

综述与专论

植物减数分裂染色体配对与染色体组分析的研究进展^①

郭军洋 陈劲枫^② 钱春桃 曹清河

(南京农业大学蔬菜研究所作物遗传与种质创新国家重点实验室 南京 210095)

摘要 简要介绍了植物减数分裂染色体配对研究。综述了减数分裂染色体配对研究在鉴定异源易位系、确定多倍体物种类型、分析物种间亲缘关系和物种的染色体组来源及探讨杂种不育的细胞遗传学机制等诸多方面的应用进展。分析了影响染色体配对的主要因素,如配对控制体系、遗传背景和外界环境条件等,并展望了染色体配对研究与其他技术结合在染色体组分析中的应用前景。

关键词 减数分裂, 染色体配对, 染色体组分析

Meiotic Chromosome Pairing Research and Genome Analysis in Plants

GUO Jun-Yang CHEN Jin-Feng^② QIAN Chun-Tao CAO Qing-He

(National Key Laboratory of Plant Genetics and Germplasm Enhancement, Vegetable Research Institute, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract Recent progress on chromosome pairing and its application in genomics in plant, including the identification of polyploidy and chromosome translocations, phylogenetic analysis, evolution of genomes, and hybrid fertility, were reviewed here. Factors affecting chromosome pairing, such as genetic compatibility, genetic background, and environmental cues were analysed.

Key words Meiosis, Chromosome pairing, Genome analysis

染色体配对研究常被用于鉴定外源染色体(片段)并跟踪了解外源染色体的减数分裂特点、确定多倍体的类型、探讨杂种的育性和确定物种的染色体组来源等。近年来,各种先进的分子细胞遗传学研究手段的出现推动了染色体组分析的发展。但染色体配对研究仍然是重要的细胞学研究手段,与染色体分带及原位杂交等技术相结合,在染色体组分析中发挥着重要的作用。

1 减数分裂染色体配对

1.1 减数分裂

近年来,减数分裂染色体配对研究有许多新的进展。有的研究者已经找到与同源染色体

①国家高技术研究发展计划专项经费(2001AA241123)、国家自然科学基金(30170644)、教育部“跨世纪优秀人才培养计划”和教育部科技研究重点项目(01097)资助

②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: jfchen@njau.edu.cn

收稿日期:2003-08-11 接受日期:2003-10-10 责任编辑:白羽红

联会及纺锤体的形成等相关的基因(李雅轩,1999)。对端粒和着丝粒的作用也有了新的认识:人们发现端粒在减数分裂早期形成的“花束”有利于同源染色体的识别,从而保证了同源染色体的正确配对和分离(王渭霞等,2003); Dvorak和Lukaszewski (2000)发现着丝粒在减数分裂早期配对与否直接影响染色体的配对、重组和分离。调控染色体联会、重组和分离的一系列基因已经被克隆,人们对它们的分子调控机制也有了深入的了解(王台和丁兆军,2002)。胡明(2000)提出了减数分裂的新观点,他认为联会前已经有了配对,因为配对发生在细线期,而联会发生在偶线期。该观点与 Kleckner (1996)的观点是一致的,即减数分裂至少涉及4种不同的配对:(1)减数分裂间期,每个DNA双螺旋经复制产生两个双螺旋,它们通过内聚蛋白配对,在第一次减数分裂中始终在一起;(2)细线期,上述配对单元呈细线状,且可见每条细线状的染色体包含两条姊妹染色单体;而且每个配对单元开始寻找自己的同源伙伴,染色体间出现一种配对即排列现象(alignment);(3)偶线期初期,同源配对伙伴间大致排列呈平行状;之后,联会复合体(synaptonemal complex, SC)的出现使配对更为紧密,此时的配对现象通常称为联会(synapsis);(4)粗线期、双线期及终变期,联会复合体完全交叉化。

1.2 染色体配对研究在染色体组分析中的应用原理

一般认为,粗线期的染色体配对最能反映染色体(组)间的同源性,因为此时染色体对异质性结构(如倒位、缺失和易位等)非常敏感,如易位系多在该时期出现“十”字型等。多数情况下由两个时期的染色体配对研究所得到的信息是一致的,所以对于染色体较大的物种,如小麦(*Triticum aestivum* L.),人们多通过分析中期I(M I)染色体配对来进行染色体组分析;而对于染色体较小的物种,如水稻(*Oryza sativa* L.)(李宗芸等,2002)、大白菜(*Brassica campestris* L.)(曹家树等,1994)和甜菜(*Beta vulgaris* L.)(刘丽萍等,1996)等,人们多采用粗线期染色体分析法进行染色体组分析。通过分析中期I单价体、二价体、三价体和四价体等的有无及频率可以得到染色体组间的同源性信息及染色体结构变异的证据,进而可将染色体配对研究应用于染色体组分析的各个方面。若将染色体配对与减数分裂其他时期如后期I、末期I和小孢子时期的各种异常现象(多分孢子和微核)相结合将使染色体配对研究更为准确。

2 染色体配对研究与染色体组分析

2.1 确定多倍体物种的类型

Stebbins(1947)将多倍体分为同源多倍体、异源多倍体、同源异源多倍体和区段异源多倍体。在确定多倍体的类型时,需考虑多倍体供体亲本的染色体构型、多倍体杂种后代的染色体配对及育性等因素,而染色体的配对构型和频率则是主要的判断依据。因同源多倍体染色体联会不正常,在前期常出现多价体和单价体,如同源四倍体的同源染色体可以在同一时间配对形成四价体(Wu *et al.*, 2001);而在后期的花粉母细胞中会有染色体落后和微核现象(邢少辰等,2001),庄东红和石田雅士(2000)还在柿树(*Diospyros kaki* L.)减数分裂中发现“拟多价体现象”,即几个二价体重叠或紧挨在一起,这是多倍体减数分裂中期I的特殊现象。但同源多倍体的染色体配对因受繁殖世代、二倍体供体亲本的染色体配对构型及其他的配对控制机制等的影响表现较为复杂。有研究者已经报道过没有多价体(Chen *et al.*, 1995)的同源多倍体,也有人指出二倍体供体亲本中环状二价体对四价体形成的贡献明显大于棒状二价体(Lavania *et al.*, 1991),而且限制性近端交叉位点的存在也会影响同源四倍体中多价体的形成

(Khazanehdari *et al.*, 1995), 因此确定同源多倍体时需考虑这些因素。

异源多倍体的确定较为简单, 只需根据多倍体物种减数分裂中期 I 的二价体配对构型就可以确定(Wu *et al.*, 2001)。

同源异源多倍体通常分为两种类型, 即 AAB 型和 AAAABB 型。依据物种减数分裂中期 I 二价体和单价体的构型, 即可确定其为 AAB 型; 如果有单价体、二价体、三价体和四价体等多种构型, 且中期 I 二价体和多价体占较大的比例(Sybenga, 1996), 则可确定其为 AAAABB 型。

区段异源多倍体(AAA'A')通常是由杂种 AA'(A 和 A' 亲缘关系较近)自然加倍而来, 其中由于同源染色体及部分同源染色体的配对, 会有较多的二价体。又由于部分同源配对伙伴的交换会出现比例不等的单价体、三价体和四价体, 如 Adamowaki 等(2000)根据 *Paspalum maritimum* ($2n=4x=40$) 减数分裂中期 I 低频率多价体的出现判断其为区段异源多倍体。但是, 由于同源染色体配对和部分同源染色体配对之间的竞争, 其二价体频率低于 AAAABB 型同源异源多倍体(Sybenga, 1996)。

2.2 鉴定易位系

易位系的鉴定通常包括形态学、细胞学、生化和分子标记鉴定等, 其中细胞学鉴定即染色体配对研究是最常用的手段。

通常情况下, 不同的易位系在减数分裂过程中有不同的染色体配对现象: 如大麦(*Hordeum disticum*)体细胞变异株粗线期呈“十”字形(张毓芳等, 1994); 亚洲棉(*Gossypium arboreum*)和比克氏棉(*Gossypium brickii*)种间杂种 F_1 在终变期呈“八”字形(胡单艳和祝水金, 2002); *Helianthus annuus* L. $\times$ *Helianthus argophyllus* L. (Manjula and Seethavam, 2001) 杂种常有链状或环状四价体; 而在八倍体物种 *Sesamum Radiatum* 和 *S. schincianum* (Hiremath and Patil, 2002) 的杂种中也有类似的现象发生。通常, 这些易位系不正常的染色体配对构型会导致后期 I 染色体桥及末期 I 的染色体断片, 若将这些现象与其他异常现象如多分孢子及小孢子母细胞中的微核结合将使鉴定结果更为可靠。如观察大麦易位杂合体株系的减数分裂染色体配对, 发现其终变期和中期 I 呈现 5 II 和 1 IV; 经数代繁殖和分离, 后代均表现出易位杂合体的“半不育”特征, 这一点被染色体分带的结果所证明(张毓芳等, 1994)。

2.3 分析物种间的亲缘关系

杂种 F_1 代减数分裂中期 I 染色体配对被普遍用于分析杂种染色体组组成及物种间的亲缘关系。周永红(2000)通过染色体配对研究证明鹅观草属(*Roegneria* C. Koch)3个物种间的亲缘关系, 即 *R. pendulina* 与 *R. dolichathera* 的亲缘关系较它们分别与 *R. kamijigeng* 的更近。Rodrigues 等(2000)对拟斯卑尔山羊草(*Aegilops speltoides*)(SS)、提莫非维小麦(*Triticum timopheevi*)(A¹A¹GG)、圆锥小麦(*Triticum turgidum*)(AABB)和普通小麦(AABBDD)相互间的杂种进行了染色体配对研究, 并结合 C- 分带辨认染色体来源, 认为, 跟 B 组相比, G 与 S 染色体组间亲缘关系更近。Hancke 等(2001)对 *Lachenalia* 属的 3 个二基数远缘杂种的染色体配对研究表明, 3 个物种的亲缘关系比预期的更近。

Chen 等(1997a)研究甜瓜属野生种 *Cucumis hystrix* Chakr 和普通黄瓜 *C. sativus* L. 的正反交二倍体种间杂种($2n=19$)中期 I 的染色体配对, 发现染色体构型主要是 19 I, 杂种雌雄皆不育。进一步研究其二倍体杂种 *C. hytivus* Chen & Kirkbride 减数分裂中期 I 的染色体行为,

发现以二价体为主, 杂种在一定程度上恢复了育性(Chen *et al.*, 2003)。由此得出结论: 黄瓜和野生种染色体组间的同源性较小, 物种间亲缘关系较远, 这与以前同工酶分析的结果相一致(Chen *et al.*, 1997b)。

2.4 确定杂种的染色体组来源

染色体配对研究可以用来确定物种的染色体组来源, 这在许多物种上都有报道。例如, 自然界存在大赖草属(*Leymus*)与普通小麦的双二倍体属间杂种, 但杂种的真正供体物种尚不清楚。通过对杂种与大赖草属 3 个物种(*L. arenarius*、*L. mollis* 和 *L. racemosus*)回交后代的染色体配对研究结合 FISH 技术, 结果只有以 *L. mollis* 作回交亲本时, 后代有高频率的二价体及可育的花粉粒, 说明 *L. mollis* 是杂种染色体的供体亲本(Anamthawat-Jonsson, 1999); Leggeet (1998)对 *Avena strigosa*(ASAS)、*A. eriantha*(CPCP)、*A. maroccana*(AACC) 及相互间杂种进行了减数分裂染色体配对研究, 发现 As 与 A 及 Cp 与 C 间的同源性很低, 说明两个二倍体物种的染色体组对四倍体物种的染色体组形成贡献较小。实际上, 物种在长期的演化过程中常受到环境和地域等非生物因素的影响, 因此仅根据染色体配对所得到的信息是有限的, 必须综合考虑多种因素来确定。

2.5 分析杂种不育的细胞学机制

大多数情况下, 若发现杂种 F_1 前期有单价体, 后期有落后染色体及小孢子中有微核等现象, 则说明杂种不育是由减数分裂染色体配对异常引起的, 因为杂种 F_1 的染色体组间存在不平衡性(解志红等, 2001; 吴兰荣和李正超, 2002)。对于染色体加倍后形成的双二倍体杂种, 若其染色体配对正常, 而其自交或回交后代均不育, 则说明杂种中可能存在不育调控基因, 如由不育基因导致的杂种不育已经在小麦(Loefering and Sears, 1963)、番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)(Rick, 1966)和水稻(Sano, 1993)上有报道, 或者存在其他的育性调控机制(Lu and Mark, 1997)。对于新合成的双二倍体杂种, 由于二倍体化机制不完善或受环境因素的影响, 也会出现染色体配对异常现象(胡单艳和祝水金, 2002), 但随着杂种二倍体化机制的完善, 其染色体配对将趋于正常。最近, 我们发现 *Cucumis* 属双二倍体杂种育性较低, 其减数分裂染色体配对过程中有一些异常现象, 结合其他的研究结果初步推断这与其二倍体化机制不完善及环境因素的影响有关。

3 影响染色体配对的主要因素

3.1 着丝粒和端粒

着丝粒和端粒在染色体配对过程中发挥着重要的作用。对二倍体物种酵母及多倍体小麦(Moore, 2002)的研究表明: 减数分裂早期的端粒会聚集在核膜上形成“端粒花束”, 这种结构有利于同源染色体配对。也有资料(Moore, 2002)显示, 小麦染色体在减数分裂前期的这种结构形成之前通过着丝粒的相互作用聚集在一起。最近, 着丝粒和端粒的专化型分子探针最终确定(Moore, 2002): 在四倍体及六倍体小麦的花药发育期, 包括分裂间期, 着丝粒始终以配对的形式存在。Dvorak 和 Lukaszewski (2000)的研究证明, 不管“端粒花束”是否存在, 部分同源染色体在 M I 都不能配对, 而同源染色体却可以, 而且前减数分裂着丝粒的配对与否直接影响减数分裂染色体配对与重组甚至后期 I 的正常分离。这些资料证明, M I 的同源染色体配对取决于着丝粒间的相互作用。

3.2 染色体配对控制体系

染色体配对控制体系在小麦上研究得较为深入。小麦主要存在两个染色体配对控制基因：5BL 上的 *Ph1* (Sears *et al.*, 1976) 和 3DS 上的 *Ph2* (Mello *et al.*, 1971)，它们将普通小麦的染色体配对严格限制在同源染色体之间。如果某个基因的作用被抑制或削弱，小麦的部分同源染色体之间或小麦与外源染色体之间就可能配对，在这种情况下，直观的染色体配对所提供的信息是具有欺骗性的。又由于 *Ph1* 基因存在着剂量效应，剂量不同时，对同源染色体配对影响不同；有时 *Ph1* 基因也会受到特定亲本基因型的作用而不能表达，从而出现部分同源染色体间的配对 (Jauhar, 1992b)。可见，染色体配对控制体系对染色体配对的影响较为复杂。

3.3 外界环境条件

染色体配对易受外界环境条件的影响。如温度异常会导致染色体配对提前，尤其是对于温度敏感型的材料 (Bayliss and Riley, 1972)。最近，Poddar 等 (1999) 发现不同的季节 (夏季和冬季) 对实验材料联会程度的影响是不同的。我们在观察甜瓜属种间杂交双二倍体新种时，发现联会提前分离的现象也很普遍，这可能是因为外界的环境条件干扰了新种正常的发育时期，最终导致了这种不正常的减数分裂现象。这说明仅通过分析染色体自身配对来进行染色体组分析是不全面的，外界环境条件的影响也不能忽略。

3.4 遗传背景

在特殊的遗传背景下，染色体配对也会受到一定的影响。李瑞芬等 (2002) 观察小麦-簇毛麦的单体异附加系，发现其减数分裂中期 I 的二价体的配对频率低于预期值，而单价体的则高于预期值，说明外源染色体存在会干扰小麦同源染色体的正常配对。Sechnyak 和 Simonenko (1991) 发现粗厚山羊草 (*Aegilops tauschili*) 细胞质有助于促进它与普通小麦的部分同源染色体配对，这种促进部分同源配对的细胞质效应可以被用来创造小麦与外源染色体间的异染色体系。

4 染色体配对研究在染色体组分析中的局限性

应用染色体配对研究进行染色体组分析多数情况下是准确可行的，但当外源染色体与受体染色体形态相似时，单靠染色体配对研究就不能区分同源和异源染色体配对，而且它只能鉴定出大片段易位染色体，如果将其与分带和原位杂交等技术相结合，将使分析更加准确可靠。染色体分带技术可以精确地识别外源染色体，但它同样不易检测小片段易位染色体，而且当染色体变异区段发生在没有带纹或带纹不明显的染色体上时，C-分带技术无能为力 (赵艳丽, 2002)；原位杂交可以对小片段易位染色体进行检测和定位，但却难以判断发生易位的染色体 (黄东益和郑成木, 2000)。只有将分带和原位杂交与染色体配对相结合，才能弥补染色体配对研究的不足。王洪刚等 (2001) 发现小偃麦 (*Thinopyrum intermedium*) 与小麦杂种后代的染色体配对中有四价体构型，由此推断其结构易位，结合 RAPD 技术确定该杂种为小偃麦的易位系。李瑞芬等 (2002) 通过染色体配对研究及基因组原位杂交技术发现簇毛麦 (*Haynaldia villosa*) 和小麦染色体发生易位，这就为培育小麦与簇毛麦间的易位系提供了依据。这些结果验证了染色体配对研究和染色体分带的结果。

5 结束语

综上所述，染色体配对研究在物种的染色体组分析中起着重要的作用。多数物种尤其是

小麦 80 多年的染色体组分析证明, 染色体配对研究是一种直接有效地染色体组分析手段。近年来, 随着染色体分带、分子原位杂交(尤其是多色原位杂交)及各种分子技术(如 RAPD、RFLP、SSR 等)的出现, 染色体配对研究的准确率有了很大提高。同时, 它的应用也逐步由单纯的细胞学领域扩展到了分子细胞学领域。今后, 它必将在染色体组分析及相关的领域里继续发挥重要作用。

参 考 文 献

- 王台, 丁兆军, 2002. 减数分裂及其基因研究进展. 科学通报, 47: 241~248
- 王洪刚, 朱军, 刘树兵, 2001. 利用细胞学和 RAPD 技术鉴定抗病小偃麦易位系. 作物学报, 27: 886~890
- 王渭霞, 刘小川, 朱廷恒, 2003. 高等植物端粒和端粒酶的研究进展. 遗传, 25: 113~118
- 李宗芸, 熊志勇, 金危危, 宋运淳, 2002. 水稻间期核、粗线期和有丝分裂中期染色体 FISH 分辨率的比较. 武汉大学学报, 48: 511~516
- 李雅轩, 1999. 植物减数分裂研究进展. 植物学通报, 16: 526~529
- 李瑞芬, 梁宏霞, 赵茂林, 2002. 小麦-簇毛麦单体异附加材料外源染色体减数分裂行为的研究. 中国农业科学, 35: 127~131
- 邢少辰, 周开达, 庄炳昌, 2001. 特异多倍体水稻的遗传特性. 西南农业学报, 14(3): 17~20
- 庄东红, 石田雅士, 2000. 柿树减数分裂和小孢子形成过程的观察. 武汉植物学研究, 18: 356~358
- 吴兰容, 李正超, 2002. 花生属种间杂种 F_1 的雄配子发生与发育特点研究. 花生学报, 31(1): 8~13
- 张毓芳, 袁妙葆, 管征宇, 1994. 大麦体细胞变异株易位杂合体的鉴定. 江西农业大学学报, 16(1): 15~19
- 周永红, 2000. 三种鹅观草的生物系统学研究. 草业学报, 9(2): 45~52
- 胡明, 2000. 对减数分裂的新理解. 生物学通报, 35(1): 12~13
- 胡单艳, 祝水金, 2002. (亚洲棉 $\times$ 比克氏棉) F_1 双二倍体不育系的花粉败育机理研究. 棉花学报, 14: 330~335
- 赵艳丽, 2002. 小麦-黑麦染色体易位系的细胞学鉴定. 生物技术, 12(4): 15~16
- 刘丽萍, 高东杰, 李勇, 贾树彪, 郭德栋, 1996. 栽培甜菜与白花甜菜及其杂种后代的染色体组型分析. 中国糖料, (3): 1~5
- 黄东益, 郑成木, 2000. 植物染色体原位杂交的研究进展. 热带农业科学, (2): 62~67
- 曹家树, 曹春椿, 宋运淳, 1994. 芸苔类蔬菜($n=10$)染色体 G-带的研究. 园艺学报, 21: 257~263
- 解志红, 吴日恒, 渠云芳, 樊冬丽, 2001. 棉花三种杂种小孢子发育的研究. 山西农业大学学报, 21(1): 7~10
- Adamowski E de V, Pagliarini M S, Batista L A K, 2000. Chromosome number and microsporogenesis in *Paspalum maritimum*. Braz Arch Biol Technol, 3: 301~305
- Anamthawat-Jonsson K, 1999. Variable genome composition in *Triticum* $\times$ *Leymus* amphiploids. Theor Appl genet, 99: 1087~1093
- Bayliss M W, Riley R, 1972. An analysis of temperature-dependent asynapsis in *Triticum aestivum*. Genet Res Camb, 20: 193~200

- Chen C, Sleper D A, West C P, 1995. RFLP and cytogenetic analysis of hybrids between *Festuca mairei* and *Lolium perenne*. *Crop Sci*, **35**: 720~725
- Chen J F, Staub J E, Tashiro Y, Isshiki S, Miyazaki S, 1997a. Successful interspecific hybridization between *Cucumis sativus* L. and *Cucumis hystrix* Chakr. *Euphytica*, **96**: 413~419
- Chen J F, Staub J E, Qian C T, Jiang J, Luo X D, Zhuang F, 2003. Reproduction and cytogenetics characterization of interspecific hybrids derived from *Cucumis hystrix* Chakr. × *C. sativus* L. *Theor Appl Genet*, **106**: 688~695
- Chen J F, Isshiki S, Tashiro Y, Miyazaki S, 1997b. Biochemical affinities between *C. hystrix* Chakr. and the two cultivated *Cucumis* species. *Euphytica*, **97**: 139~141
- Dvorak J, Lukaszewski A J, 2000. Centromere association is an unlikely mechanism by which the wheat Ph1 locus regulates metaphase I chromosome pairing between homoeologous chromosomes. *Chromosoma*, **109**: 410~414
- Hancke F L, Rensburg W S J Van, Liebenberg H, Van Rensburg W S J, 2001. Chromosome associations of three interspecific, dibasic *Lachenalia* hybrids. *South Afr J Bot*, **67**: 193~198
- Hiremath S C, Patil C G, 2002. Genome relations among octaploid species of *Sesamum* L. *Cytologia*, **67**: 403~409
- Jauhar P P, 1992b. Chromosome pairing in hybrids between hexaploid bread wheat and tetraploid crested wheatgrass (*Agropyron cristatum*). *Hereditas*, **116**: 107~109
- Khazanehdari K A, Jones G H, Ford-Lloyd B V, 1995. Meiosis in the leek (*Allium porrum* L.) revisited. I. Prophase I pairing. *Chromosome Res*, **3**: 433~439
- Kleckner N, 1996. Meiosis: how could it work? *Proc Nat Acad Sci USA*, **93**: 8167~8174
- Lavania U C, Srivastava S, Sybenga J, 1991. Cytogenetics of fertility improvement in artificial autotetraploids of *Hyoscyamus niger* L. *Genome*, **34**: 190~194
- Leggeet J M, 1998. Chromosome and genomic relationships between the diploid species *Avena strigosa*, *A. eriantha* and tetraploid *A. maroccana*. *Heredity*, **80**: 361~363
- Loegering W Q, Sears E R, 1963. Distorted inheritance of stemrust resistance of timmerstain wheat caused by a pollen-killing gene. *Can J Genet Cytol*, **5**: 67~72
- Lu C, Bridgen M P, 1997. Chromosome doubling and fertility study of *Alatroemeria aurea* × *A. caryophyllaea*. *Euphytica*, **94**: 75~81
- Manjula T, Seethavam A, 2001. Cytological study in the interspecific hybrid of *Helianthus annuus* L. × *Helianthus argophyllus* T. & G. Kar Nataka. *J Agri Sci*, **14**: 27~29
- Moore G, 2002. Meiosis in allopolyploids-the importance of 'Teflon' chromosomes. *Trends Genet*, **18**: 456~463
- Poddar S, Datta K A, Dana S, 1999. Seasonal influence on the meiotic chromosome behaviour in desynaptic plants of homozygote *Rhoeo spathacea* var. *concolor*. *Cell Chr Res*, **21**: 8~11
- Rick C M, 1966. Abortion of male and female gametes in the tomato determined by allelic interaction. *Genetics*,

53: 85~96

- Rodriguez S, Maestra B, Perera E, Diez M, Naranjo T, 2000. Pairing affinities of the B- and G-genome chromosomes of polyploid wheats with those of *Aegilops speltoides*. *Genome*, **43**: 814~819
- Sano Y, 1993. Is an egg-killer present in rice? *Theor Appl Genet*, **86**: 1038~1042
- Sears E R, 1976. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Ann Rev Genet*, **10**: 31~51
- Sechnyak A L, Simonenko V K, 1991. The crossability of *Aegilops crassa* Boiss with *Triticum aestivum* L. and meiosis feature. *Nauchno Tekh Byuii Bsgi*(Odessa), **2**: 10~14 (in Russian)
- Stebbins G L, 1947. Types of polyploids: their classification and significance. *Adv Genet*, **1**: 403~429
- Sybenga J, 1996. Chromosome pairing affinity and quadrivalent formation in polyploids: do segmental allopolyploids exist? *Genome*, **39**: 1176~1184
- Wu R L, Gallo M M, Litteu R C, Zeng Z B, 2001. A general polyploid model for analyzing gene segregation in outcrossing tetraploid species. *Genetics*, **159**: 869~882