

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201708009

引文格式: 庄平. 10 种杜鹃亚属植物种间杂交的可育性研究 [J]. 广西植物, 2018, 38(12): 1558–1565

ZHUANG P. Cross fertility of intra-subgen. *Rhododendron* of 10 *Rhododendron* species [J]. Guihaia, 2018, 38(12): 1558–1565

10 种杜鹃亚属植物种间杂交的可育性研究

庄平

(中国科学院植物研究所华西亚高山植物园, 四川 都江堰 611830)

摘要: 为探索杜鹃花亚属内异种杂交的可育性及其规律, 对杜鹃亚属有鳞大花亚组 (subsect. *Maddenia*)、三花杜鹃亚组 (subsect. *Triflora*)、亮鳞杜鹃亚组 (subsect. *Helirolepida*) 及腋花杜鹃亚组 (subsect. *Scabrifolia*) 等 4 亚组 10 个杜鹃花种类的 22 个杂交组合 (其中 18 个数据完整组合) 的可育性进行了研究。结果表明: (1) 所涉及的杜鹃亚属不同亚组间及三花杜鹃亚组内杂交均较困难, 在 18 个数据完整组合中高可育与可育组合比率明显偏低, 不育比率高 (55.6%)。 (2) 在 10 个不可育或败育组合中, 不能坐果 (Cab 型)、不能结实 (Sab 型) 和可结实而种子不能发芽 (Sng 型) 的数量分布为 6 : 1 : 3, 其不亲和或败育发生的阶段可能涵盖了从前合子期到后合子期的整个阶段。 (3) 亲本一方为多倍体组合的可育率 (41.6%), 尤其是母本为多倍体时, 比二倍体组合的可育率 (50.0%) 低且无高可育组合出现, 部分印证了倍性是导致该亚属植物不同种类杂交不亲和、不育与育性下降的重要原因, 但不是唯一原因, 亚组间杂交的可育率 (16.7%) 明显低于亚组内 (三花杜鹃亚组内, 58.3%)。 (4) 与相应的母本自然授粉结果相比, 杂交明显导致多数可育组合绿苗率比率和单位可育种子数量比率的大幅度下降, 这是双亲遗传差异及多倍体亲本介入后所导致的杂交衰退 hybrid weakness 现象。 (5) 在多倍体作母本的情况下, 杂交单向不育或非对称遗传渗透现象明显。

关键词: 杜鹃亚属, 亚属内杂交, 多倍体, 不亲和, 败育, 杜鹃花属

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)12-1558-08

Cross fertility of intra-subgen. *Rhododendron* of 10 *Rhododendron* species

ZHUANG Ping

(West China Sub-Alpine Botanical Garden, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dujiangyan 611830, Sichuan, China)

Abstract: In order to study the fertile law of the specific cross of intra-subgen *Rhododendron*, cross of intra-subgen. *Rhododendron* was studied, including four subsections of ten species in twenty-two hybridized combinations (eighteen combinations for integrated data) to relate subsect. *Maddenia*, subsect. *Triflora*, subsect. *Helirolepida* and subsect. *Scabrifolia* in the subgenus. The results were as follows: (1) In both of the related different subsections and within subsect. *Triflora*, inter-specific hybridization was rather difficulty, and high fertility and fertile combined ratio was low,

收稿日期: 2018-02-15

基金项目: 中国科学院战略生物资源技术支撑体系专项项目 (CZBZX-1); 四川省科技厅科技支撑计划 (2013NZ0031) [Supported by Key Special Fund for Strategic Biological Resources and Technology of Chinese Academy of Sciences (CZBZX-1); Key Planning of Scientific and Technological Office in Sichuan Province (2013NZ0031)].

作者简介: 庄平 (1957-), 男, 江苏武进人, 研究员, 主要从事植物保育学研究, (E-mail) pzhuang@ibcas.ac.cn。

on the other hand, non fertile ratio was high (55.6%) in the eighteen combinations for integrated data. (2) The rates of capsul aborted (Cab), seed aborted (Sab) and seed not germinated (Sng) were 6 : 1 : 3 in ten non fertile or abortion combinations which might cover all of the pre-zygotic and post-zygotic incompatibility at the same time. (3) The fertile combination rate of any polyploid part of parents (41.6%) was lower than one of diploid parents (50.0%) and non high fertile types, that verified partly any polyploid part of parents, especially polyploid female, was the result of different kinds of incompatibility, sterility and decline in the cross of intra-subgenus, however that was an important reason but not the only reason, the hybrid fertile rates between the subsections (16.7%) were significantly lower than in intra-subsection (subsect. *Triflora*, 58.3%). (4) The cross of intra-subgen. *Rhododendron*, compared with the natural pollination as female, led to Rgs and Rsc values in most fertile hybrid combination decreased greatly, that should also belong to hybrid weakness due to the genetic differences and polyploid intervention from parents. (5) The phenomenon of hybrid unilateral incompatibility and sterility or asymmetric genetic introgression was obvious under polyploid intervention used as the female parent.

Key words: subgen. *Rhododendron*, intra-subgenus cross, polyploidy, incompatibility, sterility, *Rhododendron*

杜鹃花属杜鹃亚属(subgen. *Rhododendron*)植物约 500 种,我国 184 种分属 3 组,其中杜鹃组植物 153 种(Fang et al, 2005),该亚属内种间杂交的参考文献较少。Karl (1930)测定了 23 个杜鹃花样本的染色体数目,首次提出杜鹃花属植物的染色体基数 $n = 13$; Ammal (1950) 与 Ammal et al (1950)对杜鹃花类群开展了更加广泛和深入的研究,指出杜鹃花的多倍体现象出现在有鳞类(杜鹃亚属)和一些羊躑躅亚属(subgen. *Pentanthera*)的类群中,二倍体 $2n = 26$,最高的十二倍体 $2n = 156$ 。其中,三花杜鹃亚组(subsect. *Triflora*)的倍性变化为 2、4、6,有鳞大花亚组(subsect. *Maddenia*)为 2、4、6、12,亮鳞杜鹃亚组(subsect. *Helirolepida*)为 4、6、8;另据美国杜鹃花协会网公布的资料表明,亮鳞杜鹃亚组的红棕杜鹃(*R. rubiginosum*)为 4、6。张长芹等(1998)转引的有关杜鹃花种类倍性为问客杜鹃(*R. ambiguum*)($2n = 52$)、云南杜鹃(*R. yunnanense*)($2n = 78$)、红棕杜鹃(*R. rubiginosum*)($2n = 52, 78$)。多倍体现象多出现在有鳞类杜鹃中,主要分布在滇西、川西和喜马拉雅亚高山和高山区,其染色体的倍性变化与其向高山进化适应关联(Ammal et al, 1950)。

根据 Williams et al (1990) 和 Rouse et al (1993)的总结,在杜鹃亚属内开展的组间杂交包括温性的拟着生杜鹃组(sect. *Pseudovireya*)与越桔杜鹃组、越桔杜鹃组与杜鹃组的许多正反交试验,

表现了明显的杂交障碍,但也有部分成功的例子。张长芹等(1998)的研究表明,杜鹃亚属的糙叶杜鹃亚组(sect. *Trachyrhodium*)内的 2 个二倍体植物碎米花(*R. spiciferum*) × 爆仗花(*R. spinuliferum*)的坐果率可达 90%,而三花杜鹃亚组多倍体的云南杜鹃作为母本分别与同亚组的基毛杜鹃(*R. rigidum*)和有鳞大花亚组的大喇叭杜鹃(*R. excelens*)杂交则不能坐果,前者作为父本与粗柄杜鹃(*R. pachypodum*)杂交亦复如此。从而认为,多倍体杜鹃花种类与二倍体种类间的杂交不能坐果。本文在前人研究的基础上,试图通过该亚属内同一亚组内和不同亚组间的一些异种杂交试验,对该亚属的杂交可育性及其机制进行进一步的探讨,以丰富有关该亚属杂交可育性的认识。

1 材料与方 法

1.1 材料

所用材料与自然授粉与自交材料中杜鹃亚属的相应种类为同一来源和保育地点(庄平, 2017a, b),包括杜鹃亚属杜鹃亚组的有鳞大花亚组(1 种)、三花杜鹃亚组(7 种)、亮鳞杜鹃亚组(1 种)、腋花杜鹃亚组(1 种)等 4 亚组 10 种。其中,问客杜鹃($2n = 52$)、红棕杜鹃($2n = 52, 78$)、与云南杜鹃($2n = 78$)为多倍体,其余种类为二倍体。上述材料在试验地花期大多重叠,采用当年鲜花粉授粉。

1.2 方法

1.2.1 试验杂交组合 杂交组合 22 个, 三花杜鹃亚属内杂交 12 个组合, 有鳞大花杜鹃亚组与三花杜鹃亚组、亮鳞杜鹃亚组与三花杜鹃亚组各 4 个组合, 腋花杜鹃分别与百合花杜鹃和红棕杜鹃各 1 个组合; 其中指标数据完整的杂交组合有 18 个, 而百合花杜鹃 (*R. liliiflorum*)、多鳞杜鹃 (*R. polylepis*)、问客杜鹃、红棕杜鹃与腋花杜鹃 (*R. racemosum*) 之间配对的 4 个组合只有坐果率的数据, 如表 1 所示。

1.2.2 田间试验 坐果试验 在田间试验点上, 每种选择正常开花的成年植株 2~3 棵, 春季花蕾期视每花序花朵数量情况, 标记并正确计数不少于 20 朵花, 作为观察基数; 在每个花序上第一朵花开花之前去雄并用尼龙袋套袋, 父本花药开裂时进行异花授粉并确保授粉充分; 秋季果熟期对每个标记的坐果数量逐一统计, 待秋季蒴果充分成熟后, 将果实分种采收备用。

1.2.3 室内测试 (1) 单果种子数测定: 在上述田间和野外收获的果实中选取中等大小的果实 3 颗置于常温荫蔽条件下置放, 待蒴果自然开裂时, 逐一统计单果种子数量, 记录备用。(2) 种子发芽试验: 用定性滤纸两层置于培养皿中、加蒸馏水使之充分湿润, 将上述田间和野外获得的种子 100 粒分别均匀散播于滤纸上, 重复 3 次(数量不足的以实际数量为准)。按白天模式: 温度 17 ℃、光照 3 000 lx、12 h; 按夜间模式: 温度 12 ℃、黑暗、12 h 培养 40~50 d。处理发芽率稳定后, 统计各重复的发芽和绿苗数量。

1.2.4 数据整理 (1) 坐果率 (St) = (坐果数/花朵数) × 100%; (2) 发芽率与绿苗率: 发芽率 = (3 次重复发芽数之和/300 或实际数量) × 100%; 绿苗率 (G_s) = (3 次重复绿苗数之和/300 或实际数量) × 100%; (3) 单位可育种子数 (S_f) (粒/果) = (3 粒蒴果种子总数量/3) × 绿苗率 (%); (4) 绿苗率比 (R_{gs}) = 杂交组合绿苗率/母本自然授粉绿苗率; (5) 绿苗系数比 (R_{gc}) = 杂交组合绿苗系数/母本自然授粉绿苗系数; (6) 单位可育种子数比 (R_{sf}) = 杂交组合单位可育种子数/母本自然授粉单位可育种子数。

1.2.5 指标体系与等级划分 (1) 坐果率 (St , %): 杜鹃花育性适应或适合度的常用指标。划分为 4 个等级: 不能坐果- 0、0 < 低 < 20、20 ≤ 中 < 40、高 ≥ 40; (2) 绿苗率 (G_s , %): 种子生活力常用指标, 常结合发芽率、黄化率用以分析可育性。划分为 4 个等级: 无绿苗- 0、0 < 低 < 10、10 ≤ 中 < 50、高 ≥ 50; (3) 绿苗系数 (G_c): 绿苗率与发芽苗率之比, 为阈值 0~1 的相对化指标, 互补值 1- G_c 为非绿苗系数。划分为 4 个等级: 无绿苗- 0、0 < 低 < 0.6、0.6 ≤ 中 < 0.9、高 ≥ 0.9; (4) 单位可育种子数 (S_f , 粒/果): 具有正常生活力种子的绝对值指标。划分为 4 个等级: 无可育种子- 0、0 < 低 < 20、20 ≤ 中 < 200、高 ≥ 200。

1.2.6 可育性综合评价 上述 4 个指标可分别从坐果率、绿苗率、绿苗系数和单位能育种子数(绝对数量数值)等角度认识杜鹃花属植物的育性, 但考虑到单一指标的不完整性、片面性和各指标的重要性差异, 故尝试赋予上述指标不同的权重和等级分值, 经叠加后用以综合评价各种类的综合可育性能力, 或简称可育性值。

根据有关研究经验, 设总权重(最高分值)为 10, 将绿苗率作为主要指标给定最高权重 5 分, 其次为绿苗系数最高权重 2 分, 坐果率与单位可育种子数作为辅助指标分别给定最高权重 1.5 分, 各指标等级和权重分值分配方案如表 2。某种杜鹃花种类的各项指标的等级与得分的确定以该种的试验数据参照各指标给定的阈值加以确定。种类的单项得分之和为该种的总分值, 即可育性值。

依据可育性值将可育性划分为 4 个等级, 即 0 ≤ 无 < 2.5、2.5 ≤ 低 < 5、5 ≤ 中 < 8、高 ≥ 8, 其对应的称谓或可为不育型、弱育型、能育型、高育型。

2 结果与分析

2.1 杜鹃亚属内杂交结果

杜鹃亚属内参试种类及类群之间的杂交均有明显的障碍(表 3)。在 18 个数据完整的杂交组合中, 有 10 个组合杂交不育, 占组合数的 55.6%, 其中三花杜鹃亚组内 12 个组合中有 5 个不育, 占 41.7%, 其他 3 个亚组间的 6 个杂交组合中有 5 个不育, 占 83.3%。不育或败育的情况为不能坐果 6

表 1 10 种杜鹃亚属植物种间杂交组合

Table 1 Specific cross combination of intra-subgen. *Rhododendron* of 10 *Rhododendron* species

亚组组合 Subsection combination	组合缩写 Abbreviation of combination	组合 Combination
三花亚组内杂交 Intra-subsect. <i>Triflora</i>	Ram. × Rpl.	问客杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. ambiguum</i> × <i>R. polylepis</i>
	Rpl. × Ram.	多鳞杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. ambiguum</i>
	Rlu. × Rpl.	黄花杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. lutescens</i> × <i>R. polylepis</i>
	Rpl. × Rlu.	多鳞杜鹃 × 黄花杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. lutescens</i>
	Ram. × Rau.	问客杜鹃 × 毛肋杜鹃 <i>R. ambiguum</i> × <i>R. augustinii</i>
	Rau. × Ram.	毛肋杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. augustinii</i> × <i>R. ambiguum</i>
	Rrg. × Ram.	基毛杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. rigidum</i> × <i>R. ambiguum</i>
	Ram. × Rrg.	问客杜鹃 × 基毛杜鹃 <i>R. ambiguum</i> × <i>R. rigidum</i>
	Rrg. × Rpl.	基毛杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. rigidum</i> × <i>R. polylepis</i>
	Rpl. × Ryn.	多鳞杜鹃 × 云南杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. yunnanense</i>
	Rrg. × Rau.	基毛杜鹃 × 毛肋杜鹃 <i>R. rigidum</i> × <i>R. augustinii</i>
	Rot. × Ram.	山育杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. oreotrephes</i> × <i>R. ambiguum</i>
	有鳞大花亚组与三花杜鹃亚组 Subsect. <i>Maddenia</i> and subsect. <i>Triflora</i>	Rli. × Rpl.
* Rpl. × Rli.		多鳞杜鹃 × 百合花杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. liliiflorum</i>
Rau. × Rli.		毛肋杜鹃 × 百合花杜鹃 <i>R. augustinii</i> × <i>R. liliiflorum</i>
Yun. × Rli.		云南杜鹃 × 百合花杜鹃 <i>R. yunnanense</i> × <i>R. liliiflorum</i>
亮鳞杜鹃亚组与三花杜鹃亚组 Subsect. <i>Heliolepidia</i> and subsect. <i>Triflora</i>		Rrb. × Rpl.
	* Rpl. × Rrb.	多鳞杜鹃 × 红棕杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. rubiginosum</i>
	Rrb. × Rlu.	红棕杜鹃 × 黄花杜鹃 <i>R. rubiginosum</i> × <i>R. lutescens</i>
	Rlu. × Rrb.	黄花杜鹃 × 红棕杜鹃 <i>R. lutescens</i> × <i>R. rubiginosum</i>
	腋花杜鹃亚组与有鳞大花亚组 Subsect. <i>Scabrifolia</i> and subsect. <i>Maddenia</i>	* Rra. × Rli.
腋花杜鹃亚组与三花杜鹃亚组 Subsect. <i>Scabrifolia</i> and subsect. <i>Triflora</i>		* Rra. × Ram.

注: * 为只有坐果率数据。

Note: * means the only data of capsul setting rate.

个组合,问客杜鹃 × 多鳞杜鹃 (*R. polylepis*) 的组合不能结实,而基毛杜鹃 (*R. rigidum*) × 多鳞杜鹃、红棕杜鹃 × 多鳞杜鹃、云南杜鹃 × 百合花杜鹃等 3 个组合能少量结实,但种子不能发芽。在 10 个不育组合中,包括问客杜鹃、云南杜鹃和红棕杜鹃等 3 个多倍体植物作为亲本的 7 个组合,其中 5 个组合为多倍体作母本。基毛杜鹃 × 多鳞杜鹃和基毛杜鹃 × 毛肋杜鹃 (*R. augustinii*) 等 2 个不育组合均为二倍体亲本组合。

在可育的 8 个组合中,亚组间杂交可育的仅有百合花杜鹃 × 多鳞杜鹃,其绿苗率、绿苗系数及单位可育种子量指标均居于最低水平,这说明亚组间的杂交并非完全不可能;其余 7 个组合均属三花杜鹃亚组内的组合,从总体上看,以多鳞杜鹃 × 黄花杜鹃 (*R. lutescens*) 的二倍体组合的正反交有较高的育性水平,而以多倍体的问客杜鹃和云南杜鹃作为亲本的组合,可育性指标通常较低。但值得注意的是从问客杜鹃 × 毛肋杜鹃杂交仍具有可

表 2 杜鹃花可育性指标等级与权重分配

Table 2 Fertile index grade and weight allocation of *Rhododendron*

指标 Index	低 Low		中 Middle		高 High	
	阈值 Threshold	分值 Score	阈值 Threshold	分值 Score	阈值 Threshold	分值 Score
绿苗率 Green seedling rate (Gs) (%)	0<Gs<10	1.0	10≤Gs<50	3.0	Gs≥50	5.0
绿苗系数 Green seedling coefficient (Gc)	0<Gc<0.6	0.5	0.6≤Gc<0.9	1.5	Gc≥0.9	2.0
坐果率 Capsul setting rate (St) (%)	0<St<20	0.5	20≤St<40	1.0	St≥40	1.5
单位可育种子数 Unit number of fertility seed (Sf)	0<Sf<20	0.5	20≤Sf<200	1.0	Sf≥200	1.5

表 3 杜鹃亚属内杂交结果

Table 3 Cross result of intra-subgen. *Rhododendron*

杂交组合 Cross combination	坐果率 St (%)	绿苗率 Gs (%)	绿苗系数 Gc	单位可育种子数 Sf
问客杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. ambiguum</i> × <i>R. polylepis</i>	32.1	—	—	—
多鳞杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. ambiguum</i>	81.3	1.7	1.000	0.8
黄花杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. lutescens</i> × <i>R. polylepis</i>	40.0	70.7	0.789	150.1
多鳞杜鹃 × 黄花杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. lutescens</i>	44.4	58.0	1.000	163.4
问客杜鹃 × 毛肋杜鹃 <i>R. ambiguum</i> × <i>R. augustinii</i>	80.0	2.0	0.800	4.6
毛肋杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. augustinii</i> × <i>R. ambiguum</i>	88.4	11.0	0.973	23.5
基毛杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. rigidum</i> × <i>R. ambiguum</i>	87.0	37.0	1.000	2.8
问客杜鹃 × 基毛杜鹃 <i>R. ambiguum</i> × <i>R. rigidum</i>	0	—	—	—
基毛杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. rigidum</i> × <i>R. polylepis</i>	7.1	—	—	—
多鳞杜鹃 × 云南杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. yunnanense</i>	53.1	2.3	1.000	1.5
基毛杜鹃 × 毛肋杜鹃 <i>R. rigidum</i> × <i>R. augustinii</i>	0	—	—	—
山育杜鹃 × 问客杜鹃 <i>R. oreotrephes</i> × <i>R. ambiguum</i>	0	—	—	—
百合花杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. liliiflorum</i> × <i>R. polylepis</i>	27.6	8.0	0.510	12.1
毛肋杜鹃 × 百合花杜鹃 <i>R. augustinii</i> × <i>R. liliiflorum</i>	0	—	—	—
云南杜鹃 × 百合花杜鹃 <i>R. yunnanense</i> × <i>R. liliiflorum</i>	46.7	—	—	—
红棕杜鹃 × 多鳞杜鹃 <i>R. polylepis</i> × <i>R. rubiginosum</i>	16.7	—	—	—
红棕杜鹃 × 黄花杜鹃 <i>R. rubiginosum</i> × <i>R. lutescens</i>	0	—	—	—
黄花杜鹃 × 红棕杜鹃 <i>R. lutescens</i> × <i>R. rubiginosum</i>	0	—	—	—

注: St. 坐果率; Gs. 绿苗率; Gc. 绿苗系数; Sf. 单位可育种子数。“—”表示没有数值。

Note: St. Capsul setting rate; Gs. Green seedling rate; Gc. Green seedling coefficient; Sf. Unit number of fertility seed. “—” means no data.

育性的事例显示,即便是以多倍体杜鹃作为母本的杂交组合也并非完全不具可育性。

多鳞杜鹃 × 黄花杜鹃和毛肋杜鹃 × 问客杜鹃构成了 2 对正反交双向可育的组合,后一组合有明显的非对称遗传渗透现象,其反交育性水平低;

而多鳞杜鹃 × 问客杜鹃与基毛杜鹃 × 问客杜鹃的反交不亲和(不育),以上现象与问客杜鹃为多倍体具有明显关联。

由此可见,在本研究中杂交不亲和或败育现象突出,不育或败育以不能坐果为主,并延续到种

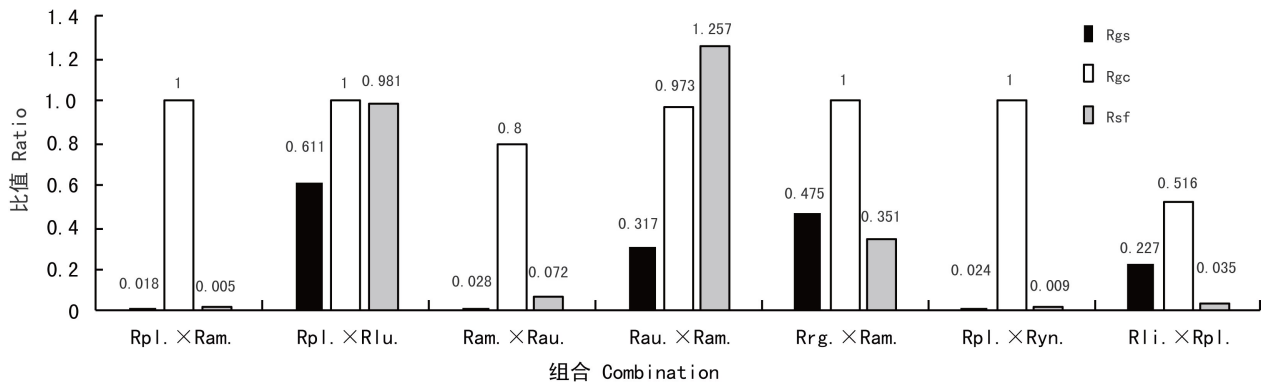
子不能发芽和可育性指标明显下降;亚组间杂交比亚组内更困难,但也有一定成功的可能;通过观测多倍体种类与二倍体种类间杂交和双向杂交中的单向不育和不对称现象证实,多倍体作为母本的杂交明显存在生殖障碍,但也并非完全不育;在认识到染色体倍性深刻地制约着该亚属植物杂交可育性的同时,也可以看到一些同亚组的二倍体亲本间杂交也存在一些障碍。因此,杜鹃亚属内杂交的可育性机制尚需更全面和深入的探讨。

另外,根据不完整数据,多鳞杜鹃 × 百合花杜鹃(坐果率 100.0%)与多鳞杜鹃 × 红棕杜鹃(30.0%)的坐果率均高于表 1 中所列的 2 个相应

的反交组合,但尚不能断定其可育性状况;腋花杜鹃亚组的腋花杜鹃分别与百合花杜鹃(46.1%)和问客杜鹃(30.6%)的杂交组合都能坐果,但同样不能确定其能否可育。

2.2 可育性指标比较分析

在上述 8 个可育组合中,除黄花杜鹃自然授粉的数据由于开花植株有限而存疑外,作者尝试利用其他 7 个可育组合的绿苗率、绿苗系数和单位可育种子数与其组合中的母本材料的自然授粉指标的相应比值即:绿苗率比值(R_{gs})、绿苗系数比值(R_{gc})和单位可育种子数比值(R_{sf})对可育杂交结果进行了比较研究(图 1)。



注: R_{gs} . 绿苗率比值; R_{gc} . 绿苗系数比值; R_{sf} . 单位可育种子数比值。

Note: R_{gs} . Green seedling rate ratio; R_{gc} . Green seedling coefficient ratio; R_{sf} . Unit number of fertile seed ratio.

图 1 杜鹃亚属内杂交组合绿苗率、绿苗系数与单位可育种子量比值

Fig. 1 Ratio of green seedling rate, green seedling coefficient and unit number of fertility seed under intra-subgen. *Rhododendron* with the natural pollination

图 1 研究结果显示,7 个可育组合中全部绿苗率均低于自然授粉对应值,其中依次以多鳞杜鹃 × 问客杜鹃、多鳞杜鹃 × 云南杜鹃和问客杜鹃 × 毛肋杜鹃的比值最低,其多倍体亲本的作用明显;而比值最高的亲本为二倍体的多鳞杜鹃 × 黄花杜鹃的组合,百合花杜鹃 × 多鳞杜鹃的亚组间杂交组合亦远高于前 3 个组合,但以多倍体的问客杜鹃为父本分别与毛肋杜鹃和基毛杜鹃为母本组合的比值下降则不甚严重。引起绿苗系数比值下降最严重的组合发生在百合花杜鹃 × 多鳞杜鹃的亚组间组合中,这初步说明亚组间杂交可能导致败育苗比例的增加,而三花杜鹃组内不同种类杂交的败育苗比例变化并不十分明显。

除毛肋杜鹃 × 问客杜鹃和多鳞杜鹃 × 黄花杜鹃两个杂交组合外,其他 5 个组合的单位可育种子量比率的下降均十分明显,多鳞杜鹃 × 问客杜鹃与多鳞杜鹃 × 云南杜鹃的组合的单位可育种子数量比率下降到了不足 1% 的水平,这与其亲本为多倍体有关;百合花杜鹃 × 多鳞杜鹃的亚组间杂交组合的有关比率下降也非常突出,这说明杜鹃亚属的亚组间杂交也可导致单位可育种子量的明显下降。

由此可见,杜鹃亚属内同亚组和不同亚组间的杂交,可以利用杂交组合与母本材料的自然授粉的育性指标加以比较研究,尤其是通过绿苗率比值和单位可育种子量比值的分析,能比较准确地认识和定量可育组合的各项指标的消长与作用大小。研

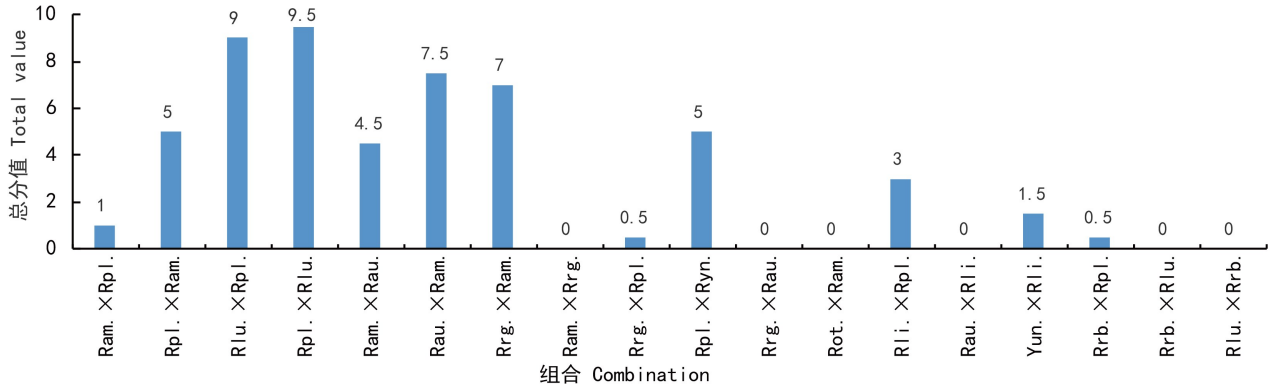


图 2 杜鹃亚属内杂交可育性综合评价

Fig. 2 Cross fertility assessment of intra-subgen. *Rhododendron*

究进一步证实,倍性和亲缘关系远近对有关绿苗率比值和单位可育种子数量比值均有明显的关联。

3 综合评价

依据本研究设定的综合评价方案,利用上述坐果率、绿苗率、绿苗系数与能育种子数指标及其与阈值和给定的权重,此次综合评价结果是:不育组合(综合分值 $0 \leq \sim < 2.5$) 10个,问客杜鹃 × 多鳞杜鹃、问客杜鹃 × 基毛杜鹃、基毛杜鹃 × 多鳞杜鹃、基毛杜鹃 × 毛肋杜鹃、山育杜鹃 × 问客杜鹃、毛肋杜鹃 × 百合花杜鹃、云南杜鹃 × 百合花杜鹃、红棕杜鹃 × 多鳞杜鹃、红棕杜鹃 × 黄花杜鹃和黄花杜鹃 × 红棕杜鹃;弱可育组合($2.5 \leq \sim < 5$) 2个,问客杜鹃 × 毛肋杜鹃和百合花杜鹃 × 多鳞杜鹃;可育组合($5 \leq \sim < 8$) 4个,多鳞杜鹃 × 问客杜鹃、毛肋杜鹃 × 问客杜鹃、基毛杜鹃 × 问客杜鹃和多鳞杜鹃 × 云南杜鹃;高可育组合(≥ 8) 仅2个,黄花杜鹃 × 多鳞杜鹃的正反交组合(图2)。

4 讨论与结论

4.1 有关杜鹃亚属 4 个亚组间及三花杜鹃亚组内的杂交试验,进一步印证了该亚属内杂交比较困难的论断

本研究所涉类群与种类间生殖隔离明显,高可

育与可育组合比率明显偏低,不育比率高达 55.6%,其结果进一步印证了以往的研究结论(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993)。综合评价还表明,在该亚属内不同类群与种类构成的 18 个完整数据组合中,其可育性的高、中、低和无的组合数量比率为 2 : 4 : 2 : 10;而亚组间杂交的可育组合百分率为 16.7%,又明显低于三花杜鹃亚组内 58.3%的可育率;与常绿杜鹃亚属比较,其可育组合百分率平均值下降了 40%。但尚不能确定其他 4 个仅有坐果率数据的组的可育性。

4.2 不育或败育主要发生在坐果期,并延伸到结实而不能发芽阶段

不能坐果占不育或败育的 60%,同时也存在能坐果但不能产生种子,或能产生少量种子但种子不能发芽的现象,由此认为其不育与败育可能与前合子期到后合子期均有关(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993)。在 10 个不育组合中,不能坐果、不能结实和可结实而种子不能发芽的数量分布为 6 : 1 : 3,其不亲和或败育发生的阶段可能涵盖了从前合子期到后合子期的整个阶段。

4.3 可育性分别与倍性和类群间的亲缘关系相关

杂交亲本一方为多倍体,尤其是母本为多倍体时,无疑是导致该亚属植物不同种类不亲和(张长芹等, 1998)、不育与育性下降的重要原因,但并不是唯一原因,也不意味着必然导致不育或败育;亚组间杂交的生殖障碍明显大于亚组内,同样与亲本

一方的倍性和亲本双方的类群差异相关。在 6 个二倍体组合中,可育组合占 50%,且包括全部的 2 个高可育组合;而 12 个亲本一方为多倍体的组合,可育组合占 41.6%,比前者低 8.4%且无高可育组合;在 10 个不育组合中,7 个有多倍体亲本介入,其中 5 个母本为多倍体。在亲本多倍体组合比例同为 2/3 的情况下,6 个亚组间杂交组合中,不育组合为 4 个(占 66.7%),其中 3 个组合的母本为多倍体;三花杜鹃亚组内 12 个组合中,不育组合 5 个(占 41.7%),其中 2 个组合的母本为多倍体,因此可育性与倍性和类群间的亲缘关系均有关。应注意二倍体种类间的杂交组合也有 50%的不育,因此染色体倍性不是导致杜鹃亚属种间杂交育性降低的唯一原因。

4.4 多数可育组合的绿苗率与单位可育种子数量比率大幅度下降

所研究的 7 个可育组合绿苗率比率全面下降和其中 5 个组合的单位可育种子量比率明显下降以及百合花杜鹃 × 多鳞杜鹃绿苗系数比率下降的情况表明,在所研究的杜鹃亚属植物中杂交衰退问题突出,与常绿杜鹃亚属内杂交所出现的部分组合的杂交优势现象形成了对比,这应属双亲间的遗传差异及多倍体亲本介入后所引起的杂交衰退现象。

4.5 正反交事例初步表明,在多倍体作母本的情况下存在单向不育或非对称遗传渗透现象

与孟金陵(1997)、Kron et al(1993)和 Tagane et al(2008)所论述和观察到的情况相似,问客杜鹃 × 多鳞杜鹃与问客杜鹃 × 基毛杜鹃 2 组合的单向不亲和(不育)以及问客杜鹃 × 毛肋杜鹃的正反交非对称现象均说明,多倍体的问客杜鹃在其中扮演了重要角色。另据不完整数据显示,多鳞杜鹃 × 红棕杜鹃(30.0%)的坐果率高于其被证明为不育的反交组合,如能弄清前一组合的可育性,则可以进一步解释在该亚属亚组间杂交情况下,作为多倍体的红棕杜鹃是否也会导致单向不育或非对称杂交结果,同时是否有细胞不育(Kaori et al, 2008; Milne et al, 2003; Kenji et al, 2000)情形亦有待证实。

致谢 本研究田间与室内试验和数据采集工作由李焯与唐桂英女士完成,英文摘要得到高贤明研究员的倾力帮助,在此一并致谢!

References:

- AMMAL EK, 1950. Polyploidy in the genus *Rhododendron* [J]. *Rhododendron Year Book*, 5: 92-96.
- AMMAL EK, ENOCH IC, BRIDGWATER M, 1950. Chromosome numbers in species of *Rhododendron* [J]. *Rhododendron Year Book*, 5: 78-91.
- FANG MY, FANG RZ, HE MY, et al, 2005. *Rhododendron* [M]. //WU CY, RANEN PH. *Flora of China*. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 14: 83-87.
- KARL S, 1930. Chromosome stability in the genus *Rhododendron* [J]. *Am J Bot*, 17: 247-251.
- KAORI S, OZAKI Y, URESHINO K, et al, 2008. Interploidy crossing overcomes plastome-nuclear genome incompatibility in intersubgeneric hybridization between evergreen and deciduous azaleas [J]. *Sci Hortic*, 115: 268-274.
- KENJI U, MIYOKO K, IKUO M, 2000. Factors of intersectional unilateral cross incompatibility between several evergreen azalea species and *Rhododendron japonicum* f. *flavum* [J]. *Jpn Soc Hortic Sci*, 69(3): 261-265.
- KRON KA, GAWEN LM, CHASE MW, 1993. Evidence for introgression in azaleas (*Rhododendron*; Ericaceae): chloroplast DNA and morphological variation in a hybrid swarm on stone mountain, Georgia [J]. *Am J Bot*, 80(9): 1095-1099.
- MENG JL, 1997. Genetics of plant reproduction [M]. Beijing: Science Press: 296-357. [孟金陵, 1997. 植物生殖遗传学 [M]. 北京: 科学出版社: 296-357.]
- MILNE RI, TERZIOGLU S, ABBOTT RJ, 2003. A hybrid zone dominated by fertile F1s: maintenance of species barriers in *Rhododendron* [J]. *Mol Ecol*, 12: 2719-2729.
- ROUSE JL, KNOX RB, WILLIAMS EG, 1993. Inter- and intraspecific pollinations involving *Rhododendron* species [J]. *J Am Rhodo Soc*, 47: 23-28.
- TAGANE S, HIRAMATSU M, OKUBO H, 2008. Hybridization and asymmetric introgression between *Rhododendron eriocarpum* and *R. indicum* on Yakushima Island, southwest Japan [J]. *J Plant Res*, 121: 387-395.
- WILLIAMS EG, ROUSE JL, PALSER BF, et al, 1990. Reproductive biology of *Rhododendron* [J]. *Hortic Rev*, 12: 1-67.
- ZHANG CQ, FENG BJ, LÜ YL, 1998. Hybridization study of the genus *Rhododendron* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 20: 94-96. [张长芹, 冯宝钧, 吕元林, 1998. 杜鹃花属植物的杂交研究 [J]. 云南植物研究, 20: 94-96.]
- ZHUANG P, 2017a. Natural pollination of 37 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation [J]. *Guihaia*, 37(8): 947-958. [庄平, 2017a. 37 种杜鹃花属植物在迁地保育下的自然授粉研究 [J]. 广西植物, 37(8): 947-958.]
- ZHUANG P, 2017b. Self-fertilization of 32 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation [J]. *Guihaia*, 37(8): 959-968. [庄平, 2017b. 32 种杜鹃花属植物在迁地保育条件下的自交研究 [J]. 广西植物, 37(8): 959-968.]