

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190425

## 短生育期‘骄阳’百合的育性分析及 2n 配子诱导

朴美玲<sup>1</sup> 贾桂霞<sup>1</sup> 张冬梅<sup>2</sup>

(1. 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 国家花卉工程技术研究中心, 城乡生态环境北京实验室, 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京林业大学园林学院, 北京 100083; 2. 上海市园林科学规划研究院, 上海 200232)

**摘要:**【目的】探究百合远缘杂种‘骄阳’百合的花粉与雌配子的育性, 通过诱导提高、恢复配子的育性, 在多倍体优秀种质渗入育种中加以应用。【方法】以‘骄阳’百合为试验材料, 通过醋酸洋红染色法观测花粉育性, 观察其花粉母细胞减数分裂进程, 采用秋水仙素注射法诱导 2n 配子, 通过与兰州百合杂交以验证 2n 花粉育性; 为探究雌配子的育性, 以‘骄阳’百合为母本与兰州百合杂交, 通过直接授粉法与切割柱头授粉法, 以子房膨大率、有胚种子数、发芽率加以衡量雌配子的育性。【结果】‘骄阳’百合在花粉母细胞减数分裂过程中存在染色体与细胞质不均等分离的现象, 产生大量非整倍体小孢子, 不能发育成可育的花粉, 雄配子没有育性。通过秋水仙素处理后, 产生部分有活力的 2n 花粉, 适宜的秋水仙素诱导浓度为 0.10%, 最高诱导率为 86.00%, 与兰州百合杂交时未能结实。当‘骄阳’百合作母本与兰州百合杂交时可以结实, 雌配子具有育性并产生非整倍配子, 通过切割柱头法授粉, 子房膨大率由 11.91% 提高至 65.02%。【结论】‘骄阳’百合的花粉不育, 利用秋水仙素可以诱导 2n 花粉的产生并恢复一定的育性; 而雌配子可育, 作为母本杂交能获得有胚种子并发芽。研究‘骄阳’百合的育性有助于进一步对不同杂种系间百合进行种质渗入, 对培育综合性状优良的百合新品种具有重要价值。  
**关键词:** 百合; 育性; 2n 配子; 减数分裂

中图分类号: S688.9; Q949.71\*8.23 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2020)07-0106-07

引文格式: 朴美玲, 贾桂霞, 张冬梅. 短生育期‘骄阳’百合的育性分析及 2n 配子诱导 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(7): 106-112. Piao Meiling, Jia Guixia, Zhang Dongmei. Fertility analysis and 2n gametes induction of *Lilium* FA hybrids ‘Jiaoyang’ in short growth period[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(7): 106-112.

### Fertility analysis and 2n gametes induction of *Lilium* FA hybrids ‘Jiaoyang’ in short growth period

Piao Meiling<sup>1</sup> Jia Guixia<sup>1</sup> Zhang Dongmei<sup>2</sup>

(1. Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation & Molecular Breeding, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;  
2. Shanghai Engineering Research Center of Landscaping on Challenging Urban Sites, Shanghai 200231, China)

**Abstract:** [Objective] This paper aims to explore the fertility of pollen and female gametes of *Lilium* FA hybrids ‘Jiaoyang’, and to improve and restore the fertility of gametes by artificial induction, so as to apply it in polyploid introgression breeding. [Method] The pollen fertility of *L.* FA hybrids ‘Jiaoyang’ was observed by the method of acetic acid magenta staining, and the process of meiosis of its pollen mother cells was observed. 2n gametes were induced by colchicine injection, and 2n pollen fertility was verified

收稿日期: 2019-11-06 修回日期: 2020-04-30

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD1001002), 国家自然科学基金项目(31772348), 北京林业大学建设世界一流学科和特色发展引导专项(2019XKJS0323), 上海市科委项目(17DZ1201800)。

第一作者: 朴美玲。主要研究方向: 花卉种质创新与育种。Email: 1019285724@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学园林学院。

责任作者: 贾桂霞, 教授。主要研究方向: 花卉种质创新与育种。Email: gxjia@bjfu.edu.cn 地址: 同上。张冬梅, 教授级高级工程师。主要研究方向: 园林植物选育。Email: 418517920@qq.com 地址: 200232 上海市徐汇区龙吴路 899 号上海市园林科学规划研究院。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

by hybridization with *L. davidii* var. *unicolor*. In order to explore the fertility of female gametes, *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’ was used as female parents crossed with *L. davidii* var. *unicolor* through direct pollination and cut-style method. The fertility of female gametes was measured by the expansion rate of ovary, the number of embryo seeds and the germination rate. [Result] During the meiosis of pollen mother cells, there were unequal segregation of chromosomes and cytoplasm in *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’, which produced a large number of aneuploid microspores, could not develop into fertile pollen, resulting in no fertility. After colchicine treatment, some 2n pollen was produced. The optimum concentration of colchicine was 0.10%, and the highest induction rate was 86.00%. The female gametes were fertile and produced aneuploidy gametes. By cut-style method, the ovary expansion rate increased from 11.91% to 65.02%. [Conclusion] Colchicine can induce 2n pollen production and restore certain fertility in the pollen of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’, while the female gametes can be fertile, and the embryo seeds can be obtained and germinated crossed as the female parent. The study on the fertility of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’ is helpful for further introgression among different groups of lilies, and is of great value for cultivating new varieties with excellent comprehensive characters.

**Key words:** lily; fertility; 2n gamete; meiosis

百合是百合科(Liliaceae)百合属(*Lilium*)多年生球根花卉,除卷丹外,其余野生种均为二倍体,其染色体数目为  $2n = 2x = 24$ 。栽培品种多源于百合属的杂种系内或系间杂交,其中主要的杂种系包括亚洲百合杂种系(Asiatic hybrids, A)、铁炮百合杂种系(Longiflorum hybrids, L)、喇叭百合杂种系(Trumpet hybrids, T)和东方百合杂种系(Oriental hybrids, O)。现代百合育种的目标主要是将不同杂种系间的优良性状整合到一起,培育出综合性状优良的百合,如 LA(Longiflorum × Asiatic)、OT(Oriental × Trumpet)、LO(Longiflorum × Oriental)和 OA(Oriental × Asiatic)百合等。远缘杂种 F1 代百合,由于结合了不同杂种系的特征,杂种优势突出、观赏性新颖而备受青睐。然而 F1 代远缘杂种由于减数分裂过程中缺乏染色体配对以及染色体分离异常,通常表现为不育,阻碍了进一步的杂交<sup>[1-2]</sup>。为恢复 F1 代杂种的育性,可以通过秋水仙素等减数分裂抑制剂诱导体细胞加倍,形成异源四倍体进行回交<sup>[3-4]</sup>,此方法虽恢复了远缘杂种的育性,然而异源四倍体在减数分裂过程中,由于相同的染色体配对,它们的配子表现出固定的杂合性,无法作为进一步育种的材料<sup>[5]</sup>。另一种恢复杂种育性的方法是利用 2n 配子或非整倍体配子,在对 OA、LA 等远缘杂种的研究表明,百合的 2n 配子主要来源于第一次减数分裂恢复(FDR)与不确定减数分裂恢复(IMR)两种机制,其中 FDR 型理论上可以传递 70%~80% 的亲本杂合性<sup>[6-8]</sup>。

自然条件下,一些植物很容易受环境影响而自发产生 2n 配子<sup>[9]</sup>,在远缘杂交 F1 代百合中有少数可以自发产生少量 2n 花粉<sup>[10]</sup>。对于不能自发产生 2n 配子的远缘杂种 F1 代,人工诱导 2n 配子是恢复

育性的有效途径。在百合中可以通过秋水仙素、N<sub>2</sub>O、高温等人工诱导 2n 配子<sup>[11-13]</sup>,大量研究表明,减数分裂中期 I 为百合 2n 配子最佳诱导有效时期<sup>[14-16]</sup>。

由于大孢子母细胞减数分裂的检测较花粉母细胞困难,限制了 2n 雌配子在百合中的人工诱导及利用。然而通过对回交子代染色体数目的检测发现,在异源二倍体 OA 作为母本回交时,产生了 2n 雌配子,后代为三倍体<sup>[17]</sup>;在异源二倍体 LA 作为母本与亚洲百合回交时存在正常减数分裂与减数分裂恢复的情况,产生 n 配子、2n 配子以及非整倍体配子,后代为二倍体、三倍体或近三倍体<sup>[18]</sup>。在远缘杂种回交子代中存在丰富的重组染色体,大幅度提高了后代的杂合性,为育种提供了可能性。

‘骄阳’百合(*L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’)是新铁炮百合(*Lilium* × *formolongi*)与亚洲百合(A)远缘杂交后选育出的新品种,具有生育期短、生长迅速的特点,但观赏性状还需要进一步改良。因此研究‘骄阳’百合雌、雄配子的育性,将‘骄阳’百合的优秀种质与其他杂种系百合进行渗入,将为培育综合性状优良的百合奠定基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物材料

本研究以‘骄阳’百合(*L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’)、兰州百合(*L. davidii* var. *unicolor*)为试验材料,试验于 2019 年 5 月至 9 月进行。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 ‘骄阳’百合花粉母细胞发育进程的观察

在蕾期上午采集长为 10~30 mm 的花蕾,将花药放入新配制的卡诺试剂(无水乙醇:冰醋酸 =

3:1(体积比))中固定 24 h 后,取出转入 70% 的乙醇中保存备用。采用卡宝品红压片法观测减数分裂的过程,置于 Leica DM500 光学显微镜下镜检,统计不同花蕾长度与对应的花粉母细胞减数分裂进程。

### 1.2.2 ‘骄阳’百合 2n 花粉的诱导及花粉活性检测

选择多数分裂处于中期 I 的花蕾进行 2n 配子诱导,秋水仙素浓度设置为 0.05%、0.10%、0.20%、0.30% 4 个浓度,以自然生长的‘骄阳’百合为对照,于上午 09:00—10:00 进行诱导,每个处理 30 个花蕾,每次注射 200  $\mu$ L,从花蕾的尖端进行注射,保证溶液进入花蕾。待花朵开放时,取各处理组花粉并混合均匀,以 n 花粉直径的 1.5 倍作为 2n 花粉的判定标准,各处理检测 100 个花粉,用 Leica DM500 光学显微镜镜检,使用电脑测距、拍照。用醋酸洋红染色压片法检测花粉的活力,以花粉染成深红色作为具有活性的标准,确定花粉的形态、大小及染色率。使用 SPSS 22.0 软件进行数据处理。

$$\text{花粉染色率} = \frac{\text{染深红色花粉数}}{\text{观测所有花粉数}} \times 100\% \quad (1)$$

### 1.2.3 ‘骄阳’百合与兰州百合的正反交试验

设置两种杂交组合,第一种以兰州百合为母本,在盛花期去雄并将诱导的‘骄阳’百合的 2n 花粉授粉到兰州百合的柱头上;第二种以‘骄阳’百合为母本,采用两种授粉方式,一种是常规授粉法,即在盛花期将兰州百合的花粉授粉到其柱头上;第二种为切割柱头法,即在盛花期切割整个柱头,用‘骄阳’百合的柱头粘液涂抹到切割面,再进行授粉。授粉 60 d 后统计子房膨大率与有胚种子数。

$$\text{子房膨大率} = \frac{\text{膨大子房数}}{\text{授粉花朵数}} \times 100\% \quad (2)$$

$$\text{发芽率} = \frac{\text{萌发种子数}}{\text{接种种子数}} \times 100\% \quad (3)$$

## 2 结果与分析

### 2.1 ‘骄阳’百合花粉母细胞发育进程分析

#### 2.1.1 ‘骄阳’百合花粉母细胞发育进程与花蕾大小对应关系

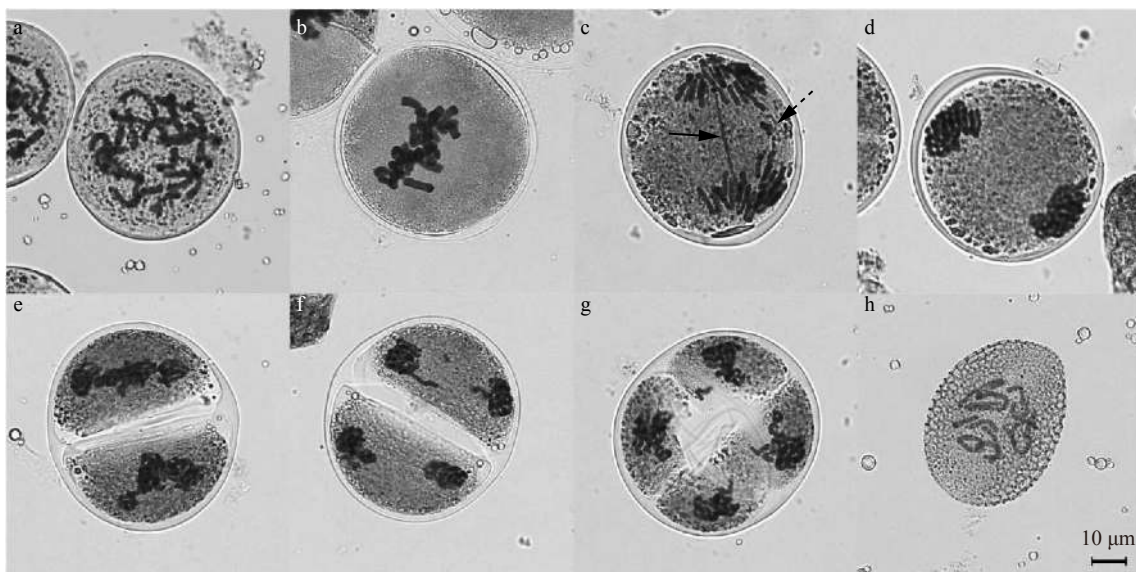
‘骄阳’百合的花粉母细胞减数分裂进程与花蕾大小对应关系见图 1 和表 1。当其花蕾长度在 20 mm 时,大部分花粉母细胞进入减数分裂前期 I;当花蕾长度在 20~24 mm 时处于中期 I 的花粉母细胞数量最多;当花蕾长度在 24~26 mm 时,进入减数第二次分裂,即中期 II、后期 II、四分体时期等。当花蕾长度大于 26 mm 时,大部分处于游离的小孢子,花药颜色也逐渐加深由黄绿色变为橘红色。

#### 2.1.2 ‘骄阳’百合花粉母细胞减数分裂异常

由于‘骄阳’百合为异源二倍体,故在减数分裂过程中存在染色体桥(图 1c、2a 实线箭头所示)和落后染色体(图 1c 虚线箭头所示);在二分体时期存在不均等的细胞质分裂与染色体分离(图 2c),并存在三分体(图 2b);在后期 II 时,存在染色体未分向两极(图 2d)的情况,从而产生染色体数目不均衡的小孢子、未减数小孢子(图 2e)、多核小孢子(图 2f 虚线箭头所示)与无核小孢子(图 2f 实线箭头所示)。

### 2.2 ‘骄阳’百合 2n 花粉的鉴定及花粉活性检测

秋水仙素处理对‘骄阳’百合花蕾的生长存在明



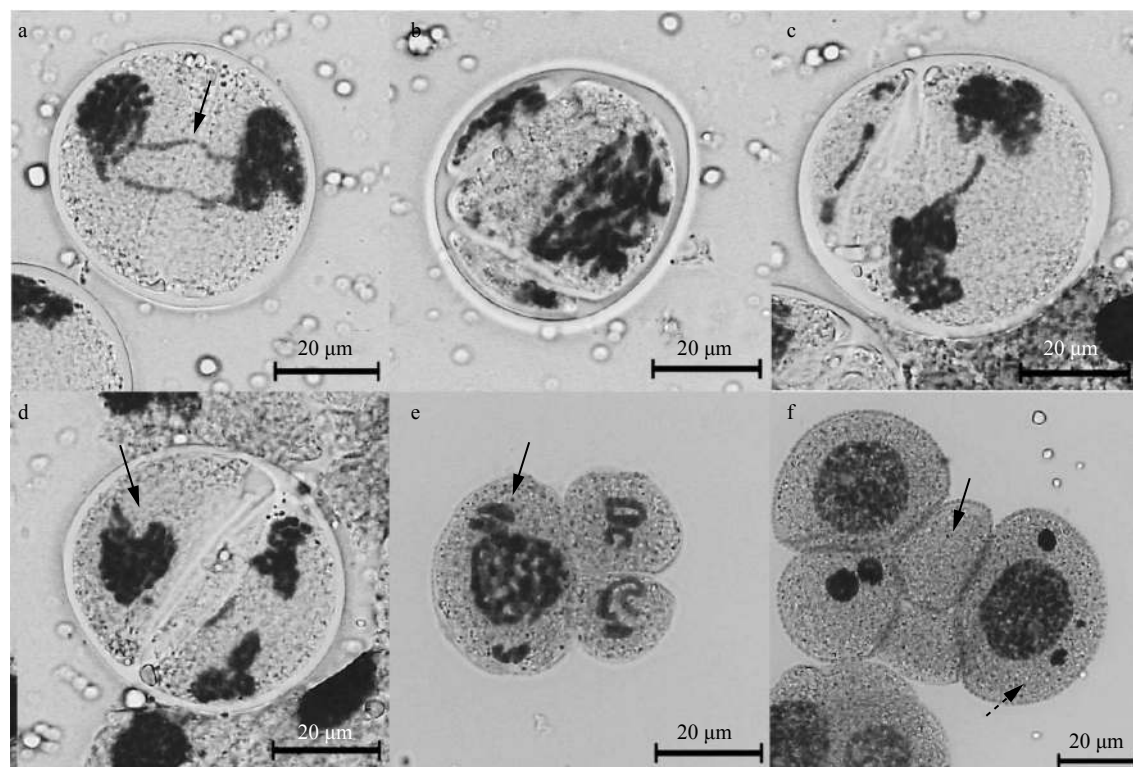
a.前期 I; b.中期 I; c.后期 I; d.末期 I; e.中期 II; f.后期 II; g.四分体; h.小孢子。标尺 = 10  $\mu$ m。a, prophase I; b, metaphase I; c, anaphase I; d, telophase I; e, metaphase II; f, anaphase II; g, tetrad; h, microspores. Bar = 10  $\mu$ m.

图 1 ‘骄阳’百合花粉母细胞减数分裂进程

Fig. 1 PMCs meiosis period of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’

表 1 ‘骄阳’百合花蕾长度与小孢子母细胞发育进程的对应关系

花蕾长度 Length of flower bud/mm	花药长度 Length of anther/mm	花药颜色 Color of anther	减数分裂进程 Stage of meiosis
< 20	< 9.06	白色 White	间期 Interphase
20 ~ 24	10.73 ~ 11.64	淡黄色 Light yellow	前期 I Prophase I、中期 I Metaphase I、后期 I Anaphase I、末期 I Telophase I
24 ~ 26	11.13 ~ 13.62	黄绿色 Yellowish green	前期 II Prophase II、中期 II Metaphase II、后期 II Anaphase II、四分体时期 Tetrad period
> 26	> 14.72	橘红色 Tangerine	四分体时期 Tetrad period、小孢子 Microspore



a. 染色体桥; b. 核质不均等分离的三分体; c. 二分体时期细胞质不均等分裂与后期 II 的落后染色体; d. 末期 II 子核融合; e. 不同染色体数目小孢子; f. 具多核小孢子与无染色体小孢子。标尺 = 20  $\mu\text{m}$ 。a, chromosome bridges; b, unequal separation of chromosomes of triad; c, unequal division of cytoplasm and lagging chromosomes of anaphase II; d, a fused nucleus in a daughter cell of telophase II; e, microspores with different chromosome numbers; f, multinucleated microspore and non nucleated microspores. Bar = 20  $\mu\text{m}$ .

图 2 ‘骄阳’百合花粉母细胞减数分裂异常

Fig. 2 Meiosis abnormality of the PMCs of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’

显的抑制作用,花形态受秋水仙素影响,表现为花筒短,花瓣卷曲,花丝极短(图 3a、b)。自然存在的‘骄阳’百合花粉大多数呈干瘪状,少数呈圆形,但是都不能被醋酸洋红染色,呈黄色,少数橘红色,花粉不具有活性。经不同浓度秋水仙素处理后均有不同比例的 2n 花粉产生,2n 花粉形态呈近圆形,可以被醋酸洋红染液染成深红色,秋水仙素处理后的混合花粉染色率由 0.00% 升至 47.44%(表 2),可见秋水仙素诱导的 2n 花粉具有活性,获得的花粉平均直径与 2n 花粉诱导率见表 3。2n 花粉的诱导率随着秋水仙素浓度增加呈现先升高后下降的趋势,当秋水仙素浓度为 0.10% 时,2n 花粉的诱导率最高为 83.00%,平均花粉直径为 113.06  $\mu\text{m}$ ,对照组花粉直径为

63.31  $\mu\text{m}$ ,约为对照组的 1.8 倍,且获得了大小较一致的 2n 花粉(图 3d、f)。

### 2.3 ‘骄阳’百合与兰州百合正反交结果

由上述结果可知,‘骄阳’百合花粉败育,经秋水仙素诱导后获得有活性的 2n 花粉。以‘骄阳’百合的 2n 花粉为父本与兰州百合杂交,在杂交的 120 个花朵中未获得膨大的子房;以‘骄阳’百合为母本与兰州百合杂交,采用两种授粉方式,结实情况见表 4。常规授粉组中,共杂交 277 朵,获得 33 个膨大的子房,子房膨大率为 11.91%,有胚种子数 159 粒,且大部分膨大的子房表现为部分膨大,表面有皱起,有胚数较少。而在切割柱头处理组中,杂交花朵 263 朵,共获得膨大子房 171 个,子房膨大率达 65.02%,约为

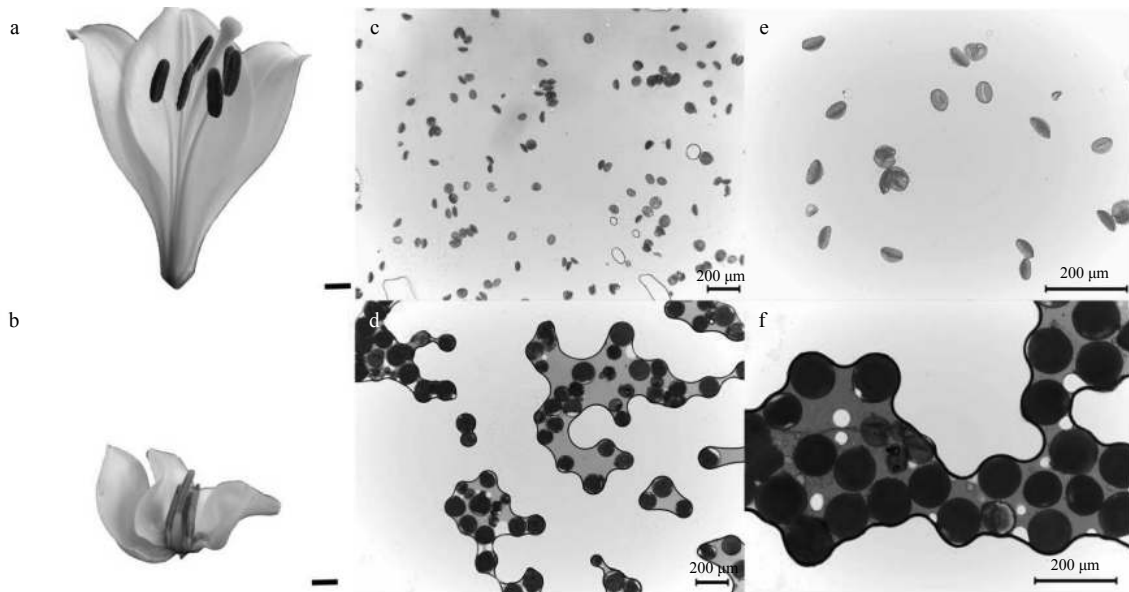


图3 ‘骄阳’百合自然花粉与2n花粉形态  
a.对照组花形态; b.秋水仙素诱导2n花粉花形态; c. 10倍镜下自然花粉; d. 10倍镜下2n花粉; e. 40倍镜下自然花粉; f. 40倍镜下2n花粉。标尺=10 mm(a~b), 200 μm(c~f)。a, flower morphology of the control group; b, flower morphology of colchicine induced 2n pollen in treatments; c, natural pollen under 10× microscope; d, 2n pollen under 10× microscope; e, natural pollen under 40× microscope; f, 2n pollen under 40× microscope. Bar = 10 mm (a-b), 200 μm (c-f).

图3 ‘骄阳’百合自然花粉与2n花粉形态

Fig. 3 Natural pollen and 2n pollen of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’

表2 ‘骄阳’百合自然花粉与秋水仙素诱导后花粉染色率

Tab. 2 Pollen staining rates of natural pollen and colchicine induced pollen of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’

花粉类型 Pollen type	染色花粉数 Number of stained pollen	未染色花粉数 Number of unstained pollen	花粉染色率 Pollen staining rate/%
自然花粉 Natural pollen	0	580	0.00
秋水仙素诱导后花粉 Colchicine induced pollen	222	246	47.44

表3 不同秋水仙素浓度处理‘骄阳’百合2n花粉直径与诱导率

Tab. 3 2n pollen diameter and induction rates of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’ treated with different concentrations colchicine

处理浓度 Treatment concentration/%	花粉直径 Pollen diameter/μm	2n花粉诱导率 2n pollen induction rate/%
0.00	63.31 ± 8.16d	0.00
0.05	92.92 ± 22.74c	33.00
0.10	112.93 ± 18.21a	83.00
0.20	100.44 ± 17.87b	63.00
0.30	98.27 ± 17.90b	57.00

注:不同小写字母代表差异显著( $P < 0.05$ )。Note: different lowercase letters represent significant differences ( $P < 0.05$ ).

常规授粉组的5倍,表明切割柱头法可以大大提高‘骄阳’百合与兰州百合的亲性和,其中子房饱满,表

面光滑的有37个,有胚种子数明显多于常规授粉处理,但平均每个子房有胚种子数与发芽率相近,可见‘骄阳’百合产生了可育的雌配子,可以作为母本进行杂交。

### 3 讨论

与同源多倍体相比,由2n配子受精形成的有性多倍体由于增加了染色体重组的概率,并且将不同的基因组在另一倍性水平上相结合,在基因剂量效应和杂合效应方面有较强的优势,表现出较强的生活力,在许多植物中均得到应用<sup>[19-20]</sup>,决定了其在植物育种中广阔的利用价值和应用前景。百合中,远缘杂种F1代育性问题阻碍了优秀种质基因向后代的传递,克服其不育问题变得不可忽视。

在‘骄阳’百合2n配子诱导中,通过秋水仙素诱导获得了具有活性的2n配子,却没能获得杂种后代,究其原因,可能与以下两方面相关:一是虽然2n花粉具有能被醋酸洋红染色的能力,但是萌发率随着时间、温度等环境产生变化,在OA百合花粉萌发研究中发现2n花粉仅在开花第一天维持40%左右的萌发率,在花后一天几乎不能萌发<sup>[10]</sup>,花粉萌发率的急速下降表明使用开花当天新鲜花粉有利于提高蒴果结实率;二是与兰州百合存在远缘杂交不亲和现象。兰州百合根据杂交指数,繁育系统为异交型,部分自交亲和,需要传粉媒介。当兰州百合作为母本时,存在近交亲和而远交不亲和的现象,与同为

表 4 ‘骄阳’百合与兰州百合的杂交结果

Tab. 4 Hybridization results of *L. FA* hybrids ‘Jiaoyang’ and *L. davidii* var. *unicolor*

母本Female	父本Male	授粉方式 Pollination method	杂交花朵数 Number of pollination flower	膨大子房数 Number of enlarged ovary	子房膨大率 Percentage of enlarged ovary /%	有胚种子数 Number of embryonic seed	发芽率 Germination rate/%
兰州百合 <i>L. davidii</i> var. <i>unicolor</i>	‘骄阳’百合 2n 花粉 2n pollen of <i>L. FA</i> hybrids ‘Jiaoyang’	常规授粉法 Conventional pollination	120	0	0.00	0	0
‘骄阳’百合 <i>L. FA</i> hybrids ‘Jiaoyang’	兰州百合 <i>L. davidii</i> var. <i>unicolor</i>	常规授粉法 Conventional pollination	277	33	11.91	159	33.96
‘骄阳’百合 <i>L. FA</i> hybrids ‘Jiaoyang’	兰州百合 <i>L. davidii</i> var. <i>unicolor</i>	切割柱头法 Cut-style method	263	171	65.02	849	33.46

卷瓣组的垂花百合、大花卷丹延迟授粉杂交可结实, 与其他组间百合、亚洲百合栽培品种‘塞雷达’等杂交中仅与轮叶百合杂交结实, 其他组合均未能获得可育胚, 当作为父本杂交时有胚率较低, 不易杂交结实<sup>[21-22]</sup>, 这种不亲和性与亲本之间亲缘关系远近相关, 二者染色体同源程度越低, 杂交越难成功。通过切割柱头法、柱头嫁接法、蒙导授粉法、生长素涂抹等<sup>[23-24]</sup>, 选择合适的父母本进行杂交技术优化是克服远缘杂交受精前障碍的关键。

当‘骄阳’百合作母本时, 产生了有胚的种子, 说明产生了具功能的大孢子。根据报道, 百合的这种结实性和其母型胚囊相关, 由于母型植物的胚囊中其极核的 DNA 含量恒为体细胞的两倍, 因此, 对于异常减数分裂的二倍体胚囊中的卵细胞是非整倍体, 极核却为整倍体, 即胚为非整倍体, 胚乳却为整倍体, 整倍体胚乳因染色体平衡而能够正常发育, 进而为胚正常发育提供必要的营养, 从而得到更多有胚的种子<sup>[25]</sup>。所以可以产生有育性的雌配子参与杂交, 其产生的雌配子倍性可能为  $n$  至  $2n$ , 导致非整倍体变异。后期试验将着重于杂种后代染色体组成的鉴定, 分离出含不同条数新铁炮(F)基因组的后代, 构建非整倍体群体。

通过  $2n$  配子的有性多倍化是产生异源三倍体有效途径。在拟南芥中, 异源三倍体植株较二倍体与四倍体表现出更大的莲座叶, 具有更强的生长势<sup>[26]</sup>; 在百合中, 异源三倍体百合由于花色丰富、产生新的性状、生长势强、花大, 且可以产生非整倍配子、整数配子作为育种的中间材料, 备受人们的青睐<sup>[27-28]</sup>。数据表明, 近年来三倍体 LAA(ALA)、OOT(OTO) 百合占据了百合生产的 45%<sup>[29]</sup>, 成为了百合育种的趋势。

研究‘骄阳’百合的育性, 利用远缘杂种 F1 代百合配子的特性, 通过  $2n$  配子与非整倍体配子介导的有性多倍化产生遗传变异丰富的三倍体与非整倍体百合后代群体, 有利于我们进一步利用其生长迅速,

生育期短的特点, 与其他基因组背景的百合实现渗入育种, 进一步改良性状, 对百合新品种选育具有重要的价值。

## 参 考 文 献

- [1] Barba-Gonzalez R, Lim K B, Van Tuyl J M. Molecular cytogenetics in *Lilium* breeding[J]. *Acta Horticulturae*, 2014, 1027: 129-142.
- [2] Zhou S J, Ramanna M S, Visser R G F, et al. Genome composition of triploid lily cultivars derived from sexual polyploidization of Longiflorum × Asiatic hybrids (*Lilium*)[J]. *Euphytica*, 2008, 160(2): 207-215.
- [3] Zhang X Q, Cao Q Z, Jia G X. A protocol for fertility restoration of F1 hybrid derived from *Lilium* × *formolongi* ‘Raizan 3’ × Oriental hybrid ‘Sorbonne’ [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2017, 129(3): 375-386.
- [4] Barba-Gonzalez R, Miller C T, Ramanna M S, et al. Nitrous oxide ( $N_2O$ ) induces  $2n$  gametes in sterile F1 hybrids between Oriental × Asiatic lily (*Lilium*) hybrids and leads to intergenomic recombination[J]. *Euphytica*, 2006, 148(3): 303-309.
- [5] Ramanna M S, Jacobsen E. Relevance of sexual polyploidization for crop improvement : a review[J]. *Euphytica*, 2003, 133(1): 3-18.
- [6] Lim K B, Ramanna M S, De Jong J H, et al. Indeterminate meiotic restitution (IMR): a novel type of meiotic nuclear restitution mechanism detected in interspecific lily hybrids by GISH[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103(2-3): 219-230.
- [7] Barba-Gonzalez R, Lokker A C, Lim K B, et al. Use of  $2n$  gametes for the production of sexual polyploids from sterile Oriental × Asiatic hybrids of lilies (*Lilium*)[J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(6): 1125-1132.
- [8] 张正海, 康向阳. 植物  $2n$  配子发生及其遗传标记研究进展[J]. *遗传*, 2006, 28(1): 105-109.  
Zhang Z H, Kang X Y. Advances in researches on genetic markers of  $2n$  gametes[J]. *Hereditas*, 2006, 28(1): 105-109.
- [9] Bretagnolle F, Thompson J D. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants[J]. *New Phytologist*, 1995, 129(1): 1-22.
- [10] Barba-Gonzalez R, Lim K B, Ramanna M S, et al. Occurrence of

- 2n gametes in the F1 hybrids of Oriental × Asiatic lilies (*Lilium*): relevance to intergenomic recombination and backcrossing[J]. *Euphytica*, 2005, 143(1-2): 67-73.
- [11] Luo J R, Arens P, Niu L X, et al. Induction of viable 2n pollen in sterile Oriental × Trumpet *Lilium* hybrids[J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2016, 91(3): 258-263.
- [12] Lim K B, Ramanna M S, Van Tuyl J M, et al. Genotypic and environmental variation in production of 2n-gametes of oriental × asiatic lily hybrids[J]. *Acta Horticulturae*, 2005, 673(3): 453-456.
- [13] 廖晓珊, 吴青青, 张朝君, 等. 东方百合 2n 花粉诱导及鉴定研究[J]. *北方园艺*, 2016, 40(8): 56-60.
- Liao X S, Wu Q Q, Zhang C J, et al. Study on 2n pollen induction and identification of *Lilium oriental*[J]. *Northern horticulture*, 2016, 40(8): 56-60.
- [14] 康向阳, 朱之悌, 张志毅. 高温诱导白杨 2n 花粉有效处理时期的研究[J]. *北京林业大学学报*, 2000, 22(3): 1-4.
- Kang X Y, Zhu Z T, Zhang Z Y. Suitable period of high temperature treatment for 2n pollen of *Populus tomentosa* × *P. bolleana*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2000, 22(3): 1-4.
- [15] 封紫, 刘瑞峰, 贾桂霞. 氟乐灵诱导百合 2n 花粉的研究[J]. *西北农业学报*, 2012, 21(3): 153-157.
- Feng Z, Liu R F, Jia G X. Induction of 2n pollens by triflirallin in Longiflorum × Asiatic hybrid(*Lilium*)[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2012, 21(3): 153-157.
- [16] Akutsu M, Kitamura S, Toda R, et al. Production of 2n pollen of Asiatic hybrid lilies by nitrous oxide treatment[J]. *Euphytica*, 2007, 155(1-2): 143-152.
- [17] Barba-Gonzalez R, Ramanna M S, Visser R G F, et al. Intergenomic recombination in F1 lily hybrids (*Lilium*) and its significance for genetic variation in the BC1 progenies as revealed by GISH and FISH[J]. *Genome*, 2005, 48(5): 884-894.
- [18] Zhou S J. Intergenomic recombination and introgression breeding in Longiflorum × Asiatic lilies[D]: Wageningen: Wageningen University and Research Centre, 2007.
- [19] Cheng S P, Zong Y X, Wang X W. Sub-genome polyploidization effects on metabolomic signatures in triploid hybrids of *Populus*[J/OL]. *Forests*, 2019, 10(12): 1091[2020-04-20]. <https://www.mdpi.com/1999-4907/10/12/1091>.
- [20] Xie K D, Xia Q M, Peng J, et al. Mechanism underlying 2n male and female gamete formation in lemon via cytological and molecular marker analysis[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2019, 13(2): 141-149.
- [21] 咸铖. 兰州百合繁殖生物学研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- Xian C. Study on reproductive biology of *Lilium davidii* var. *unicolor* Salish [D]. Shenyang : Shenyang Agricultural University, 2019.
- [22] 耿兴敏, 夏婷, 罗凤霞. 中国部分野生百合自交和组内及组间杂交亲和性研究[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(2): 306-312.
- Geng X M, Xia T, Luo F X. Study on self- and cross-compatibility within *Sinoartagon* section and intersectional wild lilies in China[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2013, 33(2): 306-312.
- [23] Van Tuyl J M, Van Diën M P, Van Creijl M G M, et al. Application of in vitro pollination, ovary culture, ovule culture and embryo rescue for overcoming incongruity barriers in interspecific *Lilium* crosses[J]. *Plant Science*, 1991, 74(1): 115-126.
- [24] 刘凤荣, 杨利平, 尚爱芹, 等. KCl 处理对百合柱头生理及结实的影响[J]. *武汉植物学研究*, 2009, 27(4): 403-406.
- Liu F L, Yang L P, Shang A Q, et al. Effects of KCl stress on physiology of *Lilium stigma* and seed setting[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(4): 403-406.
- [25] 周树军. 现代百合品种培育的技术途径及其杂交特殊现象的机制[J]. *农业生物技术学报*, 2014, 22(10): 1189-1194.
- Zhou S J. Technical ways of breeding modern lily (*Lilium*) cultivars and the mechanisms of the special phenomena of their hybridizations[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2014, 22(10): 1189-1194.
- [26] Fort A, Ryder P, Mckeown P C, et al. Disaggregating polyploidy, parental genome dosage and hybridity contributions to heterosis in *Arabidopsis thaliana*[J]. *New Phytologist*, 2016, 209(2): 590-599.
- [27] Zhang W, Wang C, Xue L, et al. Production of pollenless triploid lily hybrids from *Lilium pumilum* DC. × 'Brunello'[J/OL]. *Euphytica*, 2018, 214(10): 171 [2020-04-20]. <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2248-6>.
- [28] Barba-Gonzalez R, Lim K B, Zhou S, et al. Interspecific hybridization in lily: the use of 2n-gametes in interspecific lily hybrids[M]. Kagawa: Global Science Books, 2008.
- [29] Marasek-Ciolakowska A, Nishikawa T, Shea D J, et al. Breeding of lilies and tulips: interspecific hybridization and genetic background[J]. *Breeding Science*, 2018, 68(1): 35-52.

(责任编辑 范娟 崔艳红  
责任编辑委 卢孟柱)