

苧麻属植物资源基础研究进展

陈建华, 许英, 王晓飞, 栾明宝, 孙志民

(中国农业科学院麻类研究所, 长沙 410205)

摘要:我国是栽培苧麻的原产国, 拥有丰富的苧麻属植物资源。深化苧麻资源的研究对了解苧麻属植物的分类与进化以及苧麻品种改良等都具有重要意义。本文综述了苧麻属植物的起源分类与进化、细胞学、分子生物学以及苧麻资源研究标准与规范制定等基础性研究进展, 并对苧麻资源的研究提出建议。

关键词: 苧麻属; 种质资源; 进展

Advances in Research on Germplasm Resources in Genus *Boehmeria* Jacq.

CHEN Jian-hua, XU Ying, WANG Xiao-fei, LUAN Ming-bao, SUN Zhi-min

(Institute of Bastfiber Crops, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410205)

Abstract: China is the origin country of ramie (*Boehmeria nivea*), there are a lot of germplasm resources of *Boehmeria* Jacq. in China. Studies on the germplasm are very important for the taxonomy and evolution research in genus *Boehmeria* Jacq. as well as for the variety improving of ramie. In this paper, the origin, taxonomy and genetic relationships of *Boehmeria* Jacq. were reviewed objectively and in detail. The progress in cytological and molecular biological studies on *Boehmeria* Jacq. were summarized. Suggestions were put forward for the future research on resources in *Boehmeria* Jacq.

Key words: *Boehmeria* Jacq.; Germplasm resources; Advances

苧麻属 (*Boehmeria* Jacq.) 隶属于荨麻科 (Urticaceae), 是多年生草本宿根植物, 全球约有 120 种, 主要分布于热带、亚热带, 少数分布于温带^[1]。其中亚洲约有 75 种, 中国已报道的有 32 种 11 变种^[2-4]。苧麻种质资源是我国苧麻育种和生产的宝贵财富, 也是确保我国苧麻业处于国际优势地位的基础。开展苧麻种质资源研究, 对了解苧麻属植物的进化、指导苧麻育种、开辟苧麻研究与利用的新领域具有重要意义。迄今, 苧麻资源的研究已经逐步深入到系统进化、细胞学、分子生物学以及资源研究的规范与标准化领域。

1 苧麻属植物的起源与系统进化

1.1 苧麻属植物起源

关于苧麻的起源, 瓦维洛夫^[5]认为苧麻起源于

中国的中部和西部。王文采等^[2-4]的研究表明, 其广泛分布于长江流域的细野麻 (*Boehmeria gracilis* C. H. Wright)、赤麻 (*Boehmeria silvestrii* W. T. Wang) 和小赤麻 (*Boehmeria spicata* Thunb) 3 个种亲缘关系极近, 悬铃叶苧麻 (*Boehmeria tricuspis* Makino) 和大叶苧麻 (*Boehmeria longispica* Steud) 2 个种的亲缘关系极近, 在对这 5 个种的分布区域分析后认为长江流域可能是这些种的起源地。舒金树等^[6]考察神农架及三峡地区苧麻属资源后发现, 分布于湖北省的 6 个野生苧麻种在该地区均有分布, 并支持长江流域起源的说法。

赵崇耀等^[7]考察陕南秦巴山区时发现该地区野生苧麻资源丰富, 同时远古文献中关于苧麻的最早记载, 绝大部分都涉及这一地区, 据此推测黄河中下游区域可能与长江流域同为苧麻属植物的起源地。

收稿日期: 2010-05-10 修回日期: 2011-02-26

基金项目: 科技部平台项目 (2005DKA21002-10); 农业部作物种质资源保护项目 (NB08-2130135-41, NB09-2130135-41)

作者简介: 陈建华, 硕士, 副研究员。主要从事麻类作物种质资源与分子遗传育种研究。E-mail: cjhb@ sina.com

通讯作者: 熊和平, 硕士, 研究员, 主要从事麻类作物遗传育种研究。E-mail: ramiexhp@ 2188. cn

张波等^[8,9]、熊和平等^[10]通过对位于 18°~34° N 之间的广西、云南、广东、海南、福建、浙江、河南、陕西、湖南及湖北 10 省(区)的 51 个山区县(市)的资源考察,发现我国的苧麻属植物多数分布于云南、广西、贵州等南方省(区),由西南、华南向北逐渐减少。广西是我国苧麻属种类分布最多的省(区),有 18 种 7 变种,其次是云南省,有 16 种 6 变种,其中中国 12 种 5 变种特有种群中有 9 种 3 变种分布于广西和云南境内,因此认为广西和云南可能是我国苧麻属植物的多样性中心,即起源地之一。

1.2 苧麻属植物分类与系统进化

苧麻属隶属于荨麻科,王文采^[3]指出苧麻属是由 Jacquin 于 1760 年根据产于美洲中部的 *Boehmeria ramiflora* Jacq. 建立的。国外较为系统地研究苧麻属植物的有两位学者:Blume 等^[11] 1856 年在荨麻科的专著中记载了苧麻属植物 74 种,选择叶、果、花序等特征作为苧麻属植物分类依据,将其分为 6 群,但把雾水葛属(*Pouzolzia* Gaud.)、微苧麻属(*Chamabainia* Wight)及隆冠麻属(*Cypholophus* Wedd)等属的一些植物都误收进了苧麻属;Weddell^[12]在 1869 年的荨麻科专志中,主要根据花序以及叶互生或对生的特征分类记载了苧麻属植物 47 种,但对各群组没有命名。此外,Satake^[13]于 1936 年研究了日本及其邻国的 39 种苧麻属植物,并根据叶和花序生长特征将其分为苧麻亚属(*Tilocnide*)和大叶苧麻亚属(*Duretia*)2 个亚属。在我国,王文采^[3,4]最早对苧麻属植物进行了研究,1980 年对国内所发现的苧麻属 32 种 11 变种进行了全面的研究,根据叶序、花序、雄花及瘦果等外部形态及其演化趋势,将其分为 5 组,并对其亲缘关系进行了描述(图 1),认为腋球苧麻组处于进化的较低位置,初步建立了中国苧麻属植物较为完整的分类体系^[2]。臧巩固^[14]对苧麻属 3 组 5 种植物核型研究结果,支持了上述观点。

郭安平^[15]对苧麻属 5 组 15 种进行 RAPD 指纹图谱分析,得出 5 组间亲缘关系,在 5 个组的分类上支持根据形态特征的传统分类观点,但在苧麻属植物的演化关系方面有所不同:帚序苧麻组与其他 4 组的亲缘关系较远,在进化上处于最低位置,腋球苧麻组和序叶苧麻组处于中等位置,苧麻组和大叶苧麻组处于较高位置(图 2)。苧麻组组内演化关系为微绿苧麻→青叶苧麻→贴毛苧麻→苧麻。

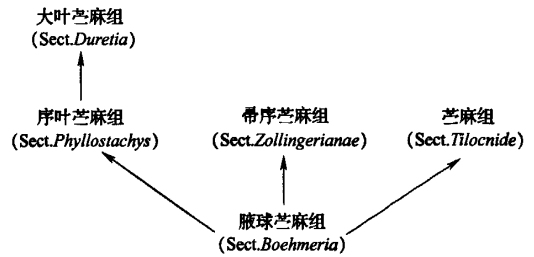


图 1 王文采:苧麻属植物演化关系
Fig. 1 Wang W C: Evolution of *Boehmeria* Jacq.

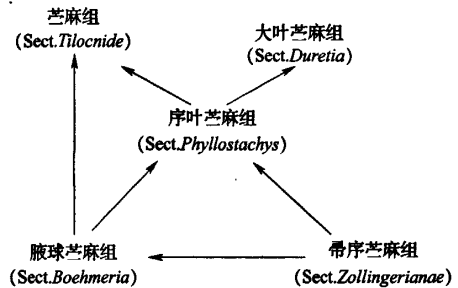


图 2 郭安平:苧麻属植物演化关系
Fig. 2 Guo A P: Evolution of *Boehmeria* Jacq.

张波等^[9,16]对中国苧麻属 5 组 13 种的植物形态学和 4 组 10 种的花粉形态学进行比较,提出了苧麻属 5 组及苧麻组内 1 种 3 变种的 Y 型演化关系,认为腋球苧麻组处于进化的最低位,其后依次是帚序苧麻组和大叶苧麻组(图 3,图 4)。蒋彦波等^[17-18]采用 RAPD 富集法与探针杂交富集法首次分离 31 个苧麻微卫星序列,利用微卫星研究苧麻组亲缘关系,苧麻组内演化关系基本与张波等观点一致。

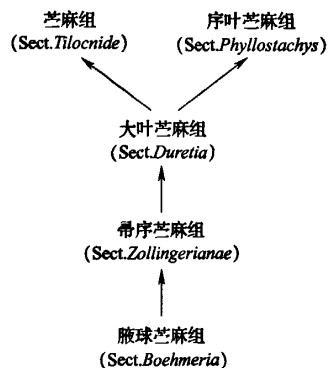


图 3 张波:苧麻属植物演化关系
Fig. 3 Zhang B: Evolution of *Boehmeria* Jacq.

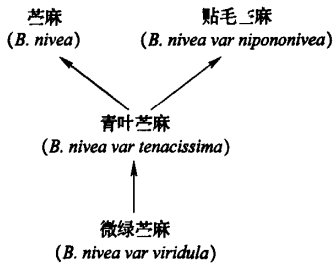


图4 张波:苧麻组内演化关系

Fig. 4 Zhong B: Evolution of Sect. *Tilocnide* *Boehmeria* Jacq.

在苧麻属植物主要形态特征的演化方面,张波等^[9]对苧麻属16种7变种研究后认为,苧麻根系的演化趋势为分枝根系→浅直根系、萝卜根系;茎型的演化趋势为直立茎、斜倚茎→匍匐茎;花序的演化趋势为簇生花序单个腋生→簇生花序组成穗状花序→簇生花序组成复穗状花序或分枝花序;叶背毛被的演化趋势叶背无白色毡毛→具白色毡毛;托叶演化趋势为托叶合生→托叶分生;雄花演化趋势为雄蕊5或6基数、具长梗→雄蕊4或3基数、无梗或具短梗。孙志民等^[19]的研究表明,苧麻托叶形态在苧麻属的分类中具有一定的价值。赵立宁等^[20]对苧麻属5组的16种7变种的系统调查,苧麻属植物性别演化趋势是由雌雄同株向雌雄异株或全雌株演化。

综上所述,中国是苧麻的原产地,种质资源丰富,在21省(区)中均有分布,但以云南、广西等南方省份较多,依据史实及苧麻资源的分布情况,推测得出苧麻在我国的可能起源地有长江流域、黄河流域以及云南、广西地区3个区域,呈现多地起源的格局。笔者认为,苧麻在中国的起源方式、起源地点及扩散途径的确定还需要大量的工作以获得充分的证据,如苧麻居群之间的遗传变异关系、亲缘关系以及系统进化关系的进一步明确,分子水平基因源研究的开拓和深入等。腋球苧麻组和帚序苧麻组处于苧麻进化的最低两个位置,而它们的分布均局限于云南南部和广西西南部,因此,苧麻起源于以云南和广西为主的我国西南部地区的可能性较大。

2 细胞学研究

苧麻属中不同种的染色体数目不同,同种内不同来源的个体染色体数目也存在差异,2n=28或42或56或70^[21]。Darlington等^[22]指出,早在1930年Krause就提出苧麻的染色体组基数为7,但由于没有找到2n=14的种,x=7至今未得到公认,因此,苧麻的染色体组基数仍有两种说法:x=14和x=7。

程尧楚等^[23]于1985年对芦竹青(2n=28)50株567个细胞进行观察,发现苧麻只有两条随体染色体,而未见到4条,显然没有4条同源染色体。同年又进行了PMC染色体行为观察,在终变期见到14个二价体,即染色体配对很好,未见到4价体环状等形式的染色体出现。这表明苧麻不可能是同源四倍体而是二倍体,染色体基数应为x=14,2n=2x=28。章德荣^[24]1988年研究苧麻花粉母细胞减数分裂时的染色体行为后认为苧麻可能是异源四倍体。

杨瑞芳等^[25]对7份野生苧麻材料染色体研究,发现苧麻染色体数目有3种类型:2n=42、2n=56以及2n=28,均为7的倍数,亦均为14的倍数。进一步观察发现,具有42条染色体的材料,结实率较高,播种后得到了许多实生苗,这说明它不是三倍体,即染色体基数不是14。因为三倍体减数分裂是不规则的,应该是高度败育。臧巩固^[14]1993年发现苧麻属大叶苧麻、悬铃叶苧麻、赤麻的染色体为42,其雄花发育正常,可见它们本身不是以三倍体形式存在,而是以六倍体形式存在。因此提出苧麻染色体基数可能是7。如果找到2n=2x=14的苧麻野生种,苧麻染色体基数才可确认为7。

在核型研究方面,臧巩固^[14]分析了苧麻属3个分类学组中5个种的核型,其中序叶苧麻(*B. clidemioides*)的核型为:2n=28=6t+22T+1B;苧麻(*B. nivea*)的核型为:2n=28=4st+2t+20T+2st(SAT);大叶苧麻的核型为:2n=42=6t+36T;悬铃叶苧麻的核型为:2n=42=8t+32T+2st(SAT);长叶苧麻(*B. macrophylla*)的核型为:2n=42=1m+8t+33T。肖瑞芝^[26]对青叶苧麻(*B. nivea* var. *tenacissima*)染色体核型的研究结果为:2n=28=8(L)st+14(s)st+6(s)t。Giemsa带型公式为2n=28=28W/C。杨瑞芳等^[25]对7份苧麻野生材料进行了染色体核型及Giemsa C-带带型研究,结果表明:7份材料均为近端着丝点型,核型公式分别为2n=56=56st,2n=42=42st以及2n=28=28st。Giemsa C-带带型单一,长臂均为着丝点带,且染色区段较长,短臂均为全带。

核型研究可以提供物种进化的信息,臧巩固^[14]的研究结果与王文采根据外部形态研究的结论相吻合,即大叶苧麻组处于进化的顶端。

3 无融合生殖研究

1956年Okabe^[27]报道了苧麻属中的无融合生殖。日本学者Yahara^[28-29]对日本苧麻属植物进行

了详细的形态学、地理分布、染色体计数以及东亚苧麻标本研究。在对小赤麻和细野麻及两者杂交形成的两个过渡型做了系统的观察研究后, 提出苧麻属无融合生殖的三倍体→四倍体→三倍体循环假说, 即无融合生殖三倍体与有性生殖二倍体杂交产生四倍体杂种, 四倍体杂种减数的配子再与二倍体回交形成三倍体。该假说解释了三倍体无融合生殖种如何与二倍体有性种发生渐渗杂交 (introgressive hybridization), 对苧麻属无融合生殖有一定参考价值。

臧巩固等^[30-32]发现在苧麻属植物中至少有大叶苧麻、赤苧、悬铃木叶苧、海岛苧麻 (*Boehmeria formosana*) 和细野麻等 5 个种存在着无融合生殖类型。进一步研究发现, 凡具有无融合生殖能力的材料均为多倍体, 染色体数目 (2n) 分别是 42 和 56, 而同组内的有性生殖种均是 $2n=28$ 的二倍体种, 并且已在同一种 (悬铃木叶苧) 中发现无融合生殖多倍体类型与有性生殖二倍体类型并存。研究表明, 赤苧生殖模式属无融合生殖的二倍体孢子生殖。无融合生殖研究有助于了解苧麻起源与进化, 同时对苧麻的遗传育种及杂种优势的固定有着极其重要的意义。但这方面的研究刚刚起步, 还有待进一步深入。

4 分子生物学研究

苧麻分子生物学领域的研究报道始见于 20 世纪 90 年代。Chase 等^[33]分离了苧麻叶绿体 *rbcl* 基因, Qiu 等^[34]克隆了苧麻 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶基因, Sytsma 等^[35]克隆了 NADH 脱氢酶基因; 周建林等^[36]分离了苧麻的 13 个微卫星序列并申请了“苧麻微卫星 DNA 标记”发明专利 (专利号: ZL200510032422.8), Zerega 等^[37]分离了 26S 的核糖体 RNA, 陈建荣等^[38]分离和克隆苧麻内源咖啡酰辅酶 A 甲基转移酶 *CCoAOMT* 基因和 *4CL* 基因序列; Monro 等^[39]克隆了苧麻 *Trna-Leu* (*trnL*) 基因; 2007 年蒋彦波等^[18]以 18 个微卫星位点设计了 18 对苧麻微卫星特异引物, 构建了苧麻富含 (GA)_n 微卫星的部分基因组文库, 余玮等^[40]构建了 2 个高质量的苧麻茎皮 cDNA 文库, 获得了 275 条有效 ESTs 和 8 个纤维发育相关基因序列并已经登录到 GenBank; 田志坚等^[41]于 2008 年获得苧麻纤维素合成酶 cDNA 片段, 并对其表达进行了初步研究。

梁明宝等^[42]利用半定量 RT-PCR 的方法对苧麻纤维蛋白基因 *FB27* 在苧麻组织中的表达进行了初步的探索, 在苧麻茎皮、茎骨、叶、根、茎尖 5 个部位均检测到了 *FB27* 基因的表达, 总的规律是茎皮

> 茎骨 > 叶 > 根 > 茎尖, 差异显著, 说明苧麻 *FB27* 基因的表达不具有组织特异性, 但在苧麻纤维组织高度发达、纤维组成成分最多的茎部表达量最高, 尤其是茎皮。此外, *FB27* 基因在纤维细度高的品种中的表达水平显著高于纤维细度低的品种的表达量; 在不同的生长季 *FB27* 基因的相对表达量头麻 > 三麻 > 二麻, 头麻 *FB27* 基因的表达水平极显著高于二麻和三麻, 二麻和三麻之间差异不显著; 在同季麻不同生长发育时期, 伸长增粗期是苧麻纤维发育最快的时期, *FB27* 基因的相对表达量极显著高于苗期和工艺成熟期, 因此推测 *FB27* 基因与韧皮纤维生长发育相关。

分子研究手段用于苧麻属植物亲缘关系及系统演化研究始于 20 世纪 90 年代末。揭雨成等^[43]于 1999 年对苧麻栽培种 6 个抗旱性较强的基因型及 6 个抗旱性较弱的基因型进行 RAPD 分析, 采用系统聚类法中的中间距离法, 对 12 个基因型两两相似系数聚类分析生成树状图谱, 将 12 个基因型聚成 2 类 3 组, 直观地揭示了苧麻基因型间亲缘关系; 郭安平等^[44]采用 RAPD 分析, 研究了在地理来源、形态特征和农艺性状上均有一定差异的 17 份栽培种质的基因型鉴别及其遗传关系; 李建军等^[45]采用 RAPD 分析构建了 21 份木质素含量不同的苧麻资源指纹图谱并分析其亲缘关系。

2008 年康冬丽等^[46-47]测定了大叶苧麻组中 9 种 4 变种的核糖体 DNA 的 *ITS* 序列, 并进行系统发育分析, 同时对苧麻属 4 个种的 *rbcl* 序列进行了 PCR 扩增和 T/A 克隆产物的序列测定, 探讨苧麻科植物之间的亲缘关系, 发现运用分子系统学的手段所得到的分类结果与传统的形态学的分类存在一定差异, 研究有待进一步深入。

苧麻的分子生物学研究虽然起步晚、基础差, 但近几年取得了可喜的发展, 包括基因文库建立、序列分析、指纹图谱构建以及功能基因的时空表达规律等领域均有涉及, 相信随着研究的不断深入, 将对苧麻起源进化、遗传规律及育种应用等产生深远影响。

5 资源研究的规范标准制定

资源研究的规范标准是国家自然资源平台建设的基础, 制定统一的苧麻种质资源规范标准, 有利于整合全国苧麻种质资源, 规范苧麻种质资源的收集保存、整理鉴定等基础性工作, 创造良好的资源和信息共享环境和条件。在国家基础条件平台项目的资助下, 中国农业科学院麻类研究所主持研制的

行业标准 NY/T 1321《农作物种质资源鉴定技术规程:苧麻》^[48]于2007年发布,同年出版了《苧麻种质资源描述规范与数据标准》^[49]。行业标准《农作物种质资源鉴定技术规程:苧麻》详细规范了苧麻莖形、茎色等14个植物学特征,出苗期、现蕾期等16个生物学特性,原麻色、原麻长度等8个苧麻纤维品质特性以及根腐线虫病抗性、花叶病抗性、炭疽病抗性3个抗病特性的鉴定技术方法,为苧麻种质资源的系统研究制定了统一的鉴定标准。《苧麻种质资源描述规范与数据标准》包含3个主要部分,即苧麻种质资源描述规范、苧麻种质资源数据标准及苧麻种质资源数据质量控制规范。苧麻种质资源描述规范主要针对栽培种规定了苧麻种质资源的描述符及其分级标准,以便对苧麻资源进行标准化整理和数字化表达;苧麻种质资源数据标准规定了苧麻种质资源各描述符的字段名称、类型、长度、小数位、代码等,以便建立统一、规范的苧麻种质资源数据库;苧麻种质资源数据质量控制规范规定了在苧麻种质资源数据采集全过程中的质量控制内容和方法,以保证数据的系统性、可比性和可靠性。

6 苧麻资源研究中存在的问题与建议

6.1 深入苧麻属植物的起源与演化研究

苧麻属植物的起源与演化目前存在分歧,运用分子水平手段的研究结果不完全支持传统的形态学研究结果。究其原因:一是野生资源种类收集不够全面,苧麻属资源有120余种,到目前为止仅研究了国内发现的30余种;二是分子水平研究手段刚刚起步,研究方案设计不够完善,分子水平的研究主要依据其DNA序列的进化,不同序列的进化速度存在较大差异,仅仅研究几个序列是不能解决其进化问题的。因此,研究苧麻属植物的起源与演化,首先需要更多、更全面地搜集苧麻属野生种,同时需要进一步完善分子水平研究方案^[50]。

6.2 加大苧麻种质资源遗传评价研究力度

麻类种质资源的遗传评价目前主要基于农艺性状的鉴定,分子水平的鉴定评价研究刚刚起步,重要农艺性状的遗传特点研究、分子标记用于筛选优异苧麻种质及苧麻无融合生殖机理等方面的研究有待进一步深入。加强这方面的工作力度,无疑有利于更合理地利用资源,为育种、生产以及基础研究服务。

6.3 强化苧麻种质资源技术规范与标准研究

《农作物种质资源鉴定技术规程:苧麻》和《苧

麻种质资源描述规范与数据标准》发布对规范苧麻资源研究起到了一定的作用。但资源的研究是一项复杂的系统工程,在苧麻资源的搜集、保存、共享利用以及优异资源评价等过程中,还需制定一系列与其相关的技术规范与标准,才能实现苧麻种质资源研究的标准化与信息化。

参考文献

- [1] Hutchinson J. The genera of flowering plants [M]. Oxford: Clarendon Press, 1964: 188
- [2] 王文采, 陈家瑞. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1995: 320-355
- [3] 王文采. 中国苧麻属植物校订 [J]. 云南植物研究, 1981, 3(3): 307-328
- [4] 王文采. 中国苧麻属植物校订(续) [J]. 云南植物研究, 1981, 3(4): 401-416
- [5] 瓦维洛夫. 主要栽培植物的世界起源中心 [M]. 董玉琛, 译. 北京: 农业出版社, 1982
- [6] 舒金树, 饶均四. 神农架及三峡地区苧麻属野生种考察与开发利用探讨 [J]. 中国麻作, 1990, 12(2): 1-3
- [7] 赵崇耀, 李建设, 舒志明, 等. 秦巴山区苧麻资源评价 [J]. 西北农业学报, 1998, 8(4): 116-118
- [8] 张波, 赵立宁, 臧巩固, 等. 中国苧麻属植物野生种考察报告 [J]. 中国麻作, 1995, 17(4): 1-6
- [9] 张波, 郑长清, 臧巩固, 等. 中国苧麻属植物比较形态学研究 [J]. 中国农业科学, 1998, 31(2): 56-62
- [10] 熊和平, 臧巩固, 李俊, 等. 秦岭、大别山地区野生苧麻开发利用考察 [J]. 中国麻作, 1987, 9(2): 21-22
- [11] Blume C L, Brill J. Museum Botanicum Lugduno-Batavum [M]. Charleston: BiblioBazaar, 1856: 194-227
- [12] Weddell H A. Pilea, Pellionia & Elatostema [J]. Prodr Syste Natura Regni Vegeta, 1869, 16(1): 195-216
- [13] Satake Y. Boehmeria Japonica [J]. J Sci Univ Tokyo Sect, 1936, 4: 467-542
- [14] 臧巩固. 苧麻属三组五种核型研究 [J]. 中国麻作, 1993, 15(1): 1-6
- [15] 郭安平. RAPD分子标记重建我国苧麻属植物亲缘关系的研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 1999
- [16] 张波, 郑长清, 臧巩固, 等. 中国苧麻属组群分类及演化研究 [J]. 作物学报, 1998, 24(6): 775-781
- [17] 蒋彦波, 揭雨成. 中国苧麻属植物亲缘关系研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6(1): 114-118
- [18] 蒋彦波, 揭雨成, 周建林, 等. 苧麻基因组微卫星的分离与鉴定 [J]. 作物学报, 2007, 33(1): 158-162
- [19] 孙志民, 张波, 郑长清. 苧麻属托叶形态学及其分类价值 [J]. 中国麻作, 1999, 21(1): 17-19
- [20] 赵立宁, 臧巩固, 陈建华. 中国苧麻属植物性别表现及演化 [J]. 中国麻作, 2003, 25(5): 209-212
- [21] 廖亮, 李同建, 刘中来, 等. 基于细胞学和DNA序列的苧麻与其野生近缘类群系统关系研究 [J]. 作物学报, 2009, 35(10): 1778-1790
- [22] Darlington C D, Wylie A P. Chromosome atlas of flowering plants [M]. Sydney: Allen & Unwin, 1955: 185
- [23] 程尧楚, 段映池, 蒋佐升, 等. 苧麻染色体组型及 Giemsa-C 带带型研究 [J]. 中国麻作, 1986, 8(4): 1-2
- [24] 章荣德. 苧麻花粉母细胞成熟分裂 [J]. 中国麻作, 1988, 10(4): 31-33
- [25] 杨瑞芳, 郭清泉, 程尧楚, 等. 七份苧麻野生资源的核型及 Giemsa-C 带带型研究 [J]. 中国麻作, 2000, 22(2): 6-11
- [26] 肖瑞芝. 青叶苧麻染色体核型和 Giemsa 带型的初步分析 [J]. 中国麻作, 1992, 14(2): 1-2
- [27] Okabe S. Chromosome numbers and apomixis in *Boehmeria* [J].

- Tpn J Genet. 1956, 31: 308
- [28] Yahara T. A biosystematic study on the local populations of some species of the genus *Boehmeria* with special reference to apomixes [J]. J Fac Sci Univ Tokyo, 1983, 3: 217-261
- [29] Yahara T. Distribution of sexual and agamosponous populations of *Boehmeria sylvestrii* and its three relatives (Urticaceae) [J]. Memoi Natio Sci Muse, 1986, 19: 121-132
- [30] 臧巩固. 苧麻属无融合生殖种质资源的初步研究[J]. 中国麻作, 1991, 13(2): 6
- [31] 臧巩固, 赵立宁. 中国苧麻属无融种综发现初报[J]. 中国麻作, 1996, 18(1): 19
- [32] 臧巩固, 赵立宁, 孙敬三. 赤苧无融合生殖细胞胚胎学研究[J]. 植物学报, 1997, 39(3): 210-213
- [33] Chase M W, Soltis D E, Olmstead R G, et al. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL* [J]. Ann Missouri Bot Gard, 1993, 80: 528-580
- [34] Qiu Y L, Chase M W, Hoot S B, et al. Phylogenetics of the Hamamelidae and their allies: parsimony analyses of nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL* [J]. Plant Sci, 1998, 159(6): 891-905
- [35] Sytsma K J, Morawetz J, Pires J C, et al. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnL-F* and *ndhF* sequences [J]. Am J Bot, 2002, 9(89): 1531-1546
- [36] 周建林, 揭雨成, 蒋彦波, 等. 用微卫星标记分析苧麻品种的亲缘关系[J]. 作物学报, 2004, 30(3): 289-292
- [37] Zerega N J C, Clement W L, Datwyler S L, et al. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae) [J]. Mol Phylogenet Evol, 2005, 2(37): 402-416
- [38] 陈建荣, 张学文, 唐香山, 等. *CCoAOMT* 基因反义表达载体的构建及转化苧麻的研究[J]. 湖南师范大学自然科学学报, 2005, 28(1): 75-78
- [39] Monro A K. The revision of species-rich genera: a phylogenetic framework for the strategic revision of Pilea (Urticaceae) based on cpDNA, nrDNA, and morphology [J]. Am J Bot, 2006, 3(93): 426-441
- [40] 余玮, 邢虎成, 揭雨成. 苧麻茎皮 cDNA 文库的构建[J]. 中国麻业科学, 2007, 29(1): 16-19
- [41] 田志坚, 易蓉, 陈建荣, 等. 苧麻纤维素合成酶 cDNA 克隆及表达分析[J]. 作物学报, 2008, 34(1): 76-83
- [42] 栾明宝, 秦占军, 陈建华, 等. 苧麻纤维发育相关基因 *FB27* 表达与纤维细度相关研究[J]. 中国麻业科学, 2009, 31(6): 339-343
- [43] 揭雨成, 周青文, 陈佩度. 苧麻不同基因型亲缘关系的 RADP 分析[J]. 中国麻作, 1999, 21(1): 1-6
- [44] 郭安平, 周鹏, 黎小瑛, 等. 17 份苧麻栽培品种的 RADP 分析[J]. 农业生物技术学报, 2003, 11(3): 318-320
- [45] 李建军, 郭清泉, 陈建荣. 21 份不同木质素含量的苧麻的 RADP 聚类分析[J]. 中国麻业, 2006, 28(3): 120-127
- [46] 康冬丽, 潘其辉, 易自力, 等. 基于 *ITS* 序列的苧麻属大叶苧麻组的系统发育研究[J]. 武汉植物学研究, 2008, 26(5): 450-453
- [47] 康冬丽, 潘其辉, 易自力, 等. 基于 *rbcL* 序列探讨苧麻科植物的系统发育关系[J]. 分子细胞生物学报, 2008, 41(4): 255-264
- [48] 农作物种质资源鉴定技术规程: 苧麻 (NY/T 1321-2007) [EB/OL]. [2010-12-23]. <http://www.bzxw.com/Soft/HY-BZ/NY/200812/118273.html>
- [49] 揭雨成. 苧麻种质资源描述规范与数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2007
- [50] 王述民, 李立会, 黎裕, 等. 中国粮食和农业植物遗传资源状况报告 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 1-12

作者: [陈建华](#), [许英](#), [王晓飞](#), [栾明宝](#), [孙志民](#), [CHEN Jian-hua](#), [XU Ying](#), [WANG Xiao-fei](#), [LUAN Ming-bao](#), [SUN Zhi-min](#)
作者单位: [中国农业科学院麻类研究所, 长沙, 410205](#)
刊名: [植物遗传资源学报](#) **ISTIC** **PKU**
英文刊名: [JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES](#)
年, 卷(期): 2011, 12(3)

参考文献(50条)

1. [王述民;李立会;黎裕](#) [中国粮食和农业植物遗传资源状况报告](#) 2011(01)
2. [揭雨成](#) [苧麻种质资源描述规范与数据标准](#) 2007
3. NY/T 1321-2007 农作物种质资源鉴定技术规程:苧麻 2010
4. [康冬丽;潘其辉;易自力](#) [基于rbcL序列探讨荨麻科植物的系统发育关系](#) 2008(04)
5. [康冬丽;潘其辉;易自力](#) [基于ITS序列的苧麻属大叶苧麻组的系统发育研究](#) 2008(05)
6. [李建军;郭清泉;陈建荣](#) [21份不同木质素含量的苧麻的RADP聚类分析](#) 2006(03)
7. [郭安平;周鹏;黎小瑛](#) [17份苧麻栽培品种的RADP分析](#) 2003(03)
8. [揭雨成;周青文;陈佩度](#) [苧麻不同基因型亲缘关系的RADP分析](#) 1999(01)
9. [栾明宝;秦占军;陈建华](#) [苧麻纤维发育相关基因FB27表达与纤维细度相关研究](#) 2009(06)
10. [田志坚;易蓉;陈建荣](#) [苧麻纤维素合成酶cDNA克隆及表达分析](#) 2008(01)
11. [余玮;邢虎成;揭雨成](#) [苧麻茎皮cDNA文库的构建](#) 2007(01)
12. [Monro A K](#) [The revision of species-rich genera:a phylogenetic framework for the strategic revision of Piles\(Urticaceae\)based on cpDNA, nrDNA, and morphology](#) 2006(93)
13. [陈建荣;张学文;唐香山](#) [CCoAOMT基因反义表达载体的构建及转化苧麻的研究](#) 2005(01)
14. [Zerega N J C;Clement W L;Datwyler S L](#) [Biogeography and divergence times in the mulberry family\(Moraceae\)](#) 2005(37)
15. [周建林;揭雨成;蒋彦渡](#) [用微卫星标记分析苧麻品种的亲缘关系](#) 2004(03)
16. [Sytsma K J;Morawetz J;Pires J C](#) [Urticalcan rosids:circum-scription, resid ancestry, and phylogenetics based on rbcL, trnL-F and ndhF sequences](#) 2002(89)
17. [Qiu Y L;Chase M W;Hoot S B](#) [Phylogenetics of the Hamamelidae and their allies:parsimony analyses of nucleotide sequences ofthe plastid gene rbcL](#) 1998(06)
18. [Chase M W;Sohis D E;Olmstead R G](#) [Phylogenetics of seed plants:an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene rbcL](#)[外文期刊] 1993
19. [藏巩固;赵立宁;孙敬三](#) [赤苧无融合生殖细胞胚胎学研究](#) 1997(03)
20. [藏巩固;赵立宁](#) [中国苧麻属无融种综发现初报](#) 1996(01)
21. [藏巩固](#) [苧麻属无融合生殖种质资源的初步研究](#) 1991(02)
22. [Yahara T](#) [Distribution of sexual and agamosponous populationsof Boehmeria sylvestrii and its three relatives\(Urticaceas\)](#) 1986
23. [Yahara T](#) [A biosystematie study on the local populations of some species of the genus Boehmeria with special reference to apomixes](#) 1983
24. [Okabe S](#) [Chromosome numbera and apomixis in Boehmeria](#) 1956

25. [肖瑞芝 青叶苧麻染色体核型和Giemsa带型的初步分析](#) 1992(02)
26. [杨瑞芳;郭清泉;程尧楚 七份苧麻野生资源的核型及Gi-cmsa-C带带型研究](#) 2000(02)
27. [章荣德 苧麻花粉母细胞成熟分裂](#) 1988(04)
28. [程尧楚;段映池;蒋佐升 苧麻染色体组型及Giemsa-C带带型研究](#) 1986(04)
29. [Darlingfong C D;Wylie A P Chromosome arias of flowering plants](#) 1955
30. [廖亮;李同建;刘中来 基于细胞学和DNA序列的苧麻与其野生近缘类群系统关系研究](#) 2009(10)
31. [赵立宁;臧巩固;陈建华 中国苧麻属植物性别表现及演化](#) 2003(05)
32. [孙志民;张渡;郑长清 苧麻属托叶形态学及其分类价值](#) 1999(01)
33. [蒋彦波;揭雨成;周建林 苧麻基因组微卫星的分离与鉴定](#) 2007(01)
34. [蒋彦波;揭雨成 中国苧麻属植物亲缘关系研究进展](#) 2005(01)
35. [张波;郑长清;臧巩固 中国苧麻属族群分类及演化研究](#) 1998(06)
36. [郭安平 RAPD分子标记重建我国苧麻属植物亲缘关系的研究](#) 1999
37. [臧巩固 苧麻属三组五种核型研究](#) 1993(01)
38. [Satake Y Boehmeria Japonica](#) 1936
39. [Weddell H A Pilea, Pellionia&Elatostema](#) 1869(01)
40. [Blume C L;Brill J Museum Botanicum Lugduno-Batavum](#) 1856
41. [熊和平;臧巩固;李俊 秦岭、大别山地区野生苧麻开发利用考察](#) 1987(02)
42. [张波;郑长清;臧巩固 中国苧麻属植物比较形态学研究](#) 1998(02)
43. [张波;赵立宁;臧巩固 中国苧麻属植物野生种考察报告](#) 1995(04)
44. [赵崇耀;李建设;舒志明 秦巴山区苧麻资源评价](#) 1998(04)
45. [舒金树;饶均四 神农架及三峡地区苧麻属野生种考察与开发利用探讨](#) 1990(02)
46. [瓦维洛夫;董玉琛 主要栽培植物的世界起源中心](#) 1982
47. [王文采 中国苧麻属植物校订\(续\)](#) 1981(04)
48. [王文采 中国苧麻属植物校订](#) 1981(03)
49. [王文采;陈家瑞 中国植物志](#) 1995
50. [Hutchinson J The genera of flowering plants](#) 1964

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201103003.aspx