

活体保存对栽培棉种间四元杂种育性和染色体构型的影响

吴玉香, 陈崇乾, 高燕会, 祝水金*, 季道藩

(浙江大学农业与生物技术学院农学系, 杭州 310029)

摘要: 将(亚洲棉×草棉)F₁进行染色体加倍, 再与(陆地棉×海岛棉)F₁进行杂交, 产生亚洲棉、草棉、陆地棉和海岛棉四元杂种。对四元杂种F₁进行15年的嫁接保存, 对其花粉活力进行几年连续测定, 并进行自交和回交。结果表明, 四元杂种可育花粉率和弱生活力花粉率在逐年增加, 不育花粉率逐年减少, 其中弱生活力花粉增加到占10%以上, 并能获得回交和自交种子。染色体组分析结果表明, 四元杂种PMC减数分裂中期的染色体构型为2n=52=4.92I+14.62II+2.29III+1.56IV+0.71V+0.19VI, 而15年前该四元杂种的染色体构型为2n=52=8.4I+8.1II+5.7III+1.9IV+0.6V。长期活体保存使四元杂种PMC减数分裂中期的每个细胞单价体数减少3.5个, 二价体数增加6.5个, 且多价体数也有明显减少。说明活体保存有利于协调染色体组之间的关系, 使其染色体构型趋于协调和平衡, 育性逐渐改善和恢复。

关键词: 棉花; 四元杂种; 染色体构型; 育性

中图分类号:S562.02 **文献标识码:**A

文章编号:1002-7807(2007)06-06

Effect of Plant Preservation on the Fertility and Chromosome Configuration of a Quadri-specific Hybrid Derived from 4 Cultivated Cotton Species

WU Yu-xiang, CHEN Chong-qian, GAO Yan-hui, ZHU Shui-jin*, JI Dao-fan

(College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: A quadri-specific hybrid F₁ (*G. arboreum*, *G. herbaceum*, *G. hirsutum*, and *G. barbadense*) were produced by crossing the chromosome doubled (*G. arboreum* × *G. herbaceum*) F₁ with (*G. hirsutum* × *G. barbadense*) F₁. The hybrid plants were preserved for 15 year via the method of grafting. The hybrid flowers were self-crossed and back-crossed every year, and the pollen vigor was tested as well. The results showed that the percentage of fertile pollens and poor vigor pollens was increasing with the time of plant preservation, especially for those with of poor vigor that occupied about 10% of the total pollens after 15 years growth. Meanwhile, the percentage of the sterile pollens was decreasing with the plant preservation, and the fertility of the quadri-specific hybrid was recovered partially. After plant preservation for more than 10 years, some backcrossed seeds were obtained via backcrossing with the upland cotton parent, and a few self-crossed seeds were produced finally. The characteristics of chromosome behavior and the chromosome configuration during the meiosis were studied and the results showed that the chromosome configuration of the quadri-specific hybrid grown plant for 15 years was 2n=52=4.92I+14.62II+2.29III+1.56IV+0.71V+0.19VI, while the chromosome configuration from that plants 15 years ago was 2n=52=8.4I+8.1II+5.7III+1.9IV+0.6V. It was showed that the univalents were decreased about 3.5 per cell, bivalents were increased by 6.5 per cell, and the number of multivalents was decreased obviously as well. It was found from this experiment that extended

收稿日期: 2006-05-31 作者简介: 吴玉香(1967-), 女, 副教授, 博士; * 通讯作者, shjzhu@zju.edu.cn

基金项目: 国家973计划(2004CB117305); 国家自然科学基金(30471108)

the growth period by the method of grafting with cultivated plants would be helpful to harmonize the relationship among the different chromosome groups which came from different parents, and balance the chromosome configuration, which led to the partially recovering in plant fertility of the interspecific hybrids.

Key words: cotton; quadri-specific hybrid; chromosome configuration; fertility

棉花是世界上重要的经济作物之一,是天然纤维的主要来源之一,也是优质食用油和蛋白质的潜在资源。最新提出的分类系统将棉属(*Gossypium*)分为4个亚属,共51个种,其中包括46个二倍体种($2n=2X=26$),5个异源四倍体棉种($2n=4X=52$)^[1]。棉属有四个栽培品种:亚洲棉(*G. arboreum* $2n=2X=26$, A₂)、草棉(*G. herbaceum* $2n=2X=26$, A₁)、陆地棉(*G. hirsutum* $2n=4X=52$, [AD]₁)和海岛棉(*G. barbadense* $2n=4X=52$, [AD]₂),其中陆地棉和海岛棉分别提供了90%和5%的世界棉花产量,而亚洲棉和草棉栽培面积较少。四个栽培棉种各有其优点,如草棉的抗旱性;亚洲棉的抗铃病、抗蚜虫和红蜘蛛性、高纤维强度等^[2];海岛棉的优质纤维性状和高抗黄萎病性等。因此,四个栽培棉种是棉花遗传改良的重要资源。

王志宁等^[3]用两个二倍体栽培棉种进行远缘杂交,并将杂种F₁进行染色体加倍后与(陆地棉×海岛棉)F₁进行杂交获得亚洲棉、草棉、陆地棉和海岛棉四元杂种,但该杂种高度不育,自交和回交均未得到后代。杂种通过嫁接繁殖和保存,该杂种四个栽培棉种之间的遗传关系、生理代谢等已趋于稳定和协调,育性已得到部分恢复^[4-5]。本研究对该四元杂种进行细胞学观察和比较,从细胞水平探索该杂种育性恢复的机理,以及该杂种在棉花遗传改良中的应用价值,为棉花遗传育种提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

本试验所用的材料为亚洲棉、草棉、陆地棉和海岛棉四个栽培棉种合成的四元杂种,由本实验室配制而成。

合成四元杂种的亲本:亚洲棉品种为皖紫(*G. arboreum*),草棉品种为西安草棉(*G. herbaceum*),陆地棉品种为岱字棉15号(*G. hirsutum*),海岛棉品种为米奴非(*G. barbadense*)。

四元杂种的亲本为均连续自交后代。

1.2 试验方法

1.2.1 杂交和回交方法。在田间用亚洲棉作母本与草棉进行杂交,得到(亚洲棉×草棉)F₁;用0.1%秋水仙素+5%的二甲基亚砜溶液对(亚洲棉×草棉)F₁枝条进行染色体加倍,得到加倍的(亚洲棉×草棉)F₁双二倍体。同时,用陆地棉作母本与海岛棉进行杂交,得到(陆地棉×海岛棉)F₁。以经染色体加倍的(亚洲棉×草棉)F₁双二倍体为母本与(陆地棉×海岛棉)F₁进行杂交,得到[(亚洲棉×草棉)×(陆地棉×海岛棉)]四元杂种F₁。二元杂种均种于田间,而四元杂种因种子量较少而种于盆钵,冬天移至温室越冬,并用陆地棉幼苗做砧木,种间四元杂种幼枝做接穗进行嫁接扩繁,每2年嫁接繁殖一次,共嫁接繁殖7次。从四元杂种合成至2005年,杂种植株已连续生长15年。

杂交时选母本花瓣刚露出萼片的花蕾于前一天下午人工去雄,并套上蜡管,次日上午8-12时授父本花粉,并在花冠基部滴50 mg·L⁻¹赤霉素和50 mg·L⁻¹萘乙酸混合液保铃。第二天用同样方法重复授粉。因四元杂种F₁高度不育,用陆地棉或海岛棉进行回交时不需去雄,上午用轮回亲本进行授粉和重复授粉,并用赤霉素和萘乙酸混合液进行保铃。

1.2.2 细胞遗传学观察。花粉母细胞减数分裂观察用的花蕾于上午9时前取材,当花萼与花瓣等长时,即长度4~6 mm,剥去花苞叶、花萼和花冠,用饱和的对二氯苯溶液预处理2 h,然后清水冲洗,再转入改良卡诺Ⅱ固定液(95%乙醇:冰乙酸:三氯甲烷=5:3:2)固定2~24 h后用70%乙醇于4℃冰箱保存备用。用卡宝品红染色压片,制成临时或永久片观察并照相^[6]。

1.2.3 花粉生活力测定。从网室采摘当天开花的花朵,采用水浸法检验各杂种F₁及其亲本的花粉活力。凡花粉浸水后立即射出内含物,射程长度相当花粉直径5~15倍的为可育花粉粒;内含物射出较慢,而且射程只有花粉直径1~4倍者为弱生活力花粉;不射出内含物者为无活力花粉。

2 结果与分析

2.1 四元杂种植株形态特性和育性表现

(亚洲棉×草棉)F₁植株长势良好,性状介于亚洲棉和草棉之间,营养生长略有一定的杂种优势,开花期接近于亚洲棉,但迟于草棉。杂种花器大于草棉,接近于亚洲棉。

(陆地棉×海岛棉)F₁植株生长情况正常,多数性状趋向于陆地棉亲本(母本),植株高大,长势旺于双亲,具有明显的杂种优势,花器(花瓣、苞叶以及柱头)大于陆地棉和海岛棉亲本,有基斑,颜色为淡紫红色,果枝果节数多,结铃性较好。

四元杂种 F₁植株高壮,生长势强,花色综合了四个栽培棉种的特点,为开放的大花,而且花色较特殊,花瓣上有淡紫色的基斑,株型、叶型及花铃器官等特性分别表现各亲本的性状和特征,整

体株型结构上近似陆地棉,苞叶形状如同陆地棉,但苞叶大小和部分基部联合性状与亚洲棉相接近;但花瓣粉颜色、花朵及其花斑大于任何一个亲本,属于超亲遗传性状。但四元杂种开花显著延迟,具有明显的短日照习性。从形态特征来看,该四元杂种综合有亚洲棉、草棉、陆地棉和海岛棉的性状,为四个栽培棉种间的四元杂种。

四元杂种 F₁雌雄配子高度不育,自交和用陆地棉亲本或海岛棉亲本进行回交均不能获得种子。F₁植株入秋后移至温室越冬,每两年用陆地棉亲本幼苗为砧木进行嫁接,以保持生长。对 F₁进行自交和回交,用赤霉素对自交花和回交花进行保铃。收获时分析自交铃和回交铃的饱满种子数,以含有饱满种子的为有效结铃,统计自交和回交的结铃率(表 1)。

表 1 四元杂种 F₁ 自交和回交结果

Table 1 The results of self-crossing and back-crossing for the quadri-specific hybrid F₁

| 年份 | 自交结果 | | | | 回交结果 | | | |
|-----------|------|-----|-----|------|------|-----|-----|------|
| | 自交花数 | 结铃数 | 种子数 | 结铃率* | 自交花数 | 结铃数 | 种子数 | 结铃率* |
| 1990-1996 | 未统计 | 未统计 | 0 | 0 | 未统计 | 未统计 | 0 | 0 |
| 1997 | 234 | 43 | 0 | 0 | 210 | 32 | 0 | 0 |
| 1998 | 394 | 44 | 0 | 0 | 180 | 23 | 0 | 0 |
| 1999 | 410 | 54 | 0 | 0 | 178 | 19 | 0 | 0 |
| 2000 | 431 | 43 | 0 | 0 | 187 | 45 | 1 | 0.53 |
| 2001 | 349 | 45 | 0 | 0 | 178 | 24 | 1 | 0.56 |
| 2002 | 340 | 34 | 0 | 0 | 109 | 43 | 2 | 0.92 |
| 2003 | 430 | 43 | 0 | 0 | 165 | 39 | 2 | 0.61 |
| 2004 | 348 | 28 | 1 | 0.29 | 145 | 43 | 5 | 2.07 |
| 2005 | 430 | 45 | 2 | 0.23 | 155 | 55 | 6 | 2.58 |

* 结铃率为含有种子的铃占自交或杂交花的%。

从表 1 可以看出,四元杂种 F₁高度不育,从 1990-1999 年间自交和回交均未得到种子,但 2000 年,回交得到一粒种子,以后的每年进行回交,回交结铃率由 2000 年的 0.53% 增加到 2005 年的 2.58%,回交收获的种子数也由 1 粒增加到 6 粒,说明四元杂种 F₁ 雌配子育性在逐渐得到改善。此外,从 2004 年开始,四元杂种 F₁ 自交也得到 1 粒种子,自交结铃率为 0.29%;2005 年自交得到 2 粒种子,自交结铃率为 0.23%,说明四元杂种 F₁ 雄配子育性也在逐渐得到改善,但育性仍很低,特别是雄配子。可见随着保存年份的增加,四元杂种 F₁ 的雌雄配子育性均有明显的提高,其可能原因是随着嫁接繁殖,不同亲本棉种间的生理、生化和遗传因素趋于协调。

四个栽培棉种的四元杂种及亲本的花粉生活力测定结果(表 2)表明,四元杂种的花粉生活力很低,其中可育花粉仅为 4% 以下,不育花粉率却在 80% 以上,而其四个栽培棉亲本的可育花粉率均在 90% 左右,说明四元杂种花粉高度不育。花粉生活力连续测定结果可以看出,虽然其可育花粉生活力均较低,1999-2005 年的可育花粉率 2.3%~4.0%,平均为 2.95%,尽管变幅不大,但趋势是由低向高每年均有不同程度的提高;而不育花粉率为 80.5%~92.2%,平均为 86.7%,且不育花粉率每年均呈一下降趋势,6 年间共下降了近 12 个百分点。比较可育、弱生活力和不育 3 种花粉粒的年份间的变化情况不难看出,不育花粉率的显著降低主要是由于弱生活力花粉的比例

显著增加的缘故。雌配子的育性变化也应该与雄配子有相同的趋势。虽然弱生活力花粉竞争不过正常花粉,但弱生活力的雌配子则可接受正常雄配子而产生后代。由此可见,随着四元杂种植株

保存时间的延长,提高了部分不育配子的育性,使其成为弱生活力的配子,并使其育性得到逐渐恢复。

表 2 四元杂种花粉活力的测定结果

Table 2 The pollen vigor for the quadri-specific hybrid and its parents

| 材料 | 测定年份 | 可育花粉 | | 弱活力花粉 | | 不育花粉 | |
|------|------|------|-------|-------|------|------|------|
| | | 数目 | % | 数目 | % | 数目 | % |
| 亚洲棉 | 2003 | 561 | 93.50 | 12 | 2.00 | 27 | 4.50 |
| 草棉 | 2003 | 532 | 94.83 | 10 | 1.78 | 19 | 3.39 |
| 陆地棉 | 2003 | 382 | 87.82 | 27 | 6.21 | 26 | 5.98 |
| 海岛棉 | 2003 | 514 | 87.56 | 39 | 6.64 | 34 | 5.79 |
| 四元杂种 | 1999 | 8 | 2.3 | 19 | 5.5 | 317 | 92.2 |
| 四元杂种 | 2000 | 9 | 2.6 | 19 | 5.5 | 317 | 91.9 |
| 四元杂种 | 2001 | 11 | 3.0 | 34 | 9.2 | 324 | 87.8 |
| 四元杂种 | 2002 | 10 | 2.9 | 41 | 12.0 | 291 | 85.1 |
| 四元杂种 | 2003 | 10 | 2.9 | 51 | 14.7 | 287 | 82.5 |
| 四元杂种 | 2004 | 14 | 4.0 | 55 | 15.5 | 285 | 80.5 |

2.2 四元杂种花粉母细胞减数分裂观察

经 15 年的活体保存期,四个栽培棉种间的四元杂种均能正常生长,每年均有大量的花蕾供 PMC 减数分裂观察。PMC 减数分裂观察结果表明,四元杂种同一花药中的不同花粉母细胞减数分裂的同步性程度较差,减数分裂的各个时期均存在,即使是四元杂种的同一个花粉母细胞其分裂也不同步。因而在减数分裂各时期有各种各样的变化。减数分裂终变期,染色体变得更为浓缩和粗短,几乎分散于整个细胞核内,大部分同源染色体联会配对呈二价体,少数染色体未能配对,呈单价体形态;进入中期 I,核仁和核膜消失,细胞质里出现纺锤体,纺锤体和各染色体的着丝点相连接。多数细胞染色体集中在赤道板上,染色体呈现多种形态,有二价体,三价体,四价体,甚至还有五价体等等,其中多数为二价体(图 1);有少数 PMC 染色体散乱在细胞中央,不形成赤道板;部分 PMC 的单价体处于赤道板以外等。到后期 I,染色体呈现不同的分裂相,同源染色体随机地拉向两极,两极有不同数目的染色体,可见到 31-27;27-21;24-19 等不均等分配,并有形成染色体断片现象。由于染色体在后期 I 的不均等分配,在末期形成的子细胞的染色体数目不等。减数分裂的第二次分裂与一般减数分裂基本相同,但由于减数分裂第一次分裂成的两个子细胞染色体数目不等,第二次分裂不同步,并形成染色体桥、多极分裂、落后染色体或断片等现象。四元杂种 PMC 在四分体时期,由于后期 I、后期 II 染色体

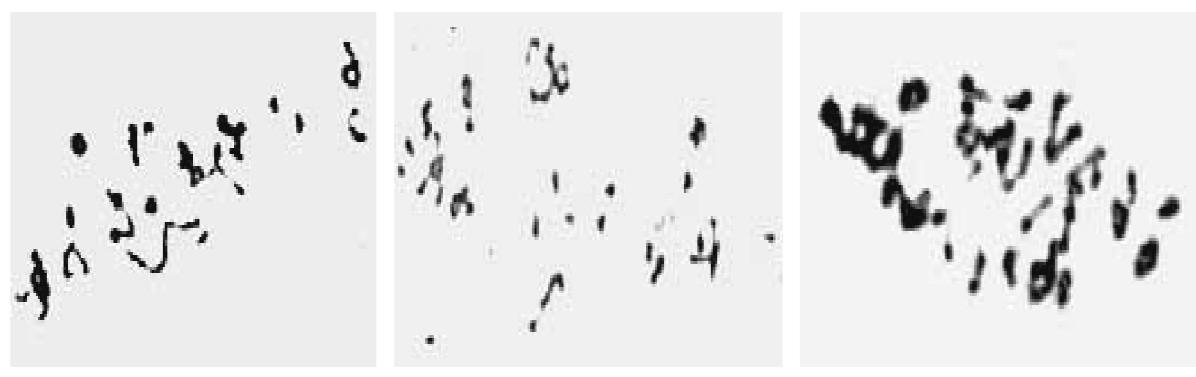
的异常,细胞分裂有时不正常,形成四分体、五分体、六分体等多分体,且大小不等,但四分体仍占多数。不同年份之间四元杂种 PMC 减数分裂情况基本相同。

四元杂种 PMC 减数分裂中期 I 的染色体数、染色体配对情况及染色体构型观察结果表明,约有 70% 左右的 PMC 染色体数为 52。本试验仅对细胞内染色体数为 52 的细胞进行染色体配对和构型统计(表 3)。

由表 3 可见,四元杂种 F₁ PMC 在减数分裂中期有未能配对的单价体存在,其数目为 2~7 个不等,平均每个 PMC 中的单价体数为 4.92;每 PMC 中的二价体数为 10~20 个,所有细胞均含有高价体。四元杂种 PMC 在减数分裂中期的染色体构型为 $2n=52=4.92I+14.62II+2.29III+1.56IV+0.71V+0.19VI$ 。对照 15 年前资料^[3],该四元杂种 PMC 减数分裂中期的染色体构型为 $2n=52=8.4I+8.1II+5.7III+1.9IV+0.6V$ 。尽管研究材料相同,但由于活体保存时间的延长,使其染色体构型发生了显著的改变,其中单价体数比 15 年前减少一半左右,二价体数增加约 45%,高价体数也有明显减少。由此可见,随着杂种保存时间的延长,其染色体构型趋于协调,其中二价体数增加,单价体和高价体数降低,育性随之提高。因此,通过延长杂种生长时间可以提高四个栽培棉种间四元杂种的育性,最后育成带有四个栽培棉特性的新的种质资源。

表 3 四元杂种花粉母细胞减数分裂中期 I 的染色体配对情况
Table 3 The chromosome configuration at M I of the quadrispecific hybrid PMC

| 种类 | 染色体构型 | | | | | | 细胞数 |
|----|-------|-------|------|------|------|------|-----|
| | I | II | III | IV | V | VI | |
| 1 | 2 | 14 | 3 | 2 | 1 | | 2 |
| 2 | 3 | 15 | 2 | 2 | 1 | | 3 |
| 3 | 4 | 19 | 2 | 1 | | | 5 |
| 4 | 3 | 19 | 2 | | 1 | | 6 |
| 5 | 3 | 20 | | 1 | 1 | | 7 |
| 6 | 4 | 11 | 3 | 3 | 1 | | 8 |
| 7 | 4 | 11 | 4 | 2 | | 1 | 7 |
| 8 | 4 | 12 | 2 | 3 | | 1 | 6 |
| 9 | 4 | 13 | 3 | 2 | 1 | | 7 |
| 10 | 3 | 18 | 3 | 1 | | | 7 |
| 11 | 4 | 19 | 2 | 1 | | | 6 |
| 12 | 4 | 12 | 2 | 2 | 2 | | 6 |
| 13 | 5 | 13 | 3 | 3 | | | 2 |
| 14 | 5 | 13 | 4 | 1 | 1 | | 9 |
| 15 | 5 | 14 | 2 | 2 | 1 | | 7 |
| 16 | 5 | 14 | 3 | | 2 | | 7 |
| 17 | 5 | 15 | 3 | 2 | | | 7 |
| 18 | 5 | 17 | 3 | 1 | | | 6 |
| 19 | 5 | 18 | 1 | 2 | | | 7 |
| 20 | 6 | 12 | 1 | 2 | 1 | 1 | 8 |
| 21 | 6 | 12 | 3 | 2 | 1 | | 6 |
| 22 | 6 | 13 | 1 | 3 | 1 | | 5 |
| 23 | 6 | 13 | 2 | 2 | | 1 | 7 |
| 24 | 6 | 13 | 2 | 1 | 2 | | 7 |
| 25 | 6 | 14 | 1 | 1 | 1 | 1 | 8 |
| 26 | 6 | 14 | 3 | 1 | 1 | | 7 |
| 27 | 6 | 17 | 1 | 1 | 1 | | 5 |
| 28 | 6 | 18 | 2 | 1 | | | 4 |
| 29 | 7 | 10 | 4 | 2 | 1 | | 4 |
| 30 | 7 | 16 | 3 | 1 | | | 5 |
| 31 | 7 | 17 | 1 | 2 | | | 4 |
| 合计 | 911 | 2704 | 423 | 289 | 132 | 36 | 185 |
| 平均 | 4.92 | 14.62 | 2.29 | 1.56 | 0.71 | 0.19 | |



1; $2n=52=5I+8II+4III+2IV+1V+1VI$; 2; $2n=52=10I+8II+1III+3IV+1V+1VI$; 3; $2n=52=9I+12II+2III+2IV+1V$

图 1 四元杂种 PMC 减数分裂中期的染色体配对情况

Fig. 1 The chromosome configuration at M I of the quadrispecific hybrid PMC

3 讨论

植物远缘杂种不育的原因之一是亲本遗传差异造成的染色体不平衡。然而,杂种的生理协调也具有重要的作用。种间杂种因不同来源的染色体组间相互不协调,杂种表现出生长异常,代谢失调等症状和高度不育等特性^[7]。杂种重复基因和重复基因组之间的相互作用能使基因组组成、结构以及基因表达水平和表达方式发生明显的改变,随着时间的推移,不同染色体组会在遗传上逐渐达到协调^[8]。因此,许多学者认为经过几年良好的栽培管理对杂种育性恢复有一定的促进作用^[9-12];环境温度也会显著影响种间或亚种间杂种的花粉可育性^[13]。本研究结果表明,由于染色体组的不平衡,造成四个栽培棉种间的四元杂种的高度不育,对四元杂种自交和回交均难于获得后代。然而,本研究通过嫁接方法,延长其生长时间,杂种经15年的生理协调,其雌雄配子的育性均得到部分恢复,并能获得自交和回交后代,说明延长种间杂种活体保存时间对于育性恢复是有利的。此外,本研究对保存15年的四元杂种PMC减数分裂的染色体构型进行观察比较发现,随着杂种保存时间的延长,其染色体构型趋于协调,其中二价体数目显著增加,由原来的每细胞8.1个增加到每细胞14.62个,增幅近一倍,与之相伴的是单价体和多价体数目的显著降低。研究结果证明延长种间杂种植株的生长时间有利于协调不同来源的染色体组之间的关系,使染色体趋于平衡,育性得到部分恢复。

本研究的四个栽培棉种间的四元杂种是由(亚洲棉×草棉) F_1 双二倍体与(陆地棉×海岛棉) F_1 杂交而得到的,其染色体组应含有[A]染色体组和[D]染色体组,杂种染色体组为 $1/2(A_1A_1A_2A_2)1/2([AD]_1[AD]_2)$ 。理论上讲,具有52条染色体的杂种细胞染色体组型为AAAD,减数分裂时,单价体应为13甚至更多,并有较多的三价体。而该种间四元杂种PMC减数分裂时的染色体构型为: $2n=52=4.92I+14.62II+2.29III+1.56IV+0.71V+0.19VI$ (15年前的染色体构型为: $2n=52=8.4I+8.1II+5.7III+1.9IV+0.6V$)。可以看出,四个栽培棉种的染色体组中虽均有A染色体组,但不同种的染色体结构仍有一定的差异,不同来源的A组染色体的联会偏少,三价体比例偏低,特别是经过15年

的活体保存后,其三价体的比例更低。此外,本研究结果也说明,来源于四倍体栽培棉的D组染色体与A组染色体之间具有一定的同源性并存在较多的异源联会,单价体数目明显偏少,特别是经过15年保存的杂种植株。因此,由于四个栽培棉种的特殊的遗传亲缘关系,通过四个栽培棉种的种间杂交,特别是合成四元杂种途径,可创育出结合四个棉种优点的种质资源。

参考文献:

- [1] 王坤波,杜雄明,宋国立.棉花种质创新的现状与发展[J].植物遗传资源学报,2004,5(增刊):23-28.
- [2] VALICEK P,李贤柱,吴敬.野生棉与栽培棉[M].北京:农业出版社,1985.
- [3] 王志宁,季道藩,许复华.栽培棉种间二、三、四元杂种的研究. II 杂种 F_1 减数分裂的染色体行为和花粉萌发率[J].浙江农业大学学报,1990,16(4):369-374.
- [4] 高燕会,祝水金,季道藩.四种栽培棉合成的四元杂种 F_1 细胞遗传学研究[J].棉花学报,2003,15(5):259-263.
- [5] 高燕会,祝水金,季道藩.四个栽培棉种间的杂种 F_1 细胞遗传学与亲缘关系研究[J].遗传学报,2005,32(7):744-752.
- [6] 李懋学,张赞平.作物染色体及其研究技术[M].北京:中国农业出版社,1998:190-203.
- [7] 梁正兰.棉花远缘杂交的遗传与育种[M].北京:科学出版社,1999:1-17.
- [8] 杨继.植物多倍体基因组的形成与进化[J].植物分类学报,2001,39(4):357-371.
- [9] DEWEY R D. Wide hybridization and induced polyploid breeding strategies for perennial grasses of the Triticeae tribe[J]. Iowa Journal Research, 1984, 58: 383-399.
- [10] 于卓.几种小麦族禾草及其杂交后代农艺特性的研究[J].草业学报,2003,3(12):83-89.
- [11] 梁正兰,姜茹琴,钟文南.陆地棉×比克棉 F_1 细胞学观察及育性恢复的研究[J].植物学报,1992,31:931-936.
- [12] LIANG Zheng-lan, Jiang Ru-qin, Zhong Wen-nan. Study on the interspecific hybrid of *Gossypium hirsutum* × *G. bickii* and *herbaceum* × *G. bickii*[J]. Chinese Science Bulletin, 1985, 30:1095-1101.
- [13] 杨杰.温度对亚种间杂种花粉育性的影响[J].中国水稻科学,2003,17(2):145-148.