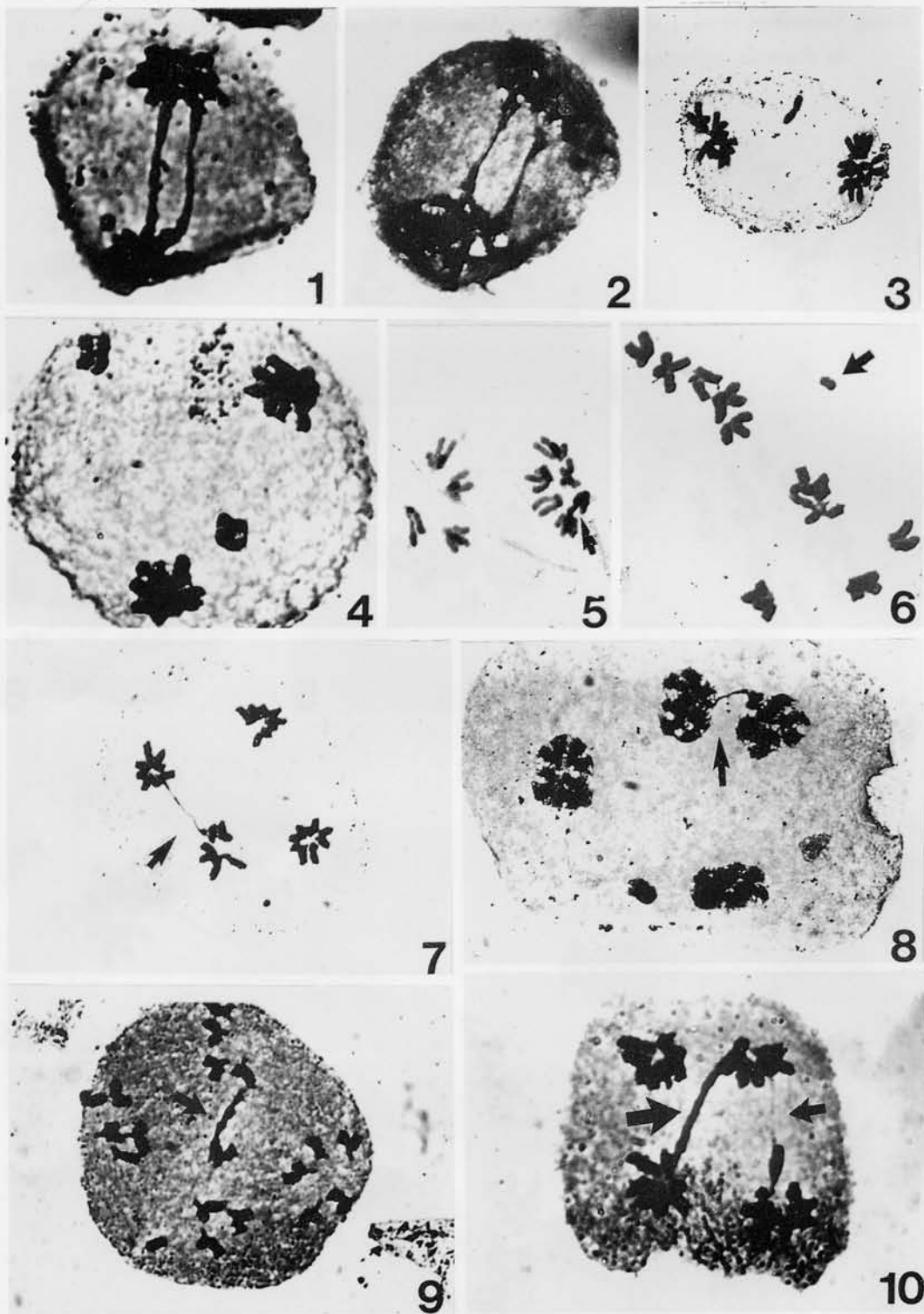
图版 II 1~10. 矮牡丹小孢子母细胞减数分裂异常现象。×800 1. A I 示双桥。2. T I 示双单染色单体桥。3. A I, 示落后单价体。4. T I, 两单价体对(配对但无交叉)未进入两极。5. A I, 不均等分离, 箭头所指为难分离的二价体被拉向同一极。6. M II 示非倒位型断片。7. A II, 示 A I 倒位桥和断片。8. T II, 示 A I 倒位桥和断片。9. A II, 示对角线式倒位桥和断片。10. A II, 示两 A I 桥, 其中大箭头为 A I 具倒位桥而未分离的二价体在 A II 形成的倒位桥, 该细胞 2 对二价体带有倒位断片。

Explanation of Plates

Plate I Figs. 1~10. Abnormalities in meiosis of pollen mother cells (PMCs) of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*. ×800 Fig. 1. M I, the arrow indicating E heteromorphic pair. Fig. 2. M I, with 2 univalents, the arrow indicating E heteromorphic pair. Fig. 3. M I, with 4 univalents, the arrow indicating 2 E pairing side by side without chiasma. Fig. 4. M I, with 2 oriented univalent pairs, the arrow indicating quasibivalent. Fig. 5. M I, with 2 bivalents interlocked. Fig. 6. M I with 3 bivalents interlocked. Fig. 7. A I, chromatid bridge but without fragments. Fig. 8. A I, chromatid bridge with a small fragment. Fig. 9. A I, chromatid bridge with a long fragment. Fig. 10. T I, with chromatid bridge and 1 lagged univalent.

Plate II Figs. 1~10. Abnormalities in meiosis of PMC of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*. ×800 Fig. 1. A I, with a double bridge. Fig. 2. T I, with two single chromatid bridges. Fig. 3. A I, with one lagged univalent. Fig. 4. T I, with 2 univalent pairs lagged. Fig. 5. A I with unequal disjunction of bivalent, the arrow indicating one bivalent with inversion bridge which is pulled to one pole. Fig. 6. M II with fragment A I chromatid. Fig. 7. A II, with chromatid bridge and fragment. Fig. 8. T II, with A I chromatid bridge and fragment. Fig. 9. A II, with diagonal chromatid bridge. Fig. 10. A II, with two A I chromatid bridges, the large arrow indicating one non-disjunct bivalent with inversion bridge, which is pulled to one polar in A I, separated in A II.





See explanation at the end of text