DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201710011

引文格式: 庄平. 杜鹃花属植物杂交不亲和与败育分布研究 [J]. 广西植物, 2018, 38(12): 1581-1587

ZHUANG P. Distribution of hybrid incompatibility and sterility of Rhododendron [J]. Guihaia, 2018, 38(12): 1581-1587

杜鹃花属植物杂交不亲和与败育分布研究

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:该研究以杜鹃花属5亚属3组17亚组38种,计109个不育组合及91个可育组合的杂交结果为依据,对4个杂交不亲和指标与败育系数及败育频度参数进行了分析。结果表明:(1)杜鹃花属不同类群间杂交的不育组合比例约为54.5%,其不亲和与败育包括不能坐果(capsul aborted,Cab型)、坐果但不能形成种子(seed aborted,Sab型)和能形成种子但不能发芽(seed not germinated,Sng型)3种情况,其中Cab与Sab类型均可能是前合子期不亲和与后合子期不亲和的复合表征,Sng型则可以肯定为后合子期种子发育阶段败育的情况,Cab:Sab:Sng=81:13:15;而可育组合中部分败育苗无疑属于"杂种不活 hybrid inviability"的败育类型。(2)有关不育类型的分布与杜鹃花属植物亲本类群及其分类与亲缘关系具有明显关联,从同一亚组内、同一亚属内到不同亚属间杂交的不育类型的分布呈 Sng型→Sab型→Cab型增加的趋势,杂交双亲分类上亲缘关系越密切 Sng型的频度越高,反之关系越疏远 Cab型的频率越高,亚属间远交往往止于 Cab型。(3)"杂种不活"为败育苗的表现形式之一,从同一亚组、同一亚属到不同亚属间杂交,其败育等级频度分布通常也从无或轻度败育到严重败育方向发展,常绿杜鹃亚属内杂交的败育情况明显低于杜鹃亚属内杂交,这与后者多倍体亲本的介入相关,而上述2亚属间杂交的苗木败育则更加严重,但映山红(R. simsii)分别与百合花杜鹃(R. liliiflorum)和毛肋杜鹃(R. augustinii)的亚属间杂交未出现败育苗分布。

关键词: 杜鹃花属, 杂交, 不亲和, 败育, 杂种不活, 可交配性

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)12-1581-07

Distribution of hybrid incompatibility and sterility of *Rhododendron*

ZHUANG Ping

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

Abstract: Four hybridization incompatibility index and sterility coefficient (IGc) and frequency (Fstl) were analyzed, based on 109 sterility and 91 fertility combinations involving 38 *Rhododendron* species which belong to five subgenera, three sections, seventeen subsections. The results were as follow: (1) The sterile rate of *Rhododendron* inter-species cross was 54.5%, which included three types (Cab-capsul aborted, Sab-seed aborted and Sng-seed not germinated), and both of Cab and Sab types may have a composite characterization of pre-zygotic incompatibility and post-zygotic ste-

收稿日期: 2018-04-02

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项目(2013NZ0031) [Supported by 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。

rility, and Sng type can be sure to post-zygotic sterility of "hybrid inviability" in seed developmental stage, Cab: Sab: Sng=81:13:15. (2) The types of sterile distribution appeared the parental relationship and its classification had obvious correlation, from within the same subsection to the same subgenus to different subgenus, the distribution types of hybrid sterility showed a trend increase Sng—Sab—Cab, the denser in taxonomic relationships from the parents, the higher of frequency in Sng type and on the contrary, the more distant in the relationship, the higher of frequency in Cab type, so the outcrossing of inter-subgenera often stop in Cab type. (3) "Hybrid inviability" is one of the forms of expression as the hybrid seedling sterility, from the same subsection to the same subgenus to different subgenra, the seedling dying rank of frequency distribution usually showed no or mild defeated to serious defeat in development direction; the seedling sterility of intra-subgen. Hymenanthes was significantly lower than that of intra-subgen. Rhododendron, with the latter polyploid parents involved in, and the hybrid seedling sterility was more serious in inter-subgenera on the above two subgenera, but without seedling sterility in the two hybrid combinations of inter-subgenera, R. simsii × R. liliiflorum and R. augustinii respectively.

Key words: Rhododendron, cross, incompatibility, sterility, hybrid inviability, crossability

Williams et al(1990)认为杜鹃花属植物杂交 不亲和的现象表现在从花粉不能在柱头上萌发一 直到子代种子败育的整个过程中,包含了前合子 期与后合子期不亲和的各个时期。Akihide et al (2006)、Akihide & Kenichi(2004)研究了映山红亚 属 (subgen. Tsutsusi) 13 个种与羊踯躅亚属 (subgen. Pentanthera)间杂交,结果表明受精前不 亲和表现在花粉管生长受阻和不能进入胚珠:受 精后不育表现在胚珠不发育、种子不发芽和幼苗 死亡。在22个不亲和的组合中,合子前不亲和、 合子后不亲和与发育障碍的数量分别为 15、6 和 1。Tom et al(2007)所提供的资料显示,羊踯躅亚 属×映山红亚属和映山红亚属×越桔杜鹃组 (sect. Vireya)杂交不能坐果,而映山红亚属×羊 踯躅亚属杂交后代则不能形成绿色苗,映山红亚 属×常绿杜鹃亚属(subgen. Hymenanthes)的杂交 后代苗木无旺盛的生活力。张长芹等(1998)研究 的亚属间 4 个组合的杂交失败全部为不能坐果。 耿兴敏等(2017)报道了以映山红和马银花[马银 花亚属(subgen. Azaleastrum)]为母本,研究了与一 些常绿杜鹃亚属、杜鹃亚属、马银花亚属种类的亚 属间杂交及同亚属内杂交的情形,并提供了不少 不能坐果、能形成种子但不能发芽的证据。但仍 缺乏对杜鹃花属植物类群间,尤其是常绿杜鹃亚 属与杜鹃亚属(subgen. Rhododendron)间及其与其 他类群不亲和与败育分布的全面认识。

本文以杜鹃花属 200 个杂交组合的研究结果 为依据,进一步加深有关杜鹃花属植物的杂交不 亲和与败育的类型与数量分布的认识,旨在揭示 杜鹃花属植物杂交不亲和与败育分布规律。

1 材料与方法

1.1 材料与组合

本研究的材料与自然授粉与自交材料的相应种类为同一来源和保育地点(庄平,2017a,b),包括杜鹃花属植物38种,分属5亚属、3组、17亚组,共计200个杂交组合(表1),其中不育组合共109个,可育组合共91个。

1.2 方法

1.2.1 杂交不亲和与败育频度分析 以下各类频度作为比较和分析不育组合中不亲和与败育发生阶段和分布数量的依据。(1)不坐果频度(capsul aborted, Cab) = (不坐果组合数/类群组合数)×100%;(2)不结实频度(seed aborted, Sab)=(不结实组合数/类群组合数)×100%;(3)不发芽频度(seed not germinated, Sng)=(不发芽组合数/类群组合数)×100%;(4)不育频度(sterility frequency, Fstl)=(不育组合数/类群组合数量)×100%。
1.2.2 杂交可育组合败育苗系数等级频度分析

败育苗系数(sterility coefficient, IGc)=1-绿苗系数(Gc),其中绿苗系数(Gc)=绿苗数量/发芽数量。

表 1 杜鹃花属植物类群及其组合表

Table 1 Groups and their cross combinations of Rhododendron

类群组合 Group combination	缩写 Abbreviation	组合数量 Number of combination
常绿杜鹃亚属内杂交 Intra-subgen. Hymenanthes	Intra-HY	64
云锦杜鹃亚组 × 银叶杜鹃亚组 Subsect. Fortunea × Subsect. Argyrophylla	$Ft \times Ar$	14
云锦杜鹃亚组 × 同属其他亚组 Subsect. Fortunea × Other subsects of HY	$Ft \times Hst$	22
常绿杜鹃亚属 × 杜鹃亚属 Subgen. Hymenanthes × Subgen. Rhododendron	$HY \times RH$	62
云锦杜鹃亚组×杜鹃亚属 Subsect. Fortunea × Subgen. Rhododendron	$Ft \times RH$	13
银叶杜鹃亚属×杜鹃亚属 Subsect. Argyrophylla × Subgen. Rhododendron	$\mathrm{Ar}\times\mathrm{RH}$	18
同亚属其他亚组×杜鹃亚属 Other subsects of HY × Subgen. Rhododendron	$Hst \times RH$	31
杜鹃亚属内杂交 Intra-subgen. Rhododendron	Intra-RH	18
三花杜鹃亚组内 Itra-subsect. Triflora	Intra-Tr	12
杜鹃亚属×马银花亚属 Subgen. Rhododendron×Subgen. Azaleastrum	$RH \times AZ$	5
杜鹃亚属×映山红亚属 Subgen. Rhododendron×Subgen. Tsutsusi	$RH \times TS$	8
杜鹃亚属×羊踯躅亚属 Subgen. Rhododendron × Subgen. Pentanthera	$RH \times PE$	6
常绿杜鹃亚属×马银花亚属 Subgen. Hymenanthes× Subgen. Azaleastrum	$HY \times AZ$	9
常绿杜鹃亚属×映山红亚属 Subgen. Hymenanthes× Subgen. Tsutsusi	$HY \times TS$	14
常绿杜鹃亚属×羊踯躅亚属 Subgen. Hymenanthes × Subgen. Pentanthera	$HY \times PE$	10
马银花、映山红、羊踯躅等亚属之间 Inter-Azaleastrum, Tsutsus, Pentanthera	Inter-A. T. P	4
合计 Total		200

依据各组合相应的 IGc 划分为无败育或轻度败育 (IGc ≤ 0.1)、中度败育($0.4 < IGc \leq 0.1$)和严重败育 (IGe ≥ 0.4)3个等级,并分别计算出类群组合的败育等级顺度。

2 结果与分析

2.1 杂交不亲和与败育分布

坐果通常用于衡量杂交的亲和性,但从严格意义上来说亲和性是前合子期生殖障碍,但不能坐果未必全是前合子期障碍,亦可能包括了受精后不久合子发育停止的情形;而后合子期不亲和通常被定义为败育,包括了受精后合子发育停止到杂种不活(hybrid inviability)甚至到子代生长发育不良等一系列后期发育过程(孟金陵,1997)。从现象上判断,能结实但种子不发芽或能发芽但

全部或部分小苗出现白化、黄化或畸形情况应属败育现象,而能坐果但不能形成种子则可能源于前合子期或后合子期障碍,在表观上很难区分。因此,这里将不育的表征归属于"不亲和或败育",尝试从可交配性(crossability)的层面通过对109个不育组合和91个可育组合中败育苗系数等级频度的分析,探讨杜鹃花属植物的杂交不亲和与败育类型与数量分布问题。

2.1.1 常绿杜鹃亚属内及其与杜鹃亚属杂交 常绿杜鹃亚属内、云锦杜鹃亚组×银叶杜鹃亚组间的异种杂交的不育频次(Fstl)在15%以内,其中云锦杜鹃亚组(subsect. Fortunea)与同亚属的其他亚组(Hst),包括杯毛杜鹃亚组(subsect. Falconera)、粘毛杜鹃亚组(subsect. Glischra)、露珠杜鹃亚组(subsect. Irrorata)、树形杜鹃亚组(subsect. Arborea)等4个亚组的杂交不育频次比前者略高;

但该亚属与杜鹃亚属植物杂交的不育频次均高于45%,上述常绿杜鹃亚属的其他4个亚组与杜鹃亚属的杂交不育频次超过了80%(图1)。因此,常绿杜鹃亚属内杂交不育频次远低于该亚属×杜鹃亚属杂交的不育频次。

不能坐果(Cab型)是常绿杜鹃亚属×杜鹃亚属杂交不育的主要表征,其比例占各类群不育组合的60%~90%;而在常绿杜鹃内各类群与种类间杂交中,Cab型在云锦杜鹃亚组与其他亚组(Hst)的杂交不育组合中较高,但不见于云锦杜鹃亚组与银叶杜鹃亚组的杂交组合中。同样,能坐果但不能结实(Sab型)也发生在常绿杜鹃亚属与杜鹃亚属各类群的杂交不育组合中,而常绿杜鹃亚属内杂交未见坐果不结实的不育组合出现。相反的情况是,能结实但种子不发芽(Sng型)则主要见于常绿杜鹃亚属内各类群的杂交不育组合中,而这类不育组合的出现仅是上述常绿杜鹃亚属的其他亚组(Hst)与杜鹃亚属的杂交中有个别情况,而在云锦杜鹃亚组和银叶杜鹃亚组分别与杜鹃亚属的杂交中则未见 Sng 型出现。

由上述分析可以推测,常绿杜鹃亚属内杂交的前合子期不亲和可能远低于常绿杜鹃亚属 × 杜鹃亚属间;换言之,后合子期败育是导致常绿杜鹃亚属内杂交不育的主要形式,而在上述两亚属间杂交情况下,前合子期不亲和则可能是导致其可育性降低的主要原因。

2.1.2 杜鹃亚属内及其与其他亚属间杂交 与常绿杜鹃亚属内杂交比较(图 1,图 2),杜鹃亚属内包括三花杜鹃亚组(subsect. Triflora)内的杂交不育组合的发生频率分别提高了 40%和 25%,其中不能坐果(Cab型)是其不育的主要表征,并同时见有能坐果但不形成种子(Sab型)与能形成种子但种子不发芽(Sng型)的情况,多倍体导致可育性降低显而易见。有关现象还表明,杜鹃亚属内不同类群与种类间杂交的交配障碍远大于常绿杜鹃亚属内的杂交,尤其是前合子期不亲和明显增加。

从亚属间杂交的不育组合频率比较结果(图1,图2)来看,杜鹃亚属分别与羊踯躅亚属和马银花亚属(subgen. Azaleastrum)杂交不育均达到了100%,稍有不同的是前一亚属组合有20%的不育

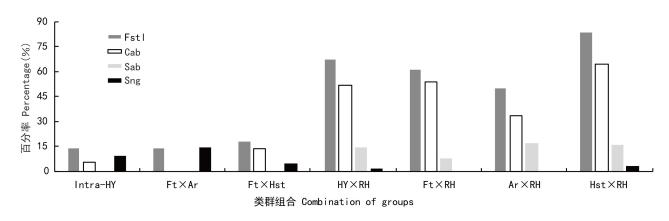
为 Sng 型;其余亚属间杂交的不育组合频率为70%~90%,其中常绿杜鹃亚属×杜鹃亚属与杜鹃亚属×映山红亚属的不育组合比例相对较低,Cab型是亚属间杂交不育的主要表征,而 Sab 型和 Sng型则少量出现于常绿杜鹃亚属分别与马银花亚属和映山红亚属的杂交组合之中。

总的来看,亚属内交配不亲和与不育的组合 频率分布低于亚属间杂交,而常绿杜鹃亚属内杂 交不育又低于杜鹃亚属内;不能坐果是亚属间不 育的主要表征,而能结实但种子不发芽的情况多 出现在亚属内杂交情况下,而常绿杜鹃亚属分别 与其他亚属杂交可能比与杜鹃亚属的杂交更易出 现后一种情况。由此可以推断,从 Cab 型→Sab 型 →Sng 型的不亲和与败育形式变化与亲缘关系和 可交配性的加强同向。

2.2 杂交可育组合的败育苗系数频度分析

在此次研究的 91 个可育组合中,部分发芽幼 苗有白化、黄化或畸形苗情况,笔者将这类苗木统 称为败育苗(sterility seedling), 败育系数 IGc = 1-Gc(绿苗系数)。结果表明,在常绿杜鹃亚属内异 种杂交情况下,可育组合中无或轻度败育(IGc< 0.1)的频率在80%以上,仅有少量中度败育(0.4< IGc≤0.1);而杜鹃亚属内杂交,轻度败育频度降至 80%而中度败育苗频度则增至20%,并出现了 10%以上的严重败育(IGc≥0.4)情况;而常绿杜鹃 亚属×杜鹃亚属以及其中的云锦杜鹃亚组×杜鹃 亚属和银叶杜鹃亚组 × 杜鹃亚组的杂交中,严重 败育的情况均超过了15%,尤以后两类群组合的 严重败育频度达到或超过了 20%, 云锦杜鹃亚组 × 杜鹃亚属组合中度败育达到了 40%, 而常绿杜 鹃亚属的另 4 个亚组种类(Hst)与杜鹃亚属杂交 为轻度败育。

此外,其他亚属间杂交的7个可育组合中,长蕊杜鹃(R. stamineum)(马银花亚属)×腺果杜鹃(R. davidii)(常绿杜鹃亚属)的败育苗系数达到0.85 为本研究所观察到败育最严重的情况,而映山红(R. simsii)×百合花杜鹃(R. liliiflorum)为中等败育,其余为无败育或轻度败育情况,但其中的越峰杜鹃(R. yuefengense)×映山红和繁花杜鹃(R. floribundum)×映山红单位可育种子量仅2粒。



注: Fstl. 不育频度; Cab. 不座果频度; Sab. 不结实频度; Sng. 不发芽频度。下同。

Note: Fstl. Sterility frequency; Cab. Capsul aborted frequency; Sab. Seed aborted frequency; Sng. Seed not germinated frequency. The same below.

图 1 常绿杜鹃亚属内及其与杜鹃亚属杂交不亲和与败育分布图

Fig. 1 Cross incompatibility and sterility distribution of intra-subgen. Hymenanthes and it × subgen. Rhododendron

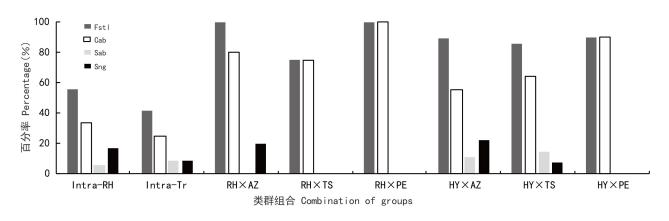


图 2 杜鹃亚属内与一些亚属间杂交不亲和与败育分布图

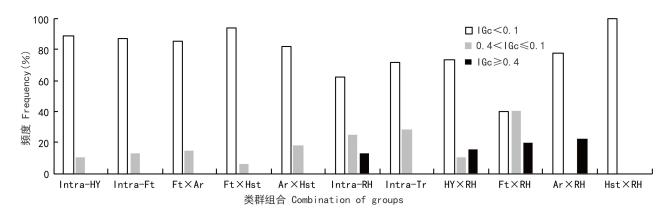
Fig. 2 Cross incompatibility and sterility distribution of intra-subgen. Rhododendron and inter subgenra

以上结果与分析表明,在可育组合中,同一亚属和类群内的异种杂交苗木的败育情况通常低于亚属间或类群间杂交;常绿杜鹃亚属内杂交的败育情况明显低于杜鹃亚属内杂交,而上述2亚属间杂交的苗木败育则更加严重,但可能也有如Hst×RH杂交的例外;因可育组合数量所限,其他亚属间杂交苗木败育尚缺乏统计意义,但可以看见各种程度的败育情况,在长蕊杜鹃×映山红、长蕊杜鹃×羊踯躅(R. molle)和映山红×羊踯躅(正反交)的4个杂交组合中,仅后者的正交单向可育,由此印证了有关研究结论(Akihide & kenichi, 2004, 2006; Kaori et al, 2008)。

3 讨论与结论

3.1 不亲和与败育类型的数量分布情况

本研究结果表明,杜鹃花属不同类群之间杂交的不育组合比例约为54.5%,其不亲和与败育包括不能坐果(Cab型)、坐果但不能形成种子(Sab型)、能形成种子但不能发芽(Sng型),在109个不育组合中不育类型之比依次为Cab:Sab:Sng=81:13:15。其中,Cab型与Sab型均可能为前合子期不亲和与后合子期不亲和的复合表征,但从发育阶段上判断Sab型为后合子期胚发



注: **IGc**. 败育系数。 Note: **IGc**. Sterility coefficient.

图 3 杜鹃花属植物种间杂交败育苗系数分布图

Fig. 3 Sterility coefficient distribution of seedling under inter-specific crossing of Rhododendron

育受阻的可能性更大,而 Sng 型则可以肯定为后合子期种子发育阶段败育的情况;在可育组合中出现部分败育苗无疑属于"杂种不活"的败育类型(孟金陵, 1997; Rouse et al, 1993; Williams et al, 1990; Milne et al, 2003)。

3.2 不亲和与败育类型分布格局及其变化同亲本间的亲缘关系及染色体倍性相关联

有关不亲和与败育类型及其数量分布分析表 明,不育类型的分布与杜鹃花属植物亲本类群及 其分类与亲缘关系(闵天禄和方瑞征,1990; Chamberlain et al, 1996; Kurashige et al, 2001; Goetsch et al, 2005) 具有明显关联。从同一亚组 内、同一亚属内到不同亚属间杂交,不育类型的分 布呈 Sng 型→Sab 型→Cab 型增加的趋势,分类关 系越近的双亲杂交则 Sng 型的频度越高,反之亚属 间分类关系越疏远的类群间杂交往往止于不能坐 果(Cab型)。由此可见,常绿杜鹃亚属分别与马 银花亚属和映山红亚属间的亲缘关系链接尤其值 得重 视。 耿 兴 敏 等 (2017) 的 研 究 表 明 马 银 花 (R. ovatum)作母本与其他亚属间的杂交多出现 Sng型;而杜鹃亚属内异种杂交不育频率高于常绿 杜鹃亚属内异种杂交和杜鹃亚属×羊踯躅亚属全 部组合不育并止于 Cab 型的情况,则可能均与多 倍体亲本的影响有关(Ammal, 1950; Ammal et al, 1950;张长芹等, 1998)。

3.3 不同杂交组合条件下的败育苗系数等级频度 分布格局变化多样,并同亲本间的亲缘关系及染 色体倍性有所关联

可育组合败育苗系数等级频度分布的结果与 分析表明,败育苗为"杂种不活"的表现形式之一 (孟金陵, 1997),其分布格局在不同的杂交组合 条件下变化多样,并从同一亚组、同一亚属到不同 亚属间杂交,其败育等级频度分布通常也从无或 轻度败育(IGc<0.1)到严重败育(IGc≥0.4)方向 发展。常绿杜鹃亚属内杂交的败育情况明显低于 杜鹃亚属内杂交,这也与后者多倍体亲本的介入 相关;而上述2亚属间杂交的苗木败育则更加严 重,但也有如 Hst × RH 杂交例外。另外,映山红分 别与杜鹃亚属的百合花杜鹃和毛肋杜鹃(R. augustinii)杂交未出现败育苗,是映山红亚属与杜鹃 亚属杂交可以得到有生活力苗木的又一证明(Tom et al, 2007),而马银花亚属的长蕊杜鹃×常绿杜 鹃亚属及后者×映山红亚属的组合的幼苗败育程 度极高或可育种子极少。

以上研究初步揭示了杜鹃花属不育类型及其 随杂交组合类群变化的数量分布和可育组合中败 育苗系数等级频度分布规律。笔者注意到,在可 育组合中的杂交后代部分败育现象的研究中,败 育系数及其频度分布并不能完全代表败育的全部 情形,例如单位不育种子量、败育苗百分率等也是 有用的不育指标(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993; Tom et al, 2007),在后续研究中再进一步探讨。同时,还需要指出的是不亲和与败育分布特征,与其遗传、环境与人为操作和控制均具有不同程度且尚不十分清楚的影响,因此还需更加广泛深入地积累证据才能获得满意的答案。

参考文献:

- AKIHIDE O, KENICHI S, 2006. Crossability of Kurume Azaleas as a seed parent for hybridizing with *Rhododendron japonicum* (A. Gray) J. V. Suringar f. *flavum* Nakai [J]. J Jpn Soc Hortic Sci, 75 (2): 191–198.
- AKIHIDE O, HIROSHI I, KENICHI S, 2006. Variation in crossability among *Rhododendron japonicum* f. *flavum* plants as pollen parents when crossed with evergreen species, *R. eriocarpum* [J]. J Jpn Soc Hortic Sci, 75 (3): 270–272.
- AKIHIDE O, KENICHI S, 2004. Cross incompatibility between *Rhododendron* seat. *Tsutsusi* species and *Rhododendron japonicum* (A.Gary) T. V. Suringar f. *flavum* Nakai [J]. J Jpn Soc Hortic Sci, 73 (5): 453-459.
- 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.
- CHAMBERLAIN DF, HYAM R, ARGENT G, et al, 1996. The genus *Rhododendran*, its classification and synonymy [M]. Edinburgh: Royal Botanic Garden Edinburgh.
- GENG XM, ZHAO HJ, WU YQ, et al, 2017. Cross-compatibility of wild *Rhododendron* the effective evaluation indicators [J]. Guihaia, 37(8): 979-988 [耿兴敏, 赵红娟, 吴影倩, 等, 2017. 野生杜鹃花杂交亲和性及适宜的评价指标[J]. 广西植物, 37(8): 979-988.]
- GOETSCH L, ECKERT AJ, HALL BD, 2005. The molecular systematics of *Rhododendron* (Ericaceae); a phylogeny based

- upon RPB2 gene sequences [J]. Syst Bot, 30: 616-626.
- KAORI S, OZAKI Y, URESHINO K, et al, 2008. Interploid crossing overcomes plastome-nuclear genome incompatibility in intersubgeneric hybridization between evergreen and deciduous azaleas [J]. Sci Hortic, 115; 268-274.
- KURASHIGE Y, ETOH JI, HANDA T, et al, 2001. Section relationships in genus *Rhododendron* (Ericaceae): evidence from *matK* and *trnK* intron sequences [J]. Plant Syst Evol, 228:1-14.
- 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.
- MIN TL, FANG RZ, 1990. The Phylogeny and evolution of genus *Rhododendron* [J]. Acta Bot Yunnan, 12 (4): 353-365. [闵天禄, 方瑞征, 1990. 杜鹃属的系统发育与进化[J]. 云南植物研究, 12 (4): 353-365.]
- ROUSE JL, KNOX RB, WILLIAMS EG, 1993. Inter-and intraspecific pollinations involving *Rhododendron* species [J]. J Am Rhodo Sic, 47: 23–28.
- TOM E, ELLEN DK, JOHAN VH, et al, 2007. Application of embryo rescue after interspecific crosses in the genus *Rhododendron* [J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 89:29–35.
- 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.]