

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201704018

引文格式: 庄平. 32 种杜鹃花属植物在迁地保育条件的自交研究 [J]. 广西植物, 2017, 37(8):959-968

ZHUANG P. Self-fertilization of 32 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation [J]. Guihaia, 2017, 37(8):959-968

32 种杜鹃花属植物在迁地保育条件下的自交研究

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: 迁地保育条件下的杜鹃花属植物自交可育性一直缺乏系统的比较研究, 该文对 5 亚属 13 亚组 32 种杜鹃花属植物的自交进行了数据采集与分析, 初步揭示了迁地保育条件下杜鹃花属植物自交育性特征。结果表明: (1) 自交可育与不育是杜鹃花属植物有性生殖中的两个并存现象, 自交能育型种类或多于不育型。在受试的 32 种杜鹃花中, 自交不育型 10 种、弱可育型 5 种、可育型 7 种、高可育型 10 种, 其中 27 种的自交育性为首次报道, 涵盖包括杜鹃亚属杜鹃组 (sect. *Rhododendron*) 和马银花亚属 (subgen. *Azaleastrum*) 及常绿杜鹃亚属 (subgen. *Hymenanthes*) 中银叶杜鹃亚组 (subsect. *Argyrophylla*) 等 5 个亚组在内的未被研究的类群。(2) 通过与自然授粉有关育性指标的比较, 发现不同种类的自交可育性指标有大幅度降低及增高这两类截然不同的现象, 从而提出了自交可能是部分杜鹃花属植物的适应策略, 或者对不利环境及其媒介条件的主动响应。(3) 在云锦杜鹃亚组 (subsect. *Fortunea*) 这个被认为最原始的杜鹃花类群中, 具备从自交不育到高可育的所有类型, 并可能由此奠定整个杜鹃花属的遗传基础, 而类群与种类分布的不同区域气候环境长期直接的或通过影响传粉媒介间接的作用, 则可能是最终塑造该属植物自交育性多样化的外部动力。(4) 该文还依据有关自交的研究结果, 对杜鹃花属植物的迁地保育、育种、相关学科发展进行了讨论, 并认为后合子期败育的理论不能完美地解释自交不能坐果的现象, 而多倍体似不会导致自交不育。

关键词: 迁地保育, 自交, 可育性, 杜鹃花属

中图分类号: Q949.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)08-0959-10

Self-fertilization of 32 *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: The self-fertility of *Rhododendron* under the *ex-situ* conservation conditions remains largely unclear due to the lacking of comparative study among the species in the genus. In this study, self-bred experiments on 32 species including 13 subsections within 5 subgenera were carried out for a period of four years of data collection and analysis in the main bases of Longchi Dujiangyan (1 700 m above sea level), Yutang Dujiangyan (700 m), and Emeishan Biological Test

收稿日期: 2017-04-11 修回日期: 2017-07-13

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。

Station (805 m). Using 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 the auxiliary indexes, the experiment revealed the self-fertility characteristics of *Rhododendron*. The results were as follows: (1) Self fertility and sterility is two coexisting phenomena of *Rhododendron* sexual reproduction, and the former had more types than the latter. Of the 32 *Rhododendron* species, ten species were self-sterility, five species weak fertile type, seven species fertile type, and ten species high fertility type. Twenty-seven self-fertility species from sect. *Rhododendron*, subgen. *Azaleastrum* and subsect. *Argyrophylla*, the other four subsections in subgen. *Hymenanthus* and other groups were reported for the first time in China. (2) Through the comparison with natural pollination related fertility index, there were two distinct reflection found in fertility index of different species in inbred background: greatly reduced or increased, thus putting forward self fertility is an adaptation strategy for partial species of *Rhododendron*, or active in response to adverse environmental conditions. (3) Subsect. *Fortunea* considered as the most primitive taxa, with all types from self sterile to high fertility, may laid inherent genetic basis for the genus, and different regional climate and environment for the specific groups and species, through the long-term direct or indirect effects on pollinator, may be an external force that shape the diversification on self fertility of the genus ultimately. (4) The conservation, breeding and development of related disciplines were also discussed on the basis of the research results, the mechanism about post-zygotic abortion could not explain perfectly capsul aborted for some species and the polyploidy might not lead to self sterility in the genus.

Key words: *ex-situ* conservation, self-fertilization, fertility, *Rhododendron*

植物的自交被定义为同一个体或相同基因型的不同个体之间的交配(刘定富和薛永彪, 1997)。学者们普遍认为杜鹃花属植物的大多数种类为自交亲和(Self-compatibility, SC)植物(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993), 杜鹃亚属的越桔杜鹃组 sect. *Vireya*、常绿杜鹃亚属 subgen. *Hymenanthus* 中的种类自交亲和现象普遍, 羊躑躅亚属 subgen. *Pentstemon* 和映山红亚属 subgen. *Tsutsusi* 中也有自交亲和情形(Rouse et al, 1993), 但由于该属植物种类丰富, 对自交育性的系统认识尚待深入。

已有的研究显示, 自交亲和或具有一定亲和力的杜鹃花属植物包括: 常绿杜鹃亚组中的短果杜鹃 *R. brachycarpum* (Akira & Hirao, 2010)、牛皮杜鹃 *R. aureum* (Gaku, 1993)、常绿杜鹃 *R. ponticum* (Jose et al, 2002), 露珠杜鹃亚组 subsect. *Irrorata* 的露珠杜鹃 *R. irroratum* (张敬丽等, 2007), 杜鹃亚属 subgen. *Rhododendron* 有鳞大花亚组 subsect. *Maddenia* 中的木兰杜鹃 *R. uttallii* (Barbara et al, 1989), 杜鹃组 sect. *Rhododendron* 中著名的高山玫瑰 *R. ferrugineum* (Escaravage et al, 1997; Escaravage & Wagner, 2004), 羊躑躅亚属中的 *R. canadense* (Nathannel et al, 2006); 而不亲和或亲和力弱的种类包括常绿杜鹃亚属云锦杜鹃亚组 subsect.

Fortunea 的大白杜鹃 *R. decorum*, 树形杜鹃亚组 subsect. *Arborea* 的马缨花 *R. delavayi* 和露珠杜鹃亚组的迷人杜鹃 *R. agastum* (张敬丽等, 2007), 以及特产于日本的异蕊杜鹃亚属 subgen. *Mumeazalea* 的唯一种类 *R. semibarbatum* (Akiko et al, 2008), 映山红亚属中的丁香杜鹃 *R. farrerae*、映山红 *R. simsii*、*R. moulmainense*、*R. championiae*、香港杜鹃 *R. hongkongense*、*R. simiarum* (Ng & Corlett, 2000), 杜鹃亚属越桔杜鹃组中的 *R. championce*、*R. amamiense* 等(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993)。但迄今我们仍难以把握该属植物自交育性的全貌。

Williams et al (1990) 认为, 自交不亲和主要源于同型致死基因(lethal gene)作用所导致的后合子期败育(post-zygotic abortion)。Akiko (2008) 研究了分布在日本雄蕊先熟(protandrous)的 *Rhododendron semibarbatum*, 在合子期自交不亲和, 需要外部传粉者介入才能结实。Hirao et al (2006) 通过对 *R. aureum* 花期昆虫访问、花粉散布、交配模式、有性繁殖的早迟变化, 认为末花期由于自交率增加, 种子产量减少。而 Escaravage & Wagner (2004) 则以 *R. ferrugineum* 为研究对象, 结果认为该种类自交亲和系数(self-compatibility index)可高达 0.95~0.97。刘晓青等(2010)认为, 通过人工授粉可增加品种杜

鹃花的自交结实率。

综合分析,系统认识杜鹃花属植物的自交育性,有助于深入探讨其育性多样性及其适应机理,对于建立该属植物自交系并发掘杂种优势材料等方面有重要价值。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究的材料与研究自然授粉的材料相同并为同一来源和保育地点,主要栽培在海拔 1 700 m 的四川都江堰龙池基地和海拔 700 m 的玉堂基地以及海拔 805 m 的峨眉山生物试验站(庄平,2017)。包括杜鹃花属植物 32 种,分属 5 亚属,其中常绿杜鹃亚属 8 亚组 17 种,杜鹃亚属 5 亚组 12 种及马银花亚属(subgen. *Azaleastrum*)的(长蕊杜鹃 *R. stamineum*)、映山红亚属的(映山红 *R. simsii*)和羊躑躅亚属的(羊躑躅 *R. molle*)各 1 个代表种。其中,杜鹃亚属三花杜鹃亚组(subsect. *Triflora*)的问客杜鹃(*R. ambiguum*)(2n=52)、云南杜鹃(*R. yunnanense*)(2n=78)和亮鳞杜鹃亚组(subsect. *Heliolepidia*)的红棕杜鹃(*R. rubiginosum*)(2n=52,78)为多倍体,其余种类均为二倍体(Ammal et al,1950;张长芹等,1998)。

1.2 方法

1.2.1 田间试验和室内测试 田间试验和室内测试的具体方法与研究自然授粉的方法相同,参见庄平(2017)的方法。通过田间试验获得的自交坐果率的基本数据并收获其成熟种子;在室内实测获得单果种子数、发芽率与绿苗率等基础数据,并进一步进行数据整理获得其他相关指标值,在给定其中的一些重要指标值以合理的等级划分与权重后,综合评估杜鹃花属植物在迁地保育条件下的自交育性。

1.2.2 数据处理与分析 本研究开展了为期 4 a 的数据采集,并进行数据处理与分析,计算坐果率(*St*)、发芽率与绿苗率(*Gs*)、单位能育种子数(*Sf*)、育性系数等。计算公式如下:

坐果率(%)=(坐果数/花朵数)×100% (1)

发芽率(%)=(3 次重复发芽数之和/300 或实际数量)×100% (2)

绿苗率(%)=(3 次重复绿苗数之和/300 或实

际数量)×100% (3)

单位能育种子数(粒/果)=(3 粒蒴果种子总数量/3)×绿苗率(%) (4)

育性系数=自交单位能育种子数/自然授粉能育种子数 (5)

1.2.3 指标体系与等级划分 (1)坐果率:杜鹃花育性适应或适合度的常用指标。可划分为 4 个等级,即不能坐果(0)、0<低<20、20≤中<40、高≥40。(2)绿苗率:种子生活力的常用指标,可结合发芽率和黄化率用来分析可育性。可划分为 4 个等级,即无绿苗(0)、0<低<10、10≤中<50、高≥50。(3)绿苗系数: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-Gc 为非绿苗系数。可划分为 4 个等级,即无绿苗(0)、0<低<0.6、0.6≤中<0.9、高≥0.9。(4)单位可育种子数:具有正常生活力种子的绝对值指标。可划分为 4 个等级,即无能育种子(0)、0<低<20、20≤中<200、高≥200。

1.2.4 可育性综合评价 根据坐果率、绿苗率、绿苗系数和单位能育种子数(绝对数量数值)等指标,可以从不同的角度认识杜鹃花属植物的育性。但由于考虑到单一指标的不完整性和片面性以及各指标的重要性差异,因此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,或简称能育性值。

各指标等级和权重分值分配方案如表 1 所示,设总权重(最高分值)为 10,其中给定绿苗率的最高权重 5 分,为主要指标;绿苗系数的最高权重为 2 分,为次要指标;坐果率与能育种子数给定的最高权重各 1.5 分,为辅助指标。某种杜鹃花种类各项指标等级与得分,以该种的试验数据并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,即能育性值。可将能育性划分为 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 坐果率 (*St*)

图 1 结果显示,在受试的 32 个种中,24 个种均能不同程度地坐果,占受试种类 75%。其中 19 种自交坐果率达到或超过 40%,包括大钟杜鹃(*R. ririei*)

表 1 杜鹃花育性指标等级与权重分配
Table 1 Fertile index grades and their weight allocations

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) (%)	$0 < Gs < 10$	1.0	$10 \leq Gs < 50$	3.0	$Gs \geq 50$	5.0
绿苗系数 Green seedling coefficient (Gc)	$0 < Gc < 0.6$	0.5	$0.6 \leq Gc < 0.9$	1.5	$Gc \geq 0.9$	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

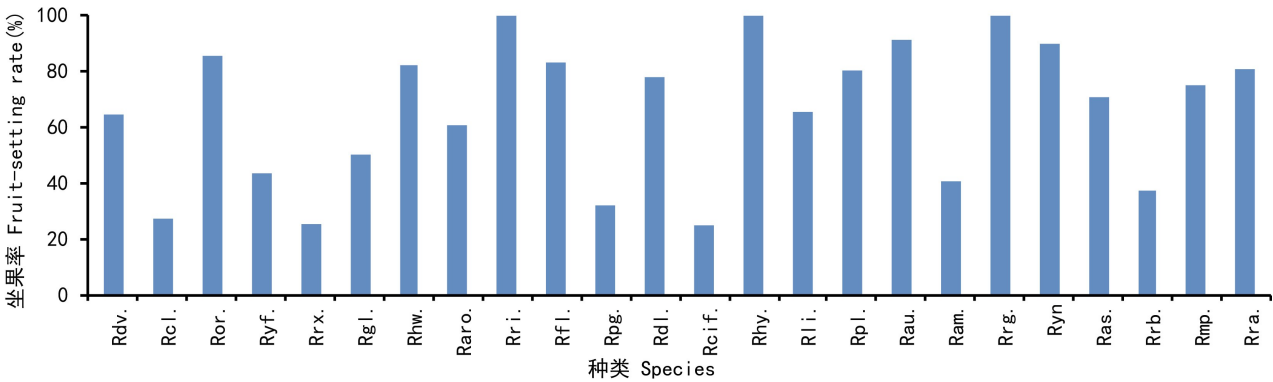


图 1 杜鹃花属植物自交坐果的比较 Rdv.-腺果杜鹃, Rcl.-美容杜鹃, Ror.-山光杜鹃, Ryf.-越峰杜鹃, Rrx.-大王杜鹃, Rgl.-粘毛杜鹃, Rhw.-岷江杜鹃, Raro.-峨眉银叶杜鹃, Rri.-大钟杜鹃, Rfl.-繁花杜鹃, Rpg.-海绵杜鹃, Rdl.-马缨花, Rcif.-美艳橙红杜鹃, Rhy.-粉果杜鹃, Rli.-百合花杜鹃, Rpl.-多鳞杜鹃, Rau.-毛肋杜鹃, Ram.-问客杜鹃, Rrg.-基毛杜鹃, Ryn.-云南杜鹃, Ras.-紫花杜鹃, Rrb.-红棕杜鹃, Rmp.-宝兴杜鹃, Rra.-腋花杜鹃。下同。
Fig. 1 Capsul set of *Rhododendron* under self-fertilization Rdv.-*R. davidii*, Rcl.-*R. calophytum*, Ror.-*R. oreodoxa*, Ryf.-*R. yuefengense*, Rrx.-*R. rex*, Rgl.-*R. glischrum*, Rhw.-*R. hunnewellianum*, Raro.-*R. argyrophyllum* subsp. *omeiense*, Rri.-*R. ririei*, Rfl.-*R. floribundum*, Rpg.-*R. pingianum*, Rdl.-*R. delavayi*, Rcif.-*R. citriniflorum* var. *horeaum*, Rhy.-*R. hylaeum*, Rli.-*R. liliiflorum*, Rpl.-*R. polylepis*, Rau.-*R. augustinii*, Ram.-*R. ambiguum*, Rrg.-*R. rigidum*, Ryn.-*R. yunnanense*, Ras.-*R. amesiae*, Rrb.-*R. rubiginosum*, Rmp.-*R. moupinense*, Rra.-*R. racemosum*. The same below.

等 10 种常绿杜鹃亚属成分, 占该亚属受试种类的 58.8%(银叶杜鹃亚组 subsect. *Argyrophylla* 4 种, 占该亚组的 80%; 云锦杜鹃亚组 3 种, 占该亚组的 50%) 和杜鹃亚属的基毛杜鹃 *R. rigidum* 等 9 种, 占该属受试种类的 75%。坐果率大于 20% 小于 40% 的共 6 种, 其中 4 种为常绿杜鹃亚属成分。部分银叶杜鹃亚组的大钟杜鹃、繁花杜鹃 *R. floribundum* 和海绵杜鹃 *R. pingianum* 与三花杜鹃亚组的毛肋杜鹃 *R. augustinii*、基毛杜鹃 *R. rigidum* 和紫花杜鹃 *R. amesiae* 的自交坐果率明显高于自然授粉坐果率

40%~60%, 而美艳橙黄杜鹃 *R. citriniflorum* var. *horeaum* 与百合花杜鹃 *R. liliiflorum* 则相反。8 种杜鹃花自交不能坐果, 约占受试种类的 25%, 其中包括常绿杜鹃亚属的云锦杜鹃 *R. fortunei*、大白杜鹃和露珠杜鹃等 3 种, 杜鹃亚属三花杜鹃亚组 subsect. *Triflora* 的黄花杜鹃 *R. lutescens*、山育杜鹃 *R. oreotrephes* 自交不能坐果; 另外代表马银花亚属的长蕊杜鹃、映山红亚属的映山红和羊躑躅亚属的羊躑躅坐果率均为零; 虽然马缨花 *R. delavayi* 坐果率达 77.8%, 但不能结实。

以上结果表明,受试的大多数杜鹃花种类都有不同程度的自交坐果能力;杜鹃亚属的自交坐果能力或略高于常绿杜鹃亚属;进一步结合已有研究资料分析表明,在亚属级水平上自交坐果能力与亚属的进化程度有负相关趋向;坐果率达 40% 及其以上的 19 个种中,有岷江杜鹃 *R. hunnewellianum* 等 5 个为局域种,其他 14 种多为我国西部或中部偏西较高海拔区域的分布类型;而不能坐果的 8 个杜鹃花种类无一例外地均属广布种,多分布到我国东部较低海拔区域(Fang et al, 2005)。受试类群与种类的自交坐果能力有随其系统演化和扩散而降低的倾向。另外还证实,人工授粉可提高自交亲和能力较高的杜鹃花类群的坐果率,而对亲和力较弱的种类则没有明显作用。

2.2 绿苗率 (Gs)

如上所述,有 8 种杜鹃花自交不能坐果,而且自交坐果率在 70% 以上的树形杜鹃亚组的马缨花不能产生种子,三花杜鹃亚组的紫花杜鹃尽管能产极少量的种子(2 粒/果)但不能发芽,因此有 10 种杜鹃花自交不育。

图 2 结果显示,在能坐果并能产生能育种子的 22 种杜鹃花属植物中,绿苗率达到或超过 50% 的种类主要分布在常绿杜鹃亚属银叶杜鹃亚组(4/5)和杜鹃亚属的三花杜鹃亚组(3/5)中,前一亚属的杯毛杜鹃亚组(subsect. *Falconera*)唯一的受试种大王杜鹃(*Rhododendron rex*)及云锦杜鹃亚组中的美容杜鹃(*R. calophytum*)和后一亚属中的腋花杜鹃(*R. racemosum*)也达到或超过了上述绿苗率水平;在绿苗率低于 10% 的种类中,有云锦杜鹃亚组中的腺果杜鹃(*R. davidii*)、越峰杜鹃(*R. yuefengense*)和杜鹃亚属中的百合花杜鹃、基毛杜鹃与红棕杜鹃(*R. rubiginosum*)等 5 种。常绿杜鹃亚属的火红杜鹃亚组 subsect. *Neriiflora* 中的美艳橙黄杜鹃与杜鹃亚属川西杜鹃亚组(subsect. *Moupinensia*)的宝兴杜鹃(*Rhododendron moupinense*)的绿苗率则居于中偏低水平。进一步考察绿苗率净减率得知,自交绿苗率明显低于自然授粉绿苗率的种类依次有基毛杜鹃(73.7%)、多鳞杜鹃(*R. polylepis*)(46.3%)、腺果杜鹃(39.3%)、百合花杜鹃(27.6%)、海绵杜鹃(26.2%)、粉果杜鹃(*R. hylaeum*)(16.6%)、越峰杜鹃(13.5%),而明显高于后者的包括云南杜鹃(*R.*

yunnanense)(42.7%)、大王杜鹃(37.7%)、毛肋杜鹃(*R. augustinii*)(33.3%)、山光杜鹃(*R. oreodoxa*)(18.5%)、峨眉银叶杜鹃(*R. argyrophyllum* subsp. *omeiense*)(16.6%)和美艳橙黄杜鹃(14.1%)。

由此可见,自交背景下的绿苗率随类群与种类显示出了巨大差异。总的来说,银叶杜鹃亚组与三花杜鹃亚组呈现了较高水平的绿苗率值,这 2 个类群主要以亚优势层植被成份分布在我国中~西部以阴湿为特征的中山~亚高山区域条件下(Fang et al, 2005);相反,不少自交绿苗率低的种类如越峰杜鹃、百合花杜鹃主要是构成亚高山顶部灌丛优势层的成分(李光照, 2008),而美艳橙黄杜鹃、基毛杜鹃与红棕杜鹃主要分布在西部海拔更高光资源丰富的区域(Fang et al, 2005)。

2.3 绿苗系数 (Gc)

考察绿苗系数可更加清晰地观察绿苗与非绿苗二者相对比率间的消长特征(图 3)。绿苗系数高于 0.8 的 16 种类中,常绿杜鹃亚属 9 种(占本亚属的 69.2%),杜鹃亚属 7 种(占本亚属的 66.7%),银叶杜鹃亚组、三花杜鹃亚组及云锦杜鹃亚组均有较高的绿苗系数;而自交绿苗系数比自然授粉有明显下降的种类以净绿苗系数绝对值下降计,则依次有基毛杜鹃(0.842)、越峰杜鹃(0.612)、百合花杜鹃(0.451)、美艳橙红杜鹃(0.337)、粉果杜鹃(0.324)和腺果杜鹃(0.167)等 6 种,其中仅腺果杜鹃为川西阴湿山地分布种。数据显示,红棕杜鹃的自交绿苗系数达到了 1,反而高于自然授粉值(0.655),但考虑到该种类受试个体仅 1 株,其绿苗系数的提高很可能仅仅是由于人工授粉的加强效应(刘晓青等, 2010),故不能高估其自交能力。

以上结果表明,在自交背景下不同的类群或种类的绿苗系数存在明显差别;并与有关坐果率和绿苗率一样,显现出与种类自然分布区域及其环境的一定关联;除了导致一些种类不能坐果外,自交还降低了一些种类后代苗木的生活力;但同时自交则可能是本次试验中另一些高绿苗系数种类的重要繁殖策略。

2.4 单位可育种子数 (Sf)

在自交情况下,多数种类的单位种子数与单位可育种子数比自然授粉情况有明显下降。单位可育种子数超过 200 粒水平的仅有峨眉银叶杜鹃,低

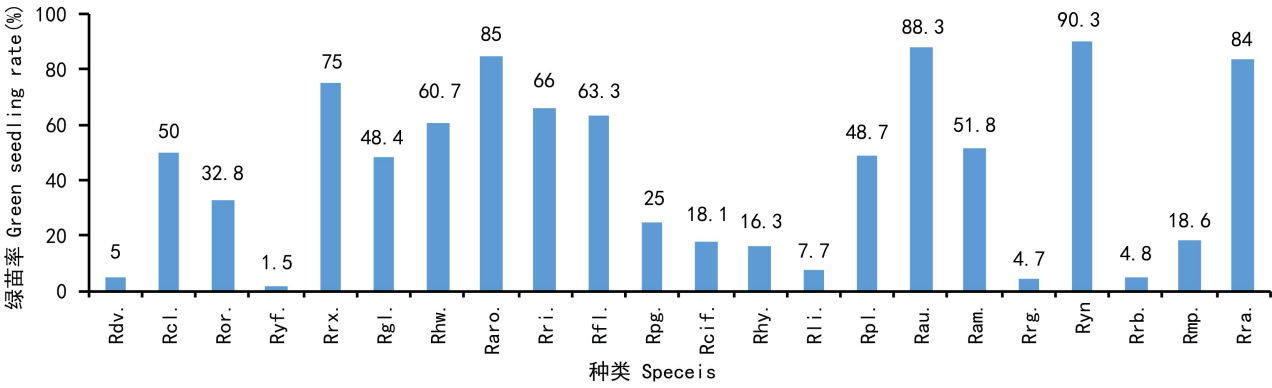


图 2 杜鹃花属植物自交绿苗率的比较

Fig. 2 Green seedling rate of *Rhododendron* under self-fertilization

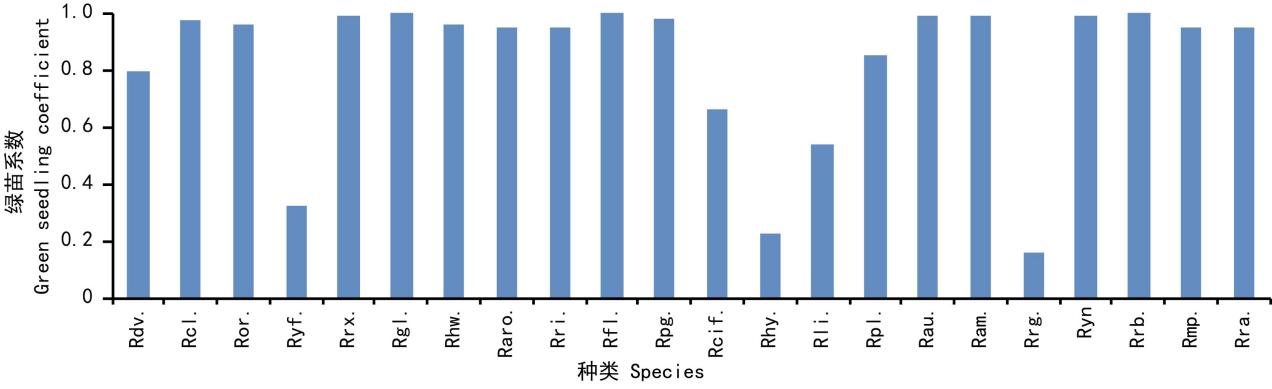


图 3 杜鹃花属植物自交绿苗系数的比较

Fig. 3 Green seedling coefficient of *Rhododendron* under self-fertilization

于 20 粒的种类包括了腺果杜鹃、越峰杜鹃、大王杜鹃、粘毛杜鹃、岷江杜鹃、海绵杜鹃、美艳橙红杜鹃、粉果杜鹃、百合花杜鹃、问客杜鹃、基毛杜鹃和红棕杜鹃等 12 种,占 22 个受试可育种类的 54.5%,其他 9 种杜鹃花的单位可育种子量则在大于 20 粒到小于 200 粒之间(图 4)。

在上述 22 个自交可育种类中,有 15 种的单位可育种子数量低于自然授粉情况,其降幅在 44.2%~98.9%之间,按类群与降幅大小依次有常绿杜鹃亚属的越峰杜鹃(98.9%)、粘毛杜鹃(98.8%)、腺果杜鹃(98.3%)、粉果杜鹃(94.9%)、山光杜鹃(90%)、美艳橙黄杜鹃(85.4%)、岷江杜鹃(65.5%)、海绵杜鹃(63.4%)、美容杜鹃(61.5%)、大钟杜鹃(49.0%)

和杜鹃亚属中的百合花杜鹃(97.1%)、基毛杜鹃(90.8%)、问客杜鹃(88.9%)、多鳞杜鹃(49.4%)和腋花杜鹃(44.2%)等。这表明,自交会导致受试的多数种类的可育种子数量的明显下降,从而可以推断在通常情况下自交不是这些种类的有益选择。

在同样的背景下,其他 7 个种类的单位可育种子量却高于自然授粉情况。其中,源于以阴湿为特征的(川西)亚高山山地(Fang et al, 2005; 庄平和高贤明, 2002)的 7 个种类的种子量增幅依次为毛肋杜鹃(89.8%)、峨嵋银叶杜鹃(76.8%)、大王杜鹃(62.8%)、繁花杜鹃(55.1%)、红棕杜鹃(42.9%)云南杜鹃(36.0%)和宝兴杜鹃(3.7%)。而红棕杜鹃自交单位可育种子数量仅 0.7 粒,虽然高于其自然

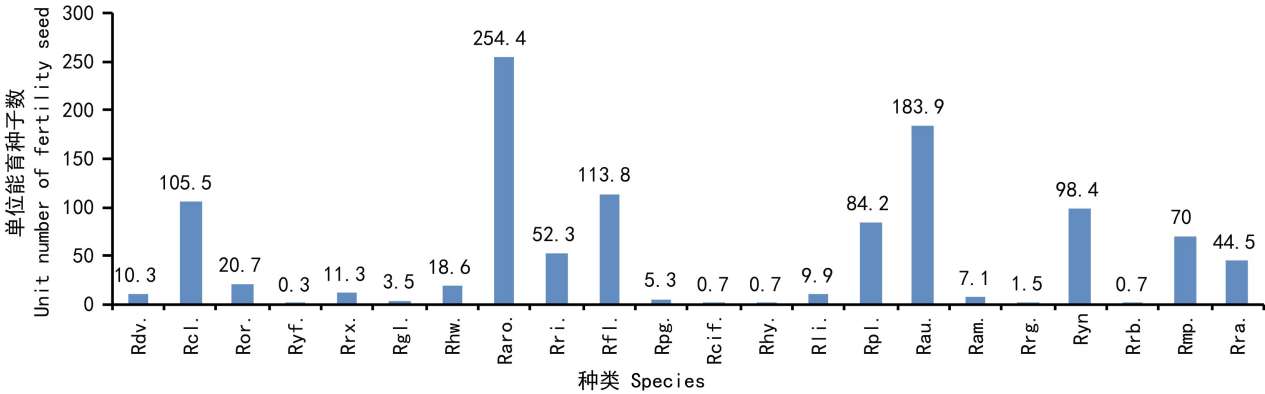


图 4 杜鹃花属植物自交单位可育种子数量的比较
Fig. 4 Number of fertility seed of *Rhododendron* under self-fertilization

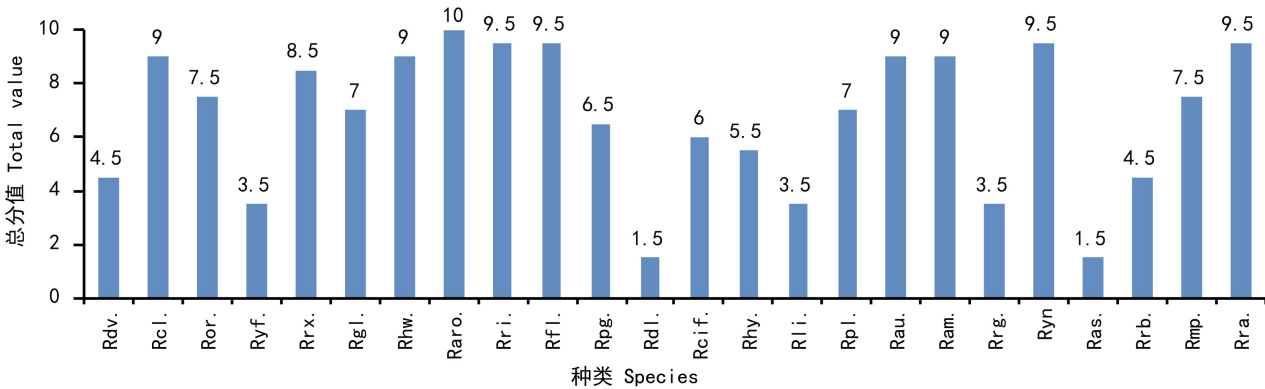


图 5 杜鹃花属植物自交可育性的评价
Fig. 5 Fertility assessment of *Rhododendron* under self-fertilization

授粉情况下的相应值(0.4 粒),但考虑到自然授粉开花植株(仅 1 株)的局限,因此认为红棕杜鹃应是一个自交结实能力低下的种类。

2.5 综合评价

依据本研究设定的综合评价方案,利用坐果率、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(表 1),对杜鹃花属植物自交能育性的综合评价结果是 $0 \leq$ 可育性值 < 2.5 的云锦杜鹃、大白杜鹃、露珠杜鹃、黄花杜鹃、山育杜鹃、长蕊杜鹃、映山红和羊躑躅等 8 种不能坐果以及马缨花与紫花杜鹃等 2 种能坐果而不能结实或能结实而不能发芽的共 10 种杜鹃花为自交不育型; $2.5 \leq$ 可育性值 < 5 的腺果杜鹃、越峰杜鹃、百合花杜鹃、基毛杜

鹃和红棕杜鹃等 5 种为自交弱可育型; $5 \leq$ 可育性值 < 8 的山光杜鹃、粘毛杜鹃、海绵杜鹃、美艳橙红杜鹃、粉果杜鹃、宝兴杜鹃和多鳞杜鹃等 7 种为自交能育型;可育性值 ≥ 8 的美容杜鹃、大王杜鹃、岷江杜鹃、峨眉银叶杜鹃、大钟杜鹃、繁花杜鹃、毛肋杜鹃、问客杜鹃、云南杜鹃和腋花杜鹃等 10 种为自交高可育型。

3 讨论与结论

3.1 自交可育性的数量分布

自交可育与自交不育是杜鹃花属植物有性繁殖中的两个并存现象,自交可育型种类或多于不育型。

研究表明,在受试的 32 种杜鹃花中其可育性综合评价结果为,自交不育型 10 种,弱可育型 5 种,可育型 7 种,高可育型 10 种,不同程度可育种类总计 22 种,占受试种类的 68.8%。这为前人有关大多数杜鹃花属植物为 SC 型的论断(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993)提供了又一佐证。但若将自交不育的概念从严格不育扩展到“很少可育”的意义上,则本次试验自交不育的种类则可达到 15 个。由此出发,将其自交可育与不可育看作杜鹃花属植物有性繁殖中的两个并存现象亦可。根据作者掌握的资料梳理,除大白杜鹃、露珠杜鹃、马缨花、映山红和羊躑躅等 5 种已有相关报道外(张敬丽等, 2007; Ng & Corlett, 2000),其余 27 种的自交育性研究均为首次报道,包括杜鹃亚属杜鹃组和马银花亚属及常绿杜鹃亚属中银叶杜鹃亚组等 5 个亚组未被研究的类群。

3.2 自交可育性适应性及其策略

在通常情况下自交是部分杜鹃花的适应策略,但也有少数种类对自交繁殖有正面和主动的响应。在过去的研究中,自交通常被认为是该属植物在不利于同种异交的环境及其媒介背景下的响应(Gaku et al, 2011; Hirao et al, 2006; Nathannel et al, 2006),因此无疑是一种带有被动性质的适应策略,在本研究中也证明有 22 种杜鹃花均不同程度地具备这一潜质。与自然授粉比较,腺果杜鹃、越峰杜鹃、海绵杜鹃、粉果杜鹃、百合花杜鹃、多鳞杜鹃的自交绿苗率明显下降,绿苗系数明显降低的种类包括粉果杜鹃、基毛杜鹃、越峰杜鹃、美艳橙红杜鹃与百合花杜鹃,有 15 种杜鹃花属植物的单位可育种子数量被降低了 44.2%~98.9%。凡此种说明,自交除了能导致一些种类不能坐果外,还引起不少类群和种类后代可育种子数量的下降,从而使具有生活力的苗木数量及其比例降低。因此对多数杜鹃花属植物而言,自交的益处值得怀疑(Charlesworth & Charlesworth, 1987)。

毛肋杜鹃、峨嵋银叶杜鹃、大王杜鹃、云南杜鹃、繁花杜鹃和宝兴杜鹃等 6 个种在自交条件下的单位可育种子数量反而比自然授粉的相应值增加了 3.7%~89.8%,而且前 4 种植物的绿苗率也比自然授粉提高了 16.6%~42.7%,因此,将这类植物的自交行为仅仅视为带有被动性的“适应策略”或许不够妥当。由此可以推断,在杜鹃花属植物中或许有少量种类,通过长期的进化适应其自交可育性已

同异交一样重要,某些重要的育性指标甚至能超过了异交水平,这或是对长期进化的一种正面和主动的响应,但并不排除人工授粉对自交可育性的加强作用(刘晓青等, 2010)。

3.3 自交可育性的类群基础及成因

杜鹃花属植物自交可育性的成因分析。闵天绿等(1990)在杜鹃花属植物系统发育与进化研究中指出,常绿杜鹃亚属中的云锦杜鹃亚组是原始杜鹃花类群最亲近的后裔。在本研究所涉及的 32 个杜鹃花种中,有 6 个云锦杜鹃亚组种类,其中的云锦杜鹃和大白杜鹃被证实或再次证实为自交不育,而在美容杜鹃、山光杜鹃、腺果杜鹃和越峰杜鹃中,前 2 种分别为高可育和可育型,后两者均为弱可育型。由此可见,在这个原始杜鹃类群中,各种自交育性的成分兼而有之,这或许就是我们理解杜鹃花属植物种性或遗传性的基础。换言之,云锦杜鹃亚属显示的自交育性格局为认识这条演化路线上其他较进化的杜鹃花类群和种类自交育性提供了内在的遗传基础和多种可能。

如上所述,杜鹃花属植物中有 6 个自交高可育并对自交可能有主动响应的种类,其来源均为以阴湿为特征川西亚高山山地(庄平和高贤明, 2002)。以峨眉山海拔 2 400 m 的亚高山为例,其雾日居全国气象测报站之冠(钟永熙, 1984),这类极端的阴湿条件的长期作用势必直接或通过影响传粉媒介的活动给异交带来种种不便(Hirao et al, 2006),而最终可能使一些杜鹃花类群对自交形成了主动响应,但这并不意味着在此环境下的其他杜鹃花物种都有这样的极端响应。同时,被证明自交不育的 10 个物种中,有 9 种均为广布种或比较喜光或耐热的种类。其中云锦杜鹃、长蕊杜鹃、映山红、羊躑躅及黄花杜鹃是我国东部较低海拔热量充足区域内的广布种(Fang et al, 2005; 庄平, 2012; 庄平等, 2013);露珠杜鹃和马缨花均来自高日照时数和高太阳辐射量的云贵高原(庄平等, 2012);山育杜鹃作为亚高山灌丛成分从藏东南地区分布到川西南光照充足的海拔 3 000~3 700 m 的山地环境中(Fang et al, 2005);大白杜鹃则从藏东南一直分布到广西北部和华中山地,广布于海拔 1 000~3 500 m 并具有罕见的耐旱、耐寒、耐热和喜光等广泛的适应能力(Fang et al, 2005);虽然紫花杜鹃仅限于半

干旱的宝兴、丹巴和康定海拔 2 000~3 000 m 区域, 但常年光照非常充足。通过以上两方面极端例子的比较分析表明, 类群和种类所处的上述不同区域气候环境长期的直接或通过影响传粉媒介间接的作用, 或是最终塑造杜鹃花属植物自交育性多样化的外部动力。

3.4 其他几点启示

杜鹃花属植物自交育性研究的几点启示。(1) 通过本研究, 进一步证实了杜鹃花属植物自交现象普遍, 鉴于迁地保育条件下因植株个体限制可能导致的自交衰退, 有效的解决办法要保证“最小种群”数量, 同时还应加强野外同种不同居群的搜集保育; (2) 该属植物许多类群和种类自交可育的性质, 为开发杜鹃花自交纯系和纯化亲本以提高后代杂种优势提供了可能, 自交不育的某些类群和种类则可能具有更广泛的变异来源, 而此次试验被证明自交不育的种类中是否存在可育单株亦未可知, 如本试验结果为自交不育的露珠杜鹃在早些时候的野外研究中被证实为自交弱可育(张敬丽等, 2007), 而这些可能性也需要我们进一步探索; (3) 该属植物作为一个类群复杂、分布广泛、生态与潜在经济价值巨大的植物大属, 其自交的生物学意义仍需要从多角度和多层次进行深入研究, 尤其应加强有关进化生物学、保育生物学、遗传学和育种学等领域的研究; (4) 通过有关坐果、绿苗率、绿苗系数和单位可育种子数量等可育性指标的研究, 可以看到从自交受精到形成具生活力或无生活力小苗的各个阶段中杜鹃花种类的自交可育性表征, 这符合合子期败育的理论(Williams et al, 1990), 但这一理论能否完美地解释不少种类不能坐果的现象还值得怀疑, 而问客杜鹃等 3 个多倍体种类均为自交可育的事实说明, 多倍体或许不会导致自交不育。

致谢 本研究田间与室内试验和数据采集工作由李烨与唐桂英女士完成, 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:

AKIKO ONO, IKUMI DOHZONO, TAKASHI SUGAWARA, 2008. Bumblebee pollination and reproductive biology of

- Rhododendron semibarbatum* (Ericaceae) [J]. J Plant Res, 121: 319–327.
- AKIRA S. HIRAO, 2010. Kinship between parents reduces offspring fitness in a natural population of *Rhododendron brachycarpum* [J]. Ann Bot, 105: 637–646.
- AMMAL EK, ENOCH IC, BRIDGWATER M, 1950. Chromosome numbers in species of *Rhododendron* [J]. *Rhododendron Year Book*, 5: 78–91.
- BARBARA F, PALSER, JOHN L, ROUSE, et al, 1989. Coordinated timetables for megagametophyte development and pollen tube growth in *Rhododendron nuttallii* from anthesis to early postfertilization [J]. Am J Bot, 76(8): 1167–1202.
- CHARLESWORTH D, CHARLESWORTH B, 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences [J]. Ann Rev Ecol Syst, 18: 237–268.
- ESCARAVAGE N, WAGNER J, 2004. Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population [J]. Plant Biol, 6: 606–615.
- ESCARAVAGE N, PORNON A, DOCHE B, et al, 1997. Breeding system in an alpine species: *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) in the French northern Alps [J]. Can J Bot, 75: 736–743.
- 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.
- HIRAO AS, KAMEYAMA Y, OHARA M, et al, 2006. Seasonal changes in pollinator activities influence pollen dispersal and seed production of the alpine shrub *Rhododendron aureum* (Ericaceae) [J]. Mol Ecol, 15: 1165–1173.
- KUDO G, 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.
- KUDO G, HIRAO AS, et al, 2011. Pollination efficiency of bumblebee queens and workers in the alpine shrub *Rhododendron aureum* [J]. Int J Plant Sci, 172(1): 70–77.
- LI GZ, 2008. *Rhododendron* of Guangxi [M]. Shanghai: Science and Technology Press: 23–26, 56–57. [李光照, 2008. 中国广西杜鹃花 [M]. 上海: 上海科学技术出版社: 23–26, 56–57.]
- 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.]

- MEJIAS JA, ARROYO J, OJEDA F, 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relic Mediterranean populations [J]. J Bot Lin Soc, 140: 297–311.
- 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 Int Plant Biol, 52 (9): 844–851.
- 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.]
- NATHANNEL T, WRIGHT W, DUKESHIRE E, et al, 2006. Pollinator limitation, autogamy and minimal inbreeding depression in insect-pollinated plants on a boreal Island [J]. Am Midl Nat, 155:19–38.
- NG SC, CORLETT RT, 2000. Comparative reproductive biology of the six species of *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China [J]. J Can Bot, 78: 221–229.
- ROUSE JL, KNOX RB, WILLIAMS EG, 1993. Inter-and intraspecific pollinations involving *Rhododendron* species [J]. J Am Rhodo Soc, 47: 23–28.
- WILLIAMS EG, ROUSE JL, PALSER BF, et al, 1990. Reproductive biology of *Rhododendron* [J]. Horti Rev, 12:1–67.
- 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]. Biodivers Sci, 15: 658–665. [张敬丽, 张长芹, 吴之坤, 乔琴, 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.]
- ZHONG YX, 1984. The vertical climatic differentiation of the eastern slope at Mount Emei [J]. J S Western Technol Coll, 5: 111–116. [钟永熙, 1984. 峨眉山东坡气候的垂直分异 [J], 西南师范学院学报, 5: 111–116.]
- ZHUANG P, 2012. Discuss on the *Rhododendron* geographical disretribution types and their cause of formation in China [J]. Guihaia, 32: 150–156. [庄平, 2012. 中国杜鹃花属植物地理分布型及其成因的探讨 [J]. 广西植物, 32: 150–156.]
- ZHUANG P, GAO XM, 2002. The concept of “The West China Rainy Zone” and its significance to the biodiversity conservation in China [J]. Biodivers Sci, (3): 339–344. [庄平, 高贤明, 2002. 华西雨屏带及其对我国生物多样性保育的意义 [J]. 生物多样性, 10(3): 339–344.]
- ZHUANG P, WANG F, SHAO HM, 2013. Comparative study on *Rhododendron* and its distribution in W-Sichuan and SE-Tibet [J]. Guihaia, 33(6): 791–797. [庄平, 王飞, 邵慧敏, 2013. 川西与藏东南地区杜鹃花属植物及其分布的比较研究[J]. 广西植物, 33(6): 791–797.]
- 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. 中国杜鹃花属植物迁地保育适应性评价 [J]. 生物多样性, 20: 665–675.]
- ZHUANG P, 2017. Natural pollination of 37 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation[J]. Guihaia, 37(8): 947–958. [庄平, 2017. 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.]