

网络出版时间:2017-08-21 13:50

DOI:10.13207/j.cnki.jnwfufu.2017.10.016

网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20170821.1350.032.html

牡丹与芍药的授粉亲和性表现及其 生理机制分析

贺 丹,解梦琨,吕博雅,王 政,刘艺平,何松林

(河南农业大学 林学院,河南 郑州 450002)

【摘 要】 【目的】探究花粉-柱头相互作用及主要保护酶、内源激素与牡丹芍药远缘杂交不亲和性的关系,为阐明不亲和的生理机制奠定基础。【方法】对芍药与牡丹杂交授粉及芍药自交授粉过程中,花粉在雌蕊上不同时间(1, 3, 5, 8, 12, 24, 36, 48, 72, 96 h)的生长动态进行荧光显微观察,并对此过程中雌蕊内的保护酶(SOD、POD)活性和内源激素(ZR、ABA、IAA、GA₃)含量变化进行比较,分析其形态变化的内在生理机制。【结果】芍药自交授粉后花粉大量萌发,花粉管伸长速度先慢后快,并通过花柱基部;芍药与牡丹杂交后,花粉大部分不能萌发,并在柱头上出现扭曲、肿胀等现象,且产生强烈的胼胝质反应。自交亲和及杂交不亲和授粉雌蕊的 POD 和 SOD 活性在授粉过程中发生明显变化,且 2 种雌蕊的变化趋势存在明显差异;当 POD 和 SOD 处于高活性时,花粉管迅速向胚囊伸长并进入胚囊(授粉后 3 h)。高含量的 ZR、IAA 和 GA₃ 有利于花粉-柱头识别、萌发和受精作用(授粉后 3 h);整个受精过程中,自交亲和授粉雌蕊的 IAA 和 GA₃ 含量均显著高于杂交不亲和授粉雌蕊,而杂交授粉雌蕊中的 ABA 含量高于自交授粉,说明高含量的 ABA 与杂交不亲和性相关。【结论】芍药与牡丹远缘杂交过程中的不亲和性与内部酶活性变化及内源激素含量的动态变化有关。

【关键词】 牡丹;芍药;远缘杂交;保护酶活性;内源激素

【中图分类号】 S685.11

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2017)10-0129-08

Analysis of pollination affinity performance and its physiological mechanism in *Paeonia suffruticosa* and *Paeonia lactiflora*

HE Dan, XIE Mengjun, LÜ Boya, WANG Zheng, LIU Yiping, HE Songlin

(College of Forestry, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002, China)

Abstract: 【Objective】 This paper explored the pollen-stigma interaction and the relationship between the dynamic changes of protective enzymes and endogenous hormones in pistil during pollinations of *Paeonia lactiflora* × *P. suffruticosa*. 【Method】 The development at different time(1, 3, 5, 8, 12, 24, 36, 48, 72, 96 h) of pollen in pistil was observed under fluoroscope, to compare the dynamic changes of protective enzymes(SOD, POD) active and endogenous hormones(ZR, ABA, IAA, GA₃) and analysis of the morphological changes of internal physiological mechanism were studied during pollinations (*P. lactiflora* × *P. suffruticosa* and *P. lactiflora* × *P. lactiflora*). 【Result】 The results showed that a large proportion of pollen was germinated and the pollen tube grew slowly at first then fast and entered into the style base after self-pollination of *P. lactiflora*; The pollen was not germinated, and callose largely deposited in papillose cells,

【收稿日期】 2016-08-28

【基金项目】 国家自然科学基金项目(31600568, 31140057);河南农业大学科技创新基金项目(30600965);河南农业大学博士启动基金项目(30600408)

【作者简介】 贺 丹(1983—),女,河南新乡人,讲师,博士,主要从事园林植物育种研究。E-mail:dandan990111@163.com

【通信作者】 何松林(1965—),男,河南郑州人,教授,博士,博士生导师,主要从事园林植物研究。E-mail:hsl213@163.com

and the pollen tube was distortion and swollen on the stigma in *P. lactiflora* × *P. suffruticosa*. The co-changes of protective enzymes and endogenous hormones of pistil inside were caused by pollination compatibility, which varied with pollen development; The pollen tube elongated and entered the embryo sac quickly with the high level of POD and SOD (3 h after pollination). The high contents of ZR, IAA and GA₃ were beneficial to compatible pollen germination and fertilization (3 h after pollination). The content of ABA of cross-pollination was higher than self-pollination indicating that the high level of ABA was related with cross-incompatibility. 【Conclusion】 Incompatibility with the dynamic changes of the internal indicators were studied during pollinations (*P. lactiflora* × *P. suffruticosa*) laid a solid foundation to elucidate its physiological mechanism.

Key words: *Paeonia suffruticosa*; *Paeonia lactiflora*; distant hybridization; protective enzymes; endogenous hormones

牡丹(*Paeonia suffruticosa*)是原产于中国的传统名花,其花大,色、姿、香、韵俱佳。芍药科芍药属的牡丹与芍药,被誉为“花中二杰”,具有很高的观赏和生产价值。牡丹、芍药的品种改良和育种工作一直是科研及生产的重要内容,而杂交育种是芍药属植物育种工作的主要方法。自 1948 年国外首例牡丹与芍药组间杂交成功起,通过杂交育种已选育出一系列具有较高观赏价值、抗寒、抗病等特点的新品种。而芍药属远缘杂交研究在国内还处于初期阶段^[1],且牡丹、芍药远缘杂交育种过程存在严重的杂交不亲和性,即在杂交过程中虽然少量花粉能在柱头上萌发并穿过柱头,但在沿着花柱向子房伸长的过程中,会受到抑制而停止生长,最终无法完成受精结实。

研究发现,在远缘杂交过程中,主要是保护性酶与内源激素协同调节了花粉萌发以及花粉管生长。如吴能表等^[2]在花粉萌发与酶活性关系的研究中发现,亲和雌蕊花柱中的 SOD 和 POD 活性明显高于不亲和雌蕊花柱,可见酶类活性变化与授粉亲和性相关。齐国辉等^[3]研究表明,梨属植物授粉后,杂交亲和性授粉花柱内的激素变化与自花不亲和和授粉的花柱不同,表现为亲和性授粉花柱中促进生长的激素,如吲哚乙酸(IAA)、赤霉素(GA₃)、玉米素核苷(ZR)等含量高于不亲和授粉的花柱,而脱落酸(ABA)含量显著低于不亲和授粉的花柱。还有一些研究认为,高水平的 ABA 是花粉萌发及伸长的不利因素,能够造成种间不亲和;同时也有研究证明,ABA 是矮牵牛授粉不亲和的原因^[4-5]。而关于牡丹、芍药远缘杂交授粉不亲和性机制的研究目前尚未见报道。为此,本研究探究了花粉-柱头的相互作用及主要保护酶、内源激素与牡丹、芍药远缘杂交不亲和性的关系,以期对牡丹芍药杂交不亲和机制

研究提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材 料

供试母本芍药品种‘粉玉奴’与父本牡丹品种‘凤丹白’均引自山东菏泽,于 2011 年栽植于河南农业大学苗圃基地,植株生长良好,可以正常开花结实。

1.2 方 法

1.2.1 田间授粉 ‘粉玉奴’自交系,授粉 100 朵;‘粉玉奴’×‘凤丹白’杂交系,授粉 300 朵。为保证授粉成功,连续授粉 3 d。于松蕾期去掉雄蕊和花瓣,套袋并挂上标签,每天观察柱头的变化及形态特征,直至第 10 天。

1.2.2 发育形态的荧光显微观察 用荧光显微镜观察授粉后雌蕊的受精过程。授粉后 1,3,5,8,12,24,36,48,72,96 h,取雌蕊 20 个(每个柱头取自不同花朵)迅速投入 FAA 固定液,固定 1 周后,用梯度酒精复水,于 8 mol/L NaOH 中恒温软化 0.5~12 h,然后用体积分数 0.1%苯胺蓝染色,压片,使用荧光显微镜观察、照相。

1.2.3 酶活性的测定 取未授粉和授粉后 1,3,5,8,12,24,36,48,72,96 h 的雌蕊,每处理称取 0.2 g,重复 3 次。液氮速冻并置于-80 ℃冰箱内保存。采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性。

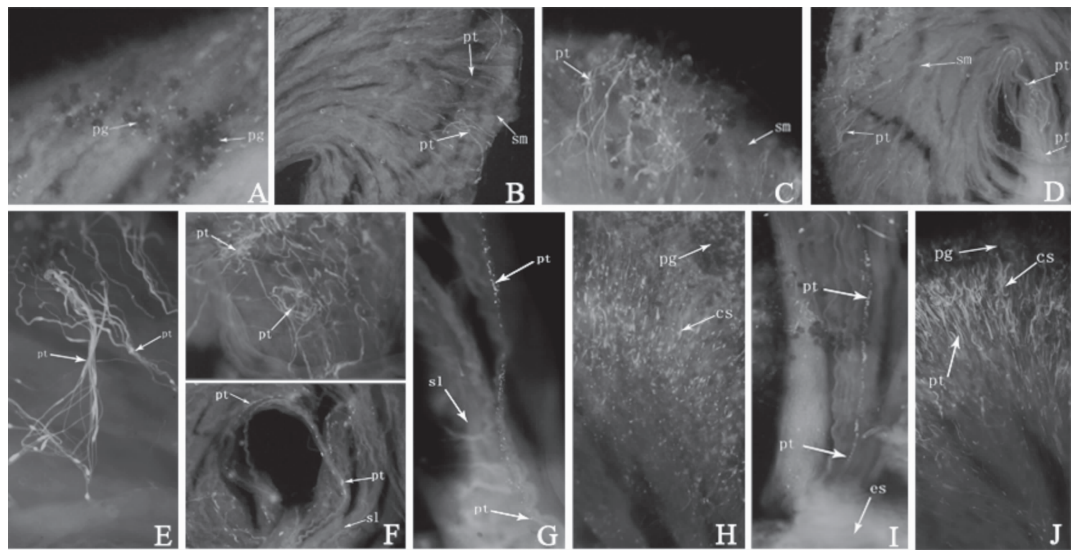
1.2.4 内源激素的测定 植物内源激素含量的测定采用酶联免疫吸附法(ELISA),参照试剂盒附带操作说明书,重复 3 次,分别测定赤霉素(GA₃)、吲哚乙酸(IAA)、玉米素核苷(ZR)及脱落酸(ABA)的含量。

2 结果与分析

2.1 自交和杂交花粉萌发及花粉管伸长的荧光显微观察

授粉后 1~96 h,自交与杂交花粉萌发及花粉管生长的显微观察结果见图 1。授粉 1 h 后,是花粉-柱头识别时期。此时,自交雌蕊上有大量花粉粒黏附,且很多已萌发(图 1-A);杂交雌蕊上,花粉未大量萌发,但极个别花粉管快速伸长(图 1-B);同时,伸长的花粉管中可以观察到明显的胼胝质堆积。授粉后 5 h,自交雌蕊上的花粉管有序地向花柱方向伸长(图 1-C);杂交雌蕊上仍有大量花粉未萌发(图 1-

D),已经萌发的少量花粉管无方向性,但个别花粉管已经向胚囊方向伸长。授粉后 12 h,自交雌蕊上的花粉管汇集呈明显的花粉管束,向花柱方向延伸(图 1-E);杂交雌蕊上大量花粉管扭曲、缠绕,胼胝质大量堆积,但有个别花粉管沿花柱向胚囊方向伸长(图 1-F)。授粉后 48 h,自交雌蕊上仍有大量花粉管即将进入胚囊(图 1-G);杂交雌蕊上仍有大量花粉粒未萌发,萌发的花粉管中胼胝质堆积严重(图 1-H)。授粉后 96 h,自交雌蕊中可观察到已经伸进胚囊的花粉管(图 1-I);杂交雌蕊上,大量萌发的花粉管仍然停留在花柱上部,且胼胝质大量堆积(图 1-J)。



pg. 花粉粒;pt. 花粉管;sm. 柱头;es. 胚囊;sl. 花柱;cs. 胼胝质;

A. 自交授粉 1 h,花粉粒萌发;B. 杂交授粉 1 h,个别花粉管快速伸长;C. 自交授粉 5 h,花粉管有序向花柱伸长;D. 杂交授粉 5 h,大量花粉未萌发;E. 自交授粉 12 h,花粉管呈花粉管束;F. 杂交授粉 12 h,花粉管扭曲,大量胼胝质出现;G. 自交授粉 48 h,花粉管即将进入胚囊;H. 杂交授粉 48 h,花粉粒未萌发;I. 自交授粉 96 h,花粉管伸入胚囊;J. 杂交授粉 96 h,花粉管停留在柱头

pg. Pollengrain;pt. Pollen tube;sm. Stigma;es. Embryo sac;sl. Style;cs. Callose;

A. Self-pollination 1 h,pollen grain germinated;B. Cross-fertilization 1 h,individual pollen tube elongated quickly;C. Self-pollination 5 h, pollen tube elongated to the pole sequential;D. Cross-fertilization 5 h,a lot of pollen didn't germinate;E. Self-pollination 12 h,pollen tube gathered into bundle;F. Cross-fertilization 12 h,pollen tube distorted and a large number of callose appeared;G. Self-pollination 48 h, pollen tube crossed into the embryo sac;H. Cross-fertilization 48 h,pollen grain germinated;I. Self-pollination 96 h,pollen tube into the embryo sac;J. Cross-fertilization 96 h,pollen tube is still in stigma

图 1 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后花粉粒萌发及花粉管生长的观察(×10)

Fig. 1 Pollen germination and pollen tube growth observation of *P. lactiflora*×*P. suffruticosa* and *P. lactiflora*×*P. lactiflora*(×10)

2.2 自交和杂交雌蕊中保护酶活性变化

2.2.1 POD 授粉后,自交和杂交雌蕊中的 POD 活性变化如图 2 所示。由图 2 可见,授粉 3 h 内,自交雌蕊中的 POD 活性急速上升,3 h 之后开始下降并一直保持低活性水平;杂交雌蕊中的 POD 活性先下降后低幅度上升,且活性低于自交雌蕊。24 h 后自交雌蕊中的 POD 活性开始上升,至 36 h 后迅速

下降,48 h 以后又呈上升趋势;杂交雌蕊中的 POD 活性于授粉 3~5 h 开始下降,之后保持低活性,48 h 以后恢复上升趋势。杂交授粉雌蕊的 POD 活性整体处于较低水平,且整体低于自交授粉。

2.2.2 SOD 授粉后,芍药自交和芍药×牡丹杂交雌蕊中 SOD 活性的变化如图 3 所示。由图 3 可见,授粉后 1 h 内,自交雌蕊 SOD 活性上升,1~8 h 缓

慢下降,8 h 达到最低,此后又急速上升,于 12 h 到达另一峰值,12~36 h 又缓慢下降,72 h 后又恢复上升趋势;杂交授粉后雌蕊 SOD 活性立即下降,随后波动不大,24 h 上升到最大值,随后开始下降,72 h 后有小幅上升。授粉 5 h 内,自交雌蕊 SOD 活性

高于杂交雌蕊,期间自交雌蕊上花粉大量萌发,杂交雌蕊只有个别萌发。5~36 h,杂交雌蕊 SOD 活性高于自交雌蕊,外部表现为个别花粉迅速萌发,并进入胚囊。

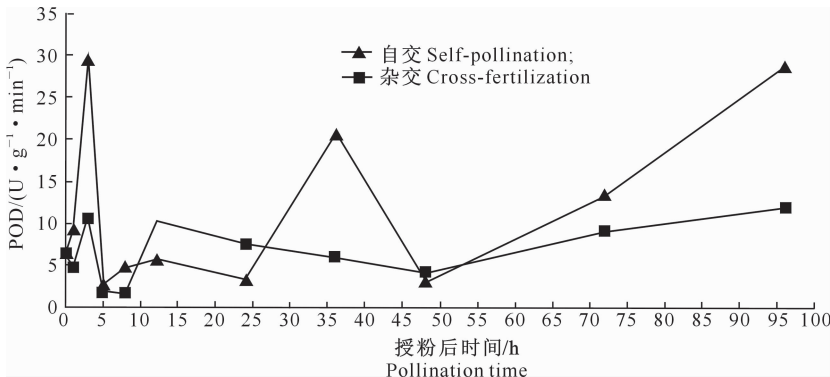


图 2 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊 POD 活性的变化

Fig. 2 POD of activity changes in the pistil of *P. lactiflora*×*P. suffruticosa* and *P. lactiflora*×*P. Lactiflora*

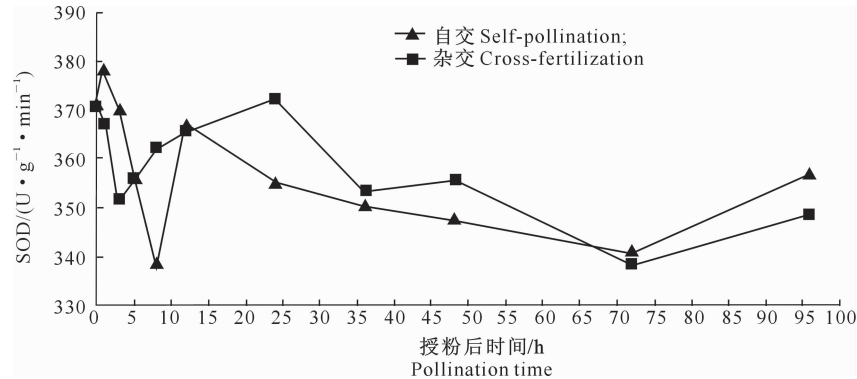


图 3 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊 SOD 活性的变化

Fig. 3 SOD activity changes in the pistil of *P. lactiflora*×*P. suffruticosa* and *P. lactiflora*×*P. lactiflora*

2.3 自交和杂交雌蕊中内源激素含量的变化

2.3.1 ZR 图 4 显示,芍药自交和芍药×牡丹杂交授粉后,2 种雌蕊 ZR 含量的变化基本呈相反趋势。自交雌蕊于授粉后 0~5 h ZR 含量迅速升高,5~12 h 缓慢下降,36 h 达到谷底,之后开始波动上

升。杂交雌蕊 ZR 含量在授粉 1~3 h 急速下降,此时为花粉-柱头识别阶段,随后迅速上升;5~12 h 又迅速下降并降至最低;12 h 后与自交授粉雌蕊 ZR 含量变化呈完全相反的趋势。

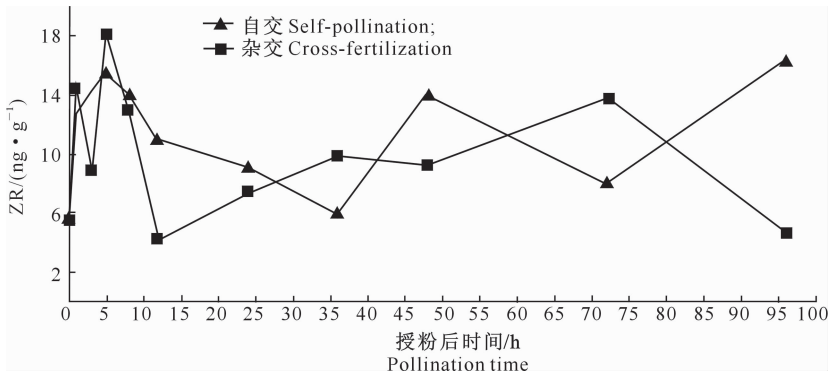


图 4 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊 ZR 含量的变化

Fig. 4 Changes of content of ZR in the pistil of *P. lactiflora*×*P. suffruticosa* and *P. lactiflora*×*P. Lactiflora*

2.3.2 IAA 由图 5 可见,授粉后 0~1 h 自交雌蕊和杂交雌蕊的 IAA 含量均快速上升;在授粉后 1~3 h 的花粉-柱头识别时期,自交雌蕊的 IAA 含量持续上升,杂交雌蕊却快速下降;授粉 3~36 h,自交雌蕊与杂交雌蕊 IAA 含量呈完全相反的变化趋

势,自交雌蕊缓慢上升并维持在较高水平,而杂交雌蕊则整体呈波动下降趋势;36~96 h,自交雌蕊的 IAA 含量持续上升,在杂交雌蕊的 IAA 含量则呈下降-上升-下降的波动趋势,且含量整体低于自交授粉。

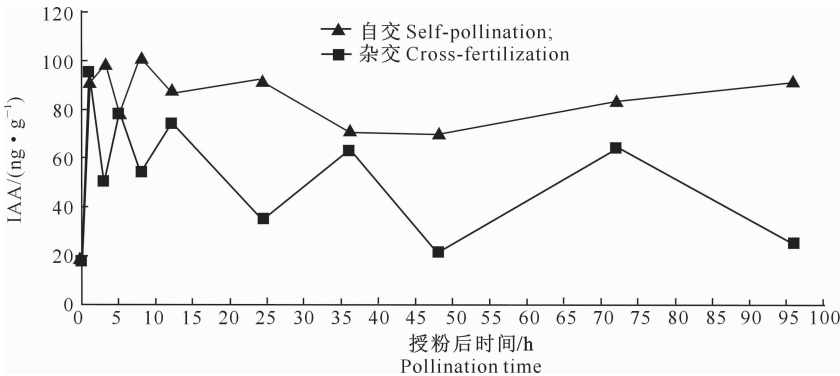


图 5 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊 IAA 含量的变化

Fig. 5 Changes of content of IAA in the pistil of *P. lactiflora* × *P. suffruticosa* and *P. lactiflora* × *P. lactiflora*

2.3.3 GA₃ 由图 6 可见,授粉 0~72 h 后,自交雌蕊与杂交雌蕊 GA₃ 含量的变化趋势基本相似,且自交授粉 GA₃ 含量整体高于杂交授粉;72 h 后,自交雌蕊的 GA₃ 含量急剧增长,杂交雌蕊却呈下降趋势。

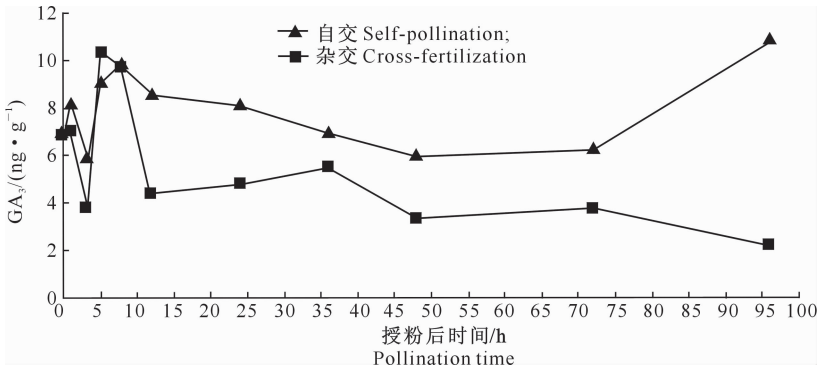


图 6 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊 GA₃ 含量的变化

Fig. 6 Changes of content of GA₃ in the pistil of *P. lactiflora* × *P. suffruticosa* and *P. lactiflora* × *P. Lactiflora*

2.3.4 ABA 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊中 ABA 含量的变化如图 7 所示。

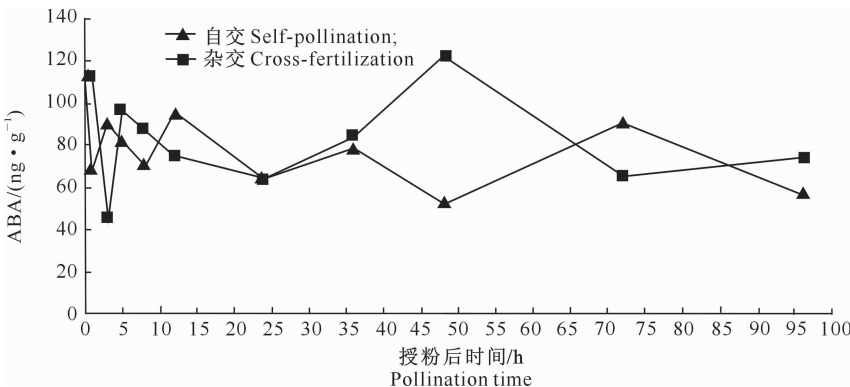


图 7 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊中 ABA 含量的变化

Fig. 7 Changes of content of ABA in the pistil of *P. lactiflora* × *P. suffruticosa* and *P. lactiflora* × *P. Lactiflora*

由图 7 可见,授粉后 0~1 h,自交雌蕊 ABA 含量呈明显下降趋势,此时花粉大量萌发;而杂交雌蕊

ABA 含量延迟下降,此时杂交花粉只有个别萌发;授粉 1~3 h,自交雌蕊 ABA 含量迅速下降,花粉开始萌发;授粉后 1~5 h,自交雌蕊与杂交雌蕊 ABA 含量的变化呈相反趋势;5~36 h 二者变化趋于相似;36 h 以后,自交雌蕊 ABA 含量突然下降,并在 48 h 达到谷底,此时花粉管开始大量伸长,并进入胚囊;而杂交雌蕊 ABA 含量持续上升,于 48 h 达到顶峰,同时雌蕊中花粉管扭曲、肿胀,胼胝质堆积严重;48~96 h 自交授粉与杂交授粉 ABA 含量的变

化趋势完全相反。

2.3.5 (IAA+GA₃)/ABA 从图 8 可以看出,自交亲和雌蕊授粉后(IAA+GA₃)/ABA 值显著高于杂交雌蕊。(IAA+GA₃)/ABA 值出现低谷时,杂交授粉雌蕊花粉管变形扭曲,胼胝质严重堆积。杂交授粉雌蕊(IAA+GA₃)/ABA 值与自交雌蕊相交或相近时,均为杂交授粉雌蕊花粉萌发、花粉管快速伸长之际。

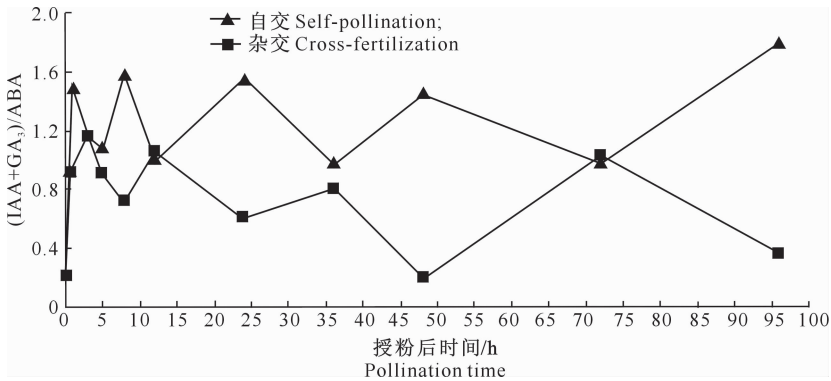


图 8 芍药与牡丹杂交授粉和芍药自交授粉后雌蕊(IAA+GA₃)/ABA 的变化
Fig. 8 Changes of ratio of (IAA+GA₃)/ABA in the pistil of *P. lactiflora* × *P. suffruticosa* and *P. lactiflora* × *P. lactiflora*

3 讨 论

远缘杂交不亲和性通常包括受精前障碍和受精后的胚胎败育,而受精前障碍是造成牡丹、芍药远缘杂交成功率低的主要因素^[6-7]。有研究表明,受精前障碍的主要原因是柱头或花柱中可能存在对花粉管生长产生阻力和抑制的不亲和物质^[8-9]。本试验通过亲和、不亲和授粉的荧光显微形态差异可以明显看出,柱头和花柱中都存在抑制花粉管萌发和生长的物质。从花粉管伸长速度来说,自交亲和授粉花粉管伸长速度先慢后快,杂交不亲和授粉花粉管则先快后慢,最后大部分都停滞在花柱上方,且大部分的花粉管伸长无方向性。从胼胝质变化来看,不亲和花粉会引起柱头和花柱对花粉管的抑制作用,授粉后 1 h 就出现胼胝质,12 h 花粉管开始扭曲、缠绕、肿胀,48 h 胼胝质已经严重堆积,这与律春燕等^[7]、王文和等^[10]、睢薇等^[11]的研究结果一致。李辛雷等^[12]对花粉-柱头识别和花粉管伸长等过程进行的荧光观察发现,不亲和花粉萌发率极低,同时会诱发柱头上胼胝质的沉积。由此可见,牡丹、芍药远缘杂交不亲和性的受精前障碍主要表现在花粉萌发及花粉管伸长两个方面。

花粉-柱头相互作用的过程涉及许多酶系活动。

POD、SOD 是植物细胞的保护酶,授粉所引起的信号刺激会导致柱头及子房内这些酶活性发生相应变化。从本试验结果可以看出,POD 和 SOD 活性在授粉过程中变化明显,且自交亲和与杂交不亲和酶活性的变化趋势存在明显差异。结合荧光观察结果可以发现,高水平的 POD 和 SOD 有利于花粉-柱头识别、黏附和萌发,而不亲和花粉在花粉识别阶段 POD 和 SOD 活性显著低于亲和花粉;同时,高水平的 POD 和 SOD 也有利于受精作用,可以促使花粉管迅速向胚囊伸长进入胚囊。在甘蓝^[2]、百合^[13]、苹果^[14]等植物中均发现,SOD、POD 等保护酶活性在授粉过程中会发生明显变化,且授粉亲和性品种和不亲和性品种的变化趋势存在明显差异,这与本研究结果基本一致。

此外,花粉管的生长与花柱中内源激素含量的变化也有关系^[15]。植物内源激素和其他信号分子一起通过复杂的相互作用决定细胞的命运,与植物花粉的萌发、花粉管生长、授粉受精过程密切相关^[16-17]。本研究结果表明,自交亲和授粉花柱的内源激素含量变化与杂交不亲和授粉花柱存在差异。在花粉-柱头识别阶段,自交授粉雌蕊 ZR 含量迅速升高,而杂交授粉雌蕊 ZR 含量急速下降,此时自交雌蕊柱头上的花粉迅速萌发,表明高含量的 ZR 有

利于花粉-柱头识别。整个受精过程中,自交亲和授粉雌蕊的 IAA 和 GA_3 含量均显著高于杂交不亲和授粉雌蕊,可以认为高含量的 IAA 和 GA_3 有利于花粉的萌发和受精作用。关于不亲和性过程中激素含量的变化,许明等^[18]在紫菜薹的研究中认为,低水平的 IAA、 GA_3 及 ZR 诱发了自交授粉不亲和过程的不结实效应。在白杨上的杂交试验也发现,低水平的 IAA 与花粉的变形扭曲有关^[16];而烟草花柱中的 IAA 含量最高时,柱头上花粉可以大量萌发^[19]。ABA 则能够抑制离体条件下花粉的萌发,高水平的 ABA 可在一定程度上抑制花粉的萌发、花粉管的伸长以及花粉管的变形扭曲,可见高水平的 ABA 可能与不亲和表现相关^[20]。Lewis 等^[21]曾提出,种间杂交不亲和与自交不亲和具有很多相似性。(IAA+ GA_3 +ZR)/ABA 值较低是一些物种自交不亲和授粉后的特点^[3]。本试验结果表明,高 (IAA+ GA_3)/ABA 值与亲和性相关,高水平的 (IAA+ GA_3)/ABA 有利于亲和性,这与在矮牵牛^[5]、苹果^[14]、白杨^[22]等植物上的研究结果有相似之处。

[参考文献]

- [1] 景士西. 园艺植物育种学总论 [M]. 北京:中国农业出版社, 2000.
Jing S X. Horticultural plant breeding general [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [2] 吴能表,徐德光,唐于婷,等. 自交不亲和和甘蓝的花粉萌发与花柱内保护酶活性变化 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2004, 29(5): 848-851.
Wu N B, Xu D G, Tang Y T, et al. Pollen germination and change of protective enzyme activity in style of self-incompatible *Brassica oleracea* L. [J]. Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition), 2004, 29(5): 848-851.
- [3] 齐国辉,徐继忠,张玉星. 鸭梨自交不亲和性与花柱内源激素关系的研究 [J]. 河北农业大学学报, 2007, 30(1): 31-34.
Qi G H, Xu J Z, Zhang Y X. Relationship between endogenous hormones in style and self-incompatibility of Yali pear (*Pyrus bretschneideri*) [J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2007, 30(1): 31-34.
- [4] Label P, Imbault N, Villar M. ELISA quantitation and GC-MS identification of abscisic acid in stigma, ovary and pedicel of pollinated poplar flowers (*Populus nigra* L.) [J]. Tree Physiology, 1994, 14(5): 521-530.
- [5] Kovaleva L, Zakharova E. Hormonal status of the pollen-pistil system at the progamic phase of fertilization after compatible and incompatible pollination in *Petunia hybrida* L. [J]. Sexual Plant Reproduction, 2003, 16(4): 191-196.
- [6] 贺 丹,高小峰,吕博雅,等. 牡丹、芍药花芽分化的形态学研究 [J]. 河南农业科学, 2014, 43(12): 117-120, 124.
He D, Gao X F, Lü B Y, et al. Morphology research of flower bud differentiation tree peony and herbaceous peony [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2014, 43(12): 117-120, 124.
- [7] 律春燕,王 雁,朱向涛,等. 黄牡丹花粉生活力测定方法的比较研究 [J]. 林业科学研究, 2010, 23(2): 272-277.
Lü C Y, Wang Y, Zhu X T, et al. Comparison of methods about *Paenonia lutea* pollen viability determination [J]. Forest Research, 2010, 23(2): 272-277.
- [8] 黄济明. 王百合×大卫百合远缘杂种之育成 [J]. 园艺学报, 1982, 9(3): 51-56.
Huang J M. Hybridization between *Lilium* spp. (*Lilium regale* wils. × *L. davidii* var. unicolor cotton) [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1982, 9(3): 51-56.
- [9] 黄济明. 采用切割花柱和幼胚离体培养方法培育百合种间远缘杂交种 [J]. 种子, 1983(3): 24-27.
Huang J M. Cultivate the distant hybrid of kinds of lily by cutting styles and young embryo *in vitro* culture [J]. Seed, 1983(3): 24-27.
- [10] 王文和,王树栋,赵祥云,等. 百合远缘杂交花粉萌发及花粉管生长过程观察 [J]. 西北植物学报, 2007, 27(9): 1790-1794.
Wang W H, Wang S D, Zhao X Y, et al. Process of pollen sprouting and pollen tube growth on the lily distant hybridization [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(9): 1790-1794.
- [11] 睢 薇,丁晓东,霍俊伟,等. 草原樱桃与欧洲甜樱桃远缘杂交不亲和原因初探 [J]. 东北农业大学学报, 1999, 30(2): 148-153.
Sui W, Ding X D, Huo J W, et al. Preliminary studies on distant cross incompatibility between *Cerasus fruticosa* Pall. and *C. avium* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 1999, 30(2): 148-153.
- [12] 李辛雷,陈发棣,赵宏波. 菊属植物远缘杂交亲和性研究 [J]. 园艺学报, 2008, 35(2): 257-262.
Li X L, Chen F D, Zhao H B. Compatibility of interspecific cross in *Dendranthema* genus [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2008, 35(2): 257-262.
- [13] 杨晓苓,杨利平,尚爱芹,等. 百合授粉亲和性与雌蕊中保护酶和激素的关系 [J]. 园艺学报, 2009, 36(6): 855-860.
Yang X L, Yang L P, Shang A Q, et al. Relationship between protective enzymes, endogenous hormones in pistil and pollination compatibility of *Lilium* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2009, 36(6): 855-860.
- [14] 张雪梅,李保国,赵志磊,等. 苹果自花授粉花粉管生长和花柱保护酶活性与内源激素含量的关系 [J]. 林业科学, 2009, 45(11): 20-25.
Zhang X M, Li B G, Zhao Z L, et al. Relationship between compatibility of self-pollination and changes in protecting enzyme and hormone in different apple cultivars [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(11): 20-25.

[15]

Wu J, Qin Y, Zhao J. Pollen tube growth is affected by exogenous hormones and correlated with hormone changes in styles in *Torenia fournieri* L. [J]. Plant Growth Regulation, 2008, 55(2):137-148.

[16]

Ma K, Song Y, Huang Z. The low fertility of chinese white poplar: dynamic changes in anatomical structure, endogenous hormone concentrations, and key gene expression in the reproduction of a naturally occurring hybrid [J]. Plant Cell Reports, 2013, 148(1):87-96.

[17]

Mesejo C, Yuste R, Martinez Fuentes A, et al. Self-pollination and parthenocarpic ability indeveloping ovaries of self-incompatible *Clementine mandarins* (*Citrus clementina*) [J]. Physiology Plant, 2013, 148(1):87-96.

[18]

许 明, 白明义, 魏毓棠. 紫菜薹细胞质雄性不育系及其保持系在不同发育时期内源激素的变化 [J]. 西北农业学报, 2007, 16(3):124-127.
Xu M, Bai M Y, Wei Y T. Changes in endogenous hormone between *B. campestris* ssp. *Chinensis* var. *purpurea* Hort. CMS lines and their maintainer line at different development stages [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2007, 16(3):124-127.

[19]

张绍铃, 高付永, 陈迪新, 等. 植物生长调节物质对丰水梨花粉管生长的影响 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(4):586-591.
Zhang S L, Gao F Y, Chen D X, et al. The effects of plant growth regulating substances on pollen germination and tube growth in Fengshui pears (*Pyrus serotina*) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(4):586-591.

[20]

Chen D, Zhao J. Free IAA in stigmas and styles during pollen germination and pollen tube growth of *Nicotiana tabacum* [J]. Physiologia Plantarum, 2008, 134(1):202-215.

[21]

Lewis D, Crowe L K. Unilateral interspecific incompatibility in flowering plant [J]. Heredity, 1958, 12(2):233-256.

[22]

张 鹏, 周骏辉, 荆艳萍. 杨树授粉亲和性与雌蕊生理生化变化的关系 [J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(6):11-14, 33.
Zhang P, Zhou J H, Jing Y P. Relationship between physiological and biochemical changes in pistil and pollination compatibility of *Poplar* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2014, 42(6):11-14, 33.

(上接第 128 页)

[18]

张 娟, 谭敦炎, 林辰壹. 野生蔬菜高葶韭种子形态特征及发芽条件研究 [J]. 种子, 2010, 29(10):45-48.
Zhang J, Tan D Y, Lin C Y. Study on seed morphology and germination condition of *Allium obliquum* L [J]. Seed, 2010, 29(10):45-48.

[19]

文 静. 贮藏条件和化学处理对沙葱种子萌发的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
Wen J. Effect of store condition and chymistry treatment on seeds germination of *Allium mongolicum* Regel [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2010.

[20]

许耀照, 吕 彪, 王勤礼, 等. 沙葱种子发芽特性研究 [J]. 北方园艺, 2014(6):4-7.
Xu Y Z, Lü B, Wang Q L, et al. Study on germination character of *Allium mongolicum* Regel [J]. Northern Horticulture, 2014(6):4-7.

[21]

苏玉清. 不同贮藏方法对葱韭类种子芽率影响 [J]. 种子世界, 1989(12):17.
Su Y Q. Different storage methods for green bud leek seed rate impact [J]. Seed World, 1989(12):17.

[22]

常海文. 贮藏陈化对沙葱种子及幼苗生理生化特性的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
Chang H W. The effect of physiological and biochemical on storage aging to *Allium mongolicum* seeds and seeding [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2015.