

叶籽银杏种质资源染色体核型分析及进化趋势

张 芳, 邢世岩*, 韩晨静, 唐海霞

(山东农业大学林学院, 山东泰安 271018)

摘 要: 以来自日本、中国山东等地的 28 株叶籽银杏种质幼叶为试材, 采用常规压片法, 对其核型进行了研究。结果表明: 各种质染色体均为二倍体, $2n = 2x = 24$, 核型有中部着丝粒染色体 (m)、近中部着丝粒染色体 (sm) 和近端着丝粒染色体 (st) 等 3 种类型; 有 6 个种质具随体。方差分析表明: 种质 SY2 染色体长度比与其它种质差异显著, 为 3.97; 各种质的平均臂比和核型不对称系数之间差异较大。种质 GX3 和种质 HB 较进化, 种质 NS2 较原始。

关键词: 叶籽银杏; 染色体; 核型; 类型; 进化趋势

中图分类号: S 664.3

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 12-2245-08

Analysis on Karyotype and Its Evolutional Trend of *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Germplasms Resources

ZHANG Fang, XING Shi-yan*, HAN Chen-jing, and TANG Hai-xia

(Forestry College, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: The karyotype of 28 *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. germplasms which came from Japan and Shandong were studied by method of squash with the young leaves. The results showed that all the chromosomes were diploid, the chromosome number could be described as $2n = 2x = 24$, the karyotype was mainly composed of median centromere chromosome (m), nearly median centromere chromosome (sm) and subterminal region (st); There were satellites in 6 germplasms. The variance's analysis shows that there was significant difference between SY2 and other germplasms on length ratio of chromosome which was 3.97, the asymmetrical karyotype coefficient and mean arm ratio differed greatly among germplasms. GX3 and HB were more maximum than other germplasms, while the evolution extent of NS2 was originative.

Key words: *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak.; chromosome; karyotype; type; evolutional trend

银杏 (*Ginkgo biloba* L.) 是第四纪冰川之后唯一在中国保存下来的孑遗物种, 在漫长的演化历程中, 其种子和叶片发生了明显的形态变异 (邢世岩, 1993)。1891 年, Shirai 发现了第 1 株叶籽银杏 (Shirai, 1891)。1927 年, Makino 首次把叶籽银杏定为一个变种, *Ginkgo biloba* L. var. *epiphylla* Mak., 并为后人引用 (郭善基和李健, 1984; 彭日三, 1995)。1982 年, 董春耀第 1 次在中国发现叶籽银杏 (郭善基和李健, 1984)。目前, 中国已报道的叶籽银杏有 32 株 (李保进, 2008)。

收稿日期: 2011-03-01; **修回日期:** 2011-11-16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30671707, 30872040)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xingsy@sdau.edu.cn)

核型分析是探讨植物亲缘关系和系统演化的一种有效方法(梁国鲁等, 1999)。Ishikawa (1910) 发现银杏染色体为 $2n = 24$ 。Eichhorn (1928) 首次报道了银杏染色体上有随体, 并认为这可能与性别有关。Sax 和 Sax (1933) 首次绘制了银杏雌配子体染色体图。Tanaka 等 (1952) 观察了银杏雌株和雄株的染色体, 但均未发现性染色体。陈瑞阳等 (1992) 以核型分析、C 带和 Ag-NOR 染色体技术分别对银杏雌、雄株进行研究, 得出雄株的简式为 $2n = 24 = 22A + ZZ$, 雌株的简式为 $2n = 24 = 22A + WZ$ 。邢世岩等 (2007) 对中国、法国、美国等地 21 个银杏特异种质进行了核型分析, 认为中国的“叶籽银杏”比日本的“叶籽银杏”更原始。本研究中以中国山东、日本等地的 28 个叶籽银杏种质为试材, 对其染色体倍性及核型进行观察, 通过染色体特征和核型来判断和分析其亲缘关系和进化趋势, 为探讨叶籽银杏的分类地位及起源, 奠定细胞学基础。

1 材料与方法

材料取自山东农业大学叶籽银杏种质资源基因库, 共 28 个种质(表 1)。

2010 年 5 月中旬从嫁接 5 年的树上采集幼叶立即浸于饱和对二氯苯溶液中预处理 8 h, 之后用卡诺固定液固定 12~24 h, $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐酸解离 12 min, 改良卡宝品红染色 3 min、压片。

在 NikonE200 光学显微镜 10×40 倍、 10×100 倍下观察处于分裂中期的染色体形态并照相。每个材料至少观察 30 个细胞, 以 5 个典型细胞的平均值得出核型的基本指标。

染色体核型分析采用 Levan 等 (1964) 以染色体臂比来确定着丝点位置和 Kuo 等 (1972) 以染色体相对长度系数将染色体分成 4 组的染色体分类标准。

采用 Stebbins (1971) 的按核型中最长染色体与最短染色体之比及臂比大于 2 的染色体所占比例和 Arano (1963) 提出的长臂总长与全组染色体总长之比的核型不对称系数 (As. K. C) 来确定染色体核型不对称程度。

根据 Stebbins (1971) 核型分类的原则将染色体长度由大到小顺序排列编号为 1~12, 两对染色体长度相等的, 即按短臂长的排在前, 短者在后, 确定核型类别。分别以染色体长度比 ($LR = \text{最长臂长}/\text{最短臂长}$) 和核型不对称系数 ($As. K. C = \text{长臂}/\text{全长}$) 为纵坐标, 以平均臂比 ($MAR = \text{平均长臂}/\text{平均短臂}$) 为横坐标作二维进化趋势图。

采用 $D_{ij}^2 = \text{Epk} = \sum_{k=1}^p (G_{ik} - G_{jk})^2$ 公式进行系统分析。式中 G_{ik} 和 G_{jk} 分别表示种质 i 和 j 第 k 个性状的标准化基因型值。对 D_{ij}^2 采用 SAS 程序进行 Q 型聚类。

2 结果与分析

2.1 染色体倍性

研究表明, 供试 28 株叶籽银杏的染色体数均为 $2n = 2x = 24$ 。

2.2 核型分析

28 个叶籽银杏种质的核型指标如表 2 所示。

染色体长度范围为 $3.13 \sim 13.47 \mu\text{m}$ 。以中短和中长染色体为主。

核型组成有中部着丝粒染色体 (m)、近中部着丝粒染色体 (sm) 和近端部着丝粒染色体 (st) 等 3 种类型。

种质 SY2 的染色体长度比最大, 为 3.97, YZ2 的染色体长度比最小, 为 1.52。平均臂比值 GX3 最大, 为 2.36, NS2 最小, 为 1.14。

按照 Stebbins (1971) 核型对称标准, 有 1A、1B、2A、2B、3A 和 3B 6 种类型。核型不对称系数 GX3 最大, 为 68.65, YZ6 最小, 为 59.24。

供试材料 YZ4、YZ6、NS1、TC2、GX3、SX 等 6 个种质中发现一个随体, 并且都位于染色体短臂, 但位置并不固定 (表 3, 图 1)。

对叶籽银杏的主要核型指标进行方差分析 (表 2), 结果表明: SY2[YZ1 实生子代 (未表达)] 长度比为 3.97, 与其它种质差异显著; 各种质的平均臂比和核型不对称系数之间差异较大, 其中肥城市牛山 2 号种质 (NS2) 的平均臂比和核型不对称系数分别是 1.14 和 61.68, 湖北安陆种质 (HB) 的平均臂比和核型不对称系数分别是 2.29 和 67.80。

表 1 叶籽银杏种质的来源及形态指标

Table 1 Sources and morphological indexes of *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. germplasms

标本号 Specimens No.	采集地 Locality	树高 /m Tree height	胸径 /cm DBH	冠幅 / (m × m) Canopy diameter	树龄/a Tree age	采集者 Collectors
YZ1	沂源织女洞林场 1 号 Yiyuan Zhinüdong Forest Farm 1	25.0	102.2	20.5 × 16.3	800	邢世岩 Xing S Y
YZ2	沂源织女洞林场 2 号 Yiyuan Zhinüdong Forest Farm 2	19.7	68.8	10.3 × 12.1	800	邢世岩 Xing S Y
YZ3	沂源燕崖乡 Yanya Town, Yiyuan County	21.5	164.0	31.0 × 28.0	800	邢世岩 Xing S Y
YZ4	沂源燕崖乡 Yanya Town, Yiyuan County	18.0	89.0	13.0 × 13.0	800	邢世岩 Xing S Y
YZ5	沂源仲庄镇 Zhongzhuang Town, Yiyuan County	15.0	114.0	20.0 × 22.0	700	邢世岩 Xing S Y
YZ6	沂源仲庄镇油坊 Youfang Village, Zhongzhuang Town,	21.5	215.0	16.5 × 12.5	1300	邢世岩 Xing S Y
YZ7	沂源荆山园艺场	22.7	165.0	26.0 × 27.0	800	邢世岩 Xing S Y
SY1	YZ1 实生子代 (表达) Offspring of YZ1 (positive)	19.0	45.0	15.0 × 12.0	40	邢世岩 Xing S Y
SY2	YZ1 实生子代 (未表达) Offspring of YZ1 (negative)	20.0	47.0	11.0 × 18.0	40	邢世岩 Xing S Y
NS1	肥城市牛山 1 号 Niushan 1, Feicheng County	16.0	316.0	13.0 × 16.0	1000	邢世岩 Xing S Y
NS2	肥城市牛山 2 号 Niushan 2, Feicheng County	20.0	100.0	18.0 × 15.0	1000	邢世岩 Xing S Y
TD	济南塘豆寺 Tangdou Temple, Jinan	20.0	160.0	20.0 × 24.0	1400	李保进 Li B J
TC1	云南腾冲 Tengchong, Yunnan	13.5	102.0	5.0 × 6.0	300	滕文凤 Teng W F
TC2	云南腾冲 Tengchong, Yunnan	12.5	87.0	4.0 × 6.0	300	滕文凤 Teng W F
TC3	云南腾冲 Tengchong, Yunnan	12.0	74.0	3.0 × 2.0	300	滕文凤 Teng W F
GX1	广西兴安 Xing'an, Guangxi	25.3	102.0	20.5 × 16.3	500	邓荫伟 Deng Y W
GX2	广西兴安 Xing'an, Guangxi	12.5	66.8	11.0 × 11.5	80	邓荫伟 Deng Y W
GX3	广西兴安 Xing'an, Guangxi	11.5	64.0	10.0 × 11.5	80	邓荫伟 Deng Y W
WC	四川旺苍 Wangcang, Sichuan	26.0	150.0	11.3 × 12.5	130	罗小宁 Luo X N
WY	四川万源 Wanyuan, Sichuan	30.0	150.0	11.0 × 13.0	> 300	徐明庆 Xu M Q
ZP	福建漳平 Zhangping, Fujian	15.0	80.0	12.0 × 10.0	309	陈贞镇 Chen Z Z
SM	福建三明 Sanming, Fujian	17.59	120.0	15.0 × 16.0	100	周良才, 王坤 Zhou L C, Wang K
DZ	河南邓州 Dengzhou, Henan	18.0	105.0	20.2 × 22.5	>1000	陈征 Chen Z
HB	湖北安陆市 Anlu, Hubei	27.6	214.0	26.9 × 27.5	1040	彭曰三 Peng R S
SX	陕西白河 Baihe, Shaanxi	42.0	213.0	35.0 × 35.6	1500	郭俊荣 Guo J R
DK	湖南洞口 Dongkou, Hunan	18.0	50.0	9.6 × 10.3	50	谢文斌 Xie W B
TG	山西太谷 Taigu, Shanxi	24.0	80.0	15.0 × 15.0	> 300	郭晋平 Guo J P
Oha	日本叶籽银杏引自法国 Japan <i>Ginkgo biloba</i> var. <i>epiphylla</i> Mak. from France	4.2	6.0	3.0 × 3.5	9	姜岳忠 Jiang Y Z

注: 标本学名均为 *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak.; 标本鉴定人邢世岩; 存放地点为山东农业大学叶籽银杏种质资源基因库。

Note: The scientific name of all specimens is *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak.; The expert of specimens is Xing Shi-yan; The storage location is germplasm gene pool of *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. in Shandong Agricultural University.

表 2 叶籽银杏主要核型指标
Table 2 Index of major chromosome karyotypes in *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak.

标本号 Specimens No.	长度范围/ μm The range of length	染色体 长度比 Length ratio	平均臂比 Mean arm ratio	核型公式 Karyotype formulae	相对长度组成 Relative length form	核型类型 Karyotype type	核型不对称系 数/% As. K. C
YZ1	3.96 ~ 10.60	2.42B	1.96BCDEF	6m + 5sm + 1st	1L + 4M2 + 6M1 + 1S	2B	64.49BCDEF
YZ2	3.63 ~ 5.52	1.52B	1.59FGHI	3sm + 9m	5M2 + 7M1	2A	61.01HI
YZ3	4.32 ~ 8.32	1.93B	1.51I	4sm + 8m	1L + 3M2 + 8M1	1A	60.16I
YZ4	3.54 ~ 8.68	2.45B	1.52I	1sm + 11m	1L + 4M2 + 6M1 + 1S	2B	59.84I
YZ5	4.08 ~ 8.92	2.19B	1.73DEFGHI	7sm + 5m	2L + 2M2 + 6M1	2B	62.23DEFGHI
YZ6	4.98 ~ 9.51	1.91B	1.48GHI	3sm + 9m	1L + 5M2 + 6M1	1A	59.24HI
YZ7	4.05 ~ 7.43	1.83B	1.61FGHI	5sm + 7m	1L + 4M2 + 7M1	2A	60.69HI
SY1	4.11 ~ 9.66	2.03B	2.06BCDEFG	1m + 11sm	1L + 3M2 + 7M1 + 1S	2B	66.90BCDEF
SY2	3.37 ~ 13.0	3.97A	1.72EFGHI	6m + 6sm	1L + 5M2 + 4M1 + 2S	2B	62.14EFGHI
NS1	3.13 ~ 5.67	1.97B	1.67FGHI	7sm + 5m	1L + 4M2 + 6M1 + 1S	1A	61.50GHI
NS2	3.35 ~ 6.59	1.97B	1.14EFGHI	5sm + 7m	1L + 3M2 + 8M1	2A	61.68FGHI
TD	4.07 ~ 7.06	1.74B	1.62HI	6sm + 6m	1L + 5M2 + 6M1	1A	61.07I
TC1	4.54 ~ 13.47	2.76B	2.10BCDE	2m + 8sm + 2st	2L + 4M2 + 4M1 + 2S	2B	65.40ABCDE
TC2	4.08 ~ 7.28	1.78B	1.63EFGHI	5sm + 7m	1L + 4M2 + 7M1	2A	61.50FGHI
TC3	5.08 ~ 8.99	1.77B	1.55HI	2sm + 10m	1L + 4M2 + 7M1	1A	60.85I
GX1	4.64 ~ 8.09	1.74B	1.78DEFGHI	6sm + 6m	1L + 3M2 + 8M1	2A	62.85CDEFGHI
GX2	4.07 ~ 7.84	1.93B	1.58GHI	2sm + 10m	1L + 3M2 + 8M1	2A	60.67HI
GX3	4.05 ~ 11.59	2.36B	2.36A	1m + 10sm + 1st	1L + 3M2 + 7M1 + 1S	3B	68.65A
WC	3.86 ~ 7.51	1.94B	1.60HI	4sm + 8m	1L + 4M2 + 7M1	2A	61.02I
WY	4.43 ~ 9.12	1.96B	1.94CDEFGH	4m + 8sm	1L + 3M2 + 8M1	2A	64.47BCDEFGH
ZP	4.47 ~ 8.04	1.80B	1.72HI	7sm + 5m	1L + 1M2 + 10M1	2B	62.08I
SM	4.12 ~ 9.21	1.96B	2.16ABC	1m + 11sm	1L + 3M2 + 8M1	3A	66.41AB
DZ	4.17 ~ 10.69	2.34B	2.22AB	1m + 1sm	1L + 5M2 + 4M1 + 1S	3B	67.28AB
HB	4.48 ~ 9.11	1.87B	2.29AB	2m + 9sm + 1st	1L + 4M2 + 7S	3A	67.80AB
SX	3.52 ~ 6.84	1.94B	1.61HI	5sm + 7m	1L + 4M2 + 7M1	1A	61.06I
DK	4.87 ~ 10.00	2.06B	1.95BCDEF	9sm + 3m	1L + 4M2 + 7M1	2B	66.99ABC
TG	4.40 ~ 11.13	2.33B	2.10BCDE	3m + 9sm	1L + 4M2 + 7S	2B	66.11ABCD
Oha	4.29 ~ 7.74	1.81B	1.71DEFGHI	7sm + 5m	1L + 3M2 + 8M1	1A	62.64DEFGHI

注：随体长度不计入染色体长度。
Note: Chromosome length excluding of satellites.

表 3 随体数量及位置
Table 3 The number and position of satellites

种质 Germplasm	随体数量 The number of satellites	随体位置 The position of satellites		种质 Germplasm	随体数量 The number of satellites	随体位置 The position of satellites	
		长臂 Long arm	短臂 Short arm			长臂 Long arm	短臂 Short arm
YZ4	1	0	10	TC2	1	0	9
YZ6	1	0	8	GX3	1	0	9
NS1	1	0	10	SX	1	0	10



图 1 具随体的 6 个叶籽银杏种质染色体显微照片

各种质标本号与表 1 一致。

Fig. 1 The photomicrographs of the 6 *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. germplasms which have satellites

The No. specimens of germplasms are same as Table 1.

2.3 核型进化趋势分析

平均臂比 (MAR) 和长度比 (LR) 可以表示不同种质间核型的不对称性, 二者愈大, 其核型愈不对称。平均臂比 (MAR) 和核型不对称系数 (As. K. C) 则从另一个角度反映了核型的不对称性, 二者愈大, 核型愈不对称。

李懋学和张赞平 (1996) 认为核型进化的基本趋势是由对称向不对称发展的。分别以 LR 和 As. K. C 为纵坐标, 以 MAR 为横坐标作二维进化趋势图。

由图 2 可以看出: GX3 来自广西兴安, 在两个图中均位于右上角, 最为进化; NS2 是来自肥城市的牛山 2 号, 较原始; 其他种质可以化为一类, 属于中间一类。

2.4 系统聚类分析

利用 SAS 软件对 LR、MAR 和 As. K. C 三因子进行主成分分析, 聚类结果 (图 3) 表明, 当阈值取 1.2 时, 可将 28 个种质分为 3 类:

第 I 类包括 YZ1、TC1 等 10 个种质, 第 II 类包括 NS2、YZ4 等 17 个种质, 第 III 类只有 SY2。划为同一类的种质染色体形态具有相似性。

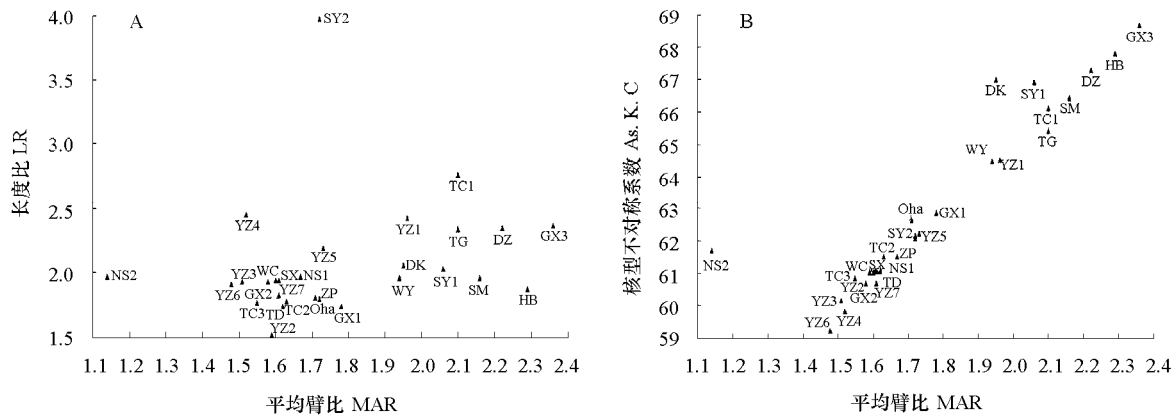


图 2 叶籽银杏各种质染色体核型进化趋势
Fig. 2 Evolution trend of chromosome karyotype in *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. Germplasms

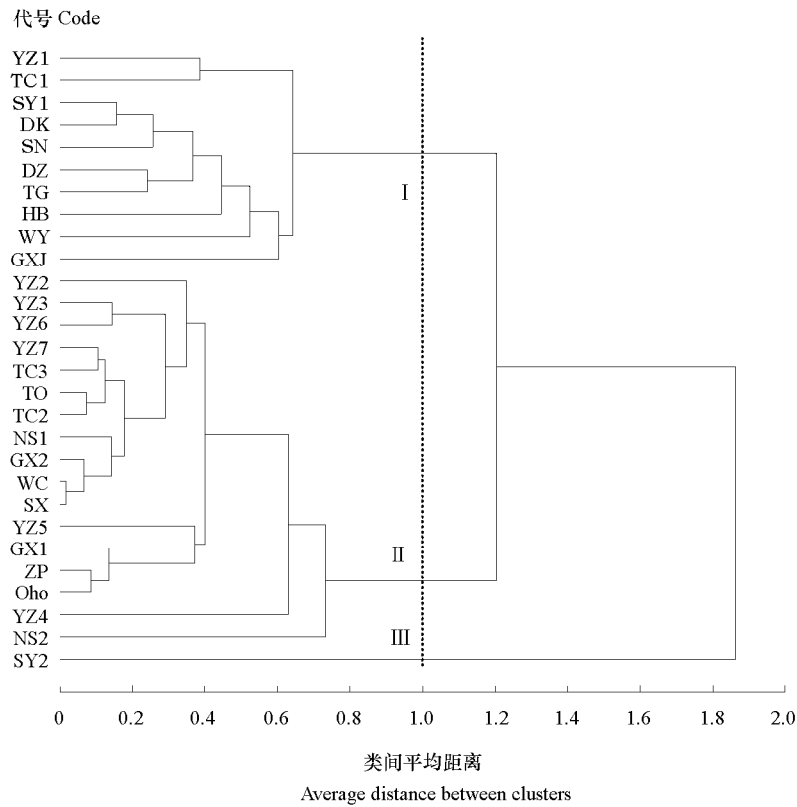


图 3 叶籽银杏种质聚类分析结果
Fig. 3 The results of Q-cluster analysis in *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. germplasms

3 讨论

银杏在其漫长的演化过程中，染色体数量并没有改变。对 800 多个细胞的观察，均为二倍体，未发现染色体非整倍及多倍体，这与 Ishikawa (1910)、陈学森等 (1996)、高进红等 (2005)、邢世

岩等(2007)及韩晨静等(2009)的结论均一致。美国康涅狄格大学的 Newcomer (1954) 及 Royer 等(2003)认为银杏具有极强的遗传稳定性。

叶籽银杏与普通银杏和观赏银杏在染色体数量上没有差异,说明叶籽银杏的表型变异并非染色体数量变异所致。

根据 Lima-Dei-Farra 的“染色体场”(Chromosome field)的理论,把真核生物的染色体按其大小可分为 4 个等级。28 个叶籽银杏种质平均染色体长度 $5.84\ \mu\text{m}$,比正常银杏染色体($7.46\ \mu\text{m}$)短(邢世岩 等,2007),属于中等大小染色体(第 3 级),总体上染色体在遗传上呈现较高的保守性和稳定性,这类染色体着丝点和端粒之间的距离适宜,包含 DNA 序列的主要类型,染色体场处于最合适的工作条件,最适于基因的调控和表达,对生物进化有利。但 YZ2、SY2 种质具有第 2、3、4 级染色体,YZ2、YZ4、YZ5 等 14 个种质具有小染色体,TC1、GX3 等 7 个种质具有大染色体,说明叶籽银杏染色体长度还有一定的波动性,是原始性的表现。

李懋学和张赞平(1996)认为核型进化的基本趋势是由对称向不对称发展的,处于比较古老或原始的植物,大多具有较对称的核型。叶籽银杏有 1A、1B、2A、2B、3A 和 3B 等 6 种类型的核型,而中国银杏 5 个类型的代表品种核型类型都属于较不对称的 3B 型(陈学森 等,1996),可见叶籽银杏比正常银杏原始。

在 6 个种质上发现有一个随体,并且都位于染色体短臂,符合李懋学和张赞平(1996)所提到的大部分植物的随体位于短臂的说法;但位置并不固定,涉及到第 8、9、10 对染色体的短臂(表 3)。尽管研究表明,随体的数量、大小、分布位置的差异往往具有种的特异性,Eichhorn (1928)也首次报道了银杏染色体上有随体,并认为这可能与性别有关。但在过渡浓缩的中期染色体上往往看不到或看不全,加之其变异较大以及常规制片技术的简易性和误差的存在,导致识别和观察比较困难。因此,仅凭随体的有无、数量及位置差异,对种质间的核型结构进行分析比较困难。

研究发现 SY2(叶籽银杏实生子代未表达的单株)的染色体核型与表达的单株明显有别,SY2 染色体长度比为 3.97,在 28 个种质中最大,聚类分析中 LR 的作用比较大,导致了图 2, B 中由于 LR 未参与分析,使 SY2 与大多数种质相似,没有独为一类,与图 2, A 和图 3 中 SY2 独为一类的分析结果不一致;根据“染色体场”理论 SY2 含有 1 条第 1 级染色体,2 条第 2 级染色体,7 条第 3 级染色体,2 条第 4 级染色体,在供试的 28 个种质中最适于基因的调控和表达的第 3 级染色体所占的比例最少;并且系统聚类中 SY2 独为一类(图 3),这些也许都是区别于其他种质未表达叶籽特征的原因。

References

- Arano H. 1963. Cytological studies in subfamily Carduoideae (Compositae) of Japan. IX Bot Mag, 76: 128 - 140.
- Chen Rui-yang, Song Wen-qin, Li Xiu-lan. 1992. study of sex chromosome in *Ginkgo biloba* L. // Chinese Ginkgo Research Committee. Collected essays of the first national ginkgo symposium. Wuhan: Hubei Science and Technology Press: 21 - 29. (in Chinese)
- 陈瑞阳, 宋文芹, 李秀兰. 1992. 银杏性染色体研究//中国银杏研究会. 全国首届银杏学术研讨会论文集. 武汉: 湖北科学技术出版社: 21 - 29.
- Chen Xue-sen, Deng Xiu-xin, Zhang Wen-cai, Zhang Yan-min. 1996. Preliminary report on the chromosome number and karyotype of variety resources of *Ginkgo biloba* in China. Journal of Huazhong Agricultural University, 15 (6): 590 - 594. (in Chinese)
- 陈学森, 邓秀新, 章文才, 张艳敏. 1996. 中国银杏品种资源染色体数目及核型研究初报. 华中农业大学学报, 15 (6): 590 - 594.
- Eichhorn A. 1928. Sur la mitose somatique et le satellite du *Ginkgo biloba*. Compt Rend Soc Biol (Paris), 99: 1787 - 1788.
- Gao Jin-hong, Xing Shi-yan, Jiang Yue-zhong, Li Shi-mei. 2005. Chromosome karyotype analysis of *Ginkgo* ornamental cultivars. Journal of Shandong Agricultural University: Natural Science, 36 (1): 19 - 24. (in Chinese)
- 高进红, 邢世岩, 姜岳忠, 李士美. 2005. 银杏观赏品种染色体核型分析. 山东农业大学学报: 自然科学版, 36 (1): 19 - 24.

- Guo Shan-ji, Li Jian. 1984. The *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. of Weaving Maind cave in Yiyuan. Journal of Shandong Forestry Science and Technology, (2): 24 - 25. (in Chinese)
- 郭善基, 李 健. 1984. 沂源县织女洞的叶籽银杏. 山东林业科技, (2): 24 - 25.
- Han Chen-jing, Xing Shi-yan, Guo Yuan-yuan, Zhang Fang, Zhou Ji-lei, Liu Sha-sha. 2009. Analysis of karyotype on ten *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. Germplasms Genomics and Applied Biology, 28 (26): 1135 - 1140. (in Chinese)
- 韩晨静, 邢世岩, 郭媛媛, 张 芳, 周继磊, 刘沙沙. 2009. 10 种叶籽银杏染色体核型分析. 基因组学与应用生物学, 28 (26): 1135 - 1140.
- Ishikawa M. 1910. Ueber die zahl der chromosomen von *Ginkgo biloba* L. Bot Mag, 24: 225 - 226.
- Kuo S R, Wang T T, Huang T C. 1972. Karyotype analysis of some formosan gymnosperms. Taiwania, 17 (1): 66 - 80.
- Li Bao-jin. 2008. Sequence analysis analysis of matK gene and ITS region and phylogeny on *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. [M. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 李保进. 2008. 叶籽银杏 matK 和 ITS 序列分析及系统发育研究 [硕士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Li Mao-xue, Zhang Zan-ping. 1996. Chromosome and its research technology of crop plants. Beijing: China Agriculture Press: 19 - 20. (in Chinese)
- 李懋学, 张赞平. 1996. 作物染色体及其研究技术. 北京: 中国农业出版社: 19 - 20.
- Liang Guo-lu, Ren Zhen-chuan, Yan Yong, Huang Hong, Wu Chun-qing. 1999. Chromosome variation in 8 loquat varieties in Sichuan Province. Acta Horticulturae Sinica, 26 (2): 71 - 76. (in Chinese)
- 梁国鲁, 任振川, 阎 勇, 黄 宏, 吴纯清. 1999. 四川 8 个枇杷品种染色体变异研究. 园艺学报, 26 (2): 71 - 76.
- Levan A, Fredga K, Sandberg A A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52: 201 - 220.
- Newcomer E H. 1954. The karyotype and possible sex chromosomes of *Ginkgo biloba*. Amer J Bot, 41 (7): 542 - 545.
- Peng Ri-san. 1995. The *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* Mak. Journal of Gansu Forestry Science and Technology, 20 (1): 58 - 60. (in Chinese)
- 彭日三. 1995. 叶籽银杏. 甘肃林业科技, 20 (1): 58 - 60.
- Royer D L, Hickey L J, Wing S L. 2003. Ecological conservatism in the "living fossil" *Ginkgo*. Paleobiology, 29 (1): 84 - 104.
- Sax K, Sax H J. 1993. Chromosome number and morphology in the conifers. Arnold Arboretum, 14: 356 - 375.
- Shirai M. 1891. Abnormal *Ginkgo* tree. Bot Mag Tokyo, 5 (56): 341 - 342. (in Japanese)
- Stebbins G L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold Ltd. 87 - 89.
- Tanaka N, Takemasa N, Sinoto Y. 1952. Karyotype analysis in gymnospermae I, karyotype and chromosome bridge in the young leaf meristem of *Ginkgo biloba* L. Cytologia, 17: 112 - 123.
- Xing Shi-yan. 1993. High-yielding cultivation of *Ginkgo biloba*. Ji'nan: Ji'nan Press: 128 - 129. (in Chinese)
- 邢世岩. 1993. 银杏丰产栽培. 济南: 济南出版社: 128 - 129.
- Xing Shi-yan, Gao Jin-hong, Jiang Yue-zhong, Li Shi-mei, Li Bao-jin, Wang Li. 2007. Karyotype evolution trend in *Ginkgo biloba* special germplasms. Scientia Silvae Sinicae, 43 (1): 21 - 27. (in Chinese)
- 邢世岩, 高进红, 姜岳忠, 李士美, 李保进, 王 利. 2007. 银杏特异种质核型进化趋势. 林业科学, 43 (1): 21 - 27.