



王子仪, 周静, 高亦珂, 王营, 崔毓萱, 吕奕, 张启翔. 萱草为母本的非整倍体育种[J]. 中国农业大学学报, 2025, 30(05):122-129.

WANG Ziyi, ZHOU Jing, GAO Yike, WANG Ying, CUI Yuxuan, LYU Yi, ZHANG Qixiang. Aneuploid breeding with *Hemerocallis fulva* as maternal parent [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, 30(05):122-129.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2025.05.10

萱草为母本的非整倍体育种

王子仪 周静 高亦珂* 王营 崔毓萱 吕奕 张启翔

(北京林业大学 园林学院/国家花卉工程技术研究中心, 北京 100083)

摘要 为丰富萱草属植物的遗传变异,以萱草(*Hemerocallis fulva*, $2n=3x=33$)为母本与5个二倍体和10个四倍体萱草品种杂交,对败育果实进行早期胚拯救,分析 F_1 代染色体核型,以培育非整倍体萱草品系。结果表明:1)萱草做母本败育严重,不同基因型结实率各异,结实率最高为51.43%,最低为5.99%。2)胚龄在10 d以内,适宜接种完整胚珠,胚拯救平均成活率为3.88%;胚龄10~16 d,切胚珠接种成活率较高,为50.46%;胚龄>16 d时,适宜采用胚接种的方式,成活率为30.95%。3)萱草与二倍体品种杂交 F_1 代染色体数为22~33条,与四倍体品种杂交 F_1 代染色体数为32~44条;核型分析表明 F_1 代均为非整倍体,染色体的缺失和增加无明显规律,亦未呈现分组性。综上,萱草做母本可批量获得近二倍体和近四倍体的非整倍体后代,为萱草育种拓宽变异幅度提供了新方法和新思路。

关键词 萱草; 非整倍体; 胚拯救; 核型分析

中图分类号 S682.1

文章编号 1007-4333(2025)05-0122-08

文献标志码 A

Aneuploid breeding with *Hemerocallis fulva* as maternal parent

WANG Ziyi, ZHOU Jing, GAO Yike*, WANG Ying, CUI Yuxuan, LYU Yi, ZHANG Qixiang

(College of Landscape Architecture/National Floriculture Engineering Research Centre, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract In order to enrich the genetic variation of *Hemerocallis* plants, *Hemerocallis fulva* ($2n=3x=33$) was crossed with five diploid and ten tetraploid daylily varieties. Early embryo rescue was performed on the failed fruits, and the chromosome karyotypes of the F_1 generation were analyzed to cultivate aneuploid daylily lines. The results showed that: 1) The defeat is serious when *H. fulva* is used as the maternal parent. The fruiting rate of different genotypes is different, and the highest is 51.43% and the lowest is 5.99%. 2) The embryo age of 10 d is suitable for inoculation of intact ovules, the average survival rate is 3.88% under embryo rescue; At the embryo age of 10 to 16 d, the cut ovules inoculation survival rate is high, the survival rate is 50.46%; When the embryo age is more than 16 d, embryo inoculation is suitable, and the survival rate is 30.95%. 3) The F_1 generation chromosome number is 22 to 33 of *H. fulva* crossed with diploid varieties, and the F_1 generation chromosome number is 32 to 44 of it crossed with tetraploid varieties. The karyotypic analysis shows that the F_1 generation is aneuploid, the chromosome of the deletion and the increase of the absence and the lack of obvious pattern, also did not show obvious grouping. In conclusion, using *H. fulva* as the maternal parent can efficiently produce aneuploid progeny. This study,

收稿日期: 2024-05-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(32371943); 北方特色抗逆高生态效益花卉(草)新品种选育及示范项目(2022XAGG0100)

第一作者: 王子仪(ORCID:0009-0004-1637-029X), 硕士研究生, E-mail: wzy19230606@163.com

通讯作者: 高亦珂(ORCID:0000-0001-8106-584X), 教授, 主要从事花卉育种与花卉混播研究, E-mail: gaoyk@bjfu.edu.cn

provides new methods and avenues for broadening the variation range of daylilies in future breeding efforts.

Keywords daylily; aneuploid; embryo rescue; karyotyping

萱草(*Hemerocallis fulva*)是目前萱草属中唯一的三倍体种($2n=3x=33$),自上世纪30年代,萱草杂交育种快速发展,现已培育品种10万余个,主要为二倍体和四倍体品种,三倍体品种仅2个,未有非整倍体萱草品种记录^[1]。非整倍体因非整套染色体的增加或丢失,导致基因剂量不平衡,引发一系列遗传和表观遗传变异,从而产生新的表型特征,是培育新品种的重要方法^[2-3]。因此,培育非整倍体萱草品种是增加新表型性状的重要途径。

三倍体植物可产生非整倍雌配子,具有一定的育性,三倍体可与二倍体或四倍体杂交,产生非整倍体后代^[4-5]。不同倍性杂交常存在杂交不亲和性,果实败育现象严重,通过胚拯救技术可有效提高后代获得率^[6]。通过对萱草胚胎学发育观察发现,胚胎发育异常现象主要有2种情况:1)未完成双受精,仅卵细胞受精只产生胚而无胚乳,或仅极核受精只产生胚乳而无胚;2)双受精,产生胚和胚乳,但发育过程中出现胚败育或胚乳败育^[7-11]。不同倍性的萱草杂交后败育严重,授粉后需早期对杂交胚珠进行胚拯救。萱草属中早期胚拯救的研究较少,目前研究集中在胚拯救条件的探索,主要在生长调节剂的应用方面^[12-13]。对萱草×北黄花菜杂交后6、9和12 d的胚珠进行离体培养,仅有1粒胚龄12 d的胚珠萌发并长成植株,早期胚拯救成活率低^[10]。在萱草中针对胚拯救胚龄及接种方法的研究较少,因此,研究早期胚拯救方法是克服不同倍性杂交胚败育获得杂交后代的关键。

本研究拟利用萱草分别与二倍体和四倍体萱草品种杂交获得不同系列的非整倍体,探索建立萱草早期胚拯救途径,提高非整倍体 F_1 代获得率,并对 F_1 代进行核型分析,建立非整倍体萱草培育体系,以期利用非整倍体丰富萱草品种的表型变异。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用16个萱草种质资源进行杂交试验,包括1个三倍体 *Hemerocallis fulva*, 5个二倍体 *H. 'Meng Zi Hua' (MZH)*、*H. 'Stella de Oro' (SDO)*、*H. 'Barbary Corsair' (BC)*、*H. 'Cream Drop' (CD)* 和 *H. 'Gentle Shepherd' (GS)*, 10个四倍体 *H.*

'Custard Candy' (CC)、*H. 'Blazing Lampsticks' (BL)*、*H. 'Spacecoast Early Bird' (SEB)*、*H. 'Fruity Kiss' (FK)*、*H. 'Dewberry Candy' (DC)*、*H. 'Strutter's Ball' (SSB)*、*H. 'Chicago Sunrise' (CS)*、*H. 'Julie Patchouly' (JP)*、*H. 'Ruffled Apricot' (RA)*和 *H. 'Carl's Folly' (CSF)*。所有植物材料均种植于国家花卉工程中心基地(40°10'12" N, 116°23'24" E),常规田间管理。

1.2 试验方法

1.2.1 田间杂交

2023年以三倍体萱草做母本,分别与上述5个二倍体品种和10个四倍体品种进行常规人工授粉杂交,观察各组合果实发育情况并确定败育时期。

1.2.2 胚拯救

使用5%次氯酸钠对蒴果消毒,无菌水冲洗。胚珠的处理方法分3种:接种完整胚珠、切开胚珠接种以及胚接种。接种胚珠采用的培养基配方为4.4 g/L MS+3%蔗糖+0.7%琼脂+0.05 mg/L 6-苄氨基嘌呤+0.01 mg/L 萘乙酸(pH 5.8~6.0)。培养条件:25℃,16 h光照8 h黑暗。胚拯救成活率计算方法如下:

胚拯救成活率=经胚拯救萌发或获得愈伤且最终成苗的胚珠数/接种胚珠数×100%

1.2.3 染色体制片及核型分析

取生长的根尖和幼嫩花蕾的心皮,置于饱和对二氯苯溶液中,4℃下预处理材料;预处理完成后转移到V(乙醇):V(乙酸)=3:1的卡诺固定液中固定;固定后使用无菌水清洗,置于1 mol/L的盐酸中60℃解离;用改良卡宝品红染色并制片,在显微镜(Soptop CX40)下观察并拍照。使用Adobe Photoshop CS软件根据照片检查结果进行染色体配对;使用Motic Images Plus2.0图像处理软件准确测量成对染色体的长臂和短臂长度。根据Levan等^[14]的分类标准,对样本进行染色体计数及核型分析,如相对染色体长度、臂比和着丝点类型等;参照Stebbins^[15]的理论,对核型进行分类,数据结果利用Excel软件计算。臂比值和核型不对称系数计算方法如下:

臂比值=单个染色体的长臂(L)/单个染色体的短臂(S)

核型不对称系数=染色体组中全部染色体的长臂总长/全组染色体总长

2 结果与分析

2.1 杂交亲和性

萱草与二倍体和四倍体萱草杂交结果见表1。萱草做母本与二倍体萱草杂交共5个组合,各组合结实率和发芽率表现出不同水平,膨大率均达到60%以上,表明二倍体花粉活性及与柱头的亲和性较好,但各杂交组合在受精后表现出不同程度的发育障碍,导致胚珠败育。MZH做父本的结实率和膨大率最高,但种子发芽率较低;SDO做父本结实率低但种子发芽率高,且MZH的每果种子数高于SDO,说明MZH可能存在大量无胚种子或种子萌发过程有障碍导致发芽率降低;GS做父本的结实率和每果种子数均较高,说明其与母本的亲和性较好,能够获得一定数量的后代。

萱草做母本与四倍体萱草杂交共5个组合,不

同组合之间的膨大率、结实率和发芽率均存在差异,萱草与四倍体杂交受到不同程度的受精前和受精后障碍,如花粉管生长受阻、柱头不亲和等,或胚、胚乳发育不完全等因素,从而影响后期种子的形成和质量。如SEB做父本的种子发芽率最高,尽管膨大率和结实率较低,但其产生有胚的种子较多,具有较强的生活力和萌发潜力;而BL做父本的组合结实率和膨大率较高,但发芽率最低,产生较多无胚种子,影响后代的获得。

萱草与二倍体和四倍体父本的杂交亲和性均具有基因型依赖,与二倍体杂交的平均结实率为22.47%,与四倍体杂交的平均结实率为26.12%,差异不显著;但与二倍体杂交的平均膨大率为73.06%,与四倍体杂交的平均膨大率为49.02%,二倍体父本的膨大率普遍较高,说明倍性水平对杂交亲和性具一定影响;二倍体做父本的平均发芽率为33.15%,四倍体做父本的平均发芽率为26.41%,差异不显著($P>0.05$)。

表1 *H. fulva*做母本与二倍体和四倍体萱草杂交结果
Table 1 Hybridization results of *H. fulva* as maternal parent with diploid and tetraploid daylily

父本 Male	父本倍性 Paternal ploidy	授粉数/朵 Pollination number	膨大率/% Expansion rate	结实率/% Fruition rate	每果种子数/ 个 Number of seeds per fruit	发芽率/% Germination rate
SDO	二倍体	147	77.55	6.80	3.10	54.84
BC	二倍体	167	62.28	5.99	1.70	23.53
MZH	二倍体	144	87.50	41.67	3.92	28.09
CD	二倍体	160	66.88	19.38	3.74	30.17
GS	二倍体	135	71.11	38.52	5.35	29.14
CC	四倍体	190	42.11	13.16	3.04	22.37
BL	四倍体	35	62.86	51.43	2.61	6.38
DC	四倍体	120	91.67	31.67	3.34	26.77
SEB	四倍体	233	23.18	16.31	2.89	48.18
FK	四倍体	266	25.19	18.05	2.94	28.37

注:父本品种名为缩写,SDO,H. ‘Stella de Oro’;BC,H. ‘Barbary Corsair’;MZH,H. ‘Meng Zi Hua’;CD,H. ‘Cream Drop’;GS,H. ‘Gentle Shepherd’;CC,H. ‘Custard Candy’;BL,H. ‘Blazing Lampsticks’;DC,H. ‘Dewberry Candy’;SEB,H. ‘Spacecoast Early Bird’;FK,H. ‘Fruity Kiss’。
Note: Parent variety names are abbreviated, SDO, H. ‘Stella de Oro’; BC, H. ‘Barbary Corsair’; MZH, H. ‘Meng Zi Hua’; CD, H. ‘Cream Drop’; GS, H. ‘Gentle Shepherd’; CC, H. ‘Custard Candy’; BL, H. ‘Blazing Lampsticks’; DC, H. ‘Dewberry Candy’; SEB, H. ‘Spacecoast Early Bird’; FK, H. ‘Fruity Kiss’.

2.2 萱草早期胚拯救

以萱草做母本与二倍体和四倍体萱草的杂交各组合败育集中出现在杂交后 7~10 d, 表现为

子房发育停滞, 果皮由绿色变成棕褐色, 果皮皱缩。3 种胚珠处理方法对不同胚龄胚拯救结果见表 2。

表 2 *H. fulva* 做母本杂交胚珠采用不同处理方法的胚拯救结果

Table 2 Embryo rescue results of *H. fulva* as female hybrid ovule using different treatments

胚龄/d Embryo age	父本 Male	完整胚珠数/个 No. of intact ovules	切开未挑胚数/个 No. of cut unpicked embryos	切开挑胚数/个 No. of cut and picked embryos	成活数/个 Survival number	成功处理方法 Success method	最优成功处理方法成活率/% Survival rate of the optimal method
3	SDO	32	0	0	0		
4	SDO	164	0	0	0		
5	SDO	263	144	0	1	a	0.38
5	SEB	47	0	0	0		
5	CS	217	0	0	0		
6	SDO	84	0	0	0		
7	SDO	59	0	0	0		
7	JP	52	0	0	0		
8	SDO	2	3	0	1	a	50.00
8	CSF	25	0	0	0		
8	RA	23	0	0	0		
9	SDO	3	0	0	0		
10	CS	6	0	0	0		
11	SSB	0	7	0	1	b	14.28
12	SDO	3	2	2	6	b、c	100.00
13	CS	13	0	0	0		
14	CS	12	8	7	8	b	100.00
14	DC	0	53	0	9	b	16.98
16	BL	0	19	0	4	b	21.05
17	CC	0	0	6	1	c	16.67
18	SDO	0	0	7	1	c	14.29
18	SEB	0	0	2	1	c	50.00
22	SDO	0	0	7	3	c	42.85

注: 父本品种名为缩写, SDO, *H. 'Stella de Oro'*; SEB, *H. 'Spacecoast Early Bird'*; CS, *H. 'Chicago Sunrise'*; JP, *H. 'Julie Patchouly'*; CSF, *H. 'Carl's Folly'*; RA, *H. 'Ruffled Apricot'*; SSB, *H. 'Strutter's Ball'*; DC, *H. 'Dewberry Candy'*; BL, *H. 'Blazing Lampsticks'*; CC, *H. 'Custard Candy'*。a, 接种完整胚珠; b, 切开胚珠接种; c, 胚接种。

Note: Parent variety names are abbreviated, SDO, *H. 'Stella de Oro'*; SEB, *H. 'Spacecoast Early Bird'*; CS, *H. 'Chicago Sunrise'*; JP, *H. 'Julie Patchouly'*; CSF, *H. 'Carl's Folly'*; RA, *H. 'Ruffled Apricot'*; SSB, *H. 'Strutter's Ball'*; DC, *H. 'Dewberry Candy'*; BL, *H. 'Blazing Lampsticks'*; CC, *H. 'Custard Candy'*. a, inoculation intact ovules; b, inoculation cut ovules; c, inoculation embryos.

胚龄 10 d 内的胚珠尚处于发育初期,取 *H. fulva*×*H. ‘Stella de Oro’* 组合胚龄 10 d 以内的胚珠进行接种完整胚珠和切开胚珠 2 种方法的对比试验,发现仅 2 个完整胚珠成活后发育成苗,其余胚拯救均未有成活。因此,胚龄 10 d 以内的胚珠适宜处理方法为接种完整胚珠,但胚拯救成活率低。

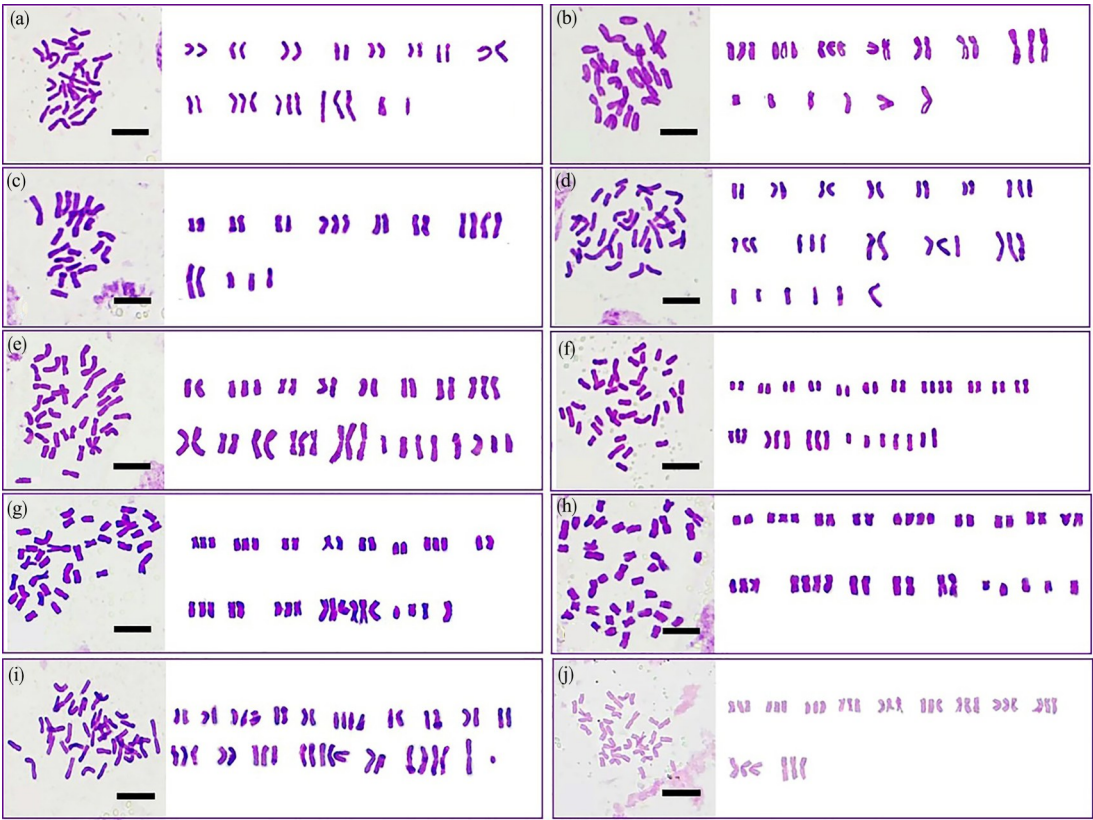
胚龄 10~16 d 采用胚珠和切开胚珠接种,大多数组合此时期的胚尚未发育成完整形态,且切开后胚乳大多呈液态水状,将胚珠切为两半接种在培养基上,接种 10 d 左右可以看到长出胚或胚性愈伤。对比同时期接种完整胚珠的在接种 30 d 后无变化,再取部分完整胚珠切开直接接种均得到了后代,所余完整胚珠 60 d 后仍未有萌发迹象。因此,对于胚龄 10~16 d 的胚珠最适宜的接种方法为切开胚珠接种,切开胚珠有利于胚的生长,不同组合采用切开未挑胚的接种方法成活率最大,达到了 100%。

胚龄 >16 d 的胚珠采用胚接种方法,此时期切开后胚珠可见发育成形的胚,可直接挑出胚接种。胚可直接成芽或长出胚性愈伤分化后成芽,不同组合采用切开挑胚方法接种的成活率最大为 50%,最小为 14.29%,平均成活率为 30.95%。

胚龄 10 d 内的胚拯救成活率低,此阶段胚珠适于胚拯救。胚龄 ≥10 d 的胚珠采用合适的拯救方法,成活率可提高至 21.05%,部分组合甚至可达 100%,后代获得率高。因此,胚龄 ≥10 d 是早期胚拯救的关键时期。不同组合的胚拯救成活率均随着胚龄的增加而提高,无明显的基因型依赖,且与父本倍性无显著相关性。

2.3 萱草杂交 F₁ 代染色体核型分析

细胞学观察和染色体核型分析结果分别见图 1、表 3 和表 4。萱草是同源三倍体(2*n*=3*x*=33),其做母本杂交所得 F₁ 代均为非整倍体。对萱草与二倍



(a)~(b), *H. fulva*×*H. ‘Stella de Oro’* 杂交后代的染色体数;(c), *H. fulva*×*H. ‘Barbary Corsair’* 杂交后代的染色体数;(d)~(h), *H. fulva*×*H. ‘Spacecoast Early Bird’* 杂交后代的染色体数;(i), *H. fulva*×*H. ‘Dewberry Candy’* 杂交后代的染色体数;(j), *H. fulva* 染色体数。比例尺=10 μm。
(a) and (b), The chromosome count of progenies resulting from the cross *H. fulva*×*H. ‘Stella de Oro’*; (c), The chromosome number of progenies resulting from the cross *H. fulva*×*H. ‘Barbary Corsair’*; (d) to (h), The chromosome number of progenies resulting from the cross *H. fulva*×*H. ‘Spacecoast Early Bird’*; (i), The chromosome number of progenies resulting from the cross *H. fulva*×*H. ‘Dewberry Candy’*; (j), The chromosome number of *H. fulva*; Scale bar=10 μm.

图 1 萱草(*H. fulva*)和杂交的 F₁ 代染色体

Fig. 1 *H. fulva* and F₁ generation chromosome numbers

表 3 <i>H. fulva</i> 做母本与二倍体和四倍体萱草杂交 F ₁ 代染色体数目											
Table 3 Chromosome number of F ₁ hybrids of <i>H. fulva</i> as maternal parent with diploid and tetraploid daylily											
父本 Male	父本倍性 Male's ploidy	后代染色体数/条 Chromosomal number of progeny									
SDO	二倍体	33	31	30	29	28	26	24	24	24	22
BC	二倍体	30	28	26	24	22					
MZH	二倍体	30	29	29	24						
SEB	四倍体	42	41	40	40	40	40	39	38	38	35
DC	四倍体	44	42	40	40	39	38	33	32		
CC	四倍体	43	42	42	41	40	36				
FK	四倍体	41	40	40	36						
BL	四倍体	42	39								

注：父本品种名为缩写，SDO, *H.* ‘Stella de Oro’；BC, *H.* ‘Barbary Corsair’；MZH, *H.* ‘Meng Zi Hua’；SEB, *H.* ‘Spacecoast Early Bird’；DC, *H.* ‘Dewberry Candy’；CC, *H.* ‘Custard Candy’；FK, *H.* ‘Fruity Kiss’；BL, *H.* ‘Blazing Lampsticks’。

Note: Parent variety names are abbreviated, SDO, *H.* ‘Stella de Oro’；BC, *H.* ‘Barbary Corsair’；MZH, *H.* ‘Meng Zi Hua’；SEB, *H.* ‘Spacecoast Early Bird’；DC, *H.* ‘Dewberry Candy’；CC, *H.* ‘Custard Candy’；FK, *H.* ‘Fruity Kiss’；BL, *H.* ‘Blazing Lampsticks’。

表 4 <i>H. fulva</i> 杂交的 F ₁ 代核型分析						
Table 4 Karyotyping of hybrid progeny of <i>H. fulva</i>						
杂交组合 Cross combinations	核型公式 Karyotype formula	最长/最短 Longest/ shortest	核型 Karyotype	臂比 Arm tatio	核型不对称 系数 Asymmetry index	
<i>H. fulva</i> × <i>H.</i> ‘Stella de Oro’	$2n=29=2M+21m+5Sm+1St$	2.49	2B	1.10~3.40	0.59	
	$2n=24=15m+6Sm+3T$	3.59	2B	1.10~12.58	0.61	
<i>H. fulva</i> × <i>H.</i> ‘Barbary Corsair’	$2n=22=14m+7Sm+1St$	2.48	2B	1.03~3.92	0.60	
	$2n=35=27m+8Sm$	2.55	2B	1.00~2.30	0.58	
	$2n=38=18m+19Sm+1St$	3.02	2B	1.01~5.83	0.61	
<i>H. fulva</i> × <i>H.</i> ‘Spacecoast Early Bird’	$2n=40=22m+16Sm+2St$	2.64	2B	1.03~3.10	0.62	
	$2n=37=1M+29m+5Sm+T$	2.21	2B	1.00~18.70	0.59	
	$2n=40=30m+9Sm+1St$	3.28	2B	1.02~6.72	0.60	
<i>H. fulva</i> × <i>H.</i> ‘Dewberry Candy’	$2n=44=28m+15Sm+1T$	2.71	2B	1.01~32.61	0.60	

注：M, 正中着丝粒染色体；m, 中部着丝粒；Sm, 近中部着丝粒；St, 近端部着丝粒；T, 端着丝粒染色体。

Note: M, median centromere chromosome; m, central centromere; Sm, near middle centromere; St, proximal centromere; T, telocentric chromosome.

体 3 个杂交组合的 19 株后代进行染色体计数,发现染色体数目从 22 条到 33 条不等,后代染色体数目介于两亲本之间。其中,在对 *H. fulva* × *H.* ‘Barbary Corsair’ 组合后代核型分析发现,虽然该

后代染色体数为整倍体数($2n=22$),但其染色体并不能完全配对,后代仍然是非整倍体(图 1(c))。萱草与二倍体杂交的 F₁ 代中有 3 株具有整倍体染色体数,2 株 $2n=22$,1 株 $2n=33$,其余 16 株均为非整倍

体染色体数。

对萱草与四倍体5个杂交组合的30株后代进行染色体计数,染色体数目为32~44条。在对 *H. fulva* × *H. 'Dewberry Candy'* 组合后代核型分析发现,该后代染色体数为整倍体数($2n=44$),但其染色体不能完全配对,后代仍然是非整倍体(图1(i))。萱草与四倍体杂交的 F_1 代中有1株后代染色体数少于父母本,其余后代2株为整倍体染色体数,1株 $2n=33$,1株 $2n=44$,其余均为非整倍染色体数。

萱草与二倍体和四倍体杂交 F_1 代的染色体数进行比较,发现获得的非整倍体无明显规律,染色体的缺失没有明显的分组性。对部分杂交种进行核型分析发现,杂交种主要表现出2B核型,臂比为1.00~32.61,核型不对称系数为0.58~0.62,它们各自的核型具有一定不对称特征。但无论染色体数是否为偶数,其核型均不能配对。

3 讨 论

同源三倍体萱草做母本与二倍体和四倍体萱草品种杂交存在不同程度的受精障碍,早期果实败育显著,应在不同胚龄阶段采取适当的拯救方法来提高后代获得率。胚龄10 d内,非必要不建议采取拯救措施;萱草早期胚拯救应选10~16 d胚龄切开胚珠接种的方法,可快速获得胚拯救杂交苗,这与何琦^[10]的研究萱草胚乳在杂交后10 d左右完成细胞化,未完成细胞化的胚乳败育且造成种子败育的结论相符合。推测切开胚珠直接接种的方法使得胚性细胞直接接受外部营养的供给和外源激素的调节,不再依赖于胚乳,避免了因胚乳发育不正常导致胚败育的情况^[16]。

同源三倍体萱草做母本与二倍体和四倍体萱草品种杂交 F_1 代均为非整倍体。三倍体植物与其他倍性杂交易获得非整倍体。三倍体枇杷的后代大多为非整倍体^[17];异源三倍体杨树花粉减数分裂阶段具有单价体、染色体桥和微核等异常现象,导致了非整倍体配子的产生,使得跨倍性杂交后代出现了广泛的倍性分离^[18];利用人工三倍体马铃薯进行 $3x \times 2x$ 杂交时,产生了体细胞染色体数为29~36的非整倍体后代^[19]。2个雄性不育的同源三倍体亚洲百合品种与4个二倍体和2个同源四倍体亚洲百合品种杂交均获得了非整倍体幼苗,从三倍体×二倍体/四倍体百合中获得的非整倍体是品种选育的

良好来源^[20]。但萱草杂交获得的非整倍体不具有规律性增加和缺失,且萱草杂交后代中染色体条数与二倍体和四倍体相同者,经核型分析证明,具非配对染色体,也是非整倍体,这一发现丰富了植物非整倍体变异的研究内容,获得的非整倍体后代可作为优良育种材料。

4 结 论

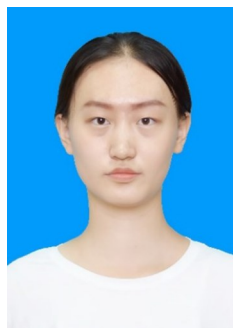
同源三倍体萱草是重要的育种材料,利用萱草做母本杂交,发现萱草与不同倍性品种杂交存在不同程度的受精障碍,通过胚拯救技术可成功获得杂交后代,并且均为非整倍体。该结果将增加萱草表型变异,为萱草新类型的培育提供新途径。今后开发利用非整倍体资源创制新品种将为萱草及其他观赏植物的遗传育种提供重要的参考。

参考文献 References

- [1] The American Daylily Society. AHS Database [EB/OL]. [2024-04-19]. <https://daylilies.org/>
- [2] Henry I M, Dilkes B P, Tyagi A P, Lin H Y, Comai L. Dosage and parent-of-origin effects shaping aneuploid swarms in *A. thaliana* [J]. *Heredity*, 2009, 103(6): 458-468
- [3] Zhang H K, Bian Y, Gou X W, Zhu B, Xu C M, Qi B, Li N, Rustgi S, Zhou H, Han F P, Jiang J M, von Wettstein D, Liu B. Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(9): 3447-3452
- [4] 崔罗敏. 三倍体百合‘特里昂菲特’(LLO)育性研究[D]. 南昌:江西农业大学, 2021
Cui L M. Analysis of the fertility of triploid lily ‘Triumphator’ (LLO) (*Lilium*) [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2021 (in Chinese)
- [5] Sang Y R, Kong B, Do P U, Ma L X, Du J H, Li L, Cheng X T, Zhao Y F, Zhou Q, Wu J, Song L J, Zhang P D. Microsporogenesis in the triploid hybrid ‘Beilinxiongzhū 1#’ and detection of primary trisomy in $2x \times 3 \times$ *Populus* hybrids [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 177
- [6] Zhou S J, Tan X, Fang L Q, Jian J, Xu P, Yuan G L. Study of the female fertility of an odd-tetraploid of *Lilium* and its potential breeding significance [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2013, 138(2): 114-119
- [7] 申家恒, 申业, 王艳杰, 袁秋红, 于春光. 黄海棠大孢子和小孢子的发生及雌、雄配子体的发育[J]. 园艺学报, 2006, 33(1): 38-45
Shen J H, Shen Y, Wang Y J, Yuan Q H, Yu C G. Megasporeogenesis, microsporogenesis and development of female and male gametophyte of *Hemerocallis citrine baroni* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, 33(1): 38-45 (in Chinese)
- [8] Yan D, Wang L J, Zhao C H, Zhao Y Y, Liu J X. Embryology of *Hemerocallis L.* and its systematic significance [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2017, 303(5): 663-673

- [9] 赵月婵, 申家恒, 王艳杰, 李伟, 郭欣. 黄花菜胚囊受精前后的超微结构观察[J]. 园艺学报, 2013, 40(2): 292-298
Zhao Y C, Shen J H, Wang Y J, Li W, Guo X. Ultrastructure of the embryo sac before and after fertilization in day lily (*Hemerocallis citrina*) [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40(2): 292-298 (in Chinese)
- [10] 何琦. 不同倍性萱草(*Hemerocallis* spp. & cvs)杂交育种研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012
He Q. Cross, breeding with different ploidy in *Hemerocallis* spp. & cvs. [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2012 (in Chinese)
- [11] 赵婧. 萱草属植物种间杂交亲和性及花性状遗传研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017
Zhao J. Study on compatibility of interspecific cross in *Hemerocallis* and heredity of flower traits in hybrid progenies [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017 (in Chinese)
- [12] Li Z W, Pinkham L, Campbell N F, Espinosa A C, Conev R. Development of triploid daylily (*Hemerocallis*) germplasm by embryo rescue[J]. *Euphytica*, 2009, 169(3): 313-318
- [13] 褚焕宁. 萱草属植物快繁体系构建及杂种胚拯救研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2017
Chu H N. Construction of rapid propagation system and rescue of hybrid embryo on *Hemerocallis* spp. [D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2017 (in Chinese)
- [14] Levan A, Fredga K, Sandberg A A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes[J]. *Hereditas*, 1964, 52(2): 201-220
- [15] Stebbins G. *Chromosomal Evolution in Higher Plants* [M]. London: Edward Arnold, 1971
- [16] 张倩云, 王莹, 杜玉梁, 尹增芳. 植物胚拯救技术的影响因素及其应用[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2014, 38(5): 143-148
Zhang Q Y, Wang Y, Du Y L, Yin Z F. Influence factors and application of plant embryo rescue techniques [J]. *Journal of Nanjing Forestry University : Natural Sciences Edition*, 2014, 38(5): 143-148 (in Chinese)
- [17] Wang P, Yang Y, Lei C G, Xia Q Q, Wu D, He Q, Jing D L, Guo Q G, Liang G L, Dang J B. A female fertile triploid loquat line produces fruits with less seed and aneuploid germplasm [J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 319: 112141
- [18] Wang J, Huo B B, Liu W T, Li D L, Liao L. Abnormal meiosis in an intersectional allotriploid of *Populus* L. and segregation of ploidy levels in $2x \times 3x$ progeny[J]. *PLoS One*, 2017, 12(7): e0181767
- [19] Iorizzo M, Aversano R, Bradeen J M, Frusciante L, Carputo D. Fertilization fitness and offspring ploidy in $3x \times 2x$ matings in potato[J]. *Plant Biosystems- an International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 2012, 146(2): 317-321
- [20] Zhou S J, Zhou G X, Li K H. Euploid endosperm of triploid $\times$ diploid/tetraploid crosses results in aneuploid embryo survival in *Lilium* [J]. *HortScience*, 2011, 46(4): 558-562

责任编辑: 申青苗



第一作者简介: 王子仪, 硕士研究生。2019年9月—2023年6月就读于河北农业大学园林与旅游学院园林专业, 获得学士学位, 在读期间连续4年获得河北农业大学学业一等奖学金; 2023年至今就读于北京林业大学园林学院园林植物与观赏园艺专业, 在读期间获得2023—2024学年学业一等奖学金。



通讯作者简介: 高亦珂, 博士, 北京林业大学园林学院教授, 兼任《园艺研究》杂志编委。主要从事花卉育种与花卉混播研究, 在萱草、鸢尾和菊花等重要花卉种质挖掘、品种培育及产业化技术方面开展了持续系统的研究。致力于研制不同类型的场地混播, 提高园林植物的生态服务功能; 采用模块化草皮式花卉混播, 解决了混播的快速简便应用问题, 为园林植物在城乡绿化、生态修复和再野化应用提供了有效的方法。主持完成国家级和省部级等科研项目23项。获国家科学技术进步二等奖2项、北京市科学技术进步二等奖1项; 培育花卉新品种82个, 其中获国家植物新品种权4项、国际品种登录78项; 作为第一或主要完成人授权发明专利38项; 制定农业部行业标准2项, 出版专著2部; 发表学术论文68篇(含SCI收录21篇)。