

当代科技重要著作 · 农业领域

作物染色体及其研究技术

李懋学 张赞平 编著

中国农业出版社



作物染色体及其研究技术

李懋学 张赞平 编著

中国农业出版社

作物染色体及其研究技术

李懋学 张赞平 编著

* * *

责任编辑 张本云

中国农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)

新华书店北京发行所发行 中国农业出版社印刷厂印刷

787×1092 mm 16开本 22印张 18插页 500千字

1996年8月第1版 1996年8月北京第1次印刷

印数 1—1000册 定价 50.00元

ISBN 7-109-04151-4/S·2576

内 容 简 介

本书以实用为基本原则，简要介绍了作者及国内外同行在染色体技术方面的经验和主要成果。分为两大部分：第一部分为植物染色体技术总论，包括植物染色体数目和结构特点、变异以及核型分析的基本规则；常规制片技术；分带技术；银染色技术及染色体DNA原位杂交技术等。第二部分为农作物各论，包括粮食作物、油料作物及工业原料作物、蔬菜、果树及花卉等的分类及染色体研究概况，以及染色体技术的具体操作流程。此外，尚有百幅精美的染色体照片和数百篇中、外文参考文献。本书内容丰富，实用性强。为从事作物细胞遗传学和细胞分类学研究和教学的科技工作者、教师及学生的实用技术参考书。

鲍序

李懋学教授邀我给他们编写的著作《作物染色体及其研究技术》写序，我有机会读了原稿。读后，首先联想到的是关于人的染色体数的一段有趣历史。在 E. B. Wilson 的巨著《The Cell》的1947年版本802页的表列中，H. de Winiwarter于1912和1921两次定的人的二倍体染色体数是47和48，T. S. Painter于1921和1922定的数目，单倍体是24，二倍体是48。这个数目一直到1956年J. H. Tjio与A. Levan在瑞典的 *Hereditas* 42:1—6上发表“人的染色体数”时，才知道是错的，确数，包括性染色体XY在内，应该是46。由此可知，那时动物制片技术的水平，是如此之低，连确定染色体数目都有困难。而技术上加以突破性改进的两人竟都是搞植物细胞遗传的，而且第一作者，Tjio，是一位中国人。当我1948年寄给他在J. Genetics上发表的文章抽印本不久后，收到他一封热情的来信，才知道他是印度尼西亚华侨，在Levan实验室和西班牙两地工作。他的名字叫蒋有兴（兴字的乡音读作Hin）。信早遗失，但留下的印象很深，至今难忘。至于这一发现，它的重要性是显而易见的。国际上知名度最广之一的遗传学教科书，E. W. Sinnott, L. C. Dunn和Th. Dobzhansky编著的Principle of genetics的1958年版本上（12页）就用蒋和Levan的人的46个染色体的照片作了确认。这幅照片的质量是如此之高，它可以使任何未经专门训练的人，不但能数清染色体数目，而且还能给每个染色体找到它的同源伙伴。在1960年前后出版的遗传学教科书中，有的还详细介绍了为更正人的染色体数，蒋和Levan采用四个人的胚胎的肺细胞组织培养材料制片，计数了265个细胞的有丝分裂染色体数，才确定人的确切染色体数是46。由于严肃认真的科学态度，和制片技术的重大改进，这个更正，以后不但被广泛地重复证明，而且大大促进了对人类遗传病的研究，大大促进了对人染色体的分带技术的发展，和大大促进了对人的细胞遗传学的研究进展。人类染色体的分带技术已经做到各条染色体标准化，从而在光学显微镜下就能准确地鉴别出缺失、倒位、易位等的染色体结构变异所牵涉到的染色体及其部位，和缺体、单体、三体等的个别染色体的数量变化。人对自身不正常的变化是最敏感的。将这些变化或综合症同染色体的结构变异联系起来，从而发现成千的遗传病都与染色体有关，还证明染色体不仅仅是基因的载体，而且是直接参与进化过程的有组织的基因集团。越来越多的事实表明，染色体这一有组织的基因集团的变化，是物种演化的遗传物质基础，正像等位基因的变化是种内品种变化的遗传物质基础那样。

但植物染色体的显带技术，目前还未能做到像人类染色体带型那样稳定、清楚，可以用来鉴别染色体的结构变化。在人类染色体分带技术中提到，胚胎细胞的染色体带型也是不稳定的。这一特点是否对植物染色体分带技术的改进提供了一个重要的线索。动物的体细胞都是分化定型的，目前尚无法使之逆转。而植物细胞几乎都是全能的，都能从分化状态中逆转过来。是否越难逆转的植物细胞的染色体越易获得稳定的带型？植物细胞中是否

存在分化程度上的差别？植物组织培养技术是否有助于制造符合制片要求的植物分化细胞？显然，现在是我们需要借鉴动物细胞的制片技术来使植物细胞遗传工作有所突破的时候了。

如以本书前四章详述的植物染色体研究技术为起点，借鉴人类染色体研究技术的成熟经验，进行系统的研究探索与创新，估计，在不远的将来，是会有所突破的。在植物领先的年代，通过染色体数目的种间变化结合种间杂种的染色体组分析而发现了异源多倍体系列在植物新种形成中的特点和地位。但二倍体系列的新种形成问题，由于动物体细胞染色体显带技术的发展，通过灵长类的带型比较，在20年前就有人提出“人类核型的进化，几乎全是通过一系列臂间倒位（第2号染色体除外）的结果”（J. J. 尤尼斯主编：人类染色体的分子结构，科学出版社，1983，330页）。在本书的重版的时候，如果在后面5章详述各类作物及其亲缘野生种的核型变化时，能够陆续增补上各物种的染色体组的带型和染色体结构的演变过程，并配上相应的花、叶彩色照片，使读者一目了然，染色体的结构变异怎样造成在一个属的范围内物种变化的多样性使对种的演化有更深入的了解，以至于我们可以设想，二倍体新物种也是可以人工制造的。

绝文奎

1994年7月北京

洪 序

染色体是遗传物质——基因的载体。染色体数目、形态和结构还决定着细胞减数分裂中染色体的配对行为，而配对行为又决定了大小孢子的能育性。简言之，染色体的结构和行为左右着植物的生殖过程和繁育行为。农学家们要了解农作物的生物学特性，不能不掌握有关农作物染色体的知识，而对于农作物育种家们来说，掌握和研究有关植物的染色体数目、结构和行为就成为他们工作的基础。李懋学先生的《作物染色体及其研究技术》顺应农学研究和育种的需要，及时与读者见面了。相信本书会得到我国农学家们和植物学家们的欢迎。

本书大体分为两部分。第一部分介绍了研究植物染色体的基本技术，从常规技术、分带、银染、核型分析到80年代问世、90年代迅速发展的染色体原位杂交。第二部分分别介绍各种农作物的分类地位、它们的近缘种和染色体组关系，染色体数目、形态和结构（即核型），以及具体的研究技术。这样，读者从本书中既能获得植物染色体研究的一般原理和方法，又能得到各种农作物染色体的具体知识和研究方法。全书反映了国内同行和作者本人多年研究农作物染色体的技术和经验，具有鲜明的针对性和实用性。30多个版面的照片和丰富的参考文献更提高了本书的实用价值。

李懋学先生数十年如一日，在植物染色体教学和研究这块土地上辛勤耕耘，积累了丰富的经验。在他身上理论和实践的结合得到了很好的体现。本书蕴藏着他在研究和教学中积累的丰富经验，包含着他自己、同事以及学生们在攻克难点后的心得，这使本书具有较高的实用性。无人知道究竟有多少同辈人和年轻人向他学习过染色体研究技术，有多少人从他那里吸取过经验！我本人就在他那里得益匪浅！

中国科学院院士 洪德元

1996年1月19日

前 言

细胞遗传学和分子细胞遗传学的建立和发展,都是以染色体研究技术的创新和应用为其先导的。Belling (1921) 创用的乙酸洋红染色压片法,带动了以研究染色体数目、结构和行为变异与遗传的细胞遗传学和细胞分类学的建立和发展。Caspersson (1969) 首创的染色体分带技术,揭示了染色体的内部结构分化,使对染色体的鉴别和分析更为准确。同年, Gall等创建的DNA分子原位杂交技术及其以后的不断改进,现已发展可以对单拷贝基因、重复序列以及整个基因组DNA进行准确定性、定位和相对定量的研究。使染色体的研究,由细胞水平跨入分子水平。

本书以实用技术为基本内容,分别对上述三大部分技术作综合性介绍,此为第一部分,共四章。在介绍各项研究技术的基本原理及操作流程时,对某些关键性问题,表述了我们自己的经验和见解。该部分内容期望能为初学者提供较系统的基础知识和技能。第二部分为作物各论,包括粮食作物、油料和工业原料作物、蔬菜、果树、花卉等,共五章。对每一种作物的分类、染色体数目及核型或带型特征作了简介,为研究和教学提供基本的背景资料。此外,还有选择性地介绍了具体操作的技术流程,使其更具针对性。需要说明的是,有些作物是多用途的,例如莲和百合,既是重要的观赏花卉又可供食用,只能取其一。又如油菜为重要油料作物,但考虑到从亲缘关系和染色体技术的共性两方面,将其归并在芸薹类蔬菜中介绍。山茶属中包括有供观赏的山茶花,有供饮用的茶和油料植物油茶,基于上述理由,也只能归于一类作物中介绍。余类同。

书中着重介绍一些比较重要的经济作物,遗漏者甚多。主要是因为有些作物已有专著出版(蔬菜、果树),或因其经济价值欠重要,或因其研究工作尚少或尚未研究。所以,拟留待今后不断补充。在收入本书的作物中,其研究的广度和深度是很不平衡的,有的较深入,有的较肤浅。究其主要原因,或是其重要性不同,或是其染色体自身存在的研究难度差异。这种不平衡是正常现象。

就学习染色体研究技术而言,其技术上的共性要比特殊性更多。在一些作物中已成功应用的高、新技术,其他作物均可借鉴。重要的是要善于结合每种作物的染色体特点、灵活变通,作适度取舍和调整。对有志从事染色体研究的初学者,切不可忽视染色体的常规制片技术的学习和掌握,因为它是其他技术应用成功的基础。这是国内外众多从事染色体分带和DNA原位杂交研究的学者们的共识。

我国作物染色体的研究,自80年代以来,在国内得以蓬勃发展,并取得了显著成绩,积累了大量研究资料和丰富的经验。在某些方面已接近和达到了国际水平。我们编写此书的心愿是尽可能比较客观地反映国内外同行在各类作物染色体研究中的主要成果,以及目前的研究现状。虽然我们努力去作,但毕竟知识和水平有限,遗漏和缺点难免,甚至可能有错误,请读者不吝批评指正,我们将表示由衷地感谢。

我们对友情提供资料和照片的詹英贤、陈瑞阳、张自立、刘玉欣、宋运淳、丁毅、刘立华、利容千、蔡习文、王正询、梁国鲁、姚景侠、钟少斌、陈佩度、顾志健、吴世斌、贺昌锐等教授们，以及熊治廷博士和孟丽老师，表示最衷心的感谢。

我们最崇敬和爱戴的老前辈鲍文奎院士，对此书的写作不仅写信表示热情的鼓励和支持，而且不顾年事已高和有疾在身，花了大量时间和精力通审了全书内容，还语重心长地为此书写了序言，表达了他对我们后辈的殷切期望。不幸的是，此书尚未面世，他已仙逝。我们谨以此书以及我们悲恸和怀念的一颗真挚的心，告慰他在天之灵。

我们的良师益友洪德元院士，他不仅以自己杰出的研究工作和名著《植物细胞分类学》开创和指导了我国在该学科的研究和发展，而且也一向关怀和鼓励此书的写作和出版，并热情作序。对他的友情和支持，我们表示诚挚的谢意，并希望能继续得到他的帮助。

作 者

一九九六年于北京大学

目 录

第一章 染色体、核型和核型分析.....	1
第一节 染色体数目、基数、多倍体和非整倍体	1
一、数目	1
二、基数和倍性	2
三、多倍体	3
四、非整倍体	3
五、混倍体	4
六、B-染色体	4
第二节 染色体形态和结构	5
一、供核型分析的染色体	5
二、染色体长度	5
三、着丝点位置及命名	7
四、臂指数或称NF值	11
五、着丝点和着丝粒	11
六、次缢痕、核仁组成区和随体	13
第三节 核型分析的操作	17
第四节 核型的分类	19
第五节 关于具小染色体的植物的核型分析	20
第六节 带型	20
参考文献	22
第二章 植物染色体制片技术	23
第一节 植物染色体制片的两种基本方法的比较和选择	23
第二节 取材是基础	25
第三节 预处理是关键	27
一、预处理药物的种类、特点和选择	28
二、预处理方法	30
第四节 固定液的选择	31
第五节 几种染色压片法的特点和选择	32
第六节 去壁低渗—火焰干燥法操作要领	37
第三章 染色体分带、姊妹染色体分染及银染色技术	40
第一节 染色体分带技术	40
一、荧光分带流程	40
二、C—带技术	43
三、N—带技术	51
四、DNA酶分带流程	53

五、Feulgen分带技术	53
六、RE—分带技术	54
七、G—分带技术	55
第二节 姊妹染色单体互换的分染技术	55
第三节 染色体的银染色技术	57
一、Ag-NOR染色技术	57
二、同时显示NOR和着丝点的染色技术	59
三、联会复合体(SC)的银染技术	60
参考文献	61
第四章 植物染色体的原位杂交技术	63
第一节 植物染色体原位杂交的应用	63
一、单拷贝和多拷贝基因的物理作图	63
二、易位或互换的鉴别	64
三、杂种中供体基因组及外源染色体的识别	65
四、植物系统进化和亲缘关系	65
五、基因组的空间分布	66
第二节 DNA:DNA杂交	66
一、染色体制片及杂交前处理	66
二、植物核DNA的提取	67
三、探针及标记	70
四、变性和杂交、洗脱	76
五、杂交信号的检测	78
六、复染和封片	80
第三节 RNA:RNA原位杂交	81
一、操作要点	81
二、制片的预处理	82
三、变性和杂交	82
四、杂交后的洗脱	83
参考文献	83
第五章 粮食作物	86
第一节 水稻	86
第二节 小麦	97
第三节 大麦	110
第四节 黑麦	121
第五节 燕麦	129
第六节 玉米	132
第七节 高粱	147
第八节 谷子	150
第九节 荞麦	154
第十节 蚕豆	156
第十一节 豌豆	165
参考文献	169

第六章	油料及工业原料作物	173
第一节	花生	175
第二节	大豆	178
第三节	红花、向日葵、蓖麻、文冠果	184
第四节	芝麻	188
第五节	棉花	190
第六节	麻类作物	203
第七节	烟草	208
第八节	甜菜	210
第九节	甘蔗	214
	参考文献	216
第七章	蔬菜	218
第一节	芸薹类	218
第二节	葱蒜类	223
第三节	茄果类	231
第四节	瓜类	235
第五节	豆类	239
第六节	黄花菜	242
第七节	莲藕	245
第八节	慈姑	248
	参考文献	250
第八章	果树	252
第一节	苹果和海棠	252
第二节	梨	257
第三节	桃、李、杏	260
第四节	柑桔类	264
第五节	核桃	270
第六节	枣和酸枣	275
第七节	银杏	277
第八节	猕猴桃	281
	参考文献	284
第九章	花卉	286
第一节	芍药和牡丹	286
第二节	蔷薇和月季	292
第三节	菊花	297
第四节	菊科其他花卉	302
第五节	山茶属植物	305
第六节	梅花	314
第七节	中国水仙	317
第八节	百合	320
第九节	郁金香	326
第十节	石蒜	329

第十一节 芦荟	333
第十二节 铁线莲	335
参考文献	337

染色体、核型和核型分析

核型 (karyotype), 简言之, 一般是指体细胞染色体在光学显微镜下所有可测定的表型特征的总称。核型分析 (karyotype analysis) 就是对核型的各种特征进行定量和定性的表述。

核型分析是细胞遗传学, 染色体工程, 基因定位, 细胞分类学等学科的基本研究方法。

第一节 染色体数目、基数、多倍体和非整倍体

一、数 目

在植物界, 染色体数目的变异幅度较大, 从单冠毛菊 (*Haplopappus gracilis*) 的 $2n=4$ 到蕨类植物网脉瓶尔小草 (*Ophioklossum reticulatum*) 的 $2n=1260$ 。但在作物中, 染色体数目主要分布在 $2n=10-40$ 的范围内。只有少数作物如猕猴桃和甘蔗等, 能高达100左右。对于这类高染色体数的作物, 一般只宜分析其染色体数目变异, 而不适于作核型分析, 一则因为其染色体较小, 二则它可能含较复杂的多个基因组, 难以获得准确而有价值的结论。此外, 这类植物的染色体数目也较难以稳定一致, 尤其是以营养繁殖为主的甘蔗, 在一个个体的根尖细胞中, 完全是整倍数的情况少见, 往往是不同细胞或多出或少于1个至几个染色体。因此文献中常见记载为大约多少染色体。但只要临近某一整倍体, 一般便可认为是该倍数。如果要研究其真实的倍性和探讨其起源的关系, 则最好用种子根作为观察材料。

在所有供染色体计数的材料中, 最好是以体细胞, 尤其是以种子根尖细胞为最可靠。一些作者以花粉母细胞减数分裂的终变或中期 I 的二价体数作为计数, 这在一些配对正常的二倍体而言, 也是可取的。多倍体种则不利, 其一是可能形成不同的价体, 而且不同母细胞中的染色体配对情况多变; 其二是许多果树的染色体较小且多, 价体都难准确判断, 更难准确认定其染色体数目。本世纪50年代以前所报道的不少植物的染色体数目, 错误不少, 便是那时多以减数分裂作为观察材料之故。

总的来说, 观察和统计的细胞数目越多, 其准确性越可靠, 也容易发现变异情况。但是, 更应该考虑到观察的个体数, 个体越多才更具代表性, 因为从一个个体和从多个个体所得的结果有时不一定相同。考虑到作物杂交育种的实际情况, 有些珍稀材料个体有限, 不可能作大量的细胞学观察统计, 在全国第一届植物染色体学术讨论会上, 与会者一致约定计数染色体数目, 以30个细胞以上, 其中85%以上的细胞具恒定一致的染色体数, 即可认为是该植物的染色体数目 [1]。

二、基数和倍性

染色体基数 (basic number), 是指一个二倍体种的单个基因组 (genome) 的染色体数目, 通常以 “ x ” 表示。而植物配子体的染色体数目, 通常以 “ n ” 表示。二者都表示倍性之意, 有时错误地混用。其实, 二者的含义是不同的。

简言之, 正确的含义和正确的用法是, n 用于个体发育的范畴, 而 x 则用于系统发育的范畴。二者可以有联系但更有差别。在作物的个体发育的世代交替中, 配子体世代称为 “ n ”, 意即单倍体, 孢子体世代称为 $2n$, 即二倍体。它与植物的真实倍性的高低无关。例如, 通常把各种不同倍性的花药培养都通称之为单倍体培养, 而将其体细胞通称为二倍体。因此, “ n ” 的应用范畴只能限于某种植物的个体发育的两个世代, 不适用于与其他植物作倍性比较。至于将其写成 $3n$ 或 $4n$ 而代表三倍或四倍体, 则显然是把概念弄混了。正如前述, “ x ” 是代表一个基因组的染色体数目, 它所表示的是某一植物在系统发育中的倍性, 即物种演化中的倍性关系。例如小麦属, 一粒系小麦的染色体数目 $2n=14$, 二粒小麦 $2n=28$, 普通小麦 $2n=42$, 其染色体数目表现出后二者为前者的整倍数, 组成一个多倍体系列, 这反映了它们在系统发育中的亲缘关系。从这些染色体数目中, 可以发现它们有一个共同的最小公约数 7, 而 7 正好是一粒系小麦的配子的染色体数目, 因而, 7 被认为是小麦属的染色体基数 “ x ”。对一粒系小麦而言, n 和 x 相等, $2n=2x=14$, 为二倍体; 二粒系小麦则可以写成 $2n=4x=28$, 为四倍体; 普通小麦则为 $2n=6x=42$, 是六倍体。上式中, $2n$ 只表示体细胞 (孢子体) 的含义, x 才表示真实的倍性。后来, 通过以上 3 个种的相互杂交和对杂种后代染色体的配对行为的分析, 发现一粒系小麦含 A 染色体组, 二粒系小麦含 AB 染色体组, 普通小麦含 ABD 3 个不同的染色体组。因而确认四和六倍体小麦都是异源多倍体。上例说明, 通常, 在一个具整倍多倍体系列的属 (或甚至科) 中, 就把含染色体数目最少的种的配子体染色体数目作为该属的染色体基数。但如果这个基数的数值仍较大, 例如, 甘蔗属, 现有种的最少的染色体数目 $2n=40$, $x=20$, 山茶属为 $2n=30$, $x=15$ 。这些基数都太大, 因为根据现今全世界绝大多数研究植物系统与进化的权威们的意见, 认为被子植物的原始基数可能是 7, 因此, 凡 $x>13$ 的物种, 都可能是古多倍体起源的。据此, 上述两个例子可认为是现有种的基数, 而其含更低基数的祖先种, 要么灭绝了, 要么尚未发现。

同一个属的物种, 根据形态地理分类, 它们是近缘种, 这种情况也常常反映在染色体基数上, 除小麦属外, 不少属都含有共同的染色体基数, 例如黑麦和大麦以及燕麦属, $x=7$, 芍药属 $x=5$, 棉属 $x=13$, 茄属和辣椒属 $x=12$ 等。但也有一些属则是多基数的, 例如葱属 $x=7, 8, 9$, 芸薹属 $x=8, 9, 10$, 巢菜属 $x=5, 6, 7, 9, 11$, 贝母属 $x=9, 11, 12, 13$ 等。在这类多基数的属中, 到底哪个数是该属的原始基数呢, 这是研究该属的种间亲缘关系及演化趋向的很关键的问题, 原始基数确定了, 便是 “纲举目张”, 其他基数的种便知其来龙去脉。确定原始基数的基本原则是主要看哪个基数的物种具有更多的相对原始形态性状及特征。此外, 如有可能, 尚需参考外类群 (近缘属) 的原始属的特征及染色体基数, 加以综合分析而定。

关于次生基数 x_2 , 这是指含两个不同基数的物种杂交并二倍化后形成的双二倍体的染

染色体基数，它不是任一亲本基数的整倍数，而是一个新组合的基数。典型的例子是胜利油菜，其染色体数目为38，是由甘蓝（ $x=9$ ）和油菜（ $x=10$ ）杂交后经染色体加倍而产生的，虽然它是个四倍体，但因其配子的染色体数为 $n=19$ ，已不能再被2除而得整数，因此，也可以认为其 $x=19$ 。但为了表示其不同于正常基数的特点，故称其为次生基数，并命名为 x_2 。有些文章将同一基数加倍产生的整倍多倍体的配子的染色体数也称为次生基数，这是不正确的。例如不能把二粒系小麦的配子体数 $n=14$ 称之为次生基数。此外，对于多基数的属或种而言，一旦确定其原始基数之后，其他基数则称之为衍生基数。

三、多倍体

多倍体包括有同源多倍体、异源多倍体及同源异源多倍体等等，其产生的机理及染色体配对行为，有遗传学的专著论述，故从略。这里只强调观察材料时应注意的问题。

在我们观察用低温或药物预处理过的材料时，常常可以在同一张制片中看到既有二倍数也有四倍数的染色体，二者所占比例不定。这类多倍数的染色体通常比二倍数者小一倍，这是预处理的产物。因为低温或预处理药物都可以诱导产生部分多倍体细胞。所以，这种情况仍属于二倍体。不能认为该个体既有二倍体又有四倍体。只有当所有细胞都是某一恒定的多倍染色体数时，方可认为是多倍体。当鉴定人工诱导的多倍体时，最好不用当代植株的根尖为观察材料，而应该用当代植株的花粉母细胞或第二代的种子根为材料。尤其是对幼苗进行芽处理加倍时更是如此，因为芽加倍后根不一定也加倍。

不要輕易地根据核型分析作出同源或异源多倍体的判断。因为染色体形态上相似并不一定是同源，例如百合属的卷丹，核型分析可以非常整齐一致地将36个染色体排成一个同源三倍体的核型图，过去把它当作同源三倍体。但后来经过染色体分带研究发现，有两个染色体组具同一带型，另一个染色体组则具另一种带型，所以，确认它是一个异源三倍体。在苹果属、海棠属、梨属等果树的核型研究中，给它们定什么性质的多倍体，应特别慎重。

四、非整倍体

某一个体恒定地出现某一同源染色体对中多一个或少一个成员，分别称为三体和单体，多两个或少两个，则分别称为四体和缺体。三体和四体可以在二倍或四倍体中产生，而且能存活。单体和缺体，只在多倍体中可以存活，二倍体中则虽可发生但植株不能存活。这类非整倍体，在染色体工程和基因定位研究中，有重要应用价值。在普通小麦中已建立了全套21个单体系列，棉花中也获得了不少单体。水稻和谷子中也相继报道了全套三体系列。这些有价值的非整倍体材料，基本上要靠染色体的观察和分析来确认。美国学者Sears经过15年的大量田间观察和室内的细胞镜检，才完成了普通小麦“中国春”的全套单体系列材料，可见得来非易。因此，如果在作染色体观察时，有幸发现有价值的上述非整倍体的个体时，应特别珍惜并想法将其保存下来。

在一个物种的群体中，某一个或一些个体与其他个体比较，发现恒定地相差一对或几对非重复的同源染色体时，则可能表明该物种中存在有染色体基数非整倍性变异的个体，这类非整倍体，称之为异整倍体（dysploid）。这是物种分化或新物种产生的标志，也是

同属植物中产生多基数原因。例如笔者等在研究中药玉竹的群体的染色体时,便发现有一些 $2n=18$ 的个体(玉竹为 $2n=20$),后又经外部形态的仔细观察和比较,便确认这 $2n=18$ 的植物应为另一物种。上述事例只想说明一点,在作染色体观察时,不要轻易无视某些异常现象,因为有些异常现象往往是我们发现新问题的源泉。

五、混倍体

不同个体和不同细胞之间的染色体数目变异幅度较大,出现整倍和非整倍细胞的无规律的变化,此为混倍体。常见于许多长期以扦插行营养繁殖的作物中,以及细胞或组织培养的材料中。例如菊花、桑、甘蔗等,多数情况下表现为混倍体。对于这类材料的染色体数目的报道,应取实事求是的态度,即应统计不同染色体数目的细胞数及其所占的百分比,可取其众数作为该材料的基本染色体数。那种凭主观选一个整倍体细胞作为该材料的染色体数目是片面的,不可取。因为这掩盖了变异的真实情况,误导产生错觉。

六、B-染色体

B-染色体也称超数染色体(supernumerary chromosome),顾名思义,这是指超过某一物种正常染色体数目的一些特殊的染色体。植物界,最先是由 Kuwada (1915) 在玉米中发现,至今,在被子植物中至少有219个属的590种植物发现有B-染色体(Jones, 1975)。例如在玉米、黑麦、高粱、百合、重楼、贝母、葱属植物中常见。我们从中国农业科学院所得的一小包金皇后玉米种子中,经细胞学检查,便发现有含1—3个B-染色体的种子。此外,我们在王百合中也观察到不少具1—2个B-染色体的植株〔2〕。

B-染色体的存在,也是容易导致染色体计数有误的可能原因。鉴别B-染色体可根据以下特征判断:

1. B-染色体均小于正常染色体(称A染色体),大者也不过相当于最小的A染色体的约 $1/2$,小者相当于一个点状的小随体大小。这可以与上述的三体或四体相区别。

2. 在同一个体中,通常每个细胞中均存在,而且数目基本恒定。无论其大小如何,均具有着丝点,主要为具中部或端部着丝点者。可在体细胞分裂过程中正常传递。这些特征可以易于与染色体断裂产生的各种断片相区别。

3. 80%出现在二倍体植物中。数目多为1—2个,少数情况下,在自然界可多达20个,在人工诱导和栽培下,玉米的B-染色体,在一个细胞中可累积多达34个,远远超过了其A染色体的数目。少数B-染色体的存在,通常不会影响植物的生长和发育,但多数存在,则必引起生活力降低及生殖不育障碍。然而,每种植物对B-染色体存在的忍受能力则不相同,我们观察到百合和玉米在2—3个B-染色体存在时,仍能正常结实,而我们在北京大学校园中所观察到一株含2个B-染色体的白杉(*Picea meyeri*)的幼株,经同工酶分析,发现它比正常植株多出一条特殊的谱带。从我们发现时,其开花的雌、雄球果数便明显少于正常株,而且不育,并表现顶端停止生长,连续五年观察,最后枯顶而且再也不形成雌、雄球果而被园林工人挖除。此外,据文献报道,有些含B-染色体的植物,也表现出其某些特殊的适应价值,例如适于密植、抗旱或抗沼泽环境等。

由于B-染色体的存在不能从植物的外观上加以识别,只能靠细胞学观察的机遇而发