

月季远缘杂交育种研究进展

高小峰, 郑明燕, 源朝政, 李金玲, 王虹, 周晓静, 贾毛毛 (南阳市农业科学院, 河南南阳 473000)

摘要 综述了月季远缘杂交育种研究取得的成就, 阐述了蔷薇属植物系统演化、亲缘关系和遗传特性, 月季远缘杂交育种的育种目标和亲本选择, 月季远缘杂交不亲和机理, 月季远缘杂交不亲和的克服方法, 指出了月季远缘杂交育种的前景和方向。旨在为创造优质的月季新品种、新类型, 丰富园林植物品种群提供参考。

关键词 月季; 远缘杂交; 育种; 遗传特性
中图分类号 S685.12 **文献标识码** A
文章编号 0517-6611(2023)04-0012-04
doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2023.04.003



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Advances in Distant Cross Breeding of Chinese Rose

GAO Xiao-feng, ZHENG Ming-yan, YUAN Chao-zheng et al (Nanyang Academy of Agricultural Sciences, Nanyang, Henan 473000)

Abstract This paper reviews the achievements of the distant cross breeding of Chinese rose. The paper elaborates the systematic evolution, relationship and genetic characteristics of *Rosa* plants, the breeding objectives and parental selection of Chinese rose distant hybridization, the mechanism of Chinese rose distant hybridization incompatibility, and the methods to overcome Chinese rose distant hybridization incompatibility. Finally, the paper points out the prospect and direction of distant cross breeding of Chinese rose. The purpose is to provide reference for creating new varieties and types of high-quality Chinese roses and enriching the variety groups of garden plants.

Key words Chinese rose; Distant hybridization; Breeding; Genetic characteristics

月季(*Rosa*×*hybrida*)是现代月季的简称,因其适应性极强,广泛栽植于世界各地。现代月季颜色丰富、花型多样、连续开花、适应力强,使其成为园林绿化、鲜切花市场中极其重要的观赏花卉,深受世界人民喜爱^[1]。

现代月季是不同蔷薇属植物种间或品种间经过长期选育、反复杂交而形成的一个高度杂合的庞大品种群。月季育种历史悠久,有1 000余年,大多数认为最早开始于中国,最早记录是公元960年将*Rosa chinensis*用于月季杂交^[2]。18世纪末到19世纪初,中国的传统月季品种逐渐传入欧洲,如月月粉(1789年)、月月红(1791年)、彩晕香水月季(1809年)、淡黄香水月季(1824年)等,中国月季品种的传入使欧洲月季杂交育种事业蓬勃发展起来^[3-5]。19世纪中后期,月季育种蓬勃发展,育种企业也纷纷加入月季育种大潮,育种家们纷纷通过杂交的方式快速选育新品种,由此形成了数量庞大的现代月季品种群。据Modern Roses XII收录统计,目前现代月季品种约有30 000个,其中80%是通过品种间杂交或反复杂交选育而来,长期的品种间杂交和反复杂交,使得月季品种的遗传范围狭窄,很多性状没有质的突破。月季品种间杂交相对容易,但是通过远缘杂交,可将蔷薇属其他物种的优良基因资源引入现代月季,改良现代月季的性状^[6]。因此,越来越多的育种者开始尝试研究月季与蔷薇属其他植物的远缘杂交育种。

1 蔷薇属植物系统演化、亲缘关系和遗传特性

现代月季品种群从19世纪中后期开始形成,品种之间历经近200年的反复杂交与回交使月季种质资源间的亲缘关系异常复杂,这给育种工作特别是远缘杂交育种带来了极

大的困难。蔷薇属植物是现代月季品种群的重要亲本,为了减少月季远缘杂交育种的盲目性,育种家们在蔷薇属植物系统演化、亲缘关系和遗传特性等方面进行了大量的探索与研究。

1.1 蔷薇属植物的系统演化 1737年,林奈(C. Linne)首次对蔷薇属植物进行了描述,并将其定名为蔷薇属(*Rosa* L.), 18世纪末,分类学家开始研究蔷薇属植物的种质资源。目前,国际上惯用的是4亚属、10组分类系统,即桂味组 Sect. *Cinnamomeae*、合柱组 Sect. *Synstylae*、芹叶组 Sect. *Pimpinellifoliae*、月季组 Sect. *Chinensis* 或 *Indicea*、木香组 Sect. *Banksianae*、硕苞组 Sect. *Bracteatae*、法国蔷薇 Sect. *Galicannae*、狗蔷薇组 Sect. *Caninae*、金樱子组 Sect. *Laevigatae*、卡罗莱纳组 Sect. *Carolinae*^[7]。俞德浚在中国植物志中将中国原产和引进的蔷薇属植物共计82种,分为2亚属、9组、7系,其在原来10组的基础上去掉了卡罗莱纳组 Sect. *Carolinae* 和狗蔷薇组 Sect. *Caninae*,增加了小叶组 Sect. *Microphyllae*^[8]。张佐双等^[1]根据20世纪80年代以来的引种情况结合国内外的分类方法,将中国原产和引进的蔷薇属植物共记115个种,分为2个亚属(单叶蔷薇亚属、蔷薇亚属)、11个组。

1.2 蔷薇属植物的亲缘关系 蔷薇属植物国际上一般分为10组,Takeuchi等^[9]认为月季组和桂味组属于一个进化枝,而合柱组和卡罗莱纳组属于另一个进化枝,桂味组、芹叶组和卡罗莱纳组与其他组的距离较远,可能在进化早期就已经有了分化。Wu等^[10]和Wissemann等^[11]则认为蔷薇属植物属于单起源。刘承源等^[12]研究发现,悬钩子蔷薇和香水月季的遗传相似系数为1.0,这说明两者亲缘关系很近,也说明合柱组与月季组之间的亲缘关系较近,因此,推测二者可能具有相同起源。从蔷薇属不同品种来看,Farooq等^[13]通过研究发现,巴基斯坦大马士革蔷薇与伊朗Kerman、Isfahan和Fars 3省份的大马士革蔷薇亲缘关系较近。董金磊等^[14]通

过研究发现藤本月季与大花月季和微型月季之间存在着不同程度的亲缘关系,藤本月季、大花月季和微型月季的品种群之间可能发生过杂交和基因交换。邱显钦等^[15]研究发现,大多数古代月季品种、现代月季品种以及 5 个野生品种聚为一类,这验证了现代月季品种是古代月季和野生种杂交的结果。付炳生等^[16]也认为野玫瑰、山刺玫和刺蔷薇 3 者的亲缘关系较近,他发现部分野玫瑰子代与山刺玫和刺蔷薇聚类在一起,说明野玫瑰与其之间存在杂交现象。秦丹等^[17]对 12 个藤本月季品种染色体进行核型分析,结果表明,12 个藤本月季品种核型包括 1A、1B、2B,其中“粉铃铛”“海格瑞”“爱娃”“詹森”的核型为 1B 型,“情书”“渔夫的好友”的核型为 2B 型,其余品种为 1A 型,不同品种间染色体核型存在微小差异,说明它们之间亲缘关系较近。

1.3 蔷薇属植物的遗传特性 蔷薇属植物的遗传特性主要包括花瓣、花色、皮刺、连续开花等性状遗传特性。花瓣方面,Debener^[18]研究发现,单瓣或重瓣的分离符合单基因模型,在等位基因中,重瓣相对单瓣是显性。连续开花方面,王丽娜等^[2]认为,连续开花的遗传相对直接,可能是被一个主位点控制,在纯合隐性基因型中四季开花性状能够在该位点表达。皮刺方面,Rajapakse 等^[19]研究表明,无刺的茎和无刺的叶柄独立分离,无刺的叶柄可能是由单基因隐性性状控制,而无刺的茎则可能是由多个基因控制。花色方面,研究相对较多,李晓丽等^[20]以红、白、粉 3 种花色 21 个茶香月季品种为亲本材料,研究表明,红色对白色,红色是显性,白色是隐性;姜珊等^[21]采用“主基因+多基因”混合遗传模型分析月季花色性状的遗传规律,确定月季杂交群体花色受 1 对“加性-显性”主基因控制,遗传模型为 1MG-AD;孙彦琳等^[22]以月季“云蒸霞蔚”×“太阳城”的 F_1 代植株为材料,探究新叶各参数与花瓣色差值之间的关联性,结果表明,花瓣亮度 L^* 和色相 a^* 、饱和度 C 呈显著负相关;新叶花青苷含量与花瓣 L^* 呈显著负相关,与 a^* 和 C 呈显著正相关;新叶 a^* 和花瓣 a^* 、新叶 L^* 和花瓣 L^* 之间呈显著正相关,新叶 a^* 与花瓣 L^* 、新叶 L^* 与花瓣 a^* 、新叶 C 与花瓣 C 之间呈显著负相关。遗传多样性方面,李玉洁等^[23]利用 RAPD 标记技术分析 22 个中国古老月季的遗传多样性,结果表明,22 个中国古老月季可划分成两大类,第一大类包括“大富贵”和“青莲学士”,第二大类包括“四面镜”“金粉莲”“月月红”“紫红香”“金欧泛绿”“绿萼”“春水绿波”“桔囊”“紫香绒”“云蒸霞蔚”“紫燕舞”“羽仕妆”“思春”“朱衣一品”“湖中月”“葡萄红”“玉玲珑”“软香红”“月月粉”“赤胆红心”20 个。

2 月季远缘杂交育种的育种目标和亲本选择

远缘杂交是指分类学上的不同种、不同属或亲缘关系更远的物种间的杂交。远缘杂交能够打破物种间界限,使物种间不同的遗传物质进行交流融合,可将不同物种经过长期进化形成的优良性状融合,产生性状优良、近缘杂交所不能获得的新类型或新品种^[24]。月季远缘杂交主要是指月季与蔷薇属其他植物之间进行的杂交,月季远缘杂交育种往往解决的是月季抗寒性、抗病性、花色、花型、花香等方面的问题,因

此,在月季远缘杂交亲本的选择上也多用的是现代月季、古老月季、蔷薇、玫瑰等具有特殊性状的蔷薇属植物。

Bryson 等^[25]通过光叶蔷薇 (*R. wichuriana*)、玫瑰 (*Rosa rugosa*) 等与月季进行远缘杂交,选育出了抗黑斑病的月季杂种 Basye。Popova 等^[26]研究认为,母本选择遗传稳定性较弱的个体或类型,父本选择遗传稳定性较强的个体或类型,可以获得较为理想的杂交效果,育种的目标较易实现。黄善武等^[27]利用我国原产的弯刺蔷薇与现代月季进行杂交,培育出了能耐 -20 ℃ 的种间杂交种“天山之光”。马燕等^[28-32]为了培育具有抗寒性、抗病性等高抗性的刺玫月季品种群,连续多年用中国原产的蔷薇属植物与现代月季品种进行杂交,筛选出现代月季品种中适合做母本的有“粉后”“秋水芙蓉”“白雪山”“金光”“丹凤朝阳”“勇士”等,适合做父本的蔷薇有黄蔷薇、弯刺蔷薇等。马燕等^[33]利用中国的古老月季与中国原产的野生蔷薇杂交,筛选出了杂交结实率较高的组合,即“秋水芙蓉”×报春刺玫、“秋水芙蓉”×弯刺蔷薇。李亚齐等^[34]以报春刺玫、单瓣黄刺玫、疏花蔷薇等抗性强的中国原产野生蔷薇作父本,以观赏性状优良的中国月季和现代月季作母本进行远缘杂交试验,共筛选出 14 个杂交亲和性高的组合:George Vancouver×疏花蔷薇、Purple Heart×疏花蔷薇、Grouse×疏花蔷薇、Black Cherry×疏花蔷薇、William Bagin×疏花蔷薇、Lilac Rose×疏花蔷薇、Autumn Sunset×疏花蔷薇、Partidge×疏花蔷薇、Partidge×单瓣黄刺玫、Jill Dando×单瓣黄刺玫、Grouse×单瓣黄刺玫、Partidge×报春刺玫、Jill Dando×报春刺玫、无刺蔷薇×单瓣黄刺玫。张非亚等^[35]为了培育花色新奇、抗黑斑病的新优品种,用抗逆性强的蔷薇属植物与观赏性状优良的月季品种进行杂交,筛选出比较适合做母本的月季品种有“绯扇”“曼哈姆”“电子表”“红帽子”“花房”“橘红潮”“雪山娇霞”,比较适合做父本的月季品种有“红法兰西”“电子表”“绯扇”。赵红霞等^[36]为了培育抗寒、抗病性强、芳香的月季品种,设计了 72 个远缘杂交组合,通过试验,筛选出 4 个适宜的母本材料香水月季、“橘红潮”“金玛丽”“粉和平”,6 个适宜的父本材料单瓣黄刺玫、美蔷薇、腺果大叶蔷薇、报春刺玫、荷花蔷薇、“大红紫枝”玫瑰。闫海霞等^[37]以 5 个蔷薇种和 25 个现代月季品种为亲本材料,进行种与品种间杂交,结果发现,遗产×法国蔷薇和遗产×蔷薇的杂交亲和性较高,结实率分别为 40.00% 和 35.00%,蔷薇和法国蔷薇可作为现代月季远缘杂交的父本利用。杨逢玉等^[38]以 21 个现代月季品种和 1 个紫枝玫瑰为父本,7 种抗性强、新疆野生蔷薇为母本,进行远缘杂交,结果表明:托木尔蔷薇 (*Rosa laxa* var. *tomurensis*)、伊犁蔷薇 (*Rosa ilicnsis*)、大花密刺蔷薇 (*Rosa spinosissima* L. var. *altaica*)、疏花蔷薇 (*Rosa laxa* Retz.) 作为母本与现代月季杂交结实率高,亲和性表现较好。韩禧等^[39]以白花黄心木香、单瓣月季花、彩晕香水月季等 14 个野生品种和月月红、月月粉等古老月季品种进行杂交,研究发现,白花黄心木香、单瓣月季花和月月红是比较理想的母本,月月红、双黄和彩晕香水月季等品种是优秀的父本。

3 月季远缘杂交的不亲和机理

远缘杂交育种虽然能够打破自然界的物种界限,拓宽物种的遗传范围,创造新的遗传类型,但在长期的物种进化过程中,不同物种在形态学和遗传学等方面都存在差异性,物种间存在着生殖隔离,使得远缘杂交育种非常困难。月季远缘杂交面临同样的问题,探究月季远缘杂交不亲和机理,能够有针对性地采取措施克服不亲和性,从而提高月季远缘杂交的成功率,广大育种工作者为此也开展了广泛的研究。月季远缘杂交不亲和可以分为两部分,即受精前不亲和和受精后不亲和。月季远缘杂交受精前不亲和主要表现为花粉在柱头上不能萌发、花粉管难以深入柱头、花粉管较短虽能深入柱头但不能到达胚囊完成受精等,引起受精前不亲和的原因往往是父本花粉活力低、母本柱头产生排斥反应、亲本亲缘关系较远、倍性差异等。月季远缘杂交受精后不亲和主要表现为胚败育、落果、杂种不萌发等,引起受精后不亲和的原因往往是杂种胚与胚乳发育不同步、母本有落果习性、杂种发育不完全等。

于晓艳等^[40]发现,进行远缘杂交授粉后 2 h,杂交花粉在柱头上大量萌发,但杂交花粉管顶端却沉积了大量的胼胝质,授粉后 20~24 h,全部 MP×“红帽子”花粉管和多数 MP×“塞尔维亚”花粉管于花柱 1/2 处停止生长,只有少量 MP×“塞尔维亚”花粉管能够进入子房,完成受精,完成受精的组合 79.42%的杂种胚在授粉 15 d 左右的心形胚阶段败育。杨涛等^[41]通过比较相同父本与不同野生蔷薇母本的远缘杂交坐果率,得出结论:单瓣黄刺玫、突厥蔷薇与多情玫瑰有一定的亲和性,但后期出现了胚败育现象,可能是由于杂交胚营养不足引起的。赵红霞等^[36]研究了花粉的生活力、花粉、柱头形态与远缘杂交亲和性的关系,认为柱头、花粉形态结构,可能对杂交亲和性影响不大,不同种的花粉活力有较大差异,可能对远缘杂交亲和性有一定影响,同时,还提到黄刺玫与现代月季品种杂交存在不亲和现象,这可能与黄刺玫重瓣性强、非正常花粉率高、花粉萌发率低有关系。李智等^[42]发现,疏花蔷薇与现代月季杂交,其亲和性高于其他父本,原因是桂味组和月季组的亲缘关系更近。罗玉兰^[43]也发现了同样的问题,红刺玫与月季杂交中,与红刺玫亲缘关系越近的其亲和性越高,杂交配对较易成功,亲缘关系相对较远的亲和性较低,配对不易成功。张非亚等^[35]在 20 对远缘杂交中发现,因为母本柱头与花粉识别不成功,或者花粉管不能伸长导致受精不成功,同时,还发现倍性差异大,亲缘关系较远的亲本杂交结实率低。闫海霞等^[37]研究发现,以法国蔷薇和蔷薇作父本与现代月季杂交,杂交结实率较高,以七姊妹、粉团蔷薇和软条七蔷薇作父本,杂交结实率较低,分析认为是七姊妹、粉团蔷薇和软条七蔷薇的染色体倍性与现代月季不同所致。袁晓娜等^[44]研究月季和蔷薇的远缘杂交,发现以“休伊博士”为亲本的杂交组合结实率高,这可能是因为“休伊博士”与现代月季均为四倍体,倍性水平一致,使得亲和性较高。庄得凤等^[45]以 18 个中国古老月季为亲本,与现代月季及少数野生蔷薇进行杂交,中国古老月季平均结实率

为 22.77%,平均发芽率为 38.64%,数值偏低,认为可能是中国古老月季与现代月季和野生蔷薇亲缘关系均较远的原因。

4 月季远缘杂交不亲和的克服方法

月季远缘杂交不亲和是天然存在的,根据不亲和发生的时期和原因,针对性地给予辅助措施,可以在一定程度上克服远缘杂交的不亲和性,育种家们经过长期实践和摸索,认为克服月季远缘杂交不亲和,可以从以下几个方面入手:①选择合适的亲本,母本自然结实率要高,父本花粉活力要强;②亲本的亲缘关系不能太远、倍性尽量一致,亲缘关系太远,形态、生理差异较大,杂交往往难以成功,同倍性的亲本进行杂交,往往结实率较高;③注意正反交,有些亲本进行远缘杂交,正反交的结实率相差很大;④优化授粉方式,可以采用混合授粉、重复授粉、蕾期授粉、蒙导授粉、柱头处理等方式克服不亲和性;⑤进行组织培养,对于受精后的不亲和可以采取子房培养、胚珠培养、胚培养等技术手段克服。

马燕等^[28]通过试验得出结论,自然结实率高的现代月季品种做亲本时,往往坐果率高,在杂交中重复授粉是很有益的,杂交时采用重复授粉,可增加授粉受精成功的概率。金菁等^[46]对 35 d“白雪山”×粉红香水月季杂交幼胚进行 $(10\pm 2)^{\circ}\text{C}$ 、光强 1 600~2 000 lx 预处理后,在 MS+6-BA 1.0 ms/L+NAA 0.05 ms/L 培养基上培养,幼胚可萌发。张非亚等^[35]研究发现,自然结实率高的月季作母本,其杂交结实率也较高,建议在月季育种中,除了考虑目标性状外,还应该考虑母本的自然结实率,而父本尽量选择花粉活力高且花粉量大的品种,这样有利于提高杂交成功率。李亚齐等^[34]发现,用四倍体作母本与四倍体父本杂交的结实率要高于二倍体父本的结实率。李智等^[42]也发现,亲缘关系较近的远缘杂交组合,其杂交亲和性更好。杨涛等^[41]研究发现,远缘杂交表现出高度不亲和,采用重复授粉、激素处理克服远缘杂交不亲和性效果显著,杂交组合中亲本正反交结实率差异明显。赵红霞等^[36]认为,花粉、柱头的形态对杂交亲和性无显著影响,父本花粉生活力对杂交亲和性有显著影响,且与杂交结实率呈正相关关系。袁晓娜等^[44]在远缘杂交中设计正反交组合 12 对,结果表明,相同亲本正反交结实率不同,认为可通过正反交克服远缘杂交时的不亲和性,获得较多杂交种。韩禧等^[39]认为选择亲本杂交时,不但要考虑性状方面的搭配,还要考虑父母本的自然结实率,自然结实率高的品种,其花粉活力、柱头可授性、花粉管萌发力一般都较强。

5 展望

回顾月季漫长的育种历史不难发现,月季育种的每一次突破或创新都是引入了蔷薇属植物的优质基因,比如,中国古老月季传入欧洲后,给欧洲月季带来了重复开花的特性,异味蔷薇参与月季育种,给现代月季带来了黄色基因,野蔷薇、光叶蔷薇等的引入,让现代月季拥有了多花、耐热、抗病等特性,现在非常流行的“眼睛”系列月季是英国育种家将单叶蔷薇引入现代月季创造的新品系,“绝代佳人”系列月季是美国育种家引入了多个蔷薇血统创造的高抗性月季新品系。我国具有丰富的蔷薇属资源,据统计,全世界的野生蔷薇属

植物约有 200 种,原产我国的就有 90 多种,约占世界蔷薇属资源的 45%,另外,我国目前约有 100 个古老月季品种,这些蔷薇资源和古老月季品种很多都具有优良的特异性状,如抗寒性、抗病性、连续开花性、浓香等,这些都是月季育种的优质材料和资源。通过月季远缘杂交育种,可以将双亲的优势基因叠加,有效改变现代月季品种抗性弱、香味淡、一季开花等不足,特别是将远缘杂交与其他育种手段相结合,比如诱变育种、分子育种等,将会拓宽月季杂交后代的变异范围、加速月季育种进程,从而更快地创造出优质的月季新品种、新类型,这对丰富整个园林植物品种群都具有重要意义。

参考文献

- [1] 张佐双,朱秀珍.中国月季[M].北京:中国林业出版社,2006.
- [2] 王丽娜,刘青林.月季主要性状的遗传规律[J].农业科技与信息(现代园林),2008(6):79-83.
- [3] 柳子明.中国的蔷薇和世界的蔷薇[J].园艺学报,1964(4):387-394.
- [4] 陈俊愉.中国花卉品种分类学[M].北京:中国林业出版社,2001.
- [5] 杨增宏.中国作物遗传资源[M].北京:中国林业出版社,1994.
- [6] 丁晓六,刘佳,赵红霞,等.现代月季和玫瑰杂交后代的鉴定与评价[J].北京林业大学学报,2014,36(5):123-130.
- [7] REHDER A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America [M]. 2nd ed. New York: The Macmillan Company, 1940.
- [8] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志:第 37 卷[M].北京:科学出版社,1985.
- [9] TAKEUCHI S, NOMURA K, UCHIYAMA H, et al. Phylogenetic relationship in the genus *Rosa* based on the restriction enzyme analysis of the chloroplast DNA [J]. Journal of the Japanese society for horticultural science, 2000, 69(5): 598-604.
- [10] WU S Q, UEDA Y, NISHIHARA S, et al. Phylogenetic analysis of Japanese *Rosa* species using DNA sequences of nuclear ribosomal internal transcribed spacers (ITS) [J]. Journal of horticultural science and biotechnology, 2001, 76(2): 127-132.
- [11] WISSEMANN V, RITZ C M. The genus *Rosa* (Rosaceae) revisited: Molecular analysis of nrITS-1 and atpB-rbcL intergenic spacer (IGS) versus conventional taxonomy [J]. Botanical journal of the linnean society, 2005, 147(3): 275-290.
- [12] 刘承源,王辉,邱文昌,等.基于过氧化物同工酶分析月季种质资源的亲缘关系及杂种真实性[J].广西植物,2016,36(1):114-120,100.
- [13] FAROOQ A, KIANI M, KHAN M A, et al. Microsatellite analysis of *Rosa damascena* from Pakistan and Iran [J]. Horticulture, environment, and biotechnology, 2013, 54(2): 141-147.
- [14] 董金磊,郭国业,崔艳.基于 ISSR 分子标记的现代月季遗传多样性分析[J].南阳师范学院学报,2018,17(3):21-25.
- [15] 邱显钦,张颢,李树发,等.基于 SSR 分子标记分析云南月季种质资源亲缘关系(英文)[J].西北植物学报,2009,29(9):1764-1771.
- [16] 付炳生,李翔国,全炳武,等.珙春地区野生玫瑰资源过氧化物同工酶分析[J].延边大学农学学报,2012,34(2):129-134.
- [17] 秦丹,赵艺璇,刘冬云,等.12 个藤本月季品种核型分析[J].西部林业科学,2019,48(5):89-94.
- [18] DEBENER T. Genetic analysis of horticulturally important morphological and physiological characters in diploid roses [J]. Gartenbauwissenschaft, 1999, 64(4): 14-20.
- [19] RAJAPAKSE S, BYRNE D H, ZHANG L, et al. Two genetic linkage maps of tetraploid roses [J]. Theoretical and applied genetics, 2001, 103(4): 575-583.
- [20] 李晓丽,庄得凤,马策,等.月季杂交后代花色遗传特性初探[J].北方园艺,2017(14):96-98.
- [21] 姜珊,吴钰澄,易星湾,等.粉色系月季杂交后代花色性状遗传分析[J].江苏农业学报,2020,36(6):1529-1536.
- [22] 孙彦琳,程璧璋,周利君,等.现代月季 F_1 代群体叶色与花色相关性研究[J].四川农业大学学报,2021,39(2):173-179.
- [23] 李玉洁,庄得凤,赵成日,等.22 个中国古老月季的遗传多样性分析[J].分子植物育种,2019,17(24):8287-8294.
- [24] 杜比宁.植物育种的遗传学原理[M].赵世绪,等译.北京:科学出版社,1974:78-133.
- [25] BRYSON S R, BUCK G J. About our cover: 'Carefree Beauty' (Buchi) rose [J]. HortScience, 1979, 14(2): 98, 196.
- [26] POPOVA M, KOZHUKHAROVA K. Studies on the hybridization of the species *Rosa canina* L. and *Rosa rugosa* Thunb [J]. Vasil Kolarov, 1983, 28(4): 59-66.
- [27] 黄善武,葛红.弯刺蔷薇在月季抗寒育种上的研究利用初报[J].园艺学报,1989,16(3):237-240.
- [28] 马燕,陈俊愉.培育刺玫月季新品种的初步研究(I):月季远缘杂交不亲和性与不育性的探讨[J].北京林业大学学报,1990,12(3):18-25, 125.
- [29] 马燕,陈俊愉.培育刺玫月季新品种的初步研究(II):刺玫月季育种中的染色体观察[J].北京林业大学学报,1991,13(1):52-57.
- [30] 马燕,陈俊愉.培育刺玫月季新品种的初步研究(III):部分亲本及杂交种的花粉形态分析[J].北京林业大学学报,1991,13(3):12-14.
- [31] 马燕,陈俊愉.培育刺玫月季新品种的初步研究(IV):若干亲本与杂交种的抗寒性研究[J].北京林业大学学报,1992,14(1):60-65.
- [32] 马燕,陈俊愉.培育刺玫月季新品种的初步研究(V):部分亲本与杂种抗黑斑病能力的研究[J].北京林业大学学报,1992,14(3):80-84.
- [33] 马燕,陈俊愉.中国古老月季品种'秋水芙蓉'在月季抗性育种中的应用[J].河北林学院学报,1993,8(3):204-210.
- [34] 李亚齐,韩倩,王泽翻,等.野生蔷薇和月季的杂交亲和性评价[J].江苏农业科学,2013,41(6):155-160.
- [35] 张非亚,杜运鹏,袁晓娜,等.月季远缘和品种间杂交亲本的选择[J].东北林业大学学报,2015,43(4):24-30.
- [36] 赵红霞,王晶,丁晓六,等.蔷薇属植物与现代月季品种杂交亲和性研究[J].西北植物学报,2015,35(4):743-753.
- [37] 闫海霞,邓杰玲,关世凯,等.蔷薇属植物杂交优良组合的筛选[J].南方农业学报,2018,49(9):1705-1711.
- [38] 杨逢玉,郑玉彬,郭润华.新疆野生蔷薇与现代月季品种杂交亲和性研究[J].北方园艺,2018(17):97-104.
- [39] 韩禧,陈向前,李卉,等.蔷薇属植物杂交组合筛选试验初报[J].南方农业,2020,14(6):47-49,60.
- [40] 于晓艳,邢树堂,赵兰勇.玫瑰与月季种间杂交障碍原因分析[J].中国农业科学,2014,47(15):3112-3120.
- [41] 杨涛,宋丹,张晓莹,等.部分蔷薇属植物远缘杂交亲和性评价[J].东北农业大学学报,2015,46(2):72-77.
- [42] 李智,赵惠恩,李亚齐,等.蔷薇属植物远缘杂交的亲亲和性评价[J].广东农业科学,2015,42(8):29-37.
- [43] 罗玉兰.红刺玫月季遗传背景分析及杂交亲本选育[D].上海:上海交通大学,2007.
- [44] 袁晓娜,刘瑞峰,张非亚,等.部分蔷薇和现代月季杂交亲和性[J].西北农业学报,2015,24(2):134-141.
- [45] 庄得凤,雷家军,徐宁,等.18 个中国古老月季杂交结实性分析[J].中国农学通报,2021,37(4):68-73.
- [46] 金菁,王国良,刘冠楠.蔷薇属植物远缘杂交组合的幼胚拯救[J].林业科技开发,2010,24(4):72-76.