网络出版时间:2025-12-05 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.06.005

花楸树(*Sorbus pohuashanensis*)与北京花楸(*S. discolor*)远缘杂交亲和性解析

潘欣玥[1],于雪丹[1],武宇霞[1],廖嘉[1],韩庆军[2],刘阳[3],栗宁宁[2],杜小娟[3],夏新合[1],杨文华[1],张川红[1]

(1 林木遗传育种全国重点实验室,中国林业科学研究院 林业研究所,北京 100091;2 山东省林草种质资源中心,山东 济南 250102;3 北京市西山试验林场管理处,北京 100093)

[摘 要] 【目的】探究花楸树与北京花楸杂交亲和性,为花楸属植物杂交育种提供理论依据。【方法】以花楸树与北京花楸为材料,通过观测二者开花物候期、花部特征、人工杂交授粉试验以及荧光显微镜观察花粉管生长情况,研究二者交配系统和正反交亲和性,并利用11对SSR标记引物鉴定杂交子代真实性。【结果】花楸树的盛花期和末花期晚于北京花楸,二者花期于4月中旬重合;花楸树与北京花楸平均胚珠数分别为6.70和9.27,平均单花花粉数分别为26 666.67和5 757.14粒,花粉胚珠比分别为3 980.10和621.05,异交指数均为4。花楸树与北京花楸在开花前1 d和开花第1天柱头可授性较强。花楸树与北京花楸花粉均能在彼此柱头表面附着并萌发。花楸树×北京花楸组合比北京花楸×花楸树组合的杂交亲和性更高。人工控制授粉试验结果表明,花楸树与北京花楸交配系统均为异交且自交不亲和,花楸树×北京花楸正反交杂交组合的平均结实率分别为44.10%和49.04%。SSR标记鉴定花楸树与北京花楸正反交114个子代真实率为100%,仅需3对引物组合(sorsb3、sorse10、sorsd39)即可鉴定所有杂交子代。【结论】花楸树与北京花楸交配系统为异交且自交不亲和,花楸树与北京花楸之间杂交亲和。

[关键词] 花楸属;种间杂交;杂交种真实性;简单重复序列

[中图分类号] S792.25 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)06-0042-11

Analysis of distant cross-compatibility between *Sorbus pohuashanensis* and *S. discolor*

PAN Xinyue[1], YU Xuedan[1], WU Yuxia[1], LIAO Jia[1], HAN Qingjun[2], LIU Yang[3], LI Ningning[2], DU Xiaojuan[3], XIA Xinhe[1], YANG Wenhua[1], ZHANG Chuanhong[1]

(1 *State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*; 2 *Shandong Provincial Center of Forest and Grass Germplasm Resources, Jinan, Shandong* 250102, *China*; 3 *Beijing Xishan Experimental Forest Farm Management Office, Beijing* 100093, *China*)

Abstract: 【Objective】 The study aims to investigate the cross-compatibility between *Sorbus pohuashanensis* and *S. discolor*, to provide a theoretical basis for hybrid breeding of *Sorbus*. 【Method】 The mating system and reciprocal cross-compatibility between *S. pohuashanensis* and *S. discolor* were investigated through observing flowering phenology, floral characteristics, artificial pollination experiments, and fluorescence microscope observation of pollen tube growth. The authenticity of hybrid progenies was identified using 11 pairs of SSR primers. 【Result】 The full-bloom stage and end of flowering period of *S. pohuashanensis* occurred later than those of

[收稿日期] 2025-04-01 [修回日期] 2025-05-26
[基金项目] 国家自然科学基金面上项目(3207140400)
[作者简介] 潘欣玥(2001—),女,湖北武汉人,在读硕士,主要从事花楸属杂交育种研究。E-mail:panxinyue0201@163.com
[通信作者] 张川红(1970—),女,山东淄博人,研究员,博士,主要从事林木种质资源收集评价与保存研究。E-mail:zhangch@caf.ac.cn

S. discolor. with flowering periods overlapping in mid-April. The average ovule numbers were 6.70 for *S. pohuashanensis* and 9.27 for *S. discolor*, while average pollen grains per floret were 26 666.67 and 5 757.14, respectively. The pollen-ovule ratio was 3 980.10 and 621.05, respectively, and the outcrossing index was 4 for both species. The stigmas of both species showed high receptivity one day before flowering and on the first flowering day. Pollen of both species was able to adhere to and germinate on reciprocal stigmas. Crossing combination of *S. pohuashanensis*×*S. discolor* exhibited higher compatibility than crossing combination of *S. discolor*×*S. pohuashanensis*. The artificial pollination experiment indicated that the mating systems of both species were outcrossing and self-incompatible, with average fruit-setting rates of 44.10%（*S. pohuashanensis*×*S. discolor*）and 49.04%（*S. discolor*×*S. pohuashanensis*）. SSR marker analysis identified 114 hybrid progenies of *S. pohuashanensis* and *S. discolor* with 100% authenticity. Only three pairs of primer combinations（sorsb3, sorse10, sorsd39）were required to identify all the hybrid progenies.【Conclusion】Both *S. pohuashanensis* and *S. discolor* exhibited outcrossing and self-incompatible mating systems, and were reciprocally cross-compatible.

Key words: *Sorbus*; interspecific hybridization; hybrid authentication; SSR

花楸属（*Sorbus* L.）隶属于蔷薇科（Rosaceae）[1]，主要分布于北半球温带地区。全球记载广义花楸属（单叶类群和复叶类群）约116种（https://www.ars-grin.gov/）。花楸属物种以其硕大的果序和丰富的果色而闻名，在秋季呈现紫色系、红色系、粉色系、黄色系及白色系等，具有极高的观赏价值。自然条件下频繁的种间杂交、多倍化和无融合生殖持续驱动花楸属物种不断进化和形成新种[2]。花楸属植物在自然条件下容易远缘杂交，如*S. hybrida* L. 就是同域分布的亲缘关系较远的不同亚属的复叶类群和单叶类群杂交产生的半羽状复叶的物种[3]。国外自20世纪初开始花楸属植物的育种，迄今记载的品种已有260余个，其中国际植物新品种保护联盟（The International Union for the Protection of New Varieties of Plants, UPOV）已授权36个新品种（https://pluto.upov.int/）。目前杂交选择育种成为花楸属植物品种选育的重要手段，欧洲已通过杂交选育出如粉色果实的‘Pinkness’与深紫红色果实的‘Burka’等20余个观赏价值较高的品种用于城市绿化。我国花楸属约70种[1]，是全球花楸属植物资源最丰富的国家之一，育种潜力巨大。然而，我国花楸属育种研究起步较晚，且杂交育种技术也不成熟，目前审定良种2项（冬红花楸与北雪花楸）和授权新品种1项（白河之恋）。

花楸树（*S. pohuashanensis* Hedl.）隶属于花楸亚属（Subg. *Sorbus*）复叶组（Sect. *Sorbus*）[2]，果实红色或桔红色，是广泛分布于我国北方高海拔山区的乡土景观树种，富含黄酮类、酚类物质[4]，2017年被列入《中国主要栽培珍贵树种参考名录》，值得大力推广应用。目前在东北地区花楸树被成功用于城市绿化，然而在华北低海拔地区种植后，在夏季叶片易灼伤，导致树势生长衰弱，严重影响推广与应用。近些年，国内学者致力于花楸树种质资源的评价以筛选耐高温种质。彭松等[5]通过河北白石山等6个种源的种源试验，筛选出了耐高温的山东泰山和山东崂山种源的花楸树。此外，通过种间杂交利用杂种优势提高花楸树的耐热性也是一种解决途径。北京花楸（*S. discolor* Maxim.）隶属于*Albocarmesinae*亚属异色组（Sect. *Discolores*）[2]，果实白色或黄色，在华北地区与花楸树分布区有重叠。国外学者在20世纪初发现了中国北部地区花楸树与北京花楸天然杂交种（*S.* ×*Pekinensis*），课题组前期通过形态学和分子生物学间接验证了在河北驼梁山发现的10株粉果花楸单株为二者的天然杂交产物[6-8]，并推测其为*S.* ×*Pekinensis*。与花楸树（海拔1 500～2 200 m）相比，北京花楸天然分布海拔（1 300～2 000 m）较低，有更高的耐热性。通过二者远缘杂交育种将可能选育出观赏性高、适应强的优良种质。国内学者关于花楸树花粉活性和柱头可授性的研究表明，花楸树具有爆发性散粉的特性（开花后1～2 d完成散粉），花粉在室温干燥条件下寿命长达4 d，柱头可授性从开花前2 d持续至开花后6 d[9]。这些研究为花楸树与北京花楸杂交育种奠定了基础，然而在人工杂交过程中，以上2个物种的开花物候期差异、杂交亲和性程度和人工授粉最佳时期尚不清楚。

人工杂交授粉的后代中可能出现假阳性结果，SSR标记能有效区分杂合位点和纯合位点，具有较好的重复性和稳定性，常被用于快速鉴定杂交子代的真实性，适用于如李（*Prunus salicina* Lindl.）与杏

(*P. armeniaca* L.)[10]、柚(*Citrus maxima* Merr.)与甜橙(*C. sinensis* Osbeck)[11]等的种间杂交子代鉴定。因此,本研究以花楸树与北京花楸为材料,通过交配系统分析、人工杂交授粉试验以及SSR标记等方法,检测二者的杂交亲和性,为花楸属植物人工杂交育种体系的创建奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

杂交授粉试验地位于山东省林草种质资源中心章丘市枣园林木种质资源异地保存库(36°41′N,117°33′E),该地平均海拔50 m,年平均气温12.9 ℃,年平均降水量628 mm,无霜期约192 d。试验材料包括山东崂山、山东泰山、山东塔山、河北白石山、河北雾灵山和山西庞泉沟等6个种源的花楸树和河北驼梁山种源的北京花楸。(1)随机选取花楸树与北京花楸各30朵花观测花部特征。(2)以长势良好的18年生的49株花楸树与27株北京花楸实生苗为材料,于2023年4月观察开花物候期。同年4月,分别选取9株花楸树(P1、P11、P2、P8、P3、P6、P5、P518和P86)和9株北京花楸(D1、D2、D3、D4、D5、D104、D209、D218和D229)开展正反交试验,其中P1为山西庞泉沟种源花楸树,P11、P2和P8为山东崂山种源花楸树,P3和P6为山东泰山种源花楸树,P5和P518为山东塔山种源花楸树,P86为河北雾灵山种源花楸树;D1、D2、D3、D4、D5、D104、D209、D218和D229均为河北驼梁山种源的北京花楸。(3)同年10月采集杂交果实,处理种子后用于子代育苗及分子鉴定。

1.2 试验方法

1.2.1 *开花物候期观察* 4月观测花楸树与北京花楸开花物候期,参照DAFNI[12]标准,将其划分为3个阶段:单株开花数达5%为始花期,单株开花数达到25%为盛花期,单株75%以上花凋谢为末花期,同时记录开花的持续时间。

1.2.2 *花粉胚珠比与异交指数* 选取尚未开放的花楸树与北京花楸花蕾,参照CRUDEN[13]的方法统计平均单花花粉量。用解剖针剖开花子房的心皮,在体视镜(Leica S8AP0,Germany)下观察胚珠数。用平均单花花粉量除以平均单花胚珠数计算花粉胚珠比(pollen-ovule ratio,P/O)。

参照DAFNI[12]标准评估花楸树与北京花楸交配系统。(1)花朵直径:<1.0 mm记为0;1.0~2.0 mm记为1;2.1~6.0 mm记为2;>6.0 mm记为3。(2)花药开裂时间与柱头可授期的时间间隔:雌雄蕊同时熟或雌蕊先熟记为0;雄蕊先熟记为1。(3)柱头与花药的空间位置:同一高度记为0;空间分离记为1。以上三者之和为异交指数(outcrossing index,OCI),评判标准为:OCI=0,为闭花受精;OCI=1,为专性自交;OCI=2,为兼性自交;OCI=3,为自交亲和,有时需要传粉者;OCI≥4,为异交,部分自交亲和,需要传粉者。

1.2.3 *花粉活力测定和柱头可授性观测* 采集花楸树与北京花楸开花当日散出的花粉,收集于铺有滤纸的培养皿中,采用2,3,5-氯化三苯基四氮唑(triphenyltetrazolium chloride,TTC)染色[14],并于光学显微镜(Leica DM 2500,Germany)下观察3~5个视野,每个视野随机统计100粒花粉,计算花粉活力:花粉活力=(红色花粉数/花粉总数)×100%。采用联苯胺-过氧化氢法[15]测定柱头可授性,置于体视镜下观察,柱头气泡数量越多,表明柱头可授性越强。

1.2.4 *花粉管伸长观察* 分别采集授粉后2,4,8,12,24,48,72 h的雌蕊各10个,用FAA固定液(*V*(体积分数70%酒精):*V*(冰乙酸):*V*(甲醛)=18:1:1)固定后置于4 ℃冰箱保存。观察前先用蒸馏水冲洗雌蕊,再加入2 mol/L NaOH溶液,于60 ℃下软化0.5 h,之后用蒸馏水冲洗3次。然后将雌蕊放入水溶性苯胺蓝溶液(0.1 mol/L磷酸氢二钾溶液加入体积分数0.1%的苯胺蓝)避光染色24 h。最后压片并放置于荧光显微镜(Olympus LX71,Japan)下观察花粉萌发和花粉管伸长情况。

1.2.5 *人工控制授粉试验* 于上午08:00—10:00时采集花芽饱满的花枝,室内水培,收集花粉,置于4 ℃冰箱密封冷藏1晚,第2天用于杂交授粉试验。室外选择发育良好的花蕾进行以下3种处理:(1)正反交试验,授粉前去除花药,采集另一物种的花粉授粉后套纸袋,统计授粉花朵数;(2)无融合生殖检测,去除花药后不授粉套纸袋;(3)自花授粉检测,不去除花药直接套纸袋。每处理不少于90朵花。10月采集果实,统计结果数,计算结实率和结籽率,结实率=(结果数/授粉花蕾数)×100%,结籽率=(结籽数/结果数)×100%。称取不同杂交组合种子质量,根据粒数计算千粒质量。

1.2.6 *基于SSR标记的F_1代鉴定* (1)杂交子代育苗。参照吴超[16]的方法进行催芽,待种子露白

时，在经消毒处理的基质（*V*（草炭）：*V*（珍珠岩）＝1∶3）中播种，于培养箱（AR，Percival，USA）中培养，条件为：昼/夜温度为 24 ℃/15 ℃，昼/夜光照时间为 16 h/8 h，光照强度 120 μmol/（m^2·s）。待幼苗长出 4 片真叶后采集叶片，置于－80 ℃冰箱以备 DNA 样品的提取。计算不同杂交组合子代的出苗率：出苗率＝出苗数/播种数×100%。

（2）DNA 的提取及引物筛选。取亲本和杂交子代叶片，利用植物基因组 DNA 提取试剂盒 DP305（TIANGEN）提取样品 DNA。使用酶标仪（Spectra Max i3，Molecular Device，Austria）检测 DNA 浓度和纯度，使用 1.2% 琼脂糖凝胶电泳检测提取 DNA 的完整性，检测合格后保存于－20 ℃冰箱内备用。以 12 个亲本样本为模板，从 LIU 等[17]和 WU 等[18]开发的 27 对表达序列标签-简单重复序列（expressed sequence tag-simple sequence，EST-SSR）引物中，筛选出 11 对可区分双亲的引物（表 1），用于后续的 114 个杂交子代的鉴定。

表 1　11 对 SSR 引物序列及其在花楸树与北京花楸 114 个杂交子代的鉴定率

Table 1　Sequences of 11 SSR primer pairs and their identification rate in 114 hybrid progenies of *S. pohuashanensis* and *S. discolor*

引物编号 Primer code	引物序列（5′→3′） Primer sequence	重复单元 Repeat motif	退火温度/℃ Annealing temperature	鉴定率/% Identification rate
sorsb3	F：TGCATGGTCGGAGAACATAA；R：TACGAGTCCAACCTCCCAAC	（AAG）10	52	96.49
sorse10	F：TTTCCTCCCCACATCAAAAG；R：AAGGCAACTTGTTGGGTACG	（TC）10	52	85.96
sorse17	F：GCCTTGGACTTTAGAGCTTGC；R：ACTCCAGCCTTTCTCGGATT	（TC）10	52	73.68
sorsg1	F：TCTCTCACTCCTCTCCCCAAT；R：GGATCTGAACCCATTGAAGC	（GAA）12	52	24.56
sors18	F：AAAGACAACCGGATGTGCAG；R：CGAAAGAAGAGGGCCAAATA	（AG）11	55	84.21
sors43	F：CTTTTGACGAATGCAGGAGAG；R：TCCGGACTGTGGGAAGTAGT	（AG）14	55	9.65
sors51	F：GCGAAACAAACAGATGGATG；R：CGCTGACCTGAGAGACTTCC	（AG）15	55	69.30
sorsa7	F：CAACGACGCAGTTTTGAAGA；R：CTTTGGGCCAACAAATCAAT	（CT）13	55	29.82
sorsd4	F：AGGACGACATGCACCCTAAA；R：TGGCTAGCAGGCCTAAAAGA	（GA）10	55	32.46
sorsd22	F：AATTCTTGCTGCTGATGTGC；R：AATCCATTCACTGGTCGTCTG	（GA）11	55	64.91
sorsd39	F：GAAGCACAGAATCACGCAAA；R：ATGCCCTTTTGCTTTCACAC	（GA）18	55	92.11

（3）PCR 扩增。PCR 扩增反应体系如下：10 μL 2×*Taq* Master Mix，1 μL 基因组 DNA（20 ng/μL），0.5 μL 正向引物（10 μmol/L），0.5 μL 反向引物（10 μmol/L），8 μL 的 ddH_2O。扩增程序如下：95 ℃下变性 5 min；95 ℃下变性 30 s，退火温度（表 1）下退火 30 s，72 ℃下延伸 30 s，循环 30 次；72 ℃延伸 7 min，4 ℃保存。PCR 扩增产物委托北京博友顺生物技术有限公司采用荧光毛细管电泳（ABI 3730XL 测序仪）检测。

（4）杂交子代 SSR 鉴定。分别以 114 个 F_1 代（表 2）及其亲本 DNA 为模板，利用筛选的 11 对 SSR 引物进行 PCR 扩增与毛细管电泳检测，通过对比亲本与杂交子代的基因型，从而鉴定杂交子代的真伪。

表 2　花楸树与北京花楸杂交亲本组合及鉴定引物

Table 2　Parental cross combinations of *S. pohuashanensis* and *S. discolor* and SSR primers for hybrid identification

序号 Number	杂交组合（♀×♂） Cross combination（♀×♂）	检测的 F_1 代数量 Amount of tested F_1 hybrids	鉴定引物 Identification primer
1	P5×D229	1	sorsb3、sorsg1、sorsd4
2	P3×D3	30	sorse10、sorse17、sors18
3	P3×D5	6	sorsb3、sorse10、sorse17、sors18、sors51、sorsd22、sorsd39
4	P8×D229	3	sorsb3、sors51、sorsd39
5	P5×D4	28	sorsb3、sors18、sors51
6	D3×P1	2	sorsb3、sorse17、sors18、sors43、sors51、sorsd4、sorsd39
7	D104×P518	1	sorse10、sors18、sors43、sorsd4、sorsd39
8	D2×P1	1	sorsb3、sorse10、sorse17、sors18、sors43、sors51、sorsd4、sorsd22、sorsd39
9	D229×P3	34	sorse10、sorsd22、sorsd39
10	D5×P2	8	sorsb3、sorse10、sors18、sorsd39

注：P. 花楸树；D. 北京花楸。下同。

Note：P. *S. pohuashanensis*；D. *S. discolor*. The same below.

子代扩增结果中具有父本或兼具有父母本特征条带的为真杂交种,而只具有母本特异条带的为伪杂交种或自交种[19]。根据文献[20],为保证结果更加可靠,每个杂交组合至少在3个SSR位点上能够鉴定其真杂交种身份。

1.3 数据处理

使用GeneMarker 2.0软件统计分析荧光毛细管电泳数据。通过GenAlex 6.5软件计算杂交子代群体的观测等位基因数(N_a)、有效等位基因数(N_e)、观测杂合度(H_o)、期望杂合度(H_e)和Shannon's信息指数(I),利用CERVUS 3.0软件统计每个引物的多态性信息含量(PIC)。

2 结果与分析

2.1 花楸树与北京花楸开花物候期观察

图1表明,花楸树与北京花楸均于4月上旬进入始花期,4月中旬进入盛花期,4月下旬进入末花期;花楸树的盛花期和末花期开始时间均晚于北京花楸,二者花期重合约13 d。

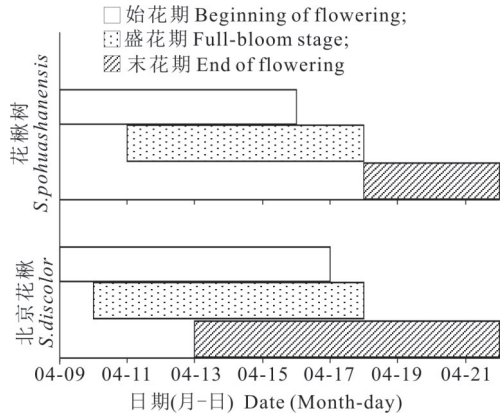


图1 花楸树与北京花楸开花物候期

Fig. 1 Flowering phenology of *S. pohuashanensis* and *S. discolor*

2.2 花楸树与北京花楸花粉胚珠比与异交指数估算

花楸树的单花胚珠数为5~8个,平均单花胚珠数为6.70±1.07,平均单花花粉数为26 666.67±2 934.47,花粉胚珠比为3 980.10,在2 108.0~195 525.0范围内。因此依据CRUDEN[13]标准,交配系统为专性异交。北京花楸单花胚珠数为6~10个,平均单花胚珠数为9.27±1.06,平均单花花粉数为5 757.14±1 970.39,花粉胚珠比为621.05,在244.7~2 588.0范围内。依据CRUDEN[13]标准,北京花楸的交配系统为异交,部分自交亲和。

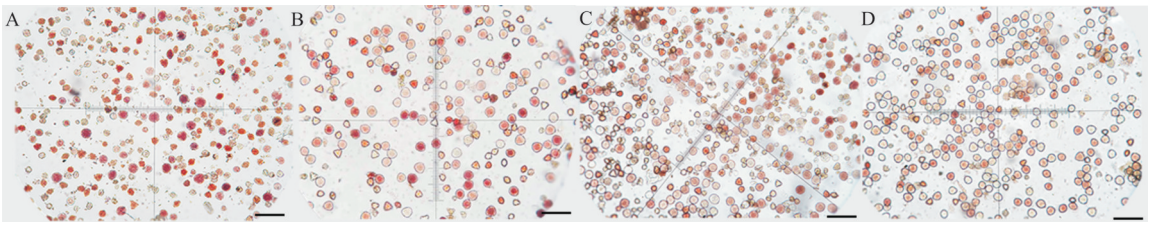
花楸树与北京花楸花朵直径值平均分别为11.26和9.56 mm,均大于6.0 mm,计作3;花楸树与北京花楸雌蕊先熟,计作0;花楸树与北京花楸柱头和花药均不在同一高度,花药高于柱头,计作1,三者相加之和的OCI=4。参照DAFNI[12]标准,判断两者的交配系统为异交,部分自交亲和。

2.3 花楸树与北京花楸花粉的生活力和柱头可授性

花楸树与北京花楸花粉的生活力和柱头可授性见图2。开花当天,花楸树与北京花楸的花粉活力分别为70.15%±4.47%(图2-A)和76.86%±6.75%(图2-B)。授粉前(即采集后约24 h内)所用花楸树花粉活力为59.12%±2.61%(图2-C),北京花楸花粉活力为74.82%±2.64%(图2-D)。试验结果(图3和表3)表明,花楸树与北京花楸柱头可授性从开花前2 d持续至开花第6天,其中开花前1 d和开花第1天柱头可授性较强。

2.4 花楸树与北京花楸花粉萌发和花粉管生长过程观察

花楸树与北京花楸正反交后的花粉管生长观察见图4。

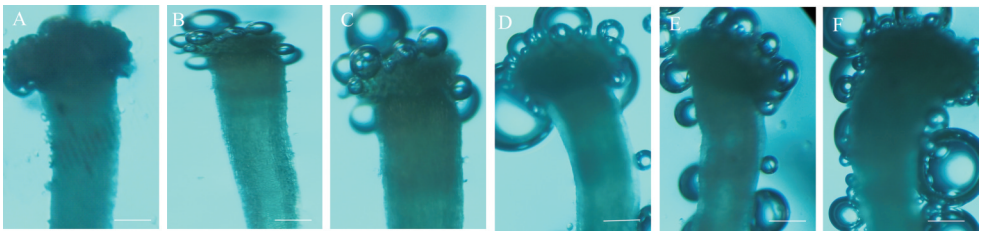


A. 开花当天花楸树;B. 开花当天北京花楸;C. 授粉前的花楸树;D. 授粉前北京花楸。比例尺为1 cm。

A. *S. pohuashanensis* on the first day of flowering; B. *S. discolor* on the first day of flowering; C. *S. pohuashanensis* before pollination; D. *S. discolor* before pollination. Bars=1 cm.

图2 花楸树与北京花楸的花粉活力

Fig. 2 Pollen viability in *S. pohuashanensis* and *S. discolor*



A. 柱头无气泡，无可授性，标记为“－”；B～F. 柱头气泡增多，可授性增强，分别标记为“＋”、“＋＋”、“＋＋＋”、“＋＋＋＋”和“＋＋＋＋＋”。下同。比例尺为 5 mm。

A. No bubbles on the stigma, no receptivity, marked as ‘－’; B－F. Increased stigma bubbles and enhanced receptivity, marked as ‘＋’, ‘＋＋’, ‘＋＋＋’, ‘＋＋＋＋’ and ‘＋＋＋＋＋’, respectively. The same below. Bars=5 mm.

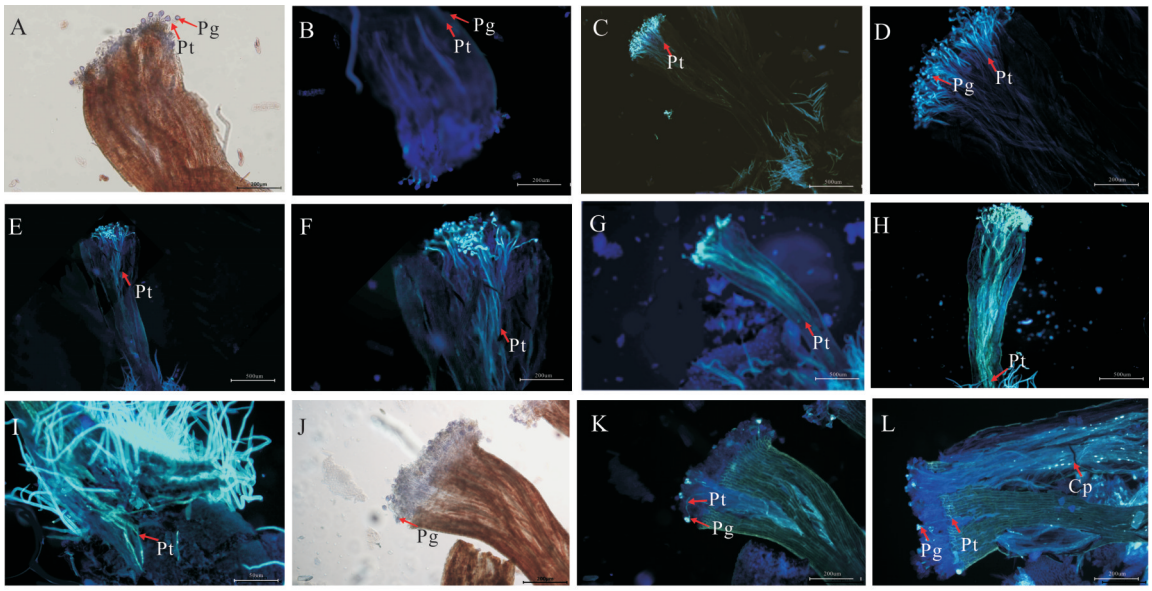
图 3　花楸树与北京花楸柱头可授性观测结果

Fig. 3　Observations on stigma receptivity of *S. pohuashanensis* and *S. discolor*

表 3　开花期间花楸树与北京花楸柱头可授性的变化情况

Table 3　Changes in stigma receptivity of *S. pohuashanensis* and *S. discolor* during flowering

时间 Time	花楸树 *S. pohuashanensis*	北京花楸 *S. discolor*	时间 Time	花楸树 *S. pohuashanensis*	北京花楸 *S. discolor*
开花前 2 d Two days before flowering	＋＋＋	＋＋＋＋	开花第 4 天 The fourth day of flowering	＋＋＋	＋＋＋
开花前 1 d One day before flowering	＋＋＋＋	＋＋＋＋＋	开花第 5 天 The fifth day of flowering	＋＋	＋＋
开花第 1 天 The first day of flowering	＋＋＋＋＋	＋＋＋＋＋	开花第 6 天 The sixth day of flowering	＋	＋＋
开花第 2 天 The second day of flowering	＋＋＋＋	＋＋＋＋	开花第 7 天 The seventh day of flowering	－	－
开花第 3 天 The third day of flowering	＋＋＋	＋＋＋＋			



Pg. 花粉；Pt. 花粉管；Cp. 胼胝质。A～I. 以花楸树为母本、北京花楸为父本杂交后的花粉管生长观察。A. 授粉 4 h 后明场图片（10×）；B. 授粉 4 h 后暗场图片（10×）；C. 授粉 8 h 后（4×）；D. 授粉 8 h 后（10×）；E. 授粉 12 h 后（4×）；F. 授粉 12 h 后（10×）；G. 授粉 24 h 后（4×）；H. 授粉 48 h 后（4×）；I. 授粉 48 h 后（40×）。J～L. 以北京花楸为母本、花楸树为父本杂交后的花粉管生长观察。J. 授粉 4 h 后明场图片（10×）；K. 授粉 4 h 后暗场图片（10×）；L. 授粉 8 h 后（10×）。A，B，D，F，J～L. 比例尺为 200 μm；C，E，F～H. 比例尺为 500 μm；I. 比例尺为 50 μm.

PG. Pollen grain; PT. Pollen tube; Cp. Callose. A－I. Observation of pollen tube growth in *S. pohuashanensis* (♀)×*S. discolor* (♂) crosses. A. Bright field image 4 hours after pollination (10×); B. Dark field image 4 hours after pollination (10×); C. Image 8 hours after pollination (4×); D. Image 8 hours after pollination (10×); E. Image 12 hours after pollination (4×); F. Image 12 hours after pollination (10×); G. Image 24 hours after pollination (4×); H. Image 48 hours after pollination (4×); I. Image 48 hours after pollination (40×). J－K. Observation of pollen tube growth in *S. pohuashanensis* (♂)×*S. discolor* (♀) crosses. J. Bright field image 4 hours after pollination (10×); K. Dark field image 4 hours after pollination (10×); L. Image 8 hours after pollination (10×). A, B, D, F, J－L. Bars=200 μm. C, E, F－H. Bars=500 μm. I. Bars=50 μm.

图 4　花楸树与北京花楸正反交后的花粉管生长观察

Fig. 4　Observation of pollen tube growth following reciprocal crosses between *S. pohuashanensis* and *S. discolor*

以花楸树为母本、北京花楸为父本杂交,授粉2 h后,花粉未见萌发;授粉4 h后,柱头表面黏附的花粉粒大部分未萌发,仅有少部分花粉萌发,伸长的花粉管穿过表层乳突细胞进入花柱(图4-A~B);授粉8 h后,花粉大量萌发,荧光现象明显,大量花粉管进入花柱(图4-C~D);授粉12 h后,花粉管扭曲缠绕,部分花粉管达到花柱长度约1/4处(图4-E~F);授粉24 h后,花粉管达到花柱长度约2/3处(图4-G);授粉48 h后,花粉管到达花柱基部(图4-H~I)。

以北京花楸为母本、花楸树为父本杂交,授粉2 h后,花粉未见萌发;授粉4 h后,柱头表面有大量黏附而未萌发的花粉粒,仅有少部分花粉管穿过表层乳突细胞进入花柱(图4-J~K);授粉8 h后,仍仅有少量花粉管进入花柱,且与4 h相比,长度变化不大,花柱已形成大量胼胝质(图4-L)。后续观察了其余授粉12~72 h后的花粉管,均发现仅少量花粉管进入花柱前端或无花粉管进入花柱。

2.5 花楸树与北京花楸杂交结实情况分析

无融合生殖和自交试验处理30 d后,观察到花楸树与北京花楸存在少量坐果,但60 d后果实全部脱落,表明花楸树与北京花楸不存在自交和无融合生殖。

花楸树与北京花楸正反交不同杂交组合的结实率、结籽率、千粒质量和出苗率差异较大。花楸树(♀)×北京花楸(♂)共授粉1 339朵,平均结实率为44.10%,平均结籽率为171.04%,子代种子平均千粒质量为3.379 7 g,平均出苗率为28.03%。其中,花楸树P3×北京花楸D5结实率、结籽率、种子千粒质量和出苗率均较高。北京花楸(♀)×花楸树(♂)共授粉1 928朵,平均结实率49.04%,平均结籽率为192.54%,子代种子平均千粒质量为2.588 5 g,出苗率为25.89%。其中,D2×P1的结籽率、千粒质量和出苗率较高。花楸树×北京花楸子代的种子千粒质量平均值高于北京花楸×花楸树(表4)。

表4 花楸树与北京花楸正反交的杂交结实结果情况

Table 4 Fruit set and seed set in reciprocal crosses between *S. pohuashanensis* and *S. discolor*

杂交组合 Cross combination	母本 Female parent	父本 Male parent	花朵数 Number of florets	结果数 Number of fruits	结实率/% Fruit setting rate	结籽率/% Seed setting rate	千粒质量/g 1 000-grain weight	出苗率/% Emergence rate
P×D	P3	D3	50	12	24.00 h	250.00 b	4.583 3 b	62.99 c
	P3	D5	130	83	63.85 b	162.66 l	5.163 7 a	75.00 a
	P5	D229	240	77	32.08 g	53.24 o	2.531 7 i	2.13 n
	P5	D4	270	104	38.52 f	176.93 i	2.491 3 j	15.45 k
	P6	D209	150	96	64.00 b	172.92 j	3.713 9 d	19.83 i
	P8	D2	130	61	46.92 cd	163.93 l	3.383 0 e	35.56 e
	P8	D229	170	53	31.18 g	241.50 c	2.870 3 f	13.24 l
	P86	D4	199	104	52.26 c	147.11 m	2.300 7 lm	0.00
	平均值 Mean		167	74	44.10	171.04	3.379 7	28.03
D×P	D1	P1	30	30	100.00 a	270.00 a	2.339 5 k	0.00 o
	D2	P1	50	25	50.00 ef	168.00 k	3.897 6 c	40.00 d
	D3	P1	60	40	66.67 b	180.00 h	3.372 2 e	17.24 j
	D4	P3	343	132	38.48 f	224.25 d	1.974 7 o	67.86 b
	D5	P2	175	68	38.86 f	192.65 f	2.348 9 k	40.00 d
	D5	P11	74	37	50.00 cd	110.82 n	2.561 0 h	6.25 m
	D5	P3	80	37	46.25 cd	183.78 g	2.019 1 n	0.00 o
	D229	P3	936	422	45.09 de	240.52 c	2.316 0 l	29.15 g
	D218	P3	60	21	35.00 fg	209.51 e	2.761 4 g	33.33 f
	D104	P518	120	24	20.00 h	145.85 m	2.294 3 m	25.00 h
	平均值 Mean		193	84	49.04	192.54	2.588 5	25.89

注:P1为山西庞泉沟种源花楸树,P11、P2和P8为山东崂山种源花楸树,P3和P6为山东泰山种源花楸树,P5和P518为山东塔山种源花楸树,P86为河北雾灵山种源花楸树。D1、D2、D3、D4、D5、D104、D209、D218和D229均为河北驼梁山种源的北京花楸。同列数据后标不同小写字母表示不同杂交组合间差异显著($P<0.05$)。

Note: P1 is *S. pohuashanensis* from Pangquangou, Shanxi. P11, P2 and P8 are *S. pohuashanensis* from Mt. Laoshan, Shandong. P3 and P6 are *S. pohuashanensis* from Tashan Mountain, Shandong. P5 and P518 are *S. pohuashanensis* from Mount Ta, Shandong. P86 is *S. pohuashanensis* from Mount Wuling, Hebei. D1, D2, D3, D4, D5, D104, D209, D218, and D229 are *S. discolor* from Mount Tuoliang, Hebei. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among hybrid combinations ($P<0.05$).

2.6　花楸树与北京花楸杂交F_1代鉴定

2.6.1　杂交F_1代的遗传参数分析　11对引物检测结果(表5)表明,正反交子代群体的遗传多样性无显著差异。11对引物平均PIC>0.5,表明多态性较高,其中sorsd39的遗传多样性各项指标均较高。11个SSR位点在花楸树×北京花楸F_1代中共有36个等位基因,平均每个位点约有3个等位基因;N_e为2.02～3.17,均值为2.62;H_o为0.60～1.00,均值为0.84;H_e为0.44～0.64,均值为0.55;I为0.67～1.16,均值为0.94;PIC为0.440～0.829,均值为0.686。在北京花楸×花楸树F_1代中共有33个等位基因,平均每个位点有3个等位基因;N_e为1.54～2.62,均值为2.22;H_o为0.31～1.00,均值为0.78;H_e为0.22～0.60,均值为0.49;I为0.40～0.96,均值为0.78;PIC为0.442～0.782,均值为0.643。

表5　基于SSR标记的花楸树与北京花楸杂交F_1代遗传多样性

Table 5　Genetic diversity of F_1 progeny from *S. pohuashanensis*×*S. discolor* crosses based on SSR primers

引物编号	N_a		N_e		H_o		H_e		I		PIC	
Primer code	P×D	D×P	P×D	D×P	P×D	D×P	P×D	D×P	P×D	D×P	P×D	D×P
sorsb3	3	3	2.44	2.59	0.99	1.00	0.58	0.58	0.93	0.93	0.716	0.731
sorse10	3	2	2.66	2.32	0.95	1.00	0.61	0.54	1.02	0.82	0.702	0.694
sorse17	2	2	2.33	2.08	0.99	0.75	0.56	0.45	0.84	0.70	0.693	0.633
sorsg1	2	2	2.10	1.94	0.84	0.80	0.50	0.47	0.75	0.70	0.543	0.442
sors18	3	3	2.39	2.43	0.60	0.96	0.50	0.58	0.88	0.91	0.677	0.617
sors43	4	3	3.17	2.11	0.79	0.63	0.56	0.51	1.06	0.79	0.707	0.680
sors51	2	3	2.02	2.29	0.74	0.80	0.44	0.48	0.67	0.81	0.440	0.564
sorsa7	4	2	2.78	1.54	0.82	0.31	0.60	0.22	1.06	0.40	0.712	0.587
sorsd4	4	3	2.93	2.26	0.60	0.57	0.52	0.48	0.97	0.79	0.829	0.705
sorsd22	4	2	2.85	2.23	0.92	0.80	0.61	0.47	1.03	0.75	0.725	0.642
sorsd39	5	3	3.15	2.62	1.00	1.00	0.64	0.60	1.16	0.96	0.801	0.782
平均值Mean	3	3	2.62	2.22	0.84	0.78	0.55	0.49	0.94	0.78	0.686	0.643

注:N_a. 观测等位基因数;N_e. 有效等位基因数;H_o. 观测杂合度;H_e. 期望杂合度;I. Shannon's信息指数;PIC. 多态性信息含量。下同。

Note: N_a. Observed number of alleles; N_e. Effective number of alleles; H_o. Observed heterozygosity; H_e. Expected heterozygosity; I. Shannon's information index; PIC. Polymorphism information content. The same below.

2.6.2　杂交F_1代的真实性检测　2对引物(sorsb3和sorsd39)对114个杂交子代的鉴定效率均高于90%(表1)。由表2中的10个杂交组合筛选出对应引物的鉴定率均为100%,如引物sorse10、sorse17、sors18分别对杂交组合P3×D3(表2序号2)的子代鉴定率均为100%,仅需3对引物组合(sorsb3、sorse10、sorsd39)即可鉴定所有杂交子代。SSR标记鉴定结果见表6。

表6　基于11对引物扩增的在花楸树与北京花楸中特有片段及共有片段长度

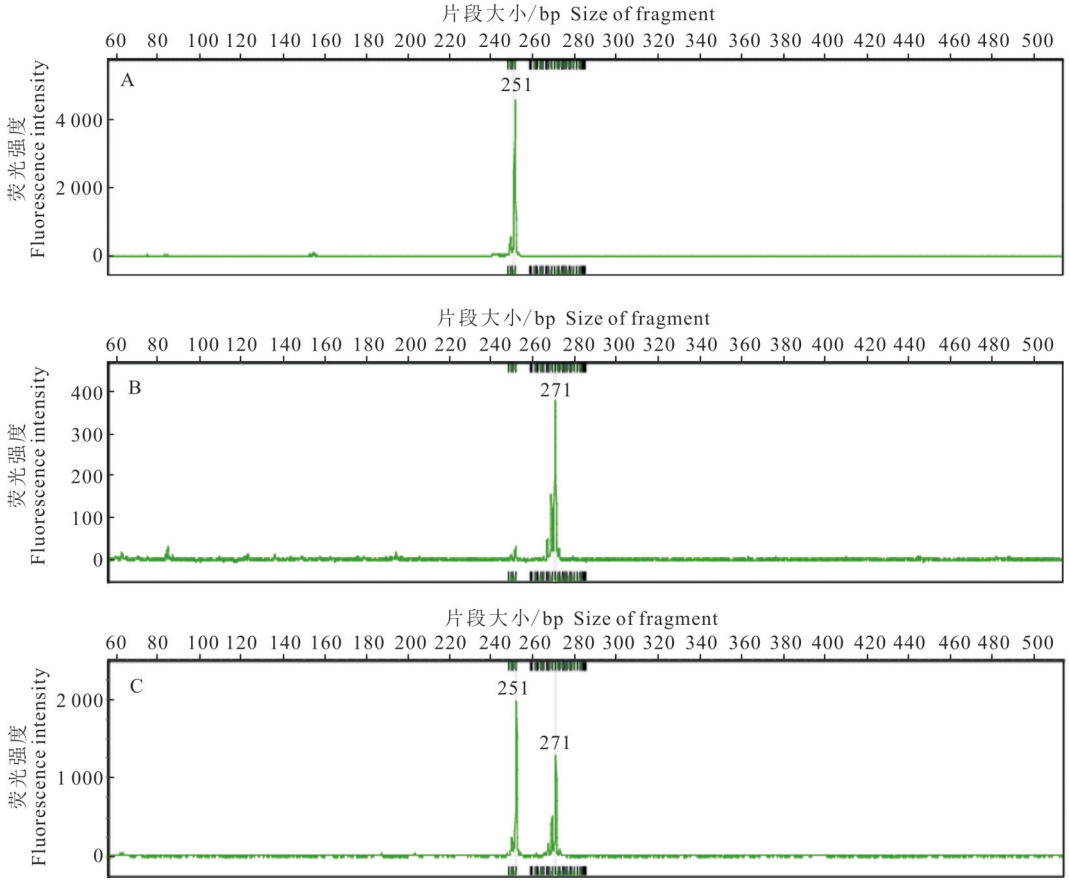
Table 6　Lengths of species-specific and shared fragments in *S. pohuashanensis* and *S. discolor* based on the amplification of 11 SSR primer pairs

序号 Number	引物编号 Primer code	特有片段长度/bp Unique fragment lengths		共有片段长度/bp Shared fragment lengths
		花楸树 *S. pohuashanensis*	北京花楸 *S. discolor*	
1	sorsb3	177,180	168	165,171,183
2	sorse10	237,239,241,249	223	255
3	sorse17	241,249,253	227,243,271,277,255	251
4	sorsg1	219	221,233,237	—
5	sors18	—	231	227,215,243
6	sors43	187,189,191,201,205	185,213	193,195
7	sors51	201,209,211	185	205
8	sorsa7	205,211,223,235	197,209,213,215,217,219	201
9	sorsd4	187,195,207,211	203,213,219,227,231	205,217
10	sorsd22	114,118,120,126	110,122,128,132,148	134,112
11	sorsd39	261,271,273,275,279,281,285	251,265,269	—

注:"—". 无特有或共有片段。

Note: "—". No species-specific or shared fragment.

表6表明,所有子代均为真杂交种,筛选的引物在花楸树与北京花楸中均具有物种的特异性等位基因。以引物sorse39为例,发现其在D2和P1各有1个等位基因,片段长度分别为251 bp(图5-A)和271 bp(图5-B),D2×P1子代(图5-C)同时含有亲本的特征位点,因此判定为真杂交种。



A. 母本北京花楸D2;B. 父本花楸树P1;C. D2×P1的子代。

A. The female parent *S. discolor* D2;B. The male parent *S. pohuashanensis* P1;C. Hybrid progeny of D2×P1.

图5 基于引物sorsd39在花楸树与北京花楸亲本及二者部分杂交子代中的扩增图谱

Fig. 5 Amplification profiles of primer sorsd39 in parents (*S. pohuashanensis* and *S. discolor*) and partial progenies

3 讨 论

本研究的人工控制授粉试验结果表明,花楸树与北京花楸杂交亲和。TANG等[21]基于狭义花楸属(仅复叶类)29个叶绿体基因组(chloroplast DNA,cpDNA)的系统发育分析结果表明,传统分类中的复叶组(Sect. *Sorbus*)与异色组(Sect. *Discolores*)在进化树中被聚为同一支,表明其遗传距离较近。此外,花楸树与北京花楸均为二倍体[2],同倍体间杂交亲和性较高[22],避免了异源多倍体杂交中常见的染色体配对异常和胚败育等问题[23]。因此,花楸树与北京花楸虽然属于不同亚属,但两者遗传关系较近,故亲和性较高。

二倍体花楸的交配系统为异交且自交不亲和[24]。二倍体白面子树(*S. aria* Crantz)、欧洲花楸(*S. aucuparia* Poir.)和治疝花楸(*S. torminalis* Crantz)的人工授粉试验结果表明,自交不结实或结实率低且种子不饱满[24]。LEPŠÍ等[25]通过流式细胞术以及FEULNER等[26]通过简单重复序列间扩增(inter-simple sequence repeat,ISSR)和cpDNA,判断二倍体白面子树、欧洲花楸、治疝花楸和*S. domestica* L. 为异交。本研究通过形态特征判别北京花楸和花楸树2个树种的交配系统为异交,部分自交亲和,而通过人工控制授粉判别其交配系统均为异交,结果不一致。花楸树与北京花楸均为二倍体[2],结合文献[2]和人工控制授粉结果,可知花楸树与北京花楸交配系统为异交且自交不亲和,因此在两者的杂交授粉试验中,无需实施传统人工去雄操作即可规避自交干扰,这不仅简化了试验流程,还避免了去雄过程可能造成的花器官机械损伤,从

而提高杂交效率。

本研究中，花楸树与北京花楸正反交亲和性不同，北京花楸×花楸树的亲和性较低。授粉前，花楸树花粉活力较低（59.12%），仅少量花粉于北京花楸柱头萌发且授粉 8 h后花柱中堆积的大量胼胝质阻止花粉管伸长，表明北京花楸×花楸树的部分杂交组合存在受精前障碍。北京花楸×花楸树种子的千粒质量为 2.588 5 g，明显低于花楸树×北京花楸种子（3.379 7 g），也低于花楸树不同种源种子的千粒质量（2.81～3.99 g）[27]，空瘪现象严重，表明此组合结籽质量较差。结合花楸树种子败育多发生于原胚期[28]，北京花楸可能存在受精后障碍。因此，受精前障碍和受精后障碍导致北京花楸×花楸树的亲和性较低。这种正反交亲和性差异在蔷薇科[29]其他植物的杂交中也存在。基于花楸树出苗率与千粒质量呈极显著正相关[27]，本研究选择千粒质量较高的优势组合 P3×D5 和 D2×P1，用于将来的育种工作。针对北京花楸×花楸树亲和性较低的问题，后续可以采用辐射授粉、重复授粉、蒙导授粉以及切割花柱授粉等方式以提高杂交亲和性[30]。

杂交子代鉴定中，检测的标记位点数量与鉴定能力呈正相关，即标记位点越多，结果越可靠，而实际工作中需兼顾鉴定效率与成本，因此筛选高效鉴定引物组合尤为重要。梅煜琳等[20]从 208 对引物中筛选了 16 对引物鉴定香橼（*Citrus medica* L.）与佛手（*C. medica* var. L. *sarcodactylis* Swingle）1 个杂交组合的 19 个杂交子代，每个子代至少有 3 对 SSR 标记引物支持其真杂种身份。周文才等[31]从 32 对引物中筛选 7 对 SSR 标记引物用于鉴定浙江红花油茶（*Camellia chekiangoleosa* Hu）×广宁红花油茶（*C. semiserrata* C. W. Chi）1 个杂交组合的 45 个杂交子代，每对引物的鉴定效率均为 100 %。本研究筛选出 11 对引物在花楸树与北京花楸中具有物种特异性等位基因，同时筛选了最优引物组合，即仅使用 3 对引物（sorsb3、sorsd39 和 sorse10）即可完成对 10 个花楸树与北京花楸杂交组合的 114 个子代的高效鉴定。

4　结　论

本研究结果表明，花楸树与北京花楸交配系统为异交且自交不亲和，两者杂交亲和，且筛选出了鉴定二者杂交子代的 SSR 标记，为花楸树与北京花楸的人工杂交育种奠定了良好基础。

[参考文献]

[1] WU Z Y, RAVEN P H, HONG D Y, et al. Flora of China [M]. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003: 144-170.

[2] MCALLISTER H. The genus *Sorbus* mountain ash and other rowans [M]. Kew: The Royal Botanic Gardens, 2005: 1-30.

[3] RICH T C G, HOUSTON L, ROBERTSON A, et al. Whitebeams, rowans and service trees of Britain and Ireland [M]. London: Botanical Society of the British Isles, 2010: 3-140.

[4] 徐嫚嫚，于雪丹，郑勇奇，等. 花楸树（*Sorbus pohuashanensis*）营养物质与药用成分探究 [J]. 林业科学研究，2020，33（2）：154-160.
XU M M, YU X D, ZHENG Y Q, et al. Study on nutritive substances and medicinal components of *Sorbus pohuashanensis* [J]. Forest Research, 2020, 33(2): 154-160.

[5] 彭松，马淼，郑勇奇，等. 不同种源花楸树幼苗越夏能力的比较 [J]. 生态学杂志，2014，33（2）：321-327.
PENG S, MA M, ZHENG Y Q, et al. Comparision in thermotolerance over summer of seedlings among different provenances of *Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl. [J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(2): 321-327.

[6] 汤薇，于雪丹，张川红，等. 粉色果实花楸母本起源的分子证据 [J]. 林业科学研究，2016，29（6）：834-838.
TANG W, YU X D, ZHANG C H, et al. Molecular evidence for maternal origin of *Sorbus* with pink fruits [J]. Forest Research, 2016, 29(6): 834-838.

[7] WU Y X, YU X D, TANG W, et al. Morphological and molecular evidence for natural hybridization between *Sorbus pohuashanensis* and *S. discolor* (Rosaceae) [J]. Journal of Forestry Research, 2024, 35(1): 25.

[8] 于雪丹. 驼梁山粉果花楸果色变异来源及候选关键基因 [D]. 北京：中国林业科学研究院，2022.
YU X D. Origin and candidate key genes for fruit color variation of pink-fruited *Sorbus* in Tuoliang mountain [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2022.

[9] 王爱芝，王清君，李长海，等. 花楸的传粉生物学研究 [J]. 北方园艺，2020，44（2）：73-79.
WANG A Z, WANG Q J, LI C H, et al. Study on pollination biology of *Sorbus pohuashanensis* [J]. Northern Horticulture, 2020, 44(2): 73-79.

[10] GUERRERO B I, GUERRA M E, RODRIGO J. Simple sequence repeat (SSR)-based genetic diversity in interspecific plumcot-type (*Prunus salicina*×*Prunus armeniaca*) hybrids [J]. Plants, 2022, 11(9): 1241.

[11] KUMAR R, SHARMA N, DUBEY A K, et al. Generation of denovo EST-SSRs and validation in newly developed interspecific *Citrus* hybrids (*Citrus maxima* Merr. ×*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) [J]. National Academy Science Letters, 2024, 13: 1-5.

[12] DAFNI A. Pollination ecology: a practical approach [M]. New York: Oxford University Press, 1992: 18-21.

[13] CRUDEN R W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. Evolution, 1977, 31

(1):32-46.

[14] 胡适宜. 植物胚胎学实验方法:Ⅰ. 花粉生活力的测定[J]. 植物学通报,1993,28(2):60-62.
HU S Y. Experimental methods in plant embryology:Ⅰ. determination of pollen viability[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1993,28(2):60-62.

[15] DAFNI A, MAUÉS M M. A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity[J]. Sexual Plant Reproduction, 1998,11(3):177-180.

[16] 吴超. 花楸树群体遗传结构及种子催芽技术研究[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2007.
WU C. Genetic structure and pretreatment for seed germination of *Sorbus pohuashanensis*[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry,2007.

[17] LIU C C, DOU Y, GUAN X L, et al. *De novo* transcriptomic analysis and development of EST-SSRs for *Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl.[J]. PLoS One,2017,12(6):e0179219.

[18] WU Y H, HE R Q, LU Y Z, et al. Development and evaluation of EST-SSR markers in *Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl. and their application to other *Sorbus* species[J]. Trees, 2020,34(2):455-467.

[19] 戴国礼,张波,米佳,等. 基于SSR标记的'黑果枸杞'F_1代群体杂种鉴定及遗传关系分析[J]. 西北林学院学报,2025,40(1):92-103.
DAI G L, ZHANG B, MI J, et al. SSR-based hybrid identification and genetic relationship analysis of F_1 hybrid progenies of *Lycium ruthenicum*[J]. Journal of Northwest Forestry University,2025,40(1):92-103.

[20] 梅煜琳,徐劲剑,蒋梦玥,等. 香橼与佛手F_1杂种鉴定及果形差异分析[J]. 园艺学报,2023,50(7):1402-1418.
MEI Y L, XU J J, JIANG M Y, et al. Identification of F_1 hybrids and analysis of fruit shape difference between fingered citron and citron[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2023, 50(7): 1402-1418.

[21] TANG C Q, CHEN X, DENG Y F, et al. Complete chloroplast genomes of *Sorbus* sensu stricto (Rosaceae): comparative analyses and phylogenetic relationships[J]. BMC Plant Biology,2022,22(1):495.

[22] 叶雨晴,孙丽萍,张一驰,等. 不同倍性菊花远缘杂交亲和性及子代倍性研究[J]. 园艺学报,2024,51(10):2329-2342.
YE Y Q, SUN L P, ZHANG Y C, et al. Studies on distant crossing compatibility and hybrid ploidy in different ploidy chrysanthemums[J]. Acta Horticulturae Sinica,2024,51(10): 2329-2342.

[23] JOHNSTON S A, DEN NIJS T P M, PELOQUIN S J, et al. The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1980,57(1):5-9.

[24] LUDWIG S, ROBERTSON A, RICH T C G, et al. Breeding systems, hybridization and continuing evolution in Avon Gorge Sorbus[J]. Annals of Botany,2013,111(4):563-575.

[25] LEPŠÍ M, KOUTECKÝ P, NOSKOVÁ J, et al. Versatility of reproductive modes and ploidy level interactions in *Sorbus s.* L. (Malinae, Rosaceae)[J]. Botanical Journal of the Linnean Society,2019,191(4):502-522.

[26] FEULNER M, AAS G, URBON T, et al. Low rates of apomixis and polyploidy in progeny of Thuringian *Sorbus* subgenus *Tormaria*[J]. Plant Systematics and Evolution, 2023, 309(3):16-26.

[27] 肖乾坤. 花楸树种子变异、苗期生长变异及无性繁殖[D]. 北京:中国林业科学研究院,2010.
XIAO Q K. Genetic variation in seed mophology and seedling growth and vegetative propagation of *Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl. [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2010.

[28] 王爱芝. 花楸有性生殖过程及败育机制研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2012.
WANG A Z. Sexual reproduction and abortion mechanism of *Sorbus pohuashanensis*[D]. Harbin: Northeast Forestry University,2012.

[29] 李娜,邓童,罗乐,等. 榆叶梅的远缘杂交亲和性和花粉管行为[J]. 分子植物育种,2022,20(17):5754-5762.
LI N, DENG T, LUO L, et al. Distant hybridization compatibility and pollen tube behavior of *Prunus triloba*[J]. Molecular Plant Breeding,2022,20(17):5754-5762.

[30] 贺丹,张佼蕊,何松林,等. 授粉方式对牡丹和芍药远缘杂交受精前障碍的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(3):99-106.
HE D, ZHANG J R, HE S L, et al. Effects of pollination method on pre-fertilization barriers in *Paeonia lactiflora*×*Paeonia* suffruticosa crosses[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition),2020,48(3):99-106.

[31] 周文才,田仟仟,李田,等. 浙江红花油茶×广宁红花油茶杂交子代的表型性状及其SSR分子鉴定[J]. 广西植物,2024,44(7):1269-1277.
ZHOU W C, TIAN Q Q, LI T, et al. Phenotypic traits and SSR molecular identification of hybrid progenies of *Camellia chekiangoleosa*×*C. semiserrata*[J]. Guihaia,2024,44(7):1269-1277.

(责任编辑:李小平)