

# 百合杂交育种中染色体研究进展

徐顺超, 吕英民\*

(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:** 综述了染色体的研究方法及其在百合属植物中的应用, 包括核型分析、Giemsa C-带技术、原位杂交技术。对百合倍性杂交的结果, 多倍体育种的方式以及不同倍性百合作为亲本进行杂交的规律也进行了讨论。

**关键词:** 百合; 染色体; 倍性杂交育种

**中图分类号:** S 682.2

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2012) 09-1809-10

## Progress in Chromosome Research in Lily Cross-breeding

XU Shun-chao and Lü Ying-min\*

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

**Abstract:** The research methods of chromosome and their application in *Lilium* genus were reviewed in this paper. The chromosome research methods include karyotype analysis, Giemsa C-banding, *in situ* hybridization. The results of lily ploidy hybridization and the polyploidy breeding, and the rule of different ploidy lilies as hybrid parents were also discussed.

**Key words:** lily; chromosome; ploidy cross-breeding

百合科 (Liliaceae) 百合属 (*Lilium*) 植物具有重要观赏价值, 多分布于北温带, 中国南北均有分布。全属约有 94 种, 起源于中国的有 47 种, 18 变种, 其中 36 种、15 变种为中国所特有 (汪发瓚, 1980)。

百合按其生物学特性分为 7 组 (Comber, 1949), 即: *Lilium*, *Martagon*, *Pseudolirium*, *Archelirion*, *Sinomartagon*, *Leucolirion* 和 *Oxypetala*。三大常见的栽培品种群亚洲百合 (Asiatic hybrids)、麝香百合 (*Longiflorum* hybrids) 和东方百合 (Oriental hybrids) 就分别源于 *Sinomartagon*, *Leucolirion* 和 *Archelirion* 的组内种间杂交 (van Tuyt, 1989)。目前国际上普遍承认的分类法是英国皇家园艺学会 (RHS) 和北美百合学会 (NALS) 按照其亲缘关系分为 9 大类: 亚洲百合杂种系 (Asiatic hybrids), 东方百合杂种系 (Oriental hybrids), 麝香百合杂种系 (*Longiflorum* hybrids), 纯白百合杂种系 (*Candidum* hybrids), 美洲百合杂种系 (American hybrids), 欧洲 (星叶) 百合杂种系 (*Martagon* hybrids), 喇叭型百合杂种系和奥列莲杂种系 (Trumet hybrids and Aurelian hybrids), 其他类型 (Miscellaneous hybrids), 原种 (Lily species) (龙雅宜 等, 1999)。

收稿日期: 2012-06-15; 修回日期: 2012-08-01

基金项目: 国家‘863’计划项目 (2011AA100208); 国家自然科学基金项目 (31071815); 教育部博士点基金项目 (20110014110006)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: luyingmin@bjfu.edu.cn)

## 1 百合根尖染色体研究方法

在现代分子生物学育种中,研究染色体数及结构变异的多样性,建立重要观赏性状与染色体变化之间的关联,是育种专家们所追求的目标。研究百合染色体能够从分子细胞遗传学的层面为百合属植物的研究奠定一定的理论基础。

### 1.1 核型分析

一个物种的核型能够反映其染色体水平的整体特征,因此研究比较物种的核型可以为判断分析物种间的亲缘关系提供一定的理论依据,揭示遗传进化的过程和机制。在百合杂交育种中,研究栽培品种的核型背景将为亲本选配提供细胞遗传学依据。

百合属植物的染色体多数是大型染色体,染色体基数  $x = 12$ , 最常见的是二倍体 ( $2n = 2x = 24$ )。百合属植物之间核型的主要差异在于染色体数不同以及染色体在核型中排序位置不同(李懋学和张赞平, 1996)。

早在 16 世纪末期,英国就开始调查、收集和评价野生百合(Hubert et al., 1950)。目前,已有不少关于百合属植物染色体核型的报道(荣立苹等, 2007; 刘华敏等, 2010),如南川百合(*L. rosthornii*)、青岛百合(*L. tsingtauense*)、山丹(*L. pumilum*)、岷江百合(*L. regale*)、卷丹(*L. lancifolium*)、野百合(*L. brownii*)、兰州百合(*L. davidii* var. *unicolor*)、川百合(*L. davidii*)、湖北百合(*L. henryi*)、毛百合(*L. dauricum*)、朝鲜百合(*L. amabile*)、垂花百合(*L. cernuum*)、有斑百合(*L. concolor*)、细叶百合(*L. pumilum*)等。Schmitzer (1991)指出多数亚洲百合栽培品种为二倍体,也有品种为三倍体、四倍体或非整倍体。许多学者也开展了百合栽培品种的核型分析(李克虎等, 2011; 杨雪珍等, 2011),如亚洲百合品种‘Lolly pop’、‘Renoir’、‘Landini’、‘Navona’、‘Vermeer’, 东方百合品种‘Corvara’、‘Energetic’、‘Laguna’、‘Siberia’、‘Sorbonne’, 麝香百合品种‘White Heaven’、‘Gelria’、‘White Fox’, LA 杂交品种‘Pavia’、‘Mombasa’、‘Advantage’、‘Mestre’, LO 杂交品种‘White Triumph’、‘Triumphator’, OT 杂交品种‘Yelloween’、‘Red Dutch’等。

百合属植物的染色体核型一般为稳定的 3B 型(洪德元, 1990),但也有例外,如 3A 型的有斑百合(Lguer & Liu, 1996)、细叶百合(Li et al., 1991)、朝鲜百合(杨利平等, 1996)、兰州百合(刘冬云等, 2009)、川百合(Li et al., 1991); 4B 型的毛百合(杨利平等, 1996)等。

大部分百合属植物染色体核型的第 1 号和第 2 号染色体为 m 或 ms, 而且短臂紧靠着丝点的位置均有一个缢痕,有的种类缢痕较大,有的种类则不明显(Stewart, 1947)。根据 Stebbins (1971)的观点,有花植物核型进化中对称为原始,不对称为进化,以核型不对称的分类标准可以得出,百合属植物的核型均为极不对称型,并且最长染色体与最短染色体的比值较大,是比较进化的类型。李懋学和张赞平(1996)发现百合染色体的随体极小,多为中间随体,一般位于 2 对大型的 m 和 sm 染色体的两臂之间。

染色体核型分析有助于鉴定杂种,百合染色体中的次缢痕(或随体)特征能为亲子鉴定提供可靠的依据。国外的许多学者(North & Wills, 1969; Roh et al., 1996)通过分析次缢痕(或随体)的特征对百合杂种进行了早期鉴定。黄济明等(1982, 1985, 1990)利用染色体核型分析鉴定了麝香百合 × 兰州百合杂种、王百合 × 大卫百合杂种、麝香百合 × 枚红百合和王百合 × 玫红百合的杂种;杨利平等(1998)通过观察染色体的形态确定了条叶百合 × 王百合的种间杂种的真实性。关婧竹等(2009)对毛百合 × 有斑百合杂种后代及其亲本进行了核型分析,鉴定其为真实杂种。

## 1.2 Giemsa C - 带技术

核型分析主要依靠染色体的长度、着丝点和次缢痕的位置等来区分染色体, 然而许多百合的染色体长度及臂比差异不大, 仅仅利用核型分析无法判断百合杂种后代染色体的来源, 也无法鉴定染色体缺失易位等结构变异(虞泓 等, 2000)。而 Giemsa C - 带分带主要显示的是染色体上的组成型异染色质, 由重复 DNA 序列组成, 分布在着丝粒附近和染色体末端, C - 带在同一物种中相对稳定, 而在物种间多态性丰富, 因此可以用于鉴别物种。由于物种间亲缘关系远近不同, 染色体间的带纹特征也表现出明显的差异, 通常体现在常染色质和异染色质的差异上, 亲缘关系越远则带纹特征的差异越大(温海霞 等, 2002)。

Lim (2000) 对麝香百合 (*L. longiflorum*) 和红花百合 (*L. rubellum*) 的根尖染色体进行了 Giemsa C - 带分带分析, 但仅仅得到 11 条很浅的带纹。Marasek 和 Orlikowsk, (2001) 利用 Giemsa C - 带分带技术进行了百合属植物的杂种鉴定。目前中国学者对百合属植物进行 Giemsa C - 带分析的研究也已有报道(刘光欣 等, 2007a, 2007b, 2008a, 2008b, 2009, 2010; 胡凤荣 等, 2009a, 2009b), 如药百合 (*L. speciosum*)、细叶百合、渥丹百合 (*L. concolor*)、南川百合 (*L. rosthornii*)、川百合、金佛山百合 (*L. jinfushanense*)、岷江百合、毛百合、泸定百合 (*L. sargentiae*)、淡黄花百合 (*L. sulphureum*)、宜昌百合 (*L. leucanthum*)、卷丹等。

## 1.3 原位杂交技术

原位杂交技术(*in situ hybridization*)是由 Gall 和 Pardue 于 1969 年创立的(Gall & Pardue, 1969), 该技术是将 DNA 序列直接定位于染色体上。这项技术现已成为在细胞水平上研究基因表达调控的最直接有效的手段(陈绍荣和杨弘远, 2000)。

目前原位杂交技术在植物研究中的应用主要包括以下几个方面:(1) 特定 DNA 序列在染色体上的定位;(2) 基因表达研究;(3) 物种之间的亲缘关系, 多倍体的起源;(4) 基因组的结构、变异以及空间分布规律;(5) 转基因的细胞学鉴定;(6) 检测外源染色体片段和探讨其渗入方式(王玲 等, 2000)。

### 1.3.1 荧光原位杂交技术(FISH)及其在百合中的应用

荧光原位杂交技术(*fluorescence in situ hybridization*, 简称 FISH)是 20 世纪 80 年代在原有的放射性原位杂交技术基础上发展起来的一种非放射性原位杂交技术(Langer-Safer et al., 1982)。Rayburn 和 Gill (1985) 首次将生物素标记探针及其检测系统应用于植物染色体原位杂交。FISH 技术的基本原理是:根据核酸分子碱基互补配对原则,将被检测的染色体或 DNA 纤维切片上的靶 DNA 和非放射性标记的核酸探针变性成单链、再复性,即形成二者的杂交体,再通过一定检测手段将外源核酸在染色体上的位置快速、直观、准确地显示出来(荣红颖 等, 2007)。

百合的荧光原位杂交通常选择 45S rDNA 作为探针。45S rDNA 是编码组成真核生物细胞质核糖体的 18S、5.8S 和 28SrDNA 的基因(龚志云 等, 2002)。在植物基因组中通常有几百个 45S rDNA 以串联的方式分布于核仁组织区, 而且在不同物种中其数量和位置不同, 这为研究同属植物的核型差异提供了一条很好的途径。已有的研究表明, 45S rDNA 在染色体上分布的数量和位置是系统发育和物种亲缘关系研究中的重要依据之一(Shiya et al., 1996; 向素琼 等, 2007)。

周树军等(2008)利用荧光原位杂交技术将 45S rDNA 在麝香百合、柠檬色百合 (*L. leichtlinii*)、天香百合 (*L. auratum*) 和豹纹百合 (*L. pardalinum*) 的染色体上进行了定位, 结果表明: 45S rDNA 在这 4 种百合中都分布于染色体的着丝点附近, 但其位点数量、所在的染色体和信号的强弱有很大的变化。周树军(2003)还利用荧光原位杂交技术将东方百合和亚洲百合的两个基因组在其回交一代中清楚地区分开来。胡凤荣等(2009c)利用 Giemsa C - 带和染色体荧光原位杂交(45S rDNA FISH)

的方法对 ‘Royal Lace’ × ‘High Class’ 的杂种后代分别进行了鉴定。Marasek 等 (2004) 用 5S rDNA 和 25S rDNA 作为探针, 利用 FISH 鉴定了 ‘Marco Polo’ × *L. henryi* 和 ‘Expression’ × *L. henryi* 的后代。任贵玲等 (2012) 以 45S rDNA 为探针, 鉴定了亚洲百合 ‘Petit Brigitte’ × 青岛百合的杂交后代。

多色荧光原位杂交是一项新发展的技术, 利用不同颜色的荧光素标记不同探针, 同时对一张制片进行杂交, 从而对不同的靶 DNA 同时进行定位和分析, 并能对不同探针在染色体上的位置进行排序 (宁顺斌 等, 2000)。

### 1.3.2 基因组原位杂交技术 (GISH) 及其在百合中的应用

利用全基因组 DNA 为探针的 ISH 方法称为基因组原位杂交 (genomic *in situ* hybridization, 简称 GISH), 是 20 世纪 80 年代末发展起来的一种原位杂交技术, 最初应用于动物方面的研究 (Durnam et al., 1985)。Le 等 (1989) 和 Schwarzacher (1989) 成功地将该技术应用于植物远缘杂交的研究中。

基因组原位杂交技术采用来自一个物种的总基因组 DNA 作为标记探针, 用另一物种的总基因组 DNA 以适当的浓度进行封阻, 在靶染色体上进行原位杂交。在封阻 DNA 和标记 DNA 探针之间, 封阻 DNA 优先与一般序列杂交, 剩下的特异性序列主要被标记探针所杂交 (周琳和古红梅, 2000)。

GISH 常用于分析植物基因组结构, 确定外源 DNA 的插入位置及定量分析, 鉴定外源染色体片段, 分析植物杂交品种染色体成分来源以及进行近种属或品系的比较研究 (余舜武 等, 2001)。Karlova 等 (1999) 利用基因组原位杂交技术 (GISH) 研究了东方百合和亚洲百合回交一代部分同源染色体的重组以及  $2n$  花粉的形成机制, 并将百合 O、A、L, 3 个基因型区分开来。Marasek 等 (2004) 利用 GISH 鉴定了 ‘Marco Polo’ × *L. henryi* 和 ‘Expression’ × *L. henryi* 的后代。于晖等 (2010) 利用基因组原位杂交技术 (GISH) 对来源于 O、A、L 基因组, 但亲本基因型未知的 20 个百合杂交种进行亲本基因型的判断。Zhou (2008) 利用 GISH 技术将东方百合和铁炮百合的杂交后代鉴别开来。

## 2 百合倍性杂交育种

### 2.1 不同倍性间百合杂交

对于不同倍性间杂交亲和性的研究, Johnston (1980) 提出了 Endosperm Balance Number (EBN) 假说, 即在杂种胚乳中, 只有当母本基因: 父本基因 = 2:1 时, 胚乳才能发育正常, 产生健全的种子, 否则胚乳会在发育中途停滞, 造成胚的败育。

#### 2.1.1 以二倍体或四倍体为母本杂交

与  $2x \times 2x$  或  $4x \times 4x$  的同倍性内杂交 (intraploidy hybridization) 相比,  $2x \times 4x$  的异倍性间杂交 (interploidy hybridization) 通常存在不同程度的不亲和性, 这是由胚和胚乳中基因组组成比例的变化造成的 (Brandham, 1982)。向仕华等 (2007) 研究发现在种子萌发率方面, 以四倍体为母本的各杂交组合远远高于以二倍体为母本的各杂交组合, 这个现象说明当二倍体与四倍体的杂交时, 选择四倍体为母本杂交亲和性更强。

按照经典遗传学规律, 二倍体 ( $2n = 2x = 24$ ) 与四倍体 ( $2n = 4x = 48$ ) 进行杂交, 其杂交后代应获得完全的三倍体 ( $2n = 3x = 36$ ), 但向仕华等 (2007) 研究发现百合二倍体和四倍体杂交后代出现非整倍体。这可能与减数分裂异常或与  $2n$  配子的形成有关 (郑思乡, 2005)。

Barba-Gonzalez 等 (2006) 研究发现, 以二倍体百合为母本与三倍体百合进行杂交能够获得子代, 而以四倍体为母本三倍体为父本进行杂交则没有获得子代。

### 2.1.2 以三倍体为母本杂交

植物育种实践表明, 尽管三倍体由于减数分裂异常通常高度不育, 但是三倍体类群广泛存在于自然界中, 而且在一些植物中三倍体和二倍体杂交一般会产生二倍体, 三倍体和四倍体杂交一般会产四倍体 (Carputo & Barone, 2005)。

百合三倍体雄性不育, 但三倍体可以作为母本与二倍体或四倍体进行杂交 (Zhou et al., 2011)。其主要原因在于百合的胚囊为四孢八核胚囊 (tetrasporic 8-nucleate embryo sac) 或称为贝母型胚囊 (fritillaria type embryo sac) (Zhou, 2007)。

百合三倍体和二倍体或四倍体杂交的后代大多为非整倍体, 与二倍体杂交的后代为二倍体或近二倍体, 与四倍体杂交的后代为四倍体或近四倍体 (Lim et al., 2003; Barba-Gonzalez et al., 2006; Zhou et al., 2012)。Zhou 等 (2012) 提出假设, 即在百合  $3x \times 2x / 4x$  的杂交种, 具有 5 个相同基因组的胚乳对于获得杂交子代是必不可少的, 这个假设能够解释  $3x \times 2x / 4x$  的杂交成功与否, 对育种工作有着重要意义。Natenapit 等 (2010) 对 LLO 杂种和二倍体亚洲百合进行杂交, 结果表明异源三倍体在减数分裂过程中会发生重组。Xie 等 (2010) 研究发现, LLO 和 LLTT 杂交后代为非整倍体, 并利用 GISH 技术在子代体细胞中同时清楚区分 L、O、T 等 3 种组成基因。

## 2.2 多倍体育种

与二倍体相比, 多倍体植物具有巨大性、抗逆性、低孕性、克服远缘杂交不育性的优势, 是百合育种的一个重要方向。

产生多倍体有多种方式, 可以通过加倍亲本染色体, 诱导筛选二倍体配子进行杂交, 还可以加倍百合杂交不孕的  $F_1$  代的染色体得到可孕后代, 此外, 利用天然的二倍体配子进行杂交也是获得多倍体的一种方式。Lim 和 van Tuyl (2004) 先通过进行栽培种与野生种种间杂交获得不育的  $F_1$  代, 然后通过减数分裂使其染色体加倍恢复育性, 之后与亲本回交, 培育出第一个粉红色的麝香百合系品种 ‘Elegant Lady’, 该品种为三倍体, 观赏性和抗逆性均较高。连雪斌 (1995) 通过对兰州百合进行多倍体诱导试验, 获得了多倍体小鳞茎。黄济明 (1983) 通过诱导台湾百合 (*Lilium formosanum*)  $\times$  麝香百合的杂种  $F_1$  代, 获得四倍体植株, 其茎秆、叶片和花果都显著大于二倍体植株。

由于减数分裂不正常, 百合组间杂交的  $F_1$  代通常高度不育 (Zhou et al., 2008), 在百合育种中通常使用安碘灵使不育的  $F_1$  代染色体加倍使其恢复育性, 再与二倍体回交获得三倍体 (van Tuyl, 1989), 这个过程称为无性多倍化。有些杂种可以产生少量的体细胞配子 ( $2n$  配子), 因此能够产生三倍体的回交一代, 这个过程称为有性多倍化 (Barba-Gonzalez et al., 2004)。有性多倍化比无性多倍化具有更多的优势, 首先, 有性多倍化能够大大缩短百合三倍体的育种年限; 其次, 有性多倍化杂种  $F_1$  产生的体细胞配子存在基因组间染色体重组, 因此大大丰富了  $2n$  配子变异, 进而丰富了后代的变异 (Ramanna & Jacobsen, 2003)。

## 3 结语

百合遗传多样性丰富, 研究百合的染色体与遗传变异的关系对指导百合育种具有重要意义。细胞生物学研究是分子生物学的重要基础, 是研究植物遗传变异规律的重要手段, 对百合资源的染色体进行深入研究是百合育种工作的重要基础工作。

目前有关百合倍性杂交的基本规律已有许多报道, 利用多倍体育种培育新优品种也较为成熟。核型分析、Giemsa C-带技术、原位杂交技术在百合育种的各个方面已得到广泛应用, 包括杂种鉴

定、建立亲缘关系及研究亲本和子代间遗传变异规律等。虽然对于百合染色体的研究已取得许多成果,但在建立重要园艺性状与染色体变化之间的关联方面尚需进一步研究。

## References

- Barba-Gonzalez R, Lokker B H, Lim K B, Ramanna M S, van Tuyl J M. 2004. Use of 2n gametes for the production of sexual polyploids from sterile Oriental  $\times$  Asiatic hybrids of lilies (*Lilium*). *Theor Appl Genet*, 109: 1125 – 1132.
- Barba-Gonzalez R, van Silfhout R A A, Ramanna M S, Visser R G F, van Tuyl J M. 2006. Progenies of allotriploids of Oriental  $\times$  Asiatic lilies (*Lilium*) examined by GISH analysis. *Euphytica*, 151: 243 – 250.
- Brandham P E. 1982. Inter-embryo competition in the progeny of autotriploid *Aloineae* (Liliaceae). *Genetica*, 59: 29 – 42.
- Carputo D, Barone A. 2005. Ploidy level manipulations in potato through sexual hybridization. *Annals of Applied Biology*, 146 : 71 – 79.
- Chen Shao-rong, Yang Hong-yuan. 2000. *In situ* RNA hybridization technique and its application to studies of gene expression in plants. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 18 (1): 57 – 63. (in Chinese)
- 陈绍荣, 杨弘远. 2000. RNA 原位杂交技术及其在植物基因表达研究中的应用. *武汉植物学研究*, 18 (1): 57 – 63.
- Comber H F. 1949. A new classification of the genus *Lilium*. *Lily Year Book*, 13: 86 – 105.
- Durnam D M, Gelinas R, Myerson D. 1985. Detection of species specific chromosomes in somatic cell hybrids. *Somatic Cell Mol Genet*, 11: 571 – 577.
- Gall J G, Pardue M L. 1969. Formation and detection of RNA-DNA hybrid molecules in cytological preparations. *Proc Nat. Acad Sci, USA*, 63 (2): 378 – 383.
- Gong Zhi-yun, Wu Hsin-kan, Cheng Zhu-kuan, Gu Ming-hong. 2002. Physical mapping of the 45S rDNA and 5S rDNA to rice prometaphase chromosome. *Acta Genetica Sinica*, 29 (3): 241 – 244. (in Chinese)
- 龚志云, 吴信淦, 程祝宽, 顾铭洪. 2002. 水稻 45SrDNA 和 5S rDNA 的染色体定位研究. *遗传学报*, 29 (3): 241 – 244.
- Guan Jing-zhu, Lei Jia-jun, Li Yu, Qiu Lei. 2009. Study on karyo types of interspecific hybrids from the cross of *Lilium dahuricum* and *Lilium concolor* var. *pulchellum*. *Journal of Jilin Agricultural University*, 31 (1): 32 – 36, 44. (in Chinese)
- 关婧竹, 雷家军, 李 雨, 邱 磊. 2009. 毛百合  $\times$  有斑百合种间杂种的核型研究. *吉林农业大学学报*, 31 (1): 32 – 36, 44.
- Hong De-yuan. 1990. *Plant cytotaxonomy*. Beijing: Science Press: 91 – 96. (in Chinese)
- 洪德元. 1990. *植物细胞分类学*. 北京: 科学出版社: 91 – 96.
- Hu Feng-rong, Liu Guang-xin, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Shi Ji-sen. 2009a. Chromosomal Giemsa C-banding analysis for root tips of *Lilium speciosum* Thunb. var. *gloriosoides* Baker. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Edition*, 33 (3): 17 – 19. (in Chinese)
- 胡凤荣, 刘光欣, 席梦利, 吴祝华, 施季森. 2009a. 药百合根尖染色体 C - 带分析. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 33 (3): 17 – 19.
- Hu Feng-rong, Liu Guang-xin, Luo Feng-xia, Xi Meng-li, Xu Jin, Shi Ji-sen. 2009b. Identification of *Lilium* hybrid by Giemsa C-banding and 45S rDNA FISH. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Edition*, 33 (6): 30 – 34. (in Chinese)
- 胡凤荣, 刘光欣, 罗凤霞, 席梦利, 徐 进, 施季森. 2009b. 利用 Giemsa C - 带和 45S rDNA FISH 的方法鉴定百合杂种. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 33 (6): 30 – 34.
- Hu Feng-rong, Liu Guang-xin, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Shi Ji-sen. 2009c. Chromosomal Giemsa C-banding analysis for root tips of *Lilium pumilum*. *Jiangsu Agricultural Science and Technology*, 3: 170 – 171. (in Chinese)
- 胡凤荣, 刘光欣, 席梦利, 吴祝华, 施季森. 2009c. 细叶百合根尖染色体 C - 带分析. *江苏农业科学*, 3: 170 – 171.
- Huang Ji-ming. 1982. Hybridization between *Lilium* spp. (*Lilium regale* Wils.  $\times$  *L. davidii* var. *unicolor* Cotton). *Acta Horticulturae Sinica*, 9 (3): 51 – 55. (in Chinese)
- 黄济明. 1982. 王百合  $\times$  大卫百合种间杂种的育成. *园艺学报*, 9 (3): 51 – 55.
- Huang Ji-ming. 1983. Propagation of lilies by tissue culture and lily polyploids induced *in vitro*. *Acta Horticulturae Sinica*, 10 (2): 125 – 128. (in Chinese)
- 黄济明. 1983. 百合的组织培养和试管内诱发多倍体试验. *园艺学报*, 10 (2): 125 – 128.
- Huang Ji-ming. 1985. Development of hybrid between *Lilium longiflorum* Thumb.  $\times$  *Lilium davidii* var. *unicolor* Cotton. *Acta Agriculturae Shanghai*, 1 (1): 84 – 87. (in Chinese)

- 黄济明. 1985. 百合远缘杂种“麝兰”的育成. 上海农业学报, 1 (1): 84 - 87.
- Huang Ji-ming, Zhao Xiao-yi, Zhang Guo-min, Ni Yue-yuan. 1990. Interspecific hybrids by using *Lilium amoenum* as pollen parent. Acta Horticulturae Sinica, 17 (2): 153 - 157. (in Chinese)
- 黄济明, 赵晓艺, 张国民, 倪跃元. 1990. 玫红百合为亲本育成百合种间杂种. 园艺学报, 17 (2): 153 - 157.
- Hubert B, Drysdale W, William T S. 1950. Lilies of the world. London: Country Life Limited: 17 - 19.
- Johnston S A. 1980. The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses. Theor Appl Genet, 57 (1): 5 - 7.
- Kamstra S A, Kuipers A G J, de Jeu M J, Ramanna M S, Jacobsen E. 1999. The extent and position of homoeologous recombination in a distant hybrid of *Alstroemeria*: A molecular cytogenetic assessment of first generation backcross progenies. Chromosoma, 108: 52 - 63.
- Karlov G I, Khrustaleva L I, Lim K B, van Tuyl J M. 1999. Homoeologous recombination in 2n-gametes producing interspecific hybrids of *Lilium* (Liliaceae) studied by genomic in situ hybridization (GISH). Genome, 42 (4): 681 - 686.
- Langer-Safer P R, Levine M, Ward D.C. 1982. Immunological method for mapping genes on drosophila polytene chromosomes. Proc Nat. Acad Sci, USA, 79 (14): 4381 - 4388.
- Le H T, Armstrong K C, Miki B. 1989. Detection of rye DNA in wheat-rye hybrids and wheat translocation stocks using total genomic DNA as a probe. Plant Mol Biol Rep, 7: 150 - 158.
- Levan A, Fred G A K, Sandberg A. 1964. Nomenclature for centrometic position on chromosomes. Hereditas, 52: 201 - 220.
- Lguer T U, Liu L B. 1996. Studies of karyotypes of 5 species in *Lilium* from Jinlin. J Wuhan Bot Res, 14 (1): 6 - 12.
- Li Guo-zhen. 1985. Chromosome and its research methods. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 李国珍. 1985. 染色体及其研究方法. 北京: 科学出版社.
- Li Ke-hu, Zhou Gui-xue, Ren Gui-ling, Zhang Xian-xian, Guo Fang-qi, Zhou Shu-jun. 2011. Observation on ploidy levels of lily cultivars. Acta Horticulturae Sinica, 38 (5): 970 - 976. (in Chinese)
- 李克虎, 周桂雪, 任贵玲, 张线线, 郭方其, 周树军. 2011. 百合品种染色体倍性观察. 园艺学报, 38 (5): 970 - 976.
- Li Mao-xue, Zhang Zan-ping. 1996. Crop chromosome and its research techniques. Beijing: China Agriculture Press: 1 - 37. (in Chinese)
- 李懋学, 张赞平. 1996. 作物染色体及其研究技术. 北京: 中国农业出版社: 1 - 37.
- Li W M, Meng X Y, Gao Y, Wang L Q. 1991. Karyotype analysis of Chinese traditional medicine *Lilium*. China Journal of Chinese Materia Medica, 16 (5): 268 - 270.
- Lian Xue-bin. 1995. The test report of polyploid induction of *Lilium davidii* var *unicolor*. Gansu Agricultural Science and Technology, (6): 14 - 15. (in Chinese)
- 连雪斌. 1995. 兰州百合多倍体诱导试验报告. 甘肃农业科技, (6): 14 - 15.
- Lim K B. 2000. Introgression breeding through interspecific polyploidisation in lily: A molecular cytogenetic study [Ph. D. Dissertation]. Netherlands: Wageningen, Business Unite Genetics and Breeding, Plant Research International.
- Lim K B, Ramanna M S, De Jong J H, Jacobsen E, van Tuyl J M. 2003. Evaluation of BC2 progenies derived from 3x-2x and 3x-4x crosses of *Lilium* hybrids: A GISH analysis. Theor Appl Genet, 106: 568 - 574.
- Lim K B, van Tuyl J M. 2004. A pink longiflorum lily cultivar, 'Elegant Lady' suitable for cut flower forcing. Korean J Breed, 36 (2): 123 - 124.
- Liu Dong-yun, Zhang Xiao-man, Yang Nan, Zhang Li-juan, Shao Shuai. 2009. Study on karyotypes of *Lilium davidii* var. *unicolor* and *Lilium concolor* var. *buschianum* Baker. Journal of Northwest A & F University: Nat Sci Ed, 37 (11): 102 - 106. (in Chinese)
- 刘冬云, 张晓曼, 杨楠, 张利娟, 邵帅. 2009. 兰州百合和有斑百合的核型研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 37 (11): 102 - 106.
- Liu Guang-xin, Hu Feng-rong, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Chi Jian, Shi Ji-sen. 2008a. Chromosomal Giemsa C-banding analysis for root tips of *Lilium pumilu*. Jiangsu Agricultural Science and Technology, 6: 151 - 152. (in Chinese)
- 刘光欣, 胡凤荣, 席梦利, 吴祝华, 池坚, 施季森. 2008a. 百合根尖染色体 C - 带分析. 江苏农业科学, 6: 151 - 152.
- Liu Guang-xin, Hu Feng-rong, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Chi Jian, Shi Ji-sen. 2008b. Giemsa C-banding and FISH analysis of Minjiang lily chromosome by means of root tips. Molecular Plant Breeding, 6 (1): 95 - 99. (in Chinese)
- 刘光欣, 胡凤荣, 席梦利, 吴祝华, 池坚, 施季森. 2008b. 岷江百合根尖染色体 C - 分带和 FISH 分析. 分子植物育种, 6 (1): 95 - 99.

- Liu Guang-xin, Hu Feng-rong, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Chi Jian, Shi Ji-sen. 2007a. Chromosomes Giemsa C-banding analysis of *Lilium sargentiae* Wilson. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 31 (6): 91 - 93. (in Chinese)
- 刘光欣, 胡凤荣, 席梦利, 吴祝华, 池 坚, 施季森. 2007a. 泸定百合根尖染色体 C - 带分析. 南京林业大学学报: 自然科学版, 31 (6): 91 - 93.
- Liu Guang-xin, Hu Feng-rong, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Chi Jian, Shi Ji-sen. 2007b. C-banding pattern comparisons of chromosome from root tips among *L. rosthornii*, *L. davidii* and *L. jinfushanense* by Giemsa C-banding approach. Molecular Plant Breeding, 5 (6): 887 - 889. (in Chinese)
- 刘光欣, 胡凤荣, 席梦利, 吴祝华, 池 坚, 施季森. 2007b. 三个卷瓣组百合的根尖染色体 C - 带比较. 分子植物育种, 5 (6): 887 - 889.
- Liu Guang-xin, Hu Feng-rong, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Shi Ji-sen. 2010. Giemsa C-banding analysis of root tip chromosome in *Lilium dahuricum*. genomics and applied. Biology, 29 (1): 87 - 90. (in Chinese)
- 刘光欣, 胡凤荣, 席梦利, 吴祝华, 施季森. 2010. 毛百合根尖染色体 C-带分析. 基因组学与应用生物学, 29 (1): 87 - 90.
- Liu Guang-xin, Hu Feng-rong, Xi Meng-li, Wu Zhu-hua, Shi Ji-sen. 2009. Chromosomal Giemsa C-banding analysis for root tips of *Lilium concolor*. Jiangsu Agricultural Science and Technology, 6: 220 - 221. (in Chinese)
- 刘光欣, 胡凤荣, 席梦利, 吴祝华, 施季森. 2009. 渥丹百合根尖染色体 C - 带分析. 江苏农业科学, 6: 220 - 221.
- Liu Hua-min, Zhi Li, Zhao Li-hua, Sui Shun-zhao, Li Ming-yang. 2010. Karyotype Analysis of four wild *Lilium* species. Journal of Plant Genetic Resources, 11 (4): 469 - 473. (in Chinese)
- 刘华敏, 智 丽, 赵丽华, 眭顺照, 李名扬. 2010. 四种野生百合核型分析. 植物遗传资源学报, 11 (4): 469 - 473.
- Long Ya-yi, Zhang Jin-zheng, Zhang Lan-nian. 1999. Lily - The king of flower bulbs. Beijing: Jindun Press: 34 - 35. (in Chinese)
- 龙雅宜, 张金政, 张兰年. 1999. 百合——球根花卉之王. 北京: 金盾出版社: 34 - 35.
- Marasek A, Hasterok R, Wiejacha K, Orlikowska T. 2004. Determination by GISH and FISH of hybrid status in *Lilium*. Hereditas, 140: 1 - 7.
- Marasek A, Orlikowska T. 2001. Distant lily hybrids identification based on chromosomal markers. Biotechnologia, 3: 243 - 248.
- Natenapit J, Taketa S, Narumi T, Fukai S. 2010. Crossing of the allotriploid LLO hybrid and Asiatic lilies (*Lilium*). Hort Environ Biotechnol, 51: 426 - 430.
- Ning Shun-bin, Song Yun-chun, Wang Ling, Wei Wen-hui, Liu Li-hua. 2000. Physical mapping of the sequences homologous to disease resistance genes *myb1* and *NDRI* in maize. Acta Botanica Sinica, 42: 605 - 610. (in English)
- 宁顺斌, 宋运淳, 王 玲, 魏文辉, 刘立华. 2000. 玉米中抗病基因 *myb1* 和 *NDRI* 同源序列的荧光原位杂交物理定位. 植物学报, 42: 605 - 610.
- North C, Wills A B. 1969. Interspecific hybrids of *Lilium lankongense* franchet produced by embryo-culture. Euphytica, 18: 439 - 434.
- Ramanna M S, Jacobsen E. 2003. Relevance of sexual polyploidization for crop improvement - A review. Euphytica, 133: 3 - 18.
- Rayburn A L, Gill B S. 1985. Use of biotin-labeled probes to map specific DNA sequences on wheat chromosomes. J Hered, 76: 78 - 81.
- Ren Gui-ling, Zhang Xian-xian, Zhou Shu-jun. 2012. Hybridization and identification between Asiatic lily and *Lilium tsingtauense* using FISH. Acta Horticulturae Sinica, 39 (3): 588 - 592. (in Chinese)
- 任贵玲, 张线线, 周树军. 2012. 亚洲百合与青岛百合杂交及其 FISH 快速鉴定. 园艺学报, 39 (3): 588 - 592.
- Roh M S, Griesbach R J, Gross K C. 1996. Identification and evaluation of the interspecific hybrid of *Lilium longiflorum* and *L. callosum*. Acta Horticulturae, 414: 111 - 124.
- Rong Hong-ying, Zhang Xiao-dong, Guo Xin-mei. 2007. The development of plant FISH technique and its application in gene engineering breeding. Molecular Plant Breeding, 5 (6): 89 - 96. (in Chinese)
- 荣红颖, 张晓东, 郭新梅. 2007. 植物荧光原位杂交技术的发展及其在基因工程育种中的应用. 分子植物育种, 5 (6): 89 - 96.
- Rong Li-ping, Lei Jia-jun, Wang Zhi-gang. 2007. The technology of lily root tip chromosomes. Jiangsu Agricultural Science and Technology, 35 (7): 2006, 2009. (in Chinese)
- 荣立苹, 雷家军, 王志刚. 2007. 百合根尖染色体制片技术研究. 安徽农业科学, 35 (7): 2006, 2009.
- Schmitzer E. 1991. A survey of named polyploidy lilies of the Asiatic section. Quarterly Bulletin of the North American Lily Society, 45: 6 - 12.
- Schwarzacher T, Leitch A R, Bennett M D. 1989. *In situ* localization of parental genomes in wide hybrid. Ann Bot, 64: 315 - 324.
- Shiya I, Katsuhiko K, Hong D Y. 1996. Karyotype of *Scorzonera Austriaca* wild of China by using fluorescence *in situ* hybridization. LaKromosomo,



- II 283284: 2893 - 2900.
- Stebbins G L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold Ltd.
- Stewart R N. 1947. The morphology of somatic chromosomes in *Lilium*. Amer J Bot, 34: 9 - 26.
- van Tuyl J M. 1989. Research on mitotic and meiotic polyploidisation in lily breeding. Herbertia, 45: 97 - 103.
- Wang Fa-zan, Tang Jin. 1980. Flora of China. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 汪发瓚, 唐进. 1980. 中国植物志. 北京: 科学出版社.
- Wang Ling, Ning Shun-bin, Song Yun-chun, Lü Ying-tang. 2000. Progresses and applications of fluorescence *in situ* hybridization. Acta Botanica Sinica, 42 (11): 1101 - 1107. (in Chinese)
- 王玲, 宁顺斌, 宋运淳, 吕应堂. 2000. 荧光原位杂交技术的发展与应用. 植物学报, 42 (11): 1101 - 1107.
- Wen Hai-xia, Tao Lan, Dai Xiu-mei. 2002. Plant Giemsa C-banding and its application research progress in wheat breeding. Seed, 122 (3): 41 - 42. (in Chinese)
- 温海霞, 陶澜, 戴秀梅. 2002. 植物染色体 C - 显带技术及其在小麦育种中的应用研究进展. 种子, 122 (3): 41 - 42.
- Xiang Shi-hua, Zheng Si-xiang, Zhao Yan, Guan Wen-ling, Li Yi, Liu Yan, Zhang Xi-yan. 2007. Chromosome number observation on the hybrid generations of different ploidy *Lilium oriental*. Journal of Yunnan Agricultural University, 22 (5): 631 - 634. (in Chinese)
- 向仕华, 郑思乡, 赵雁, 关文灵, 李益, 刘妍, 张喜艳. 2007. 不同倍性东方百合杂交后代染色体数目观察. 云南农业大学学报, 22 (5): 631 - 634.
- Xiang Su-qiong, Wang Wei-xing, Liang Guo-lu. 2007. Chromosome localization of 45S rDNA in different ploidy *Citrus grandis* by fluorescence *in situ* hybridization. Acta Horticulturae Sinica, 34 (1): 75 - 80. (in Chinese)
- 向素琼, 汪卫星, 梁国鲁. 2007. 45S rDNA 在不同倍性沙田柚染色体上的荧光原位杂交分析. 园艺学报, 34 (1): 75 - 80.
- Xie S, Ramanna M S, Van Tuyl J M. 2010. Simultaneous identification of three different genomes in *Lilium* hybrids through multicolour GISH. Acta Horticulturae, 855: 299 - 303.
- Yang Li-ping, Zhang Fang, Ding Bing, Zhao Li-jie. 1998. Cultivation of hybrid from *Lilium callosum* × *L. regale*. Journal of Northeast Forestry University, 26 (2): 37 - 40. (in Chinese)
- 杨利平, 张方, 丁冰, 赵立杰. 1998. 条叶百合 × 王百合种间杂种的育成. 东北林业大学学报, 26 (2): 37 - 40.
- Yang Li-ping, Ding Bing, Liu Xiang-huan, Zhang Xiao-fang. 1996. Cytogenetic diversity in *Lilium* in Northeast China. Journal of Northeast Forestry University, 24 (5): 19 - 23. (in Chinese)
- 杨利平, 丁冰, 刘香环, 张敦芳. 1996. 东北百合属植物的细胞遗传多样性. 东北林业大学学报, 24 (5): 19 - 23.
- Yang Xue-zhen, Zhang Ke-zhong, Jia Yue-hui, Fan Jia -lin, Liu Le. 2011. Karyotype analysis of 21 cultivars in *Lilium*. Journal of China Agricultural University, 16 (3): 100 - 106. (in Chinese)
- 杨雪珍, 张克中, 贾月慧, 范佳林, 刘荣. 2011. 21 个百合栽培品种的核型分析. 中国农业大学学报, 16 (3): 100 - 106.
- Yu Hui, Zhao Hong, Wang Li-chao, Wang Xian. 2010. Identification of parental genotypes of lily hybrid offspring. Journal of Southwest University: Natural Science Edition, 32 (6): 58 - 63. (in Chinese)
- 于晖, 赵泓, 王力超, 王贤. 2010. 百合杂交后代的亲本基因型鉴定. 西南大学学报: 自然科学版, 32 (6): 58 - 63.
- Yu Shun-wu, Zhang Duan-pin, Song Yun-chun. 2001. The uptodate advance and use of genomic *in situ* hybridization (GISH) in plant. Journal of Wuhan Botanical Research, 19 (3): 248 - 254. (in Chinese)
- 余舜武, 张端品, 宋运淳. 2001. 基因组原位杂交的新进展及其在植物中的应用. 武汉植物学研究, 19 (3): 248 - 254.
- Yu Hong, Wang Hong-xia, You Dan. 2000. Study on chromosomal morphology in populations of *Lilium sargentiae* Wilson. Journal of Yunnan University, 22 (1): 60 - 67. (in Chinese)
- 虞泓, 王红霞, 游丹. 2000. 泸定百合居群染色体形态研究. 云南大学学报: 自然科学版, 22 (1): 60 - 67.
- Zheng Si-xiang, Xiang Shi-hua, Zhang Hai-long, Zhang Li, Huang Jing. 2005. Study on 2n female gamete induction and triploid diversity of *Lilium oriental*. Journal of Yunnan Agricultural University, 20 (3): 309 - 312. (in Chinese)
- 郑思乡, 向仕华, 章海龙, 张力, 黄静. 2005. 东方百合 2n 雌配子诱导及三倍体多样性研究. 云南农业大学学报, 20 (3): 309 - 312.
- Zhou Lin, Gu Hong-mei. 2000. Advances in chromosome *in situ* hybridization of plants. Journal of Zhoukou Teachers College, 17 (5): 46 - 50. (in Chinese)

- 周琳, 古红梅. 2000. 植物染色体原位杂交研究进展. 周口师范高等专科学校学报, 17 (5): 46 - 50.
- Zhou Shu-jun, van Tuyl J, Zang De-kui, Xia Yi-ping, Li Fang. 2008. Physical localization of 45S rDNA on the chromosomes of 4 species of the genus *Lilium*. Acta Horticulturae Sinica, 35 (6): 859 - 862. (in Chinese)
- 周树军, van Tuyl J, 臧德奎, 夏宜平, 李方. 2008. 45S rDNA 在 4 种百合属植物染色体上的物理定位. 园艺学报, 35 (6): 859 - 862.
- Zhou Shu-jun. 2003. Discrimination of the genomes in BC<sub>1</sub> progeny of Asiatic lily and Oriental lily using GISH. Acta Horticulturae Sinica, 30 (4): 485 - 486. (in Chinese)
- 周树军. 2003. 基因组荧光原位杂交区分百合回交一代的不同基因组. 园艺学报, 30 (4): 485 - 486.
- Zhou S. 2007. Intergenomic recombination and introgression breeding in *Longiflorum* × Asiatic lilies (*Lilium*) [Ph. D. Dissertation]. The Netherlands: Wageningen University.
- Zhou S. 2008. Analysis of the meiosis in the F<sub>1</sub> hybrids of *Longiflorum* × Asiatic (LA) of lilies (*Lilium*) using genomic *in situ* hybridization. Journal of Genetics and Genomics, 35: 687 - 695.
- Zhou S, Li K, Zhou G. 2012. Analysis of endosperm development of allotriploid × diploid/tetraploid crosses in *Lilium*. Euphytica, 184: 401 - 412.
- Zhou S, Ramanna M S, Visser R G F, van Tuyl J M. 2008. Analysis of the meiosis in the F<sub>1</sub> hybrids of *Longiflorum* × Asiatic (LA) of lilies (*Lilium*) using genomic *in situ* hybridization. Journal of Genetics and Genomics, 35: 687 - 695.
- Zhou S, Zhou G, Li K. 2011. Euploid endosperm of triploid × diploid/tetraploid crosses results in aneuploid embryo survival in *Lilium*. HortScience, 46: 558 - 562.

## 征 订

## 欢迎订阅 2013 年《植物遗传资源学报》

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊, 为中国科技论文统计源期刊、中国科学引文数据库来源期刊(核心期刊)、中国核心期刊(遴选)数据库收录期刊、中国学术期刊综合评价数据库统计源期刊, 又被《中国生物学文摘》和中国生物学文献数据库、中文科技期刊数据库收录。据中国期刊引证研究报告统计, 2011 年度《植物遗传资源学报》影响因子 1.396。影响因子在自然科学与工程技术类学科排序第 9 名。

报道内容为大田、园艺作物, 观赏、药用植物, 林用植物、草类植物及其一切经济植物的有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。诸如, 种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新, 信息学、管理学等; 起源、演化、分类等系统学; 基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究。

双月刊, 大 16 开本, 128 页。定价 20 元, 全年 120 元。各地邮局发行。邮发代号: 82-643。国内刊号 CN11-4996/S, 国际统一刊号 ISSN1672-1810。本刊编辑部常年办理订阅手续, 如需邮挂每期另加 3 元。

地 址: 北京市中关村南大街 12 号 中国农业科学院《植物遗传资源学报》编辑部

邮 编: 100081 电话: 010-82105794; 010-82105796 (兼传真)

网 址: <http://www.zwyczy.cn> E-mail: [zwyczyxb2003@163.com](mailto:zwyczyxb2003@163.com); [zwyczyxb2003@sina.com](mailto:zwyczyxb2003@sina.com)