

蝴蝶兰属间杂交育种研究进展

陈和明 吕复兵 李佐 肖文芳

(广东省农业科学院 环境园艺研究所/广东省园林花卉种质创新综合利用重点实验室,广州 510640)

摘要 为了更有效地克服蝴蝶兰属间杂交障碍,提高属间杂交成功率,从蝴蝶兰近缘属种质资源、属间杂交育种情况、属间杂交存在的问题和克服属间杂交障碍的方法等方面进行了阐述,并在此基础上对蝴蝶兰属间杂交的发展进行了展望。结果表明:1)与蝴蝶兰属间杂交成功的近缘属种质资源主要有21个;2)蝴蝶兰属间杂交组合最早于1931-01-01在英国皇家园艺学会(RHS)上正式注册登录,截至2020-12-31,在RHS上登录成功的蝴蝶兰属间杂交组合共有546个;3)从研究报道可知,蝴蝶兰与近缘属的杂交效率不高,属间杂交成功率在2.78%~12.50%,且主要以蝴蝶兰杂交种为主要亲本;4)通过扩大蝴蝶兰亲本杂交范围、重复授粉、正反杂交和胚拯救等手段能有效克服属间杂交不亲和性。因此,开展蝴蝶兰属间杂交能够为蝴蝶兰育种提供一些新的思路和方向。

关键词 蝴蝶兰; 近缘属; 属间杂交; 杂交障碍; 展望

中图分类号 S682.31

文章编号 1007-4333(2022)09-0125-11

文献标志码 A

Research progress on the intergeneric hybridization breeding of *Phalaenopsis* spp.

CHEN Heming, LV Fubing, LI Zuo, XIAO Wenfang

(Environmental Horticulture Research Institute/Guangdong Provincial Key Laboratory of Ornamental Plant Germplasm Innovation and Utilization, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China)

Abstract In order to overcome the barrier of intergeneric hybridization more effectively and improve the success rate of intergeneric hybridization, a comprehensive review on the germplasm resources of related genera, the situation of intergeneric hybridization breeding, the problems of intergeneric hybridization, the measures to overcome the obstacles of intergeneric hybridization, etc. is presented in this study. On this basis, the development trend of *Phalaenopsis* intergeneric hybridization is prospected. The results show that: 1) There are 21 germplasm resources of the related genera successfully intergeneric hybridization with *Phalaenopsis*; 2) The intergeneric cross combination is first registered on the Royal Horticultural Society in the United Kingdom on January 1, 1931, and a total of 546 intergeneric cross combinations are registered on RHS as of December 31, 2020; 3) According to the reports, the efficiency of hybridization between *Phalaenopsis* and its relative genera is not high, the success rate of intergeneric hybridization is between 2.78% and 12.50%, and the main parents are the *Phalaenopsis* hybrids. Due to the complicated genetic background of *phalaenopsis* hybrids, sterile seeds are often produced in the hybridization, which shows the incompatibility barrier of hybridization; 4) The intergeneric incompatibility of *Phalaenopsis* can be effectively overcome by expanding the range of parent, repeated pollination, positive and negative hybridization, embryo rescue and so on. Therefore, the intergeneric hybridization of *Phalaenopsis* can provide some new ideas and direction for *Phalaenopsis* breeding.

Keywords *Phalaenopsis* spp.; related genera; intergeneric hybridization; hybridization obstacles; prospect

收稿日期: 2021-11-18

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD1001003); 高端外国专家引进计划项目(G2022030025L); 广东省省级科技计划项目(2017A030303040); 广州市科技计划项目(202206010128); 肇庆市科技计划项目(2021 N006); 广东省重点领域研发计划项目(2018B020202001); 广东省农业科学院学科团队建设项目(202127TD)

第一作者: 陈和明, 副研究员, 主要从事兰花资源与育种研究, E-mail: chenheming@163.com

蝴蝶兰(*Phalaenopsis* spp.)是兰科(Orchidaceae)蝴蝶兰属植物,是我国最重要的年宵花卉之一,也是世界上产销量最大的兰花品种,因其花形奇特、花色丰富、色泽艳丽、花序整齐和花期长等特点,成为全世界广泛流行的热带兰花,深受国内外消费者喜爱,被称为“兰花皇后”^[1-5]。1887年,自英国皇家园艺学会(Royal Horticultural Society, RHS)正式注册登记第1个蝴蝶兰属人工杂交种以来,蝴蝶兰经过长达130多年的杂交育种取得了巨大的育种成就。截至2020-12-31,已有37 043个蝴蝶兰杂交组合在英国皇家园艺学会上正式登录^[6],包括尖囊兰属(*Kingidium*)、五唇兰属(*Doritis*, 又称朵丽兰属)的杂交种及其与蝴蝶兰属的属间杂交种一起归并为蝴蝶兰属^[7]。因此,蝴蝶兰的杂交育种极大地推动了蝴蝶兰产业的发展。但长期以来蝴蝶兰杂交育种主要集中于属内种间或品种间杂交,与近缘属间的杂交利用较少,导致蝴蝶兰栽培品种存在遗传基础较

窄、多数蝴蝶兰没有香味、蓝色花缺乏及抗性较差等系列问题^[7-8]。而近缘属中钻喙兰属(*Rhynchostylis*)和指甲兰属(*Aerides*)等的花朵多数有香味、万代兰属(*Vanda*)中蓝色花表现极佳和火焰兰属(*Renanthera*)花色艳丽等性状均有利于蝴蝶兰的改良,且多数近缘属抗性较强。因此,本研究拟对蝴蝶兰近缘属种质资源、属间杂交育种情况和属间杂交存在的问题等方面进行分析,结合最新的研究成果,提出现有问题的解决方案,以期为我国蝴蝶兰属间杂交育种提供技术支撑。

1 蝴蝶兰近缘属种质资源

在英国皇家园艺学会正式注册登记且与蝴蝶兰属间杂交成功的近缘属有19个,报道出与蝴蝶兰属间杂交成功的萼脊兰属(*Sedirea*)和风兰属(*Neofinetia*)共2个^[9](表1)。因此,当前蝴蝶兰属间杂交成功的近缘属主要有21个。

表1 蝴蝶兰近缘属分布及其种数

Table 1 Distribution and species number of related genera of *Phalaenopsis*

序号 Code	蝴蝶兰近缘属 Related genera of <i>Phalaenopsis</i>	分布 Distribution	优良特性 Excellent characteristics	全球原 产种数 No. of native species in the world	我国原 产种数 No. of native species in China
1	万代兰属 <i>Vanda</i>	我国和亚洲其他热带地区	花色艳丽且植株抗性较强	40	9
2	火焰兰属 <i>Renanthera</i>	东南亚至热带喜马拉雅	花色艳丽且植株抗性较强	15	3
3	钻喙兰属 <i>Rhynchostylis</i>	热带亚洲	多数有芳香、多花且植株抗性较强	6	2
4	指甲兰属 <i>Aerides</i>	我国南方至东南亚	多数有芳香、多花且植株抗性较强	20	4
5	槽舌兰属 <i>Holcoglossum</i>	主要分布于我国	花数较多且植株抗性较强	8	8
6	狭唇兰属 <i>Sarcochilus</i>	未记载	未知	未知	未知
7	蜘蛛兰属 <i>Arachnis</i>	东南亚至新几内亚岛等	花数较多且植株抗性较强	13	1

表1(续)

序号 Code	蝴蝶兰近缘属 Related genera of <i>Phalaenopsis</i>	分布 Distribution	优良特性 Excellent characteristics	全球原 产种数 No. of native species in the world	我国原 产种数 No. of native species in China
8	拟万代兰属 <i>Vandopsis</i>	中国至东南亚等	花色艳丽且植株抗性较强	5	2
9	凤蝶兰属 <i>Papilionanthe</i>	中国南部至东南亚	花色艳丽且植株抗性较强	11	2
10	钗子股属 <i>Luisia</i>	热带亚洲至大洋洲	花朵较小且植株抗性较强	50	10
11	筒叶蝶兰属 <i>Paraphalaenopsis</i>	特产于婆罗洲	花数较多且植株抗性较强	4	0
12	盆距兰属 <i>Gastrochilus</i>	亚洲热带和亚热带地区	花朵较小且植株抗性较强	47	28
13	毛舌兰属 <i>Trichoglottis</i>	东南亚、新几内亚岛和澳大利亚等	花朵较小且植株抗性较强	60	2
14	安格兰属 <i>Angraecum</i>	马达加斯加岛、热带非洲和南非	花朵较多且植株抗性较强	未知	0
15	闭距兰属 <i>Cleisocentron</i>	中国及其它地方	花朵较小且植株抗性较强	未知	16
16	钻柱兰属 <i>Pelatantheria</i>	热带喜马拉雅经印度到东南亚	花朵较小且植株抗性较强	5	3
17	阿梅兰属 <i>Amesiella</i>	主要分布于菲律宾	花朵较多且植株抗性较强	未知	0
18	蛇舌兰属 <i>Diploprora</i>	南亚的热带地区	花朵较小且植株抗性较强	2	1
19	漏斗兰属 <i>Eurychone</i>	未记载	未知	未知	未知
20	萼脊兰属 <i>Sedirea</i>	中国、日本和朝鲜半岛南部	小花、多数有芳香且植株抗性较强	2	2
21	风兰属 <i>Neofinetia</i>	东亚	小花、多数有芳香且植株抗性较强	2	2

注：数据主要来源于《中国植物志》^[10]。

Note: The data come mainly from *Flora of China*^[10].

2 蝴蝶兰与近缘属杂交育种概况

2.1 属间杂交组合登录情况

蝴蝶兰属间杂交组合最早于 1931-01-01 在英国皇家园艺学会上正式注册登录,其杂交组合为 *Phal. amabilis* × *Vanda suavis*, 杂交属名为 *Vandaenopsis*, 登录种名为 *Ferrierensis*, 截至 2020-12-31, 基于表 1(序号 1~19)且在 RHS 上登录成功的蝴蝶兰属间杂交组合共有 546 个(表 2)。根据英国皇家园艺学会兰花品种登录规定,相同亲本的杂交组合(无论是正交,还是反交)只能作为 1 个集体杂交种(Grex)或 1 个杂交群体进行登录,但从 1 个杂交群体中可以选育出多个优良单株,通过组培克隆繁殖获得优良株系,进而选育出多个优良品

种。因此,蝴蝶兰属间杂交品种或杂交后代优良材料的实际数量要多于 RHS 上登录的杂交组合数。

从 F₁ 杂交组合总数排名来看(表 2),排名前 3 的万代兰属、火焰兰属和钻喙兰属其杂交组合数分别为 243、163 和 41 个,合计杂交组合数为 447 个,占 19 个近缘属杂交组合总数的 81.9%,表明万代兰、火焰兰和钻喙兰这 3 个属在蝴蝶兰属间杂交育种中占据了重要位置,为蝴蝶兰属间杂交育种史作出了重大贡献;排名第 4、5、6 和 7 的指甲兰属、槽舌兰属(*Holcoglossum*)、狭唇兰属(*Sarcochilus*)和蜘蛛兰属(*Arachnis*)其杂交组合数分别为 16、15、14 和 11 个,杂交组合数合计为 56 个,占 19 个近缘属杂交组合总数的 10.3%。

表 2 蝴蝶兰与 RHS 上登录的 19 个近缘属杂交育种情况

Table 2 Hybrid breeding of *Phal.* with 19 related generaregistered on RHS

序号 Code	蝴蝶兰近缘属 Related genera of <i>Phalaenopsis</i>	近缘杂交属名 Genus name	F ₁ 杂交组合数及所占比例 Number and proportion of F ₁ hybrids						蝴蝶兰杂 交种为 亲本所占 比例/% Proportion as parent of <i>Phalaenopsis</i> hybrids
			近缘属 作母 本/个 Related genera as female parent	近缘属 作父 本/个 Related genera as male parent	总数/ 个 Total	排名 Rank	作母本时 所占 比例/% Proportion as female	作父本时 所占 比例/% Proportion as male	
1	万代兰属 <i>Vanda</i>	<i>Vandaenopsis</i>	143	100	243	1	58.8	41.2	55.1
2	火焰兰属 <i>Renanthera</i>	<i>Renanthopsis</i>	134	29	163	2	82.2	17.8	76.7
3	钻喙兰属 <i>Rhynchostylis</i>	<i>Rhynchonopsis</i>	1	40	41	3	2.40	97.6	65.9
4	指甲兰属 <i>Aerides</i>	<i>Aeridopsis</i>	10	6	16	4	62.5	37.5	50.0
5	槽舌兰属 <i>Holcoglossum</i>	<i>Holconopsis</i>	11	4	15	5	73.3	26.7	53.3
6	狭唇兰属 <i>Sarcochilus</i>	<i>Sarconopsis</i>	12	2	14	6	85.7	14.3	28.6
7	蜘蛛兰属 <i>Arachnis</i>	<i>Arachnopsis</i>	10	1	11	7	90.9	9.10	27.3

表2(续)

序号 Code	蝴蝶兰近缘属 Related genera of <i>Phalaenopsis</i>	远缘杂交属名 Genus name	F ₁ 杂交组合数及所占比例 Number and proportion of F ₁ hybrids						蝴蝶兰杂 交种为 亲本所占 比例/% Proportion as parent of <i>Phalaenopsis</i> hybrids
			近缘属 作母 本/个 Related genera as female parent	近缘属 作父 本/个 Related genera as male parent	总数/ 个 Total	总数 排名 Rank	作母本时 所占 比例/% Proportion as female	作父本时 所占 比例/% Proportion as male	
8	拟万代兰属 <i>Vandopsis</i>	<i>Phalandopsis</i>	4	4	8	8	50.0	50.0	75.0
9	凤蝶兰属 <i>Papilionanthe</i>	<i>Papilaenopsis</i>	4	4	8	8	50.0	50.0	12.5
10	钗子股属 <i>Luisia</i>	<i>Luinopsis</i>	2	5	7	9	28.6	71.4	28.6
11	筒叶蝶兰属 <i>Paraphalaenopsis</i>	<i>Phalphalaenopsis</i>	1	4	5	10	20.0	80.0	20.0
12	盆距兰属 <i>Gastrochilus</i>	<i>Gastronopsis</i>	1	3	4	11	25.0	75.0	50.0
13	毛舌兰属 <i>Trichoglottis</i>	<i>Trichonopsis</i>	2	0	2	12	100.0	0	50.0
14	安格兰属 <i>Angraecum</i>	<i>Angraeconopsis</i>	2	0	2	12	100.0	0	100.0
15	闭距兰属 <i>Cleisocentron</i>	<i>Cleisonopsis</i>	2	0	2	12	100.0	0	0.0
16	钻柱兰属 <i>Pelatantheria</i>	<i>Pelathanopsis</i>	2	0	2	12	100.0	0	0.0
17	阿梅兰属 <i>Amesiella</i>	<i>Amenopsis</i>	0	1	1	13	0	100.0	0.0
18	蛇舌兰属 <i>Diploprora</i>	<i>Diplonopsis</i>	1	0	1	13	100.0	0	100.0
19	漏斗兰属 <i>Eurychone</i>	<i>Eurnopsis</i>	1	0	1	13	100.0	0	100.0
合计 Total			343	203	546		62.8	37.2	

注:数据来源于英国皇家园艺学会(RHS)网站^[6],数据统计至2020-12-31。

Note: Data are adapted from the Royal Horticultural Society website^[6] on December 31, 2020.

对 19 个蝴蝶兰近缘属作为亲本在英国皇家园艺学会上登录的杂交组合数每 10 年进行统计, 结果见图 1。19 个近缘属的杂交组合数在 1931—1960 年很低, 共登录了 17 个杂交组合, 主要是万代兰属、火焰兰属、槽舌兰属、蜘蛛兰属和凤蝶兰属, 平均每 10 年登录杂交组合数为 5.7 个; 但 1961 年以后, 杂交组合数迅速增加, 平均每 10 年登录杂交组合数为 88.2 个, 是 1931—1960 年每 10 年均值的 15.5 倍。主要是因为上世纪 60 年代至今, 兰花无菌播种技术的发展与应用促进了兰

花杂交育种的迅速发展, 杂交育种已成为新品种培育的主要手段^[11-16]。就单个近缘属而言, 自 1961 年以来, 万代兰属和火焰兰属在每个时期杂交组合数均保持在前 2 名; 钻喙兰属在 1931—2010 年的 80 年间登录杂交组合数为 20 个, 但 2011—2020 年的 10 年间登录杂交组合数为 21 个, 主要是因为大部分的钻喙兰属有香味, 现代人对香味的追求更执着; 槽舌兰属在 2000 年之前只登录了 1 个, 但 2001—2020 年增长较快, 共登录 14 个杂交组合。

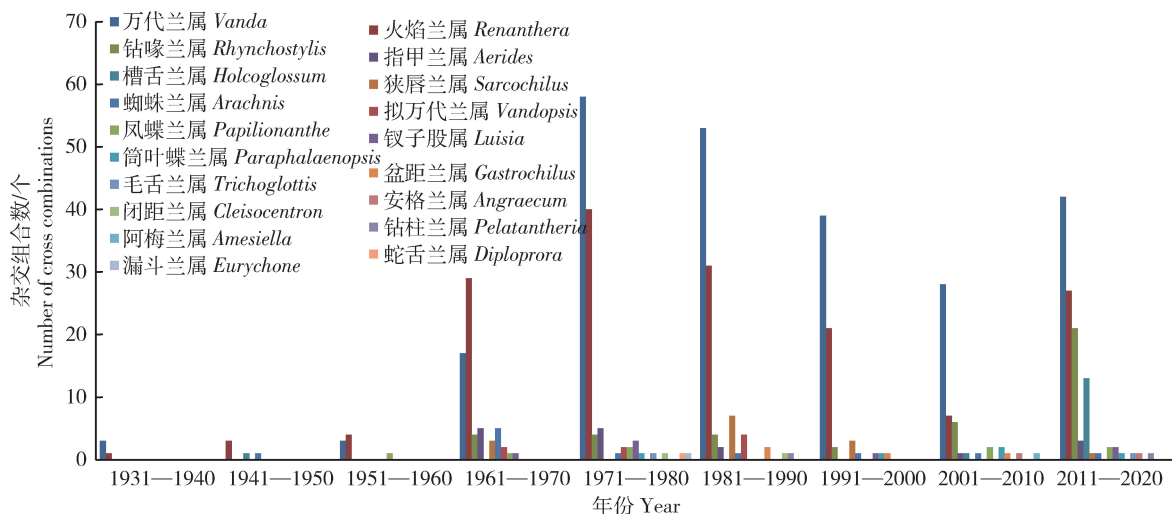


图 1 蝴蝶兰 19 个近缘属为亲本在英国皇家园艺学会上每 10 年登录的杂交组合数

Fig. 1 Number of cross combinations registered in RHS with 19 closely related genus of Phalaenopsis in every 10 years

2.2 蝴蝶兰属间杂交差异及效率分析

蝴蝶兰与 RHS 上登录的 19 个近缘属杂交成功, 但每个近缘属作为父本或母本时与蝴蝶兰属间杂交成功的组合数存在差异(表 2)。万代兰属、火焰兰属、指甲兰属、槽舌兰属、狭唇兰属、蜘蛛兰属、毛舌兰属、安格兰属、闭距兰属、钻柱兰属、蛇舌兰属和漏斗兰属这 12 个近缘属作母本时, 其杂交组合数均大于其作父本的杂交组合数; 而钻喙兰属、钗子股属、筒叶蝶兰属、盆距兰属和阿梅兰属这 5 个近缘属作父本时, 其杂交组合数均大于其作母本的杂交组合数; 但拟万代兰属和凤蝶兰属等 2 个近缘属作母本或父本, 杂交成功率差别不大。同时, 以蝴蝶兰杂交种为亲本与排名前 3 的万代兰属、火焰兰属和钻喙兰属杂交时登录的组合数分别为 134、125 和 27 个, 占各自登录数的 55.1%、76.7% 和 65.9%(表 2)。

在属间杂交效率方面: 萼脊兰属和凤兰属与蝴蝶兰之间的属间杂交共进行了 160 个杂交组合, 只

有 12 个杂交组合形成的果荚经无菌播种后获得 528 株杂种^[9], 杂交组合成功率为 7.50%; 蝴蝶兰与火焰兰的远缘杂交过程中共进行了 48 个杂交组合, 其中 6 个杂交组合的果荚经无菌播种后成功获得 441 株杂交后代^[17], 杂交组合成功率为 12.50%; 利用钻喙兰(*Rhy. retusa*)与蝴蝶兰进行正反远缘杂交, 杂交组合共计 36 个, 其中 1 个杂交组合成功共获得远缘杂种 141 株^[18], 杂交组合成功率为 2.78%; 吴容仪等^[19]以蝴蝶兰和万代兰进行属间杂交, 将万代兰原生种中的橘色和蓝色导入蝴蝶兰中, 获得 6 个橘色杂交组合和 1 个蓝色杂交组合, 并利用蝴蝶兰与海南钻喙兰(*Rhy. gigantea*)进行属间杂交, 成功获得有香味的杂交组合 5 个。以上研究表明蝴蝶兰与其近缘属杂交, 虽然杂交组合成功率不高, 但可以获得成功, 而与墨兰(*Cymbidium sinense*)和碧玉兰(*Cym. lowianum*)等非蝴蝶兰近缘属杂交, 则难以成功^[20-21]。

3 蝴蝶兰与近缘属杂交存在的问题

从蝴蝶兰与19个近缘属杂交成功组合数的差异可以看出,大部分正反杂交可以成功,但主要以蝴蝶兰杂交种为主要亲本;同时从研究报道可知,蝴蝶兰与近缘属的杂交效率不高,属间杂交成功率在2.78%~12.50%。由于现代蝴蝶兰杂交种遗传背景较复杂,在蝴蝶兰属间、种间和种内杂交中经常产生有不可育种子的情况,表现为杂交不亲和性障碍^[22]。

在大多数被子植物中,胚珠和胚囊在授粉时已经完全发育成熟,受精通常发生在授粉后几个小时^[23-26]。而兰花的胚珠发育依赖于授粉,由于授粉和受精之间的时间间隔较长,花粉管在进入成熟胚囊之前必须在子房中存活一段相当长的时间^[27-30],如天麻(*Gastrodia elata*)需要4 d,苏维斯万代兰(*Vanda suavis*)需要10个月^[31],而蝴蝶兰需要60~65 d,受精发生在授粉后65~70 d^[32]。蝴蝶兰在授粉后花粉粒不萌发,直到3 d后开始萌发,这期间四分体的空泡化和分离可能是花粉粒萌发的前提^[33-34],接下来花粉管继续生长,并迅速充满整个子房腔,同时子房发育并伸长,直到授粉60~65 d,花粉管才朝着几乎在同一时间发育成熟的胚珠方向生长。这可能是由于成熟胚珠发出的信号引导着顶端花粉管朝着胚珠方向生长,从而完成受精,而成熟胚珠助细胞分泌出的富含半胱氨酸的蛋白质是引导花粉管的关键因子^[35]。因此,蝴蝶兰属间杂交过程中,花粉管无法到达胚珠完成受精则表现为受精前障碍,即授粉5~10 d内花朵凋谢或授粉1~2个月内能够座果但后期果荚变黄并脱落^[18],如Kim等^[9]发现在萼脊兰、风兰与蝴蝶兰属间杂交中有54%的花朵在授粉后脱落,没有形成果荚;若花粉管到达胚珠并完成受精,但后期胚发育停止或发育不正常则表现为受精后障碍,即有些果荚发育时间能够达到3~4个月或更长时间,但果荚内呈棉絮状且无种子^[17]。

4 克服蝴蝶兰属间杂交障碍的措施

4.1 保持花粉和柱头活性

喻兰等^[36]认为蝴蝶兰花粉块随着开放时间的延长,体积减小、颜色加深、质地变硬且活力减弱,柱头活性在蝴蝶兰开花10~30 d内较强,此时进行人工杂交能获得较高的成功率。Balilashaki等^[37]得

出蝴蝶兰杂交授粉最适季节是冬季(12月—翌年2月),其次是春季(3—5月),而夏季(6—8月)授粉最不利于结实。目前,蝴蝶兰虽然可以通过花期调控实现全年开花^[38-41],但从喻兰等^[36]和Balilashaki等^[37]的研究结果来看,若以蝴蝶兰为母本进行属间杂交,选择冬季和春季且蝴蝶兰开花10~30 d内进行授粉有利于成功。低温或超低温保存可延长花粉寿命,这是花期不遇的植物间进行杂交育种的有效途径^[42]。蝴蝶兰花粉在室温4周后失去活力,在4℃的环境下能存活40周,在-20℃或更低温度下保存96周的花粉授粉后仍能产生种子^[43]。因此,无论是花期相遇的蝴蝶兰属间杂交,还是通过花粉贮藏解决花期不遇的蝴蝶兰属间杂交,其花粉活力好和柱头活性强是克服属间杂交不亲和的前提条件。

4.2 扩大蝴蝶兰亲本杂交范围及重复授粉

大多数的蝴蝶兰品种都是通过几代或十几代的杂交育种获得的,其遗传背景较复杂^[7]。因此,通过扩大亲本杂交范围及增加花朵进行重复授粉有利于提高蝴蝶兰属间杂交成功率^[44-45]。在萼脊兰、风兰与蝴蝶兰的属间杂交过程中,共进行了160个杂交组合,包括29个*Sedirea japonica* × *Phal.* 杂交组合、65个*Phal.* × *Sed. japonica* 杂交组合、20个*Sed. japonica* × *Doritis* 杂交组合、37个*Doritis* × *Sed. japonica* 杂交组合、4个*Phal.* × *Neo. falcata* 杂交组合和5个*Neo. falcata* × *Phal.* 杂交组合,每个杂交组合重复授粉2~3朵,结果有12个杂交组合成功座果^[9]。在蝴蝶兰与火焰兰和钻喙兰的远缘杂交过程中,共进行了84个杂交组合,每个杂交组合重复授粉5~8朵,有7个组合的种子萌发,获得远缘杂种582株^[17-18]。

4.3 正反杂交有利于属间杂交成功

Kim等^[9]在萼脊兰与蝴蝶兰的属间杂交过程中,进行了151个正反杂交组合,以蝴蝶兰为母本的正交组合*Phal.* (*Doritis*) × *Sed. japonica* 共102个,以萼脊兰为母本的反交组合*Sed. japonica* × *Phal.* (*Doritis*) 共49个,其中正交和反交各有5个杂交组合获得杂种后代;风兰与蝴蝶兰的属间杂交过程,以蝴蝶兰为母本的正交组合*Phal.* × *Neo. falcata* 共4个,以风兰为母本的反交组合*Neo. falcata* × *Phal.* 有5个,其中反交有2个杂交组合获得杂种后代,而正交未获得杂种后代;火焰兰与蝴蝶兰的属间杂交共进行了48个正反杂交组合,其中正交*Phal.* × *Renanthera* 和反交*Renanthera* ×

Phal. 各 24 个,以蝴蝶兰为母本的正交有 2 个获得杂种后代,以火焰兰为母本的反交有 4 个杂交组合获得杂种后代^[17];钻喙兰与蝴蝶兰的属间杂交进行了正交 *Phal.* × *Rhy. retus* 和反交 *Rhy. retusa* × *Phal.* 各 18 个,以蝴蝶兰为母本的正交有 1 个获得杂种后代,而以钻喙兰为母本的反交未获得杂交后代^[18]。从本研究中 19 个近缘属与蝴蝶兰正反杂交也可以看出,正反杂交有利于属间杂交成功。

4.4 亲本倍性的选择

陈和明等^[17]在蝴蝶兰与火焰兰远缘杂交育种中发现,小花型和中花型的倍性一般较小,大花型的倍性一般较大。小花型中华火焰兰、云南火焰兰与小花型蝴蝶兰‘小飞象’、‘天天红’、版纳蝴蝶兰和安曼蝴蝶兰以及中花型蝴蝶兰‘童真’‘九美’‘日本满天红’‘斯卡利特’属间正反杂交,共有 20 个组合座果,果荚内没有种子且无菌播种后均未得到杂种后代,但与大花型蝴蝶兰‘聚宝’‘翔凤’‘内山姑娘’‘新红龙’属间正反杂交,有 10 个组合座果,其中 6 个经无菌播种后获得杂种后代。因此,选择大花型四倍体蝴蝶兰与火焰兰属间杂交较易成功,但对于别的近缘属如万代兰、钻喙兰和槽舌兰等与蝴蝶兰的属间杂交,其亲本倍性的选择还需进一步研究。

4.5 胚拯救

兰花的种子极为细小,呈粉末状,由种胚和种皮构成,不含贮存组织胚乳,缺乏营养物质,在自然条件下很难萌发^[46]。因此,采用组织培养无菌播种的方法进行胚拯救是提高兰花远缘杂交成功率的有效手段^[47-48],但远缘杂交过程中,胚有没有形成、胚发育正常与否、胚发育是否充分和胚龄等均对胚胎拯救有直接的影响^[18]。在萼脊兰、风兰与蝴蝶兰属间杂交的研究中发现,26%的杂交组合中,种子持续生长 3~4 个月,才能形成正常的种胚,经无菌播种后种子可以萌发^[9];蝴蝶兰与火焰兰和钻喙兰属间杂交产生的种子,其发育时间达到 100~125 d 才能萌发^[17-18]。

5 展望

虽然蝴蝶兰与近缘属杂交当前在英国皇家园艺学会上登录了 546 个杂交组合,取得了一些杂交育种上的研究进展,但有关属间杂种鉴定等方面的研究报道并不多见。Kim 等^[9]认为蝴蝶兰属间杂交表现出更多蝴蝶兰的形态学性状遗传在后代中,即整体植株趋向于蝴蝶兰^[17-18],但在细胞及分子鉴定

上还未有过报道^[49]。而真正的远缘杂种往往表现出亲本某些性状的同时,也表现出自身的特异性状^[45],且兰花属间杂交后代的花色、花梗直立和香味等被认为是定性和定量遗传^[50]。比如蝴蝶兰与火焰兰属间杂种 F₁ 代的主要数量性状及花色介于亲本之间,F₁ 代叶片革质较硬趋向于亲本火焰兰,叶端钝形、下弯及叶形倒卵圆形与亲本蝴蝶兰接近,但叶端比蝴蝶兰明显下弯^[17];蝴蝶兰与钻喙兰属间 F₁ 代大部分株系表现出蝴蝶兰的花色性状,而以白色为主的钻喙兰花色在 F₁ 代中也充分遗传,花梗直立在 F₁ 代中与蝴蝶兰一致^[18];蝴蝶兰和万代兰属间杂交的 F₁ 代,6 个橘色杂种群体和 1 个蓝色杂种群体充分遗传了双亲优点;蝴蝶兰与海南钻喙兰属间杂交 F₁ 代,5 个杂种群体有香味,充分遗传了海南钻喙兰有香味的特点^[19]。

目前,属间杂交育种已经在新品种选育中发挥重要作用,包括可以提高产量、改良品质、增强适应性和抵抗力等^[51]。在开展蝴蝶兰的属间杂交育种过程中,首先应确定属间杂交育种目标,然后综合运用多种方法如扩大杂交亲本范围、筛选出亲合力高的杂交组合及亲本、晴朗天气条件下进行重复授粉和切柱授粉等措施^[52-53],有效提高属间杂交亲和性,并建立受精后的胚拯救技术体系,利用分子生物学技术揭示属间杂交不亲和的机制,以有效的手段进行蝴蝶兰属间远缘杂交,开辟蝴蝶兰育种新途径。

参考文献 References

- [1] 黄玮婷,曾宋君,吴坤林,张建霞,段俊. 蝴蝶兰属植物杂交育种研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(2): 209-220
Huang W T, Zeng S J, Wu K L, Zhang J X, Duan J. Research progresses on cross breeding of *Phalaenopsis*[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2012, 20(2): 209-220 (in Chinese)
- [2] 吕复兵,陈和明,李佐,肖文芳. 蝴蝶兰新品种‘小桃’[J]. 园艺学报, 2020, 47(7): 1425-1426
Lv F B, Chen H M, Li Z, Xiao W F. A new *Phalaenopsis* cultivar ‘Xiaotao’[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, 47(7): 1425-1426 (in Chinese)
- [3] Christenson E A. *Phalaenopsis*[M]. London: Timber Press, 2001
- [4] Freed H. An updated on breeding with the Boreneo type *Phalaenopsis violacea*[J]. *American Orchid Society Bulletin*, 1980, 49: 843-849
- [5] Yae B W, Kim M S, Lee Y R, Park P H, Park P M. Breeding

- of medium type and dark-pink colored *Phalaenopsis* 'dimple pink'[J]. *Flower Research Journal*, 2012, 20(1): 50-54
- [6] The International Orchids Register[EB/OL]. (2020-12-31). <http://apps.rhs.org.uk/horticulturaldatabase/orchidregister/orchidregister.asp#>
- [7] 朱根发. 蝴蝶兰种质资源及杂交育种进展[J]. 广东农业科学, 2015, 42(5): 31-38
Zhu G F. Progress in germplasm resources and crossbreeding of *Phalaenopsis*[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2015, 42(5): 31-38 (in Chinese)
- [8] 陈和明, 吕复兵, 李佐, 肖文芳. 基于表型性状的蝴蝶兰种质资源分类[J]. 中国园艺文摘, 2017, 33(2): 1-7, 26
Chen H M, Lv F B, Li Z, Xiao W F. Classification of *Phalaenopsis* germplasm based on phenotypic traits [J]. *Chinese Horticulture Abstracts*, 2017, 33(2): 1-7, 26 (in Chinese)
- [9] Kim D G, Kim K K, Been C. Development of intergeneric hybrids between wind orchids (*Sedirea japonica* and *Neofinetia falcata*) and moth orchids (*Phalaenopsis alliances*) [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2015, 56: 67-78
- [10] 陈心启, 崔鸿宾, 戴伦凯, 夏振岱. 中国植物志[EB/OL]. (2021-10-15). <http://www.iplant.cn/frps>
Chen X Q, Cui H B, Dai L K, Xia Z D. Flora of China[EB/OL]. (2021-10-15). <http://www.iplant.cn/frps> (in Chinese)
- [11] 许申平, 张腾飞, 廖飞雄, 连芳青. 蝴蝶兰种质资源与育种研究[J]. 中国园艺文摘, 2010, 26(5): 27-30
Xu S P, Zhang T F, Liao F X, Lian F Q. A review on studies of *Phalaenopsis* germplasm resources and breeding[J]. *Chinese Horticulture Abstracts*, 2010, 26(5): 27-30 (in Chinese)
- [12] 王卜琼, 李枝林, 余朝秀. 兰花育种研究进展[J]. 园艺学报, 2005, 32(3): 551-556
Wang B Q, Li Z L, Yu C X. Progress on orchid breeding study[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, 32(3): 551-556 (in Chinese)
- [13] 郭丽霞, 莫饶. 兰花育种研究现状及进展[J]. 广西农业科学, 2007, 38(3): 303-309
Guo L X, Mo R. Current status and advances in orchids breeding research[J]. *Guangxi Agricultural Sciences*, 2007, 38(3): 303-309 (in Chinese)
- [14] 张孟锦, 杨志娟, 许大熊, 洪生标, 林汉锐. 兰花育种途径与进展[J]. 广东农业科学, 2008, 35(2): 120-123
Zhang M J, Yang Z J, Xu D X, Hong S B, Lin H R. Progress and way of orchids breeding [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2008, 35(2): 120-123 (in Chinese)
- [15] Vo T C, Mun J H, Yu H J, Hwang Y J, Chung M Y, Kim C K, Kim H Y, Lim K B. Phenotypic analysis of parents and their reciprocal F1 hybrids in *Phalaenopsis*[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2015, 56(5): 612-617
- [16] 朱根发, 杨凤笙, 吕复兵, 李佐, 陈和明, 高洁, 肖文芳, 任锐, 魏永路, 金建鹏, 陆楚桥. 兰花育种及产业化技术研究进展[J]. 广东农业科学, 2020, 47(11): 218-225
Zhu G F, Yang F X, Lv F B, Li Z, Chen H M, Gao J, Xiao W F, Ren R, Wei Y L, Jin J P, Lu C Q. Research advances in orchid breeding and industrialization technology [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(11): 218-225 (in Chinese)
- [17] 陈和明, 吕复兵, 肖文芳, 李佐, 蒋明殿. 蝴蝶兰与火焰兰远缘杂交育种初探[J]. 中国农业大学学报, 2019, 24(8): 60-71
Chen H M, Lv F B, Xiao W F, Li Z, Jiang M D. Preliminary study on the intergeneric hybridization breeding between *Phalaenopsis* and *Renanthera*[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, 24(8): 60-71 (in Chinese)
- [18] 陈和明, 吕复兵, 李佐, 肖文芳. 蝴蝶兰(*Phalaenopsis* spp.)与钻喙兰(*Rhynchostylis retusa*)远缘杂交种子无菌播种及后代表型分析[J]. 中国农业大学学报, 2021, 26(3): 28-37
Chen H M, Lv F B, Li Z, Xiao W F. Aseptic seeding and F1 phenotypic analysis of intergeneric hybrid between *Phalaenopsis* spp and *Rhynchostylis retusa*[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2021, 26(3): 28-37 (in Chinese)
- [19] 吴容仪, 曹进义, 庄耿彰, 谢廷芳, 蔡奇助, 叶育哲, 杨颺, 胡维昭, 宋品慧, 赖彦旭. 利用异属杂交技术开发蝴蝶兰新性状[J]. 蝴蝶兰育种与品种管理策略研讨会专刊, 2016, 41-55
Wu R Y, Cao J Y, Zhuang G Z, Xie T F, Cai Q Z, Ye Y Z, Yang Y, Hu W Z, Song P H, Lai Y X. Development of new *Phalaenopsis* characters by intergeneric hybridization [J]. Special issue of the seminar on *Phalaenopsis* Breeding and variety management strategy, 2016, 41-55 (in Chinese)
- [20] 张志胜, 何琼英, 傅雪琳, 欧秀娟, 林伟强, 蒋俊岳. 中国兰花远缘杂交及杂交种子萌发的研究[J]. 华南农业大学学报, 2001, 22(2): 62-65
Zhang Z S, He Q Y, Fu X L, Ou X J, Lin W Q, Jiang J Y. Studies on the wide cross of Chinese orchids and the germination of their hybrid seeds[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2001, 22(2): 62-65 (in Chinese)
- [21] 李枝林, 王玉英, 王卜琼, 余朝秀, 程利霞. 兰花远缘杂交育种技术研究[J]. 中国野生植物资源, 2007, 26(4): 52-56
Li Z L, Wang Y Y, Wang B Q, Yu C X, Cheng L X. Studies on the wide cross breeding techniques of orchids[J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2007, 26(4): 52-56(in Chinese)
- [22] Chuang H T, Huang K L, Hsu S T. Cut-column pollination method to overcome pollination barrier in *Phalaenopsis*[M]In: *Springer Protocols Handbooks*. New York: Springer New York, 2018: 241-256
- [23] Christensen C A, King E J, Jordan J R, Drews G N. Megagametogenesis in *Arabidopsis* wild type and the Gf mutant[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 1997, 10(1): 49-64
- [24] Faure J E, Rotman N, Fortuné P, Dumas C. Fertilization in *Arabidopsis thaliana* wild type: Developmental stages and time course[J]. *The Plant Journal*, 2002, 30(4): 481-488
- [25] Møl R, Matthys-Rochon E, Dumas C. The kinetics of cytological events during double fertilization in *Zea mays* L

- [J]. *The Plant Journal*, 1994, 5(2): 197-206
- [26] Wu C C, Diggle P K, Friedman W E. Female gametophyte development and double fertilization in *Balsas teosinte*, *Zea mays* subsp *parviglumis* (Poaceae) [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2011, 24(3): 219-229
- [27] Chen Y Y, Lee P F, Hsiao Y Y, Wu W L, Pan Z J, Lee Y I, Liu K W, Chen L J, Liu Z J, Tsai W C. C- and D-class MADS-box genes from *Phalaenopsis equestris* (Orchidaceae) display functions in gynostemium and ovule development[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2012, 53(6): 1053-1067
- [28] Tsai W C, Hsiao Y Y, Pan Z J, Kuoh C S, Chen W H, Chen H H. The role of ethylene in orchid ovule development[J]. *Plant Science*, 2008, 175(1/2): 98-105
- [29] Tsai W C, Pan Z J, Hsiao Y Y, Chen L J, Liu Z J. Evolution and function of MADS-box genes involved in orchid floral development [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2014, 52(4): 397-410
- [30] Huang J Z, Bolaños-Villegas P, Pan I C, Chen F C. The roles of MADS-box genes during orchid floral development[M]In: *The Orchid Genome*. Cham: Springer International Publishing, 2021: 95-115
- [31] Arditti J, Pridgeon A M. *Orchid Biology* [M]. Dordrecht: Springer Netherlands, 1997
- [32] Chen J C, Fang S C. The long pollen tube journey and *in vitro* pollen germination of *Phalaenopsis* orchids [J]. *Plant Reproduction*, 2016, 29(1/2): 179-188
- [33] Pacini E, Hesse M. Types of pollen dispersal units in orchids, and their consequences for germination and fertilization[J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(6): 653-664
- [34] Pandolfi T, Pacini E. The pollinium of *Loroglossum hircinum* (Orchidaceae) between pollination and pollen tube emission [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1995, 196 (3/4): 141-151
- [35] Okuda S, Tsutsui H, Shiina K, Sprunck S, Takeuchi H, Yui R, Kasahara R D, Hamamura Y, Mizukami A, Susaki D, Kawano N, Sakakibara T, Namiki S, Itoh K, Otsuka K, Matsuzaki M, Nozaki H, Kuroiwa T, Nakano A, Kanaoka M M, Dresselhaus T, Sasaki N, Higashiyama T. Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells[J]. *Nature*, 2009, 458(7236): 357-361
- [36] 喻兰, 李杰. 蝴蝶兰花粉活力及柱头可授性研究[J]. 中国农学通报, 2017, 33(11): 54-58
Yu L, Li J. Pollen viability and stigma receptivity of *Phalaenopsis* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2017, 33(11): 54-58 (in Chinese)
- [37] Balilashaki K, Gantait S, Naderi R, Vahedi M. Capsule formation and asymbiotic seed germination in some hybrids of *Phalaenopsis*, influenced by pollination season and capsule maturity[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants: an International Journal of Functional Plant Biology*, 2015, 21(3): 341-347
- [38] 李金雨, 苏明华, 林丽仙. 蝴蝶兰花芽分化控制技术研究[J]. 福建农业学报, 2008, 23(4): 466-468
Li J Y, Su M H, Lin L X. Floral induction conditions for *Phalaenopsis*[J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2008, 23(4): 466-468 (in Chinese)
- [39] 林汉锐, 洪生标, 王瑞群, 江秀娜. 蝴蝶兰夏季空调温室反季节促成栽培试验研究[J]. 广东农业科学, 2006, 33(6): 43-44
Lin H R, Hong S B, Wang R Q, Jiang X N. Study on off-season cultivation of *Phalaenopsis* in summer air-conditioned greenhouse[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2006, 33(6): 43-44 (in Chinese)
- [40] 张孟锦, 羊金殿, 罗金环, 符洁, 袁必局. 热带地区不同蝴蝶兰品种空调催花技术研究[J]. 热带林业, 2017, 45(2): 24-25, 32
Zhang M J, Yang J D, Luo J H, Fu J, Yuan B J. Study on technology of stimulating on air-conditioned greenhouse of different varieties of *Phalaenopsis Amabilis* in tropical area [J]. *Tropical Forestry*, 2017, 45(2): 24-25, 32 (in Chinese)
- [41] 张来明, 吕萍. 夜温调控对高山越夏蝴蝶兰催花效果及经济效益的影响[J]. 浙江农业科学, 2018, 59(6): 922-923, 927
Zhang L M, Lv P. Effects of night temperature regulation on flower induction of butterfly orchid over summer and its economic benefits [J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2018, 59(6): 922-923, 927 (in Chinese)
- [42] Vaknin Y, Eisikowitch D. Effects of short-term storage on germinability of pistachio pollen [J]. *Plant Breeding*, 2000, 119(4): 347-350
- [43] Yuan S C, Chin S W, Lee C Y, Chen F C. *Phalaenopsis pollinia* storage at sub-zero temperature and its pollen viability assessment[J]. *Botanical Studies*, 2018, 59(1): 1
- [44] 戴华军, 朱正斌, 沈雪林, 周建明, 何建华. 作物远缘杂交育种的途径及其实质[J]. 基因组学与应用生物学, 2010, 29(1): 144-149
Dai H J, Zhu Z B, Shen X L, Zhou J M, He J H. Essences and approaches of distant hybridization in crops breeding[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2010, 29(1): 144-149 (in Chinese)
- [45] 邓衍明, 叶晓青. 园艺作物远缘杂交受精前生殖障碍及其克服方法[J]. 华北农学报, 2012, 27(S1): 81-86
Deng Y M, Ye X Q. The prefertilization reproductive barriers and overcoming methods of horticultural crops distant hybridization[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2012, 27(S1): 81-86 (in Chinese)
- [46] 周建金, 曾瑞珍, 刘芳, 易懋升, 黎扬辉, 张志胜. 不同倍性蝴蝶兰杂交后代的染色体倍性研究[J]. 园艺学报, 2009, 36(10): 1491-1497
Zhou J J, Zeng R Z, Liu F, Yi M S, Li Y H, Zhang Z S. Investigation on chromosome ploidy of the hybrids of *Phalaenopsis* polyploids[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36(10): 1491-1497 (in Chinese)
- [47] 周丽, 胡春根. 几种兰花远缘杂交育种技术研究[J]. 黔西南民

- 族师范高等专科学校学报, 2009(1): 113-115, 118
- Zhou L, Hu C G. Study on the intergeneric hybridization breeding of several orchids[J]. *Journal of Southwest Guizhou Teachers College for Nationalities*, 2009(1): 113-115, 118 (in Chinese)
- [48] 刘思思, 陈娟, 郭顺星. 兰科植物种子萌发的研究进展[J]. 种子, 2015, 34(6): 43-50
- Liu S S, Chen J, Guo S X. Review on germination of orchid seeds[J]. *Seed*, 2015, 34(6): 43-50 (in Chinese)
- [49] Kishor R, Sharma G J. Intergeneric hybrid of two rare and endangered orchids, *Renanthera imschootiana* Rolfe and *Vanda coerulea* Griff ex L (Orchidaceae): Synthesis and characterization[J]. *Euphytica*, 2008, 165(2): 247-256
- [50] Rentoul J N. *The Hybrid Story* [M]. Melbourne: Lothian Books, 1991
- [51] 张美玲, 陈洪伟, 王红利, 石爱平, 洪培培, 刘克锋. 植物远缘杂交育种现状与展望[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(1): 11-17
- Zhang M L, Chen H W, Wang H L, Shi A P, Hong P P, Liu K F. Status and prospect of plants distant hybridization breeding[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2015, 43(1): 11-17 (in Chinese)
- [52] Chuang H T, Huang K L, Hsu S T. Using cut-column pollination method to overcome breeding barriers in *Phalaenopsis* Taipei Gold 'STM' [J]. *Journal Taiwan Society Horticultural Science*, 2013, 59: 103-111
- [53] Chuang H T, Huang K L, Shen R S, Miyajima I, Hsu S T. Using cut-column pollination method to overcome crossing barriers in *Phalaenopsis* Sunrise Goldmour 'KHM637' [J]. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 2014, 59(2): 265-271

责任编辑：董金波