

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201702013

引文格式: 庄平. 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, 2017, 37(8):947-958

ZHUANG P. Natural pollination of 37 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation [J]. Guihaia, 2017, 37(8):947-958

# 37 种杜鹃花属植物在迁地保育下的自然授粉研究

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:** 该文对主要栽培在四川都江堰龙池基地(海拔1 700 m)及玉堂基地(海拔 700 m)和峨眉山生物试验站(海拔 805 m)的 5 亚属 15 亚组 37 种杜鹃花属植物的自然授粉开展了为期 4 a 的数据采集与研究。以绿苗率( $G_s$ )为主要指标,绿苗系数( $G_c$ )、坐果率( $St$ )和单位可育种子数( $Sf$ )为辅助指标,初步揭示了迁地保育条件下杜鹃花属植物自然授粉的育性适应及其特征。结果表明:(1)除黄花杜鹃(*Rhododendron lutescens*)未形成种子外,受试的其他 36 个杜鹃花种类均能在其保育地点上不同程度地完成从种子(幼苗)到种子的生命循环,其中高可育型 24 种、可育型 11 种、弱育型 1 种。(2)上述 4 项指标,尤其是保育条件与原地条件下同种的绿苗率、绿苗系数和单位能育种子数比较,均能不同程度地反映育性适合度的差异情况。(3)在上述具有不同程度可育性的 36 种杜鹃花中,有 24 种有不同程度的败育现象,其成因可能为不同程度的自交和花期重叠的同亚组到不同亚组异种间自然交配所引起的遗传不适,由于遗传选择的限制或胁迫,这种现象在一些开花个体有限的种类中尤为突出,因此保证最小存活种群(the minimum viable population, MVP)对于该属植物迁地保育至关重要。(4)杜鹃花属的特定种类可能存在一个受种性制约的单位种子数量幅度和上限,即不同的类群与种类的单位种子数量存在差异。(5)为探索自交和种间杂交提供了认识起点和参照,并提出了有关杜鹃花属植物可育性综合评价的指标体系和方法。

**关键词:** 迁地保育, 自然授粉, 可育性, 综合评价, 杜鹃花属

中图分类号: Q949.9 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)08-0947-12

## Natural pollination of 37 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation

ZHUANG Ping

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

**Abstract:** In order to evaluate and study the natural pollination fertility of *Rhododendron* adaptation and characteristics under *ex-situ* conservation and provide research reference for self and cross fertility, especially aiming at the short of the natural pollination fertility and its multi-index comprehensive evaluation in the past study, this paper revealed the natural pollination fertility characteristics and adaptation of *Rhododendron* under *ex-situ* conservation conditions by collecting and

收稿日期: 2017-02-13 修回日期: 2017-07-06

基金项目: 中国科学院战略生物资源技术支撑体系专项(CZBZX-1); 四川省科技支撑计划项目(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.

analysing the data from the main bases at Dujiangyan (1 700 m above sea level), Yutang 700 m above sea level in Longchi of Sichuan Province and Dujiangyan (700 m above sea level) and Emeishan Biological Test Station (805 m above sea level) in Longchi of Sichuan Province. Thirty-seven species of *Rhododendron* natural pollination belonging to 15 subsections within 5 subgenera had been carried out for a period of four years with test the green seedling rate (Gs) as the main index, and green seedling coefficient (Gc), rate of capsul set (St) and unit number of fertility seed (Sf) as a secondary indexes. The results were as follows: (1) Except for *R. lutescens* to not get seeds, the other 36 species went through the life cycle of "from seed (seedling) to seed" to some extent in their conservation sites, among them twenty-two types of high fertility, eleven types of fertility and one type of low fertility. (2) The above four indicators, especially green seedling rate, green seedling coefficient and unit number of fertile seed from comparing the *ex-situ* conservation and field conditions, could reflect different levels of fertility fitness. (3) Within the 36 fertile species of *Rhododendron* in different degrees, 24 species of them occur an abortion phenomenon in various degree, and the cause might result in selfing and natural crossing for florescence overlapping of the same or dissimilar subsections with different degrees, which might be caused by genetic discomfort due to genetic selection restrictions or stress, this phenomenon is particularly prominent in some species of flowering individuals limited, so the number of the flowering individuals related most closely to the fertile fitness, ensuring "the minimum viable population (MVP)" for the genus conservation is important. (4) Each species of *Rhododendron* might exist in a range and upper limit of unit seed number and there are differences in the number among different groups and species. (5) The natural pollination results as the exploration of selfing and interspecific hybridization offered a starting point of understanding and reference, and the index system and method of fertility comprehensive evaluation about *Rhododendron* plants was put forward.

**Key words:** *ex-situ* conservation, natural pollination, fertility, comprehensive evaluation, *Rhododendron*

杜鹃花属(*Rhododendron* L.)为木本植物中拥有种类最多的大属,全世界约有1 000种,可分为8个亚属(Chamberlain et al, 1996)。中国有571种(其中,特有种有409种)(Fang et al, 2005),分属于6亚属10组49亚组,其中常绿杜鹃亚属(subgen. *Hymenanthes*) (259种)和杜鹃亚属(subgen. *Rhododendron*) (184种)合计分别占全球种数的44.3%和我国种数的77.6%。川西、滇西和藏东南地区是该属植物的现代分布中心、多度中心和分化中心;其次生分布中心位于马来西亚—巴布亚新几内亚热带山地,种类达300种,但其成分相对单一,主要分布有杜鹃亚属越桔杜鹃组(sect. *Vireya*)类群。杜鹃花属是仍处于蓬勃分化过程中的植物大类群(闵天绿和方瑞征, 1979, 1990; 方瑞征和闵天绿, 1995)。依据细胞生物学的研究证据,其中的常绿杜鹃亚属被怀疑是一个随机交配的杂种群体(Richard et al, 2010)。

作为世界性的著名观赏植物,杜鹃花的生殖生物学研究,尤其是育性生物学的理论与技术研究显得十分重要。近百年来,随着理论研究与技术进

步,国外杜鹃花新品种培育已经从杂交育种、多倍体育种逐渐步入分子育种的阶段,所公开注册的杜鹃花品种已经有2.5万个(兰熙等, 2012)。而相比之下,我国作为杜鹃花属种类最多的国家,创制杜鹃花新品种的数量和水平至少落后发达国家20 a(吴荭等, 2013)。据刘晓青等(2011)的报道,目前我国所利用的栽培杜鹃品种在400个左右,而经正式注册的新品种仅为34个(兰熙等, 2012; 王定跃等, 2012)。现有的资料显示,有关杜鹃花可育性的研究主要见于欧、美、日、澳等发达国家和地区,而我国长期缺乏系统和全面的研究,尤其是对类群庞杂的杜鹃花属植物原始种的研究极少(张长芹等, 1998)。在我国有关杜鹃花属植物的迁地保育适应性的研究报道中,也很少论述育性适应问题(冯正波等, 2004; 张乐华等, 2004; 庄平等, 2012)。迁地保育意味着有可能将自然条件下种系异同、区系异同、分布型异同和花期异同的多种杜鹃花属植物种类,通过人为的方式积聚在有限的环境和区域内,从而为有关可育性的研究提供了更加丰富的内容与选择,同时也提供了与天然条件有重大区别的

环境背景及条件。

杜鹃花属植物主要是有性生殖,该属植物的自然授粉是通过环境中的媒介动物,如蜜蜂、大黄蜂、家蝇 (Escaravage & Wagner, 2004; Akiko et al, 2008; Gaku et al, 2011),或许还包括鸟、蝙蝠、蝴蝶、蛾、鳞类 (Williams et al, 1990) 等实现的。天然条件下的自然授粉包括了自交 (Akira, 2010; Gaku et al, 2011)、种内交配 (Gaku, 1993)、同亚组内 (Tagane et al, 2008; Milne et al, 2003) 和不同亚组间 (Zhang et al, 2007; Zha et al, 2010; Ma et al, 2010) 的天然杂交等至为复杂的交配情形,但尚未见有不同亚属间种类自然交配的相关报道。但迄今,对我国境内分布的近 600 个杜鹃花种类的育性情况知之不多,尤其是对于类群等级复杂的常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属的育性更是缺乏基本的认识。以往的研究者均不同程度地将坐果率、发芽率、绿苗率、白化率、种子 (或胚珠) 数量、可育种子 (或胚珠) 数量与育性 (亲和) 系数等作为衡量杜鹃花属植物可育性 (或可交配性) 的指标 (Akihida & Kenichi, 2006; Tom et al, 2007), 并普遍认为这些指标的变化可能受制于种性 (遗传性) 以及不同基因、个体或类群间遗传配合及其与环境要素变化 (如迁地环境、年份变化、气候波动、媒介适应等) 的相互作用 (Williams et al, 1990)。但在以往的研究中,通常是使用单一指标或逐个指标来分别分析评价的方法 (Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993; Akihida & Kenichi, 2006; Tom et al, 2007), 而多指标的综合评价尚无先例。

本研究针对以往的研究中缺乏自然授粉可育性内容及其多指标综合评价方法的状况,作者在有关杜鹃花属植物物候研究的基础上 (庄平, 2014), 通过 2012—2015 年连续 4 a 的积累,对以常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属为主的 5 亚属 5 组 17 亚组共涉及 37 种杜鹃花种类的自然授粉可育性进行了较为系统的研究,取得了一些进展。期望本研究有助于提升对杜鹃花属植物可育性的认识水平,并在方法论上也能有所进步。本研究作者认为,在迁地保育条件下杜鹃花属植物的自然授粉研究,至少具有以下三方面意义: (1) 是评估杜鹃花属植物迁地保育适应性的重要研究内容; (2) 是认识该属植物育性特征的一个重要的途径; (3) 是比较该属植物自交与

杂交可育性的重要参照。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料

包括杜鹃花属 (*Rhododendron*) 植物 37 种,分属 5 亚属。其中常绿杜鹃亚属 (subgen. *Hymenanthes*) 10 亚组 22 种,杜鹃亚属 (subgen. *Rhododendron*) 5 亚组 12 种;主要栽培于本园位于四川都江堰市海拔 1 700 m 的龙池基地及海拔 750 m 的玉堂基地,长蕊杜鹃 (*R. stamineum*) 种植于海拔 805 m 的峨眉山生物实验站。以上种类的种源产地主要有四川 (龙池、峨眉山、泸定、海螺沟、龙肘山、卧龙、木理等地) 及云南 (玉龙雪山、维西、贡山、腾冲、战河等地)、江西 (庐山) 和贵州 (大方),个别种类源于广西 (猫儿山) 和重庆 (仙女山) (表 1)。上述各受试种类在试验现场的开花个体通常在 10~200 株不等,但其中海绵杜鹃 (*R. pingianum*) (1 株)、黄花杜鹃 (*R. lutescens*) (1)、红棕杜鹃 (*R. rubiginosum*) (1)、紫花杜鹃 (*R. amesiae*) (2)、火红杜鹃 (*R. neriiiflorum*) (2)、粘毛杜鹃 (*R. glischrum*) (2) 和马缨花 (*R. delavayi*) (3) 等 7 种在现场每种开花个体均未超过 3 株。

### 1.2 方法

1.2.1 田间试验 (1) 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 株,于春季花蕾期视不同种类的花序与花朵数量情况,标记并正确计数不少于 20 朵花作为观察基数;秋季果熟期对每个标记的坐果数量逐一统计,待蒴果充分成熟后,将果实分种采收备用。(2) 原生地果实搜集 于秋季果熟期,在供试种类的原产地分种采集相应种类的果实若干备用,以作为本研究的参照。

1.2.2 室内测试 (1) 单果种子数测定 在上述田间和原生地收获的果实中选取中等大小的果实 3 枚置于常温荫蔽条件下,待蒴果自然开裂时,逐一统计单果种子数量,并记录备用。(2) 种子发芽试验 用定性滤纸 2 层置于培养皿中,加蒸馏水使之充分湿润,将上述种类的种子随机抽取 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:12 h、温度 17 ℃、光照 3 000 lx;夜间模式:12 h、温度 12 ℃、黑暗培养。培育周期 40~50 d,待各处理发芽率稳定后,统计其发芽和绿苗数量。

表 1 杜鹃花属植物受试种类的基本情况

Table 1 Test species of *Rhododendron*

种名 Species name	缩写 Abbreviation	类群 Group	地点 Site	来源 Source
腺果杜鹃 <i>Rhododendron davidii</i>	Rdv.	HY; Ft.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 1 800 m
美容杜鹃 <i>R. calophytum</i>	Rcl.	Ft.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 2 000 m
山光杜鹃 <i>R. oreodoxa</i>	Ror.	Ft.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 2 500 m
越峰杜鹃 <i>R. yuefengense</i>	Ryf.	Ft.	龙池 Longchi 1 700 m	猫儿山 Maoershan 2 300 m
云锦杜鹃 <i>R. fortunei</i>	Rft.	Ft.	玉堂 Yutang 750 m	仙女山 Xianlvshan 1 700 m
大白杜鹃 <i>R. decorum</i>	Rdc.	Ft.	玉堂 Yutang 750 m	泸定 Luding 1 800 m
大王杜鹃 <i>R. rex</i>	Rrx.	Fl.	龙池 Longchi 1 700 m	椅子丫口 Yiziyakou 2 500 m
白碗杜鹃 <i>R. souliei</i>	Rsl.	Ca.	龙池 Longchi 1 700 m	螺髻山 Loujishan 3 500 m
绒毛杜鹃 <i>R. pachytrichum</i>	Rpc.	Ma.	龙池 Longchi 1 700 m	海螺沟 Hailuogou 3 200 m
露珠杜鹃 <i>R. irroratum</i>	Rir.	Ir.	玉堂 Yutang 750 m	大方 Dafang 1 700 m
岷江杜鹃 <i>R. hunnewellianum</i>	Rhw.	Ar.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 1 400 m
峨眉银叶杜鹃 <i>R. argyrophyllum</i> subsp. <i>Omeiense</i>	Raro.	Ar.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 1 800 m
大钟杜鹃 <i>R. ririei</i>	Rri.	Ar.	龙池 Longchi 1 700 m	峨眉山 Emeishan 1 700 m
繁花杜鹃 <i>R. floribundum</i>	Rfl.	Ar.	龙池 Longchi 1 700 m	龙肘山 Longzhoushan 2 900 m
海绵杜鹃 <i>R. pingianum</i>	Rpg.	Ar.	龙池 Longchi 1 700 m	峨眉山 Emeishan 2 400 m
绵毛房杜鹃 <i>R. facetum</i>	Rfa.	Pa.	龙池 Longchi 1 700 m	无量山 Wuliangshan 3 000 m
美艳橙黄杜鹃 <i>R. citriniflorum</i> var. <i>horangeum</i>	Rcif.	Ne.	龙池 Longchi 1 700 m	腾冲 Tengchong 3 500 m
火红杜鹃 <i>R. neriiflorum</i>	Rnr.	Ne.	龙池 Longchi 1 700 m	苍山 Cangshan 3 200 m
纯红杜鹃 <i>R. sperabile</i>	Rsp.	Ne.	龙池 Longchi 1 700 m	维西 Weixi 3 900 m
粉果杜鹃 <i>R. hylaeum</i>	Rhy.	Th.	龙池 Longchi 1 700 m	贡山 Gongshan 3 000 m
马缨花 <i>R. delavayi</i>	Rdl.	Ab.	玉堂 Yutang 750 m	大方 Dafang 1 700 m
粘毛杜鹃 <i>R. glischrum</i>	Rgl.	Gl.	龙池 Longchi 1 700 m	维西 Weixi 2 900 m
百合花杜鹃 <i>R. liliiflorum</i>	Rli.	RH; Md.	龙池 Longchi 1 700 m	庐山 Lushan 1 300 m
宝兴杜鹃 <i>R. moupinense</i>	Rmp.	Mo.	龙池 Longchi 1 700 m	峨眉山 Emeishan 2 600 m
多鳞杜鹃 <i>R. polylepis</i>	Rpl.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 1 800 m
毛肋杜鹃 <i>R. augustinii</i>	Rau.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 2 000 m
问客杜鹃 <i>R. ambiguum</i>	Ram.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 2 400 m
黄花杜鹃 <i>R. lutescens</i>	Rlu.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	龙池 Longchi 1 700 m
山育杜鹃 <i>R. oreotrepes</i>	Rot.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	泸定 Luding 300 m
基毛杜鹃 <i>R. rigidum</i>	Rrg.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	木理 Muli 3 200 m
云南杜鹃 <i>R. yunnanense</i>	Ryn.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	玉龙雪山 Yulongshan 3 600 m
紫花杜鹃 <i>R. amesiae</i>	Ras.	Tr.	龙池 Longchi 1 700 m	川西 Chuanxi 2 500 m
红棕杜鹃 <i>R. rubiginosum</i>	Rrb.	He.	龙池 Longchi 1 700 m	木理 Muli 3 200 m
腋花杜鹃 <i>R. racemosum</i>	Rra.	Sc.	龙池 Longchi 1 700 m	战河 Zhanhe 2 700 m

续表1

种名 Species name	缩写 Abbreviation	类群 Group	地点 Site	来源 Source
长蕊杜鹃 <i>R. stamineum</i>	Rst.	AZ.	峨眉山 Emeishan 805 m	峨眉山 Emeishan 1 000m
映山红 <i>R. simsii</i>	Rsm.	TS.	玉堂 Yutang 750 m	大方 Dafang 1 700 m
羊躑躅 <i>R. molle</i>	Rml.	PE.	玉堂 Yutang 750 m	庐山 Lushan 1 300 m

注: **HY.** 常绿杜鹃亚属; **Ft.** 云锦杜鹃亚组, **Fl.** 杯毛杜鹃亚组, **Ca.** 弯果杜鹃亚组, **Ma.** 麻花杜鹃亚组, **Ir.** 露珠杜鹃亚组, **Ar.** 银叶杜鹃亚组, **Ne.** 火红杜鹃亚组, **Pa.** 星毛杜鹃亚组, **Th.** 蜜腺杜鹃亚组, **Ab.** 树形杜鹃亚组, **Gl.** 粘毛杜鹃亚组。 **RH.** 杜鹃亚属; **Md.** 有鳞大花亚组, **Mo.** 川西杜鹃亚组, **Tr.** 三花杜鹃亚组, **He.** 亮鳞杜鹃亚组, **Sc.** 腋花杜鹃亚组。 **AZ.** 马银花亚属; **TS.** 映山红亚属; **PE.** 羊躑躅亚属。

Note: **HY.** subgen. *Hymenanthes*; **Ft.** subsect. *Fortunea*, **Fl.** subsect. *Falconera*, **Ca.** subsect. *Campylocarpa*, **Ma.** subsect. *Maculifera*, **Ir.** subsect. *Irrorata*, **Ar.** subsect. *Argyrophylla*, **Ne.** subsect. *Neriiflora*, **Pa.** subsect. *Parishia*, **Th.** subsect. *Thomsonia*, **Ab.** subsect. *Arborea*, **Gl.** subsect. *Glischra*. **RH.** subgen. *Rhododendron*; **Md.** subsect. *Maddenia*, **Mo.** subsect. *Moupinensia*, **Tr.** subsect. *Triflora*, **He.** subsect. *Heliolepida*, **Sc.** subsect. *Scabrifolia*. **AZ.** subgen. *Azaleastrum*; **TS.** subgen. *Tsutsusi*; **PE.** subgen. *Pentanthera*.

1.2.3 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(Gs)(%) = (3 次重复绿苗数之和/300 或实际数量) × 100%。(3) 绿苗系数(Gc) = 绿苗率/发芽率。(4) 单位种子数与单位可育种子数: 单位种子数 = 3 粒蒴果种子总数量/3; 单位可育种子数(Sf) = 单位种子数 × 绿苗率。

1.2.4 指标体系与等级划分 (1) 坐果率(St), 是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(Gs), 是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(Gc), 是绿苗率与发芽苗率之比, 为阈值 0~1 的相对化指标(其互补值 1-Gc 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(Sf)(粒/果), 为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。

1.2.5 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和片面性以及不同指标的重要性差异, 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育性能力, 或简称可育性值。

根据数据分布情况和前人研究经验(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993; Akihida & Kenichi, 2006; Tom et al, 2007), 设总权重(最高分值)为 10。首先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值的确定以该种的试验数据结合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, 可进一步依据得分值将能育性划分为 4 个等级, 即 0 ≤ 不育 < 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(表 2)。

## 2 结果与分析

### 2.1 坐果率

坐果率(St)通常被认为是交配亲和性的表征, 而能否坐果是检验物种可育性的常用指标。田间试验结果(图 1)表明, 受试的 37 种杜鹃花种类在相应的迁地保育条件下均能不同程度地坐果。但坐果率变幅巨大, 为 4.1% ~ 100%。其中, 坐果率 ≥ 40% 的种类 26 个, 包括了常绿杜鹃亚属与杜鹃亚属的多数种类及分属于映山红亚属(subgen. *Tsutsusi*)与马银花亚属(subgen. *Azaleastrum*)的 2 个代表种, 2 个坐果率达到 100% 的杜鹃花种类均出现在杜鹃亚属有鳞大花亚组(subsect. *Maddenia*)和三花杜鹃亚组(subsect. *Triflora*)中, 而坐果率仅达到或低于

表 2 杜鹃花育性指标等级与权重的分配

Table 2 Fertile index grades and the weight allocations 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 (Gs) (%)	$0 < G_s < 10$	1.0	$10 \leq G_s < 50$	3.0	$G_s \geq 50$	5.0
绿苗系数 Green seedling coefficient (Gc)	$0 < G_c < 0.6$	0.5	$0.6 \leq G_c < 0.9$	1.5	$G_c \geq 0.9$	2.0
坐果率 Capsul set (St) (%)	$0 < St < 20$	0.5	$20 \leq St < 40$	1.0	$St \geq 40$	1.5
单位能育种子数 Unit number of fertility seed (Sf)	$0 < Sf < 20$	0.5	$20 \leq Sf < 200$	1.0	$Sf \geq 200$	1.5

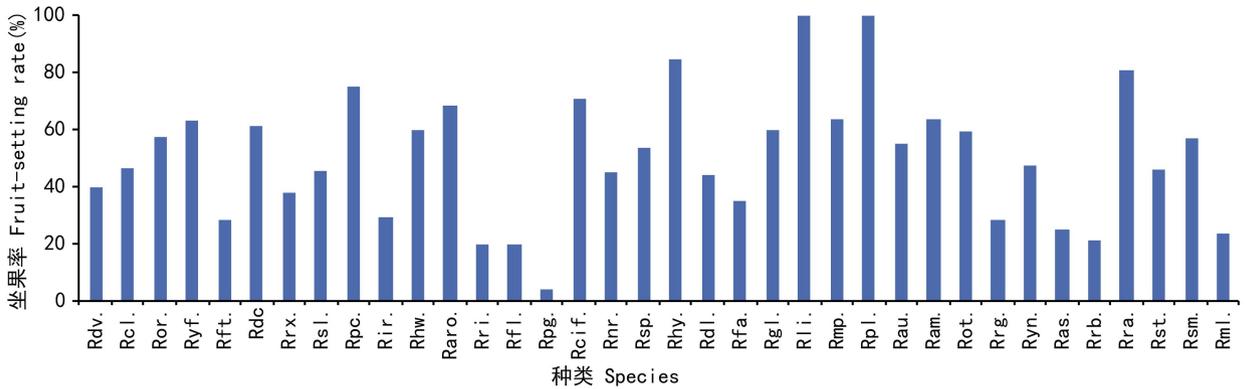


图 1 杜鹃花属植物自然授粉坐果率 图中缩写见表 1。下同。

Fig. 1 Fruit-setting of *Rhododendron* under the natural pollination Abbreviations are the same as Table 1. The same below.

20%的 3 个种类则均出现在常绿杜鹃亚属的银叶杜鹃亚组 (subsect. *Argyrophylla*) 中。

自然授粉坐果率是一个不稳定的育性指标。例如,在本研究中观察到,美艳橙红杜鹃 (*R. citriniflorum* var. *horeaum*)、马缨花与腋花杜鹃 (*R. racemosum*) 在 2015 年测定的坐果率值分别为 57.1%、44.2% 和 82.0%, 而 2014 年相应种类的测定值则为 70.6%、11.5% 和 0%, 而长蕊杜鹃在 2014 年 (11.9%) 和 2013 年 (27.8%) 间的坐果率也有不小的年际波动。另外,自然授粉条件下的坐果率高低可能与种类个体数量有关,如前述坐果率仅 4.1% 海绵杜鹃的受试开花个体仅 1 株, 尽管其周围有许多同亚组的异种个体存在,但其坐果率仍然很低。特别值得注意的是,开花植株仅 1 株的黄花杜鹃的坐果率在 50% 以上,且不能形成种子。

由上述结果与分析可知,坐果率与类群和种类有一定的关联,但部分种类的坐果率值在年际间的大幅度变化,以及在迁地保育条件下同种开花个体的贫乏,均可能导致坐果率的波动,甚至出现上述腋花杜鹃那样坐果率为 0%~82% 质的变化。重要但不够稳定应是坐果率指标的基本特征。因此,对能否坐果的把握比坐果率高低值的把握更为重要。

## 2.2 绿苗率

绿苗率 (Gs) 是杜鹃花育性研究中最值得重视的可育性表观指标,通常具有潜在生活能力的种子发芽后均为绿色幼苗,而没有生活力的种子则会表现出不能发芽或产生白化、黄化或畸化现象,最终不能成活 (Tom, 2007), 这类苗木可统称为败育苗 (sterile seedling)。图 2 结果表明,在受试的 37 个杜鹃花属植物中,仅黄花杜鹃未形成种子,其余 36 种

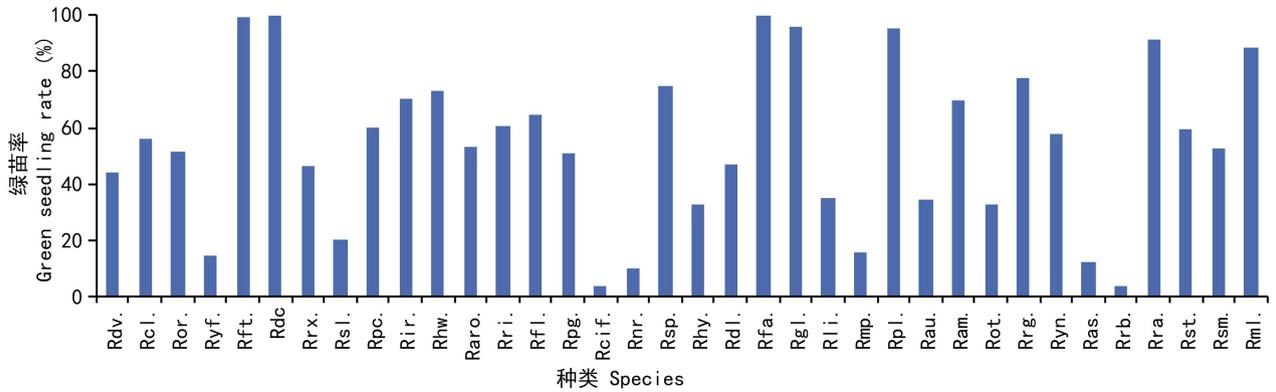


图 2 杜鹃花属植物自然授粉的绿苗率

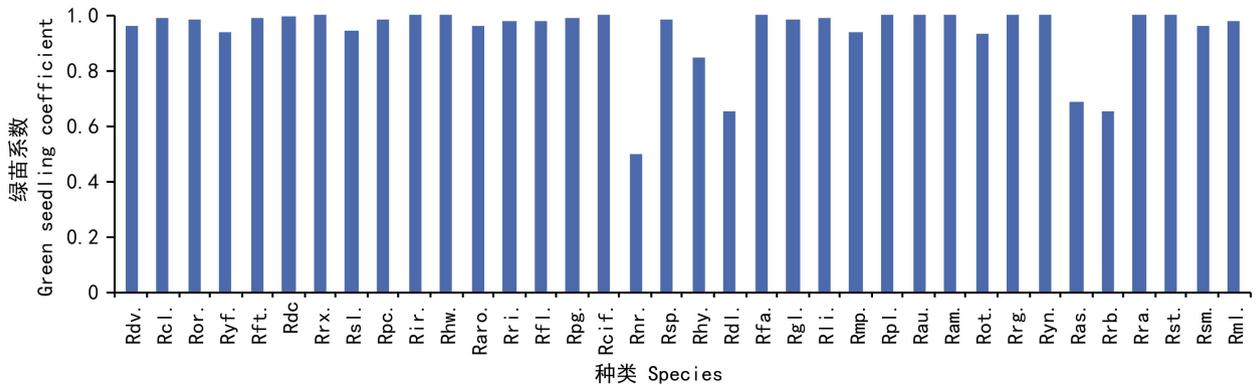
Fig. 2 Green seedling rate of *Rhododendron* under the natural pollination

图 3 杜鹃花属植物自然授粉的绿苗系数

Fig. 3 Green seedling coefficient of *Rhododendron* under the natural pollination

均能不同程度地获得种子并发芽。自然授粉绿苗率值的种间差异可从红棕杜鹃 (*R. rubiginosum*) 的 3.8% 到最高的 100%, 其变幅十分明显, 其中 34 个种类的绿苗率可达到或远高于 10% 或更高水平, 22 种超过了高等级 ( $\geq 50\%$ ) 阈值; 而美艳橙黄杜鹃和红棕杜鹃的绿苗率低于 10%, 后者的开花植株仅 1 株。同时, 本研究还通过测试山光杜鹃 (*R. oreodoxa*)、大白杜鹃 (*R. decorum*)、大王杜鹃 (*R. rex*)、绒毛杜鹃 (*R. pachytrichum*)、露珠杜鹃 (*R. irroratum*)、大钟杜鹃 (*R. ririei*)、海绵杜鹃、峨眉银叶杜鹃 (*R. argyrophyllum* subsp. *omeiense*)、马缨花、问客杜鹃 (*R. ambiguum*)、长蕊杜鹃、映山红 (*R. simsii*) 与羊躑躅 (*R. molle*) 等 13 个原生地分布的杜

鹃花属植物的绿苗率与迁地保育条件下的相应种类进行比较, 其结果是除问客杜鹃 (保育条件 16.0%, 原产地 45.7%) 外, 其他各种在迁地条件下的绿苗率值同原生地相应种类不相上下。

在能结实并发芽的 36 个杜鹃花种类中, 有 24 个有白化、黄花或畸形苗败育现象, 其中有 21 种败育率在 3% 之内, 而紫花杜鹃、火红杜鹃和马缨花的败育苗率分别达到了 6.7%、10.1% 和 25.4%, 此 3 种的开花个体数量均在 2~3 株之间。而包括马缨花在内的 13 种原生地分布的杜鹃花, 其非绿苗率均未超过 3%。由此可知, 绿苗率的高低与杜鹃花属植物不同种类的种性有十分密切的关系; 在较为理想的保育环境和足够的开花个体数量条件下, 杜鹃花

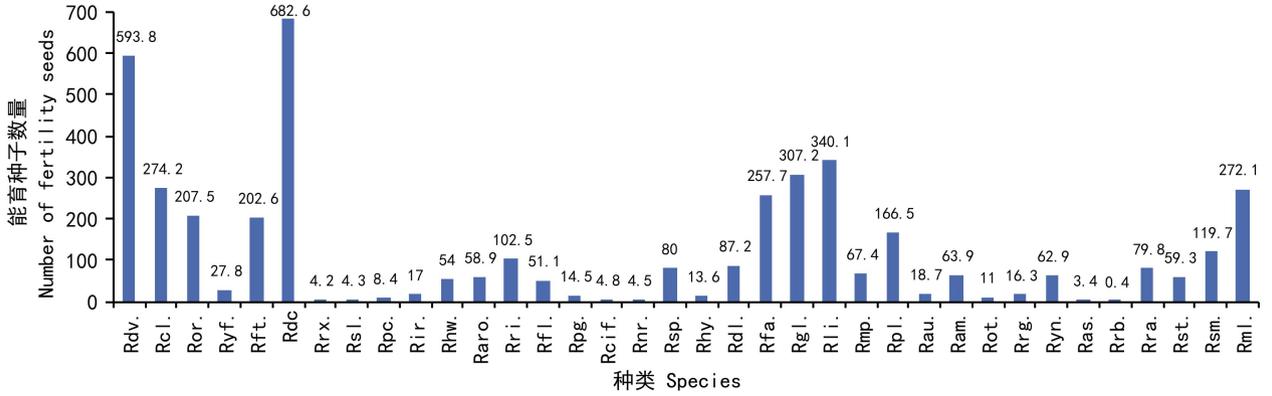


图 4 杜鹃花属植物自然授粉的单位能育种子数量 (粒/果)

Fig. 4 Number of fertility seed of *Rhododendron* under the natural pollination

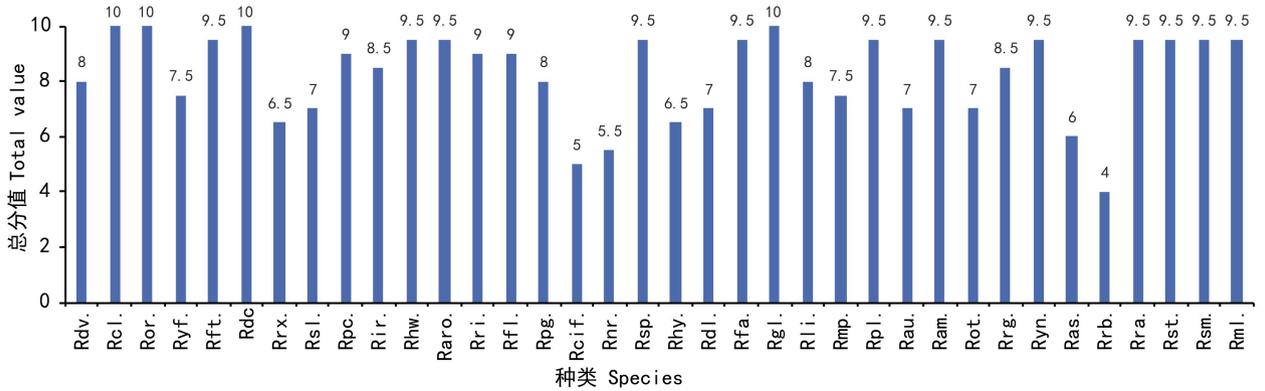


图 5 杜鹃花属植物自然授粉的可育性评价

Fig. 5 Fertility assessment of *Rhododendron* under the natural pollination

种类的绿苗率通常可以同原地条件下的相应种类达到或接近同一水平,说明该指标比较稳定;而由于迁地保育下同种个体数量的欠缺所引起的种内交配遗传选择性限制,则可能导致绿苗率降低或非绿苗率增加。

### 2.3 绿苗系数

绿苗系数(Gc)是有关绿苗数量与发芽数量的相对化值,与败育苗系数在阈值0~1之间构成互补关系。图3结果表明,在迁地保育自然授粉条件下,36个能结实并发芽的种类中,有31种的绿苗系数达到或超过0.9,尽管其中一些种类有少量的败育苗比例,但总体上自然授粉的种子育性表现比较正常。绿苗系数值介乎0.5~0.8的4种杜鹃花均出现

在开花个体数量有限的种类中,其绿苗系数由低到高依次有火红杜鹃、红棕杜鹃、马缨花和紫花杜鹃。其中,马缨花绿苗系数值为0.655,而贵州原产地的同种相应值高达0.995。

绿苗系数从相对化的角度进一步补充了上一节有关绿苗率的研究。少数迁地保育的杜鹃花种类的绿苗系数值低于原产地相应值的现象,可能与保育条件下种类开花个体数量贫乏和环境相对不适均有关系。

### 2.4 单位可育种子数量

图4结果表明,在迁地保育条件下杜鹃花属植物种类的单位种子数量(粒/果)存在明显的种间差异。在迁地保育条件下,单位种子数量最高的腺果

杜鹃(*R. davidii*)达1 300粒,而最低的大王杜鹃仅9粒;种子数量超过400粒的种类分别见于常绿杜鹃亚属中进化上原始的云锦杜鹃组(subsect. *Fortunea*)的腺果杜鹃(1339.3)、大白杜鹃(684.7)、美容杜鹃(486.7)与山光杜鹃(404.3)及杜鹃亚属中较原始的有鳞大花亚组的百合花杜鹃(963.7)与川西杜鹃亚组(subsect. *Moupinensia*)的宝兴杜鹃(*R. moupinense*)(421.0);种子数在200~400之间的种类既有进化程度中等的露珠杜鹃(241.3)、粘毛杜鹃(321.3),也有进化程度高的映山红(227.0)与羊躑躅(308.0);银叶杜鹃亚组、火红杜鹃亚组(subsect. *Neriiflora*)、三花杜鹃亚组等种子数量通常在200粒以下,其中大王杜鹃、绒毛杜鹃、海绵杜鹃、火红杜鹃、山育杜鹃(*R. oreotrepes*)、基毛杜鹃(*R. rigidum*)单果种子量在50粒以下。但未必完全如绒毛杜鹃(保育/原生地14/19)那样,在保育地和原生地条件下单位种子数量相差无几并都较充分体现了种性,其中海绵杜鹃(14.5/316.7)与大王杜鹃(9/161)的原生地单位种子量就远远高于迁地保育水平。这说明杜鹃花属植物的特定种类均存在一个单位种子量幅度,而在迁地保育过程中,开花个体数量贫乏引起的选择限制或物种对保育环境的不适,均可能导致保育条件下的某些杜鹃花属植物的单位种子数低于原生地的相应值。

单位可育种子数量(*Sf*)通常低于单位种子数量,其数量变化规律与后者相似(图4)。当大白杜鹃的可育种子数超过680粒时,可育种子数量最低的红棕杜鹃仅0.4粒;可育种子量在不同进化程度的类群中的分布也大致与上述单位种子量的分布情况相似。但一些例外或极端情形是,云锦杜鹃、火红杜鹃、粘毛杜鹃等可育种子量值接近或等于单位种子量,而露珠杜鹃、美艳橙红杜鹃和宝兴杜鹃的相应可育种子数量比率却很低。大王杜鹃(4.2/98.7)、露珠杜鹃(17.0/55.4)、海绵杜鹃(14.5/265.1)和长蕊杜鹃(59.3/223.4)在迁地保育条件下的可育种子数量比原生地同种的可育种子量明显偏低。而在单位可育种子量小于50粒的种类中,迁地环境引起的可育种子量降低的种类可能还包括粉果杜鹃(*R. hylaeum*)、山育杜鹃、基毛杜鹃、紫花杜鹃和红棕杜鹃等5种。

由此可见,单位可育种子数量(*Sf*)和单位种子

数量既同类群和种类相关(如云锦杜鹃亚组的单位可育种子数量普遍高于同亚属的许多受试亚组,也高于杜鹃亚属的绝大多数受试亚组),也是迁地保育环境因素变化的从变量(如上述大王杜鹃等4种)。而且不同种类存在其种性制约的单位种子量的幅度差异,这种差异极大地决定着形成单位可育种子数量的潜力和上限,并与同种开花植株的个体数量和特定种类与迁地环境的适合度相互作用,最终决定了单位可育种子的数量变化。

## 2.5 综合评价

以上单一指标的分析,从不同的角度揭示了迁地保育条件下杜鹃花属植物的育性特征,但由于影响育性要素的多样性与复杂性,仅用单一指标即对物种的育性做出判断则往往是片面或矛盾的,因此无论从理论研究还是应用上来说,都需要对影响育性特征的各要素的贡献率进行综合评估,以便获得更加全面与综合的认识。依据有关育性指标等级与权重分配方案,其结果如图5。在本研究中,除黄花杜鹃未能获得种子外,其余36个受试杜鹃花属植物种类的自然授粉育性等级评价结果表明,受试种类中未出现不育型( $0 \leq \text{可育性值} < 2.5$ );弱可育型( $2.5 \leq \text{可育性值} < 5$ )仅红棕杜鹃1种;可育型( $5 \leq \text{可育性值} < 8$ )有越峰杜鹃(*R. yuefengense*)、大王杜鹃、白碗杜鹃(*R. souliei*)、美艳橙红杜鹃、火红杜鹃、粉果杜鹃、马缨花、宝兴杜鹃、毛肋杜鹃、山育杜鹃、紫花杜鹃等11种;高可育型(可育性值 $\geq 8$ )24种,包括各类群的代表种如腺果杜鹃、绒毛杜鹃、繁花杜鹃、纯红杜鹃、粘毛杜鹃、百合花杜鹃、问客杜鹃、长蕊杜鹃、映山红和羊躑躅等。

根据前述情况推断,在适当增加同种开花个体数量的条件下,此次评估中的一些仅为弱可育或可育型的种类则有可能提高可育性等级;黄花杜鹃未结实也可能源于开花植株过少(1株)的限制,并疑为自交不育情况。

## 3 讨论与结论

通过37个杜鹃花属植物在迁地保育条件下自然授粉可育性的系统研究,增进了对于杜鹃花属育性适应现象、规律、主要问题与成因的认识,从而为有关自交与杂交研究建立了参照和认识起点,并尝试提出了一套有关杜鹃花属植物可育性评价的指

标体系和方法。

### 3.1 认识了杜鹃花属植物在迁地保育条件下的育性适应现象和规律

从坐果率( $St$ )、绿苗率( $G_s$ )、绿苗系数( $G_c$ )和单位可育种子量( $S_f$ )等4个方面综合论述了37种杜鹃花物种的育性适应情况。可初步做出以下结论:(1)除黄花杜鹃未获得自然授粉种子外,其他36个受试的杜鹃花种类均能在其保育地点上不同程度地完成“从种子(幼苗)到种子”的生命循环,并能不同程度地获得有生活力的绿色幼苗,综合评价结果为高可育型24种、可育型11种、弱育型1种。(2)杜鹃花属植物在迁地保育条件下的适应取决于种性和环境的适合度(张乐华, 2007; 庄平, 2012),并反映在有关坐果率、绿苗率、绿苗系数和单位可育种子量等单一或几个指标的波动中,同一种类的后3个指标均能不同程度地反映育性适合度的差异情况,尤其是保育条件与原生地条件下同种相比较更能反映这种适合度的差异情况。(3)在开花个体有限的情况下,黄花杜鹃不能有效结实,而其余36种杜鹃花中也有24种多少存在一定程度的苗木败育现象,这说明迁地保育条件下的育性适应与同种开花个体数量的关系最为密切,因此保证“最小存活种群(MVP)”对于杜鹃花属植物迁地保育至为重要,这也是进一步提升迁地保育条件下育性适应等级的关键措施,反之则可能导致保育种类可育性的下降,并增加遗传漂变的风险(Richard et al, 2003; Kron et al, 1993; Tagane et al, 2008)。

### 3.2 揭示了杜鹃花属植物在迁地保育条件下自然授粉可育性研究中的主要问题和部分成因

值得注意和研究的问题包括:(1)杜鹃花属植物类群和种类在自然授粉条件下的可育性特征或多或少与上述4项指标关联,其中值得重视的问题之一是特定的种类可能存在一个受种性制约的单位种子数量幅度和上限,这应该是不同类群与种类单位种子数量所具有的种种差异的内在原因。(2)依据现有知识和理论推断,部分种类自然授粉的败育现象可能主要源于不同程度的自交和花期重叠的同亚组的异种到不同亚组间的自然交配所引起的遗传不适,如自交不亲和可能导致退化,而杂交不亲和可能引起杂种衰退等(Nathanel et al, 2006; Akihide & Kenichi, 2006; Akira, 2010),尤其在一

些开花个体有限的种类中,由于遗传选择的限制或胁迫(任明迅等, 2012),这种现象尤为突出。

### 3.3 为进一步开展杜鹃花属植物在迁地保育条件下的自交、杂交研究建立了认识起点和参照,提出了有关杜鹃花属植物可育性的多指标评价体系和方法

自然授粉作为研究自交和杂交的参照在实践中有成例可法(刘晓青等, 2010; 张敬丽等, 2007)。以往的研究证明,杜鹃花属的一些类群(如常绿杜鹃亚属)自交与杂交情况比较普遍(Williams et al, 1990),甚至有的种类被证明是杂种后裔(Zhang et al, 2007; Zha et al, 2010),但通常情况下其种类的延续仍主要源于同种不同个体或不同基因型间的种内交配(Rouse et al, 1993; Williams et al, 1990; Jose et al, 2002),唯其如此才既能保证亲和又能维系物种特征的基本稳定和遗传多样性(孟金陵等, 1997)。自交可视为种内交配的极端现象(刘定富和薛永彪, 1997),而用于种间杂交的母本则比父本增加了胞质遗传贡献。同时,本研究在众多的育性指标中选择了意义明确、操作性强的4项作为考察杜鹃花属植物育性的指标,考虑到坐果率的不稳定性和可育种子绝对数量在种间的巨大差异性,仅将二者给予较轻的权重,而对直观且被普遍接受的绿苗率指标给予了最大的权重考虑,同时给予绿苗系数适当的权重以反映或映射败育苗的相应量值,根据数据分布情况和前人研究经验(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993; Tom et al, 2007),尝试进一步划定了各指标的阈值,并确定了相应的分值,从而提出了一套有别于以往单一指标而由多指标构成的综合评价体系与方法,比较真实地反映了杜鹃花属植物在迁地保育条件下的育性及其适应性面貌。

**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,峨眉山生物试验站为本研究给予了大力支持,在此一并致谢!

### 参考文献:

- ABBOTT RJ, JAMES JK, MILNE RI, et al, 2003. Plant introduction, hybridization and gene flow [J]. *Phil Trans R Soc Lond B*, 358: 1123–1132.  
AKIRA S, HIRAO, 2010. Kinship between parents reduces off-

- spring fitness in a natural population of *Rhododendron brachycarpum* [J]. *Ann Bot*, 105: 637–646.
- CHAMBERLAIN DF, HYAM R, ARGENT G, et al, 1996. The genus *Rhododendron*, its classification and synonymy [J]. *Roy Bot Gard Edinburgh*.
- EECKHAUT T, KEYSER ED, HUYLENBROECK JV, et al, 2007. Application of embryo rescue after interspecific crosses in the genus *Rhododendron* [J]. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 89: 29–35.
- ESCARAVAGE N, WAGNER J, 2004. Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population [J]. *Plant Biol*, 6: 606–615.
- FANG MY, FANG RZ, HE MY, HU LZ, et al, 2005. *Rhododendron* [M]//WU CY, RANEN PH. *Flora of China* 14. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press: 83–87.
- FANG RZ, MIN TL, 1995. The floristic study on the genus *Rhododendron* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 17(4): 359–379. [方瑞征, 闵天绿, 1995. 杜鹃属植物区系的研究 [J]. *云南植物研究*, 17(4): 359–379.]
- FENG ZB, ZHUANG P, ZHANG C, et al, 2004. An adaptive evaluation of wild *Rhododendron* under *ex-situ* conservation [J]. *Acta Bot Yunnan*, 26: 497–506. [冯正波, 庄平, 张超, 等, 2004. 野生杜鹃花属植物迁地保育适应性评价 [J]. *云南植物研究*, 26: 497–506.]
- GAKU KUDO, 1993. Relationships between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches [J]. *Am J Bot*, 80(11): 1300–1304.
- 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 [J]. *Georgia Am J Bot*, 80(9): 1095–1099.
- KUDO G, HIRAO AS, KAWA Y, 2011. Pollination efficiency of bumblebee queens and workers in the alpine shrub *Rhododendron aureum* [J]. *Int J Plant Sci*, 172(1): 70–77.
- LAN X, ZHANG LH, ZHANG JZ, et al, 2012. Research progress of *Rhododendron* breeding [J]. *Acta Hort Sin*, 39: 1829–1838. [兰熙, 张乐华, 张金政等, 2012. 杜鹃花育种研究进展 [J]. *园艺学报*, 39: 1829–1838.]
- LIU DF, XUE YB, 1997. Plant self-incompatibility [M]//MENG JL. *Genetics of plant reproduction*. Beijing: Science Press: 214–277. [刘定富, 薛永彪, 1997. 植物自交不亲和性 [M]//孟金陵. *植物生殖遗传学*. 北京: 科学出版社: 214–277.]
- LIU XQ, SU JL, LI C, et al, 2010. Study on the fruitfulness of hybridization, selfing and open pollination of *Rhododendron* [J]. *Acta Agric Shanghai*, 26(4): 145–148. [刘晓青, 苏家乐, 李畅, 等, 2010. 杜鹃花自交、杂交及开放授粉结实性研究 [J]. *上海农业学报*, 26(4): 145–148.]
- LIU XQ, SU JL, LI C, et al, 2011. Bottle-neck problems and their strategy for the development of *Rhododendron* industry in China [J]. *J Jiangsu Agric Sci*, 39(3): 14–16. [刘晓青, 苏家乐, 李畅, 等, 2011. 中国杜鹃花产业的瓶颈问题与对策 [J]. *江苏农业科学*, 39(3): 14–16.]
- MA YP, ZHANG CQ, ZHANG JL, et al, 2010. Natural hybridization between *Rhododendron delavayi* and *R. cyanocarpum* (Ericaceae), from morphological, molecular and reproductive evidence [J]. *J Integrative Plant Biology*, 52(9): 844–851.
- MEJIAS JA, ARROYO J, OJEDA F, 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relic Mediterranean populations [J]. *Bot J Linn Soc*, 140: 297–311.
- 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, DAVIES C, PRICKETT R, et al, 2010. Phylogeny of *Rhododendron* subgenus *Hymenanthes* based on chloroplast DNA markers: between-lineage hybridization during adaptive radiation? [J]. *Plant Syst Evol*, 285: 233–244.
- MIN TL, FANG RZ, 1979. On the origin and geographic distribution of genus *Rhododendron* L. [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1(2): 121–127. [闵天绿, 方瑞征, 1979. 杜鹃属 *Rhododendron* L. 的地理分布及起源问题的探讨 [J]. *云南植物研究*, 1(2): 121–127.]
- MIN TL, FANG RZ, 1990. The phylogeny and evolution of genus *Rhododendron* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 12(4): 353–365. [闵天绿, 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.]
- OKAMOTO A, SUTO K, 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.
- ONO A, DOHZONO I, SUGAWARA T, 2008. Bumblebee pollination and reproductive biology of *Rhododendron semibarbatum* (Ericaceae) [J]. *J Plant Res*, 121: 319–327.
- REN MX, JIANG XH, ZHANG DY, 2012. Some questions in plant reproduction ecology [J]. *Biodivers Sci*, 20(3): 241–249. [任明迅, 姜新华, 张大勇, 2012. 植物繁殖生态学的若干重要问题 [J]. *生物多样性*, 20(3): 241–249.]
- ROUSE JL, KNOX RB, WILLIAMS EG, 1993. Inter- and intraspecific pollinations involving *Rhododendron* species [J]. *J Am Rhod 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.
- WANG DY, LIU YJ, BAI YQ, et al, 2012. The breeding research progress of *Rhododendron* plants [J]. *J Anhui Agric Sci*, 40: 15622–15625, 15627. [王定跃, 刘永金, 白宇清, 等, 2012. 杜鹃花属植物育种研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 40: 15622–15625, 15627.]
- WHEELWRIGHT NT, DUKESHIRE EE, FONTAINE JB, et al, 2006. Pollinator limitation, autogamy and minimal in-

- breeding depression in insect-pollinated plants on a boreal Island [J]. *Am Midl Nat*, 155:19-38.
- WILLIAMS EG, ROUSE JL, PALSER BF, et al, 1990. Reproductive biology of *Rhododendron* [J]. *Hort Rev*12:1-67.
- WU H, YANG XM, SHAO HM, et al, 2013. Germplasm resource base for *Rhododendron* horticulture: Status, problems and countermeasures [J]. *Biodivers Sci*, 21 (5): 628-634. [吴荭, 杨雪梅, 邵慧敏, 王飞, 2013. 杜鹃花产业的种质资源基础: 现状、问题与对策 [J]. 生物多样性, 21 (5): 628-634.]
- ZHA HG, MILNE RI, SUN H, 2010. Asymmetric hybridization in *Rhododendron agastum*: a hybrid taxon comprising mainly F1s in Yunnan, China [J]. *Ann Bot*, 105: 89-100.
- ZHANG CQ, FENG BJ, LÜ YL, 1998. Hybridization study of the genus *Rhododendron* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 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.]
- ZHANG JL, ZHANG CQ, GAO LM, et al, 2007. Natural hybridization origin of *Rhododendron agastum* (Ericaceae) in Yunnan, China: inferred from morphological and molecular evidence [J]. *J Plant Res*, 120: 457-463.
- ZHANG JL, ZHANG CQ, WU ZQ, et al, 2007. The potential roles of interspecific pollination in natural hybridization of *Rhododendron* species in Yunnan, China [J]. *Biodiversity Sci*, 15: 658-665. [张敬丽, 张长芹, 吴之坤等, 2007. 探讨种间传粉在杜鹃花属自然杂交物种形成中的作用 [J]. 生物多样性, 15: 658-665.]
- ZHANG LH, 2004. A study on the introduction and adaptability of *Rhododendron* in Lushan Botanical Garden [J]. *J Nanjing Forestry Univ*, 28 (4): 92-96. [张乐华, 2004. 庐山植物园杜鹃花属植物引种与适应性研究 [J]. 南京林业大学学报, 28 (4): 92-96.]
- ZHUANG P, 2014. Analysis of the flowering-leafing phenorhythm of 42 *Rhododendron* species conserved *ex situ* in Dujiangyan, Sichuan Province, China [J]. *Biodivers Sci*, 22: 458-466. [庄平, 2014. 四川都江堰迁地保育的42种杜鹃花属植物的开花-展叶物候节律 [J]. 生物多样性, 22: 458-466.]
- ZHUANG P, ZHENG YR, SHAO HM, et al, 2012. An assessment on the adaptability of *Rhododendron* plants under *ex situ* conservation [J]. *Biodivers Sci*, 20: 665-675. [庄平, 郑元润, 邵慧敏, 等, 2012. 杜鹃花属植物迁地保育适应性评价 [J]. 生物多样性, 20: 665-675.]