植物学通报 2005, 22 (6): 738~745
Chinese Bulletin of Botany

专 题 介 绍

报春花属植物的育种研究进展①

金晓霞 张启翔②

(北京林业大学园林学院 北京 100083)

摘要 本文对报春花属植物引种的历史和现状、育种途径和育种成果进行了综述。报春花属是报春花科最大的属, 全世界约500余种, 我国有296种。国外在杂交育种、多倍体育种、组织培养和体细胞融合等方面取得了许多研究成果, 而国内有关报春花属植物育种的研究相对较少。目前通过杂交育种或多倍体育种等手段已培育出众多花色丰富、花型各异或不含报春碱的报春花新品种。今后我国应在保护种质资源的基础上, 加强报春花新品种的培育, 并尽快实现产业化生产。

关键词 报春花属, 种内杂交, 种间杂交, 组织培养, 多倍体育种

Advances in the Studies of Breeding *Primula*

JIN Xiao-Xia ZHANG Qi-Xiang②

(*College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University*, Beijing 100083)

Abstract The methods and achievements of primula breeding are reviewed. *Primula* is the largest genera in the Primulaceae, with about 500 species widely distributed in the world. The main methods employed in breeding primulas are intraspecific crossing and polyploid induction. Great achievements have been achieved in flower color, shape and primin-free primulas; several breeding programs in Europe, Japan and United States have contributed numerous primula cultivars and series. Contrary to this situation, China has no cultivars, although approximately 296 wild species are distributed in China. Further work should be undertaken to protect our primula resources, breed new cultivars and realize primula industrialization.

Key words *Primula*, Intraspecific hybridization, Interspecific hybridization, Tissue culture, Polyploid

报春花属(*Primula*)是报春花科(Primulaceae)最大的属, 全世界大约有500种, 我国有296种20个亚种18个变种。该属主要分布于北半球温带和高山地区, 仅有少数种类分布于南半球(陈封怀和胡启明, 1990), 其中东喜马拉雅山至中国的西南高山(包括中国云南、西藏和四川及缅甸的部分地区)是报春花属植物的主要分布地区。本属植物花色丰富绚丽, 与龙胆(*Gentiana* ssp.)和杜鹃(*Rhododendron* ssp.)一起被誉为“世界三大高山花卉”

①国家林业局重点项目(2003-008-L08)和北京林业大学研究生培养基金项目(03YL009)资助。
②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: zqx@bjfu.edu.cn
收稿日期: 2004-12-20 接受日期: 2005-10-12 责任编辑: 白羽红

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208

(Richards, 1993)。我国早在明清时代就有报春花的栽培, 到了19世纪末20世纪初, 更是吸引了无数的欧美传教士、植物采集家及园艺学家到我国云南等地采集报春花的标本和种子。到目前为止, 国外针对报春花属植物开展的研究工作比较多, 在系统分类与演化(Mast *et al.*, 2001)、野生资源的调查(Allen and Alderson, 1991; Brendon and Spencer, 1998; Brys *et al.*, 2003; Lienert and Fischer, 2003)、种子生物学(Tremayne and Richards, 2000; Cerabolini *et al.*, 2004)、生长发育与开花生理(Pandey and Troughton, 1974; Abou-Zied and Bakry, 1978; Karlsson, 2002; Karlsson and Werner, 2002; Margaret and Philip, 2003)、繁殖(Nishihiro *et al.*, 2000)、细胞与遗传学(Sakya and Joshi, 1990; Nan *et al.*, 2003)和育种等方面都取得了丰硕的研究成果。本属的报春花(*Primula malacoides*)、四季报春(*P. obconica*)、欧报春(*P. vulgaris*)、黄花九轮草(*P. veris*)和樱草(*P. sieboldii*)经过数百年的选育, 花色丰富多彩, 已经成为重要的观赏植物。我国拥有丰富的报春花野生种质资源, 但目前国内的研究却主要集中在野生资源的调查、引种、种子生物学、栽培技术、组织培养、部分种的染色体数目报道和核型分析等方面, 关于育种方面的报道很少。本文主要总结了报春花属植物引种历史与现状, 国外报春花属的育种途径和成果, 为我国今后的报春花育种工作提供可借鉴的参考。

1 报春花资源的搜集整理和引种驯化

开展植物育种工作, 必须拥有大量的植物种质资源, 报春花属的育种也首先是从报春花资源的采集开始的。我国拥有全世界大约3/5的报春花种质资源, 所以成为全世界育种学家及植物采集家的首选之地。

1.1 中国报春花在世界上的传播

1820年前后, 英国的传教士把我国的藏报春(*P. sinensis*)从广州引入英国, 引入的藏报春于次年开花, 这引起极大轰动。从此以后, 欧美等国不断派人来我国采集报春花属植物的种子和标本, 致使我国大量的报春花种质资源流入欧美等国。英国人Joseph是第一个向世人描绘喜马拉雅山地区至中国西南高山丰富的报春花资源的植物学家, 他搜集了许多新品种, 成功驯化了目前仍在英国栽培的钟花报春(*P. sikkimensis*)和头序报春(*P. capitata*)。

法国植物采集家Delavay 1867年来到中国采集引种植物, 他在云南大理东部山区住了10年, 收集了4 000余种植物, 其中约1 500种是新种, 寄回法国20多万份腊叶标本。他引种的报春花属植物有垂花报春(*P. flaccida*)和海仙报春(*P. poissonii*)。

英国的Forrest从1904年到1932年7次来到中国, 共将30 000多份标本和1 000多种植物运回欧洲, 其中报春花属植物有: 橘红灯台报春(*P. bulleyana*)(1906年)、霞红灯台报春(*P. beesiana*)(1908年)、橙红灯台报春(*P. aurantiaca*)(1922年)、高穗花报春(*P. vialii*)(1906年)、玉葶报春(*P. chionantha*)、垂花报春、报春花(1908年)、丽江报春(福氏报春)(*P. forrestii*)和偏花报春(*P. secundiflora*)(1905年)等。

Wilson于1899~1918年5次来中国采集植物, 他从四川峨嵋山引种了偏花报春、多脉报春(*P. polyneura*)、鹅黄灯台报春(*P. cockburniana*)(1905年)、粉背灯台报春(*P. pulverulenta*)(1905年)和川西报春(*P. veitchii*)。

英国人Ward是来华次数最多、时间最长且资格最老的植物采集家, 植物采集生涯持续40年。他于1911~1938年5次来中国, 在云南的大理、思茅、丽江及西藏等地采集植物。引种报春花有: 杂色钟报春(*P. alpicola*)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208

(1924 年)、巨伞钟报春(*P. florindae*)(1924 年)、缅甸灯台报春(*P. burmanica*)、中甸灯台报春(*P. chungensis*)(1913年)、短筒穗花报春(*P. concholoba*)、条裂垂花报春(*P. cawdoriana*)。

据统计, 英国由我国引入栽培的种类曾多达110余种, 其中不少已广泛栽培于欧美各国的庭院(陈封怀和胡启明, 1990)。这些报春花的引入对以后欧美等国培育美丽的报春花品种做出了重大贡献。

1.2 我国报春花属植物的引种驯化现状

我国的报春花植物资源的调查、整理和分类工作始于20世纪30年代, 对这一工作做出重要贡献的是中国科学院华南植物研究所的陈封怀教授和胡启明教授。经过半个世纪艰苦的调查和整理, 于 1990 年完成了《中国植物志》报春花科一卷的编研。该书首次全面清理了我国报春花科植物, 纠正了许多前人在命名和鉴定上的错误, 发现了许多新的类群, 对分类系统提出了修正, 论证了报春花科植物的现代分布中心和起源中心(陈封怀和胡启明, 1996)。1988~1990年, 郑维列(1992)对西藏色季拉山报春花资源的分布和生境进行了调查和分类, 并介绍了主要种的生物学特性和观赏价值。云南无量山(薛大伟等, 2003)和大理苍山(梁树乐和张启翔, 2004)也先后有人进行了野生报春花种质资源的调查。

我国的引种驯化工作也起始于20世纪30年代中期。陈封怀教授 1935 年将采于西藏、青海、四川和云南等地的40余种报春花引种到庐山植物园。进入 90 年代, 引种驯化工作开展得越来越多, 不少单位已经开展了不同种报春花的引种驯化研究(李长海, 1994; 赖力等, 1995; 李景秀和孔繁才, 2000; 张长芹等, 2003; 潘会堂, 2004)。但由于大多数观赏价值较高的种分布海拔较高, 引种驯化相对比较困难, 因此能真正意义驯化的种类只是少数, 而且缺乏对所引种材料育种及其应用的进一步研究。

2 育种途径

2.1 杂交育种

杂交育种是常规培育新品种的重要途径。目前世界上栽培的观赏植物, 很多是由2个或更多的物种杂交, 经过长期选育而来(程金水, 2000)。报春花属植物最典型的特征是二型花柱: 分长花柱类型和短花柱类型。长花柱类型柱头位于花冠口部或者刚超出花冠口, 而雄蕊只达花冠口的中部; 短花柱类型柱头位于花冠口的中部, 花药在花冠口的附近, 自交不亲和(Richards, 1993)。1794年, Persoon观察到黄花九轮草的花柱有两种类型, 从1860年开始, 达尔文(1986)以黄花九轮草、欧报春、藏报春、耳报春(*P. auricula*)为材料对2种类型花器官的特点, 以及 2 种类型之间的传粉、受精和结实特性等进行了较为系统的研究。

报春花属植物种间杂交存在着严重的生殖隔离, 因此报春花属的杂交育种仍以种内杂交和优选为主, 通过种内杂交产生的新类型、新品种占报春花属栽培新品种的绝大多数(见 3.4 节)。当然也不排除某些种或组间存在着一定程度上的亲和性, 杂交能够产生杂种后代。欧报春、黄花九轮草和高报春(*P. elatior*)在自然界常常相伴而生, 在他们的混生地区经常能发现一些杂交种。多花报春就是从这些杂种后代中选育出来的, 其特点是花色丰富, 花型各异, 有记载的品种多达 120 种(Richards, 1993), 并有巨花、双筒(hose in hose)等类型; 樱草和*P. kisoana*组内杂交后代(Kato *et al.*, 2000)以及樱草与四季报春的组间杂交后代(Kato *et al*., 2001)中出现了不同系列的花色和花型, 而且出现了不同于双亲的复色花眼类型。据统计, 在 Richards 所分的 37 个组中, 易产生种间或组间杂交种的有以下几个组: 欧报春组(section Primula)、灯台报春组(section Proliferae)、section Brevibracteata、section Chamaecallis、section Erythrodosum

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208

和 section Rhopsidium。其中欧报春的杂交种最多, 既有天然杂交种又有人工杂交种, 灯台报春组没有天然杂交种, 但栽培种有杂交种(Richards, 1993)。这些种间杂交种或组间杂交种的出现, 进一步丰富了报春花的品种资源 。

2.2 多倍体育种

报春花属植物花色丰富绚丽, 但多数野生种的花朵冠檐直径小于2 cm, 因此培育大花品种的报春花是报春花属植物育种的一个重要目标。多倍体在自然界分布比较普遍, 通常多倍体花形较大, 有较高的观赏价值。目前报春花属多倍体品种的产生主要通过 2 个途径。1)自然加倍。报春花属植物的染色体基数为x=8, 9, 10, 11, 12, 14, 基数少, 倍性低, 某些种可以自然产生多倍体。在对野生报春花资源的考察中, 已经发现众多多倍体系列报春花, 如四倍体的报春花(2n=36)、六倍体的 *P. incana* (2n=54)(Richards, 1993)和六倍体的*P. scotica* (2n=54) (Allen and Alderson, 1991), 也有八倍体和十四倍体报春花的报道(Kelso, 1991)。2)人工利用秋水仙素等化学药剂诱导或者辐射诱变。报春花属许多观赏价值较高的巨花和大花品种或变种是通过这种方式培育成的。如报春花已育出四倍体(2n = 36)、六倍体(2n=54)和八倍体(2n=72)品种; 四季报春和藏报春都育出四倍体(2n = 48)品种(Karlsson, 2001)。

2.3 组织培养

组织培养是现代植物技术的重要方法与手段, 它在细胞学、遗传学、育种学以及生物化学等科学领域应用极为广泛, 不仅可以作为一些优良植物品种的快速繁殖方法, 而且还用于单倍体育种、杂种胚培养、突变体筛选及原生质体融合等, 是培育优良植物品种的新途径。Coumans (1979)首先以四季报春的叶片、花葶、花萼、花瓣、花芽和花序原基(inflorescence tips)为外植体进行组织培养的研究。接种2个月后, 在附加植物生长调节剂BPA和NAA皆为1.0 mg·L^{-1}的MS培养基上, 花序原基能分化出大量的不定芽。Yamamoto等(1999)以樱草的叶片外材料, 探讨不同激素浓度配比对不定芽分化的影响, 结果表明, MS+BA 1.0 mg·L^{-1}+NAA 0.1 mg·L^{-1}组合不定芽的诱导率最高, 同时发现接种后前2周的黑暗培养促进不定芽的分化。目前已经报道的有关报春花属组织培养的还有欧报春(Schween and Schwenkel, 2002, 2003)、报春花(李彦舫等, 1992; 候云屏和古志渊, 2001)和 *P. scotica* (Benson *et al.*, 2000)。所用的外植体除了叶片、花葶、花芽, 还有种子(张淑娟等, 2002)、腋芽和叶肉原生质体(娄和森等, 1996; Mizuhiro *et al.*, 2001b), 特别是叶肉原生质体成功分离和获得再生植株使原生质融合技术应用于报春花属植物育种中成为可能。

2.4 其他育种途径

除了以上所采用的引种驯化、杂交育种和多倍体育种以外, 原生质体融合、单倍体育种等技术在报春花属育种中也有所应用。如前文所述, 报春花属植物种间杂交存在着严重的生殖隔离, 而原生质体融合可以克服这种障碍, 是创造花卉新品种的重要途径。Mizuhiro等(2001a)首次通过原生质体融合技术获得报春花和四季报春的体细胞杂种, 为报春花育种开辟了一条新途径。Bajaj(1981)以液氮冷冻5分钟的四季报春花药为外植体, 诱导出四季报春单倍体植株。今后随细胞工程技术和分子生物技术的不断发展, 离子注入和转基因等先进育种方法也会应用到报春花属植物的育种中来。

3 育种进展

3.1 新花色不断推出

报春花属植物多数原产于高山地区, 花色丰富绚丽, 白色、粉红、深红、橘红、黄色和蓝色, 各色均有。但具体到某一种时, 一

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208

般花色比较单一。如报春花野生种为单一的粉红色; 野生黄花九轮草和欧报春的花色为黄色。然而, 育种学家通过各种育种途径选育出来的栽培品种, 花色却非常丰富。报春花现代栽培品种的花色有白色、粉红色、红色、淡紫色等; 黄花九轮草栽培种的花色也有近10种; 而欧报春栽培种的花色则更为丰富, 从白色、红色、粉红、黄色、蓝色到紫色, 大致可划分为20个色系, 而且还有许多复色系列和双花眼色系等(Karlsson, 2001; Fowler, 2004)。

3.2 大花、重瓣、半重瓣类型推陈出新

除了花色, 花型也是植物的一个重要观赏特征。野生的报春花除了少数几个种有重瓣、双筒类型外(Margaret, 2003), 大多数的报春花种类为单瓣类型。2001年, 日本泷井种苗株式会社成功培育出多花报春重瓣品种*P.* × *polyantha* F_1 Renaissance, 并有不同花色(前田裕行等, 2002)。随后英国也培育出复瓣的报春花*P.* 'Quakers Bonnet'、*P.* 'Dawn Ansell'和*P.* 'Miss Indigo' (Fowler, 2004)。而通过多倍体育种选育出来的大花和巨花报春花品种更是层出不穷, 有的花朵直径可达5 cm (Karlsson, 2001)。

3.3 不含报春碱的报春花育种初显成效

100多年以前, 人们就发现报春花属的一些植物能引起皮肤过敏。后来研究发现, 在四季报春的植物体(叶片、花和茎), 特别是表皮毛中, 含有一种能使人的皮肤过敏的物质, 后来这种物质被命名为报春碱(primin)(Aplin and Lovell, 2001)。目前已经报道的体内含有报春碱的报春花种类有耳报春、粉报春(*P. farinosa*)、球花报春(*P. denticulata*)、藏报春、报春花、四季报春、*P. halleri* 和 *P. marginata* (Richards, 1993; Aplin and Lovell, 2001)。因此选育不引起皮肤过敏的报春花新品种, 成了育种工作者的又一新目标。1990年, 德国首先宣布培育出不含报春碱的四季报春Freedom和Beauty系列, 但后来发现个别植株能使皮肤过敏(Richards, 1993; Christensen and Larsen, 2000)。1995年从四季报春的叶片、茎和花瓣中分离出报春碱和合成报春碱所必需的Miconidin, 并通过光谱分析探明了其结构式(Krebs and Christensen, 1995)。同年, 美国的Goldsmith种子公司培育出完全不含报春碱的 Libre 系列四季报春(Karlsson, 2001)。2001年, 荷兰也推出完全不含报春碱的四季报春 Twilly Touch Me 系列, 包含 8 个单色花系和 4 个复色花系(James and Beytes, 2001)。

3.4 杂种一代(F_1)品种的生产日趋重视

杂种一代生长健壮, 株型整齐一致, 易于产业化生产, 市场需求量大。美国、丹麦、德国、英国和日本等国的育种学家, 利用种内杂交及优选的手段, 日趋注重杂种一代(F_1)品种的培育。如欧报春育出许多性状优良的杂种一代(F_1)和小型品种(Danova F_1、Lovely F_1、Pageant F_1、Quantum F_1、Dania F_1、Finesse F_1、Gemini F_1、Daniella F_1、Oker F_1 和 Paloma F_1), 花色丰富; 多花报春也育出杂种一代(F_1)品种(Pacific Giant、Concorade F_1、Hercules F_1 和 Rumba F_1), 不仅花色丰富, 还有同株花色深浅不同的品种; 日本报春(*P.* × *japonica*)种内杂交优选出来的杂种一代(F_1)品种, 花大, 株形优美, 矮生, 适宜盆栽(Karlsson, 2001)。

4 国内开发利用中存在的问题与建议

4.1 加强报春花资源的保护

由于自然植被的破坏, 人类的过渡挖掘, 部分报春花种质资源急剧减少, 分布范围日益缩小, 有的甚至已经灭绝。安徽羽叶报春(*P. merrilliana*)已被《中国红皮书》第 2 卷收录为珍稀濒危种, 毛茛叶报春(*P. cicutariifolia*)也被列为安徽、湖北及邻近地区的珍稀保护

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208

植物(Zhang and Cheng, 2003)。由此可见, 开展报春花种质资源的调查, 加强濒危种的保护, 已成为当务之急。目前可采取的措施有: (1)设立自然保护区或建立报春花专类园迁地保护, 或利用超低温(-196 ℃)保存濒危种的种子和花粉; (2)加强报春花属植物细胞学及遗传学的研究, 对其可开发利用性进行评价, 制定出合理的引种、育种方案; (3)建立完善的开发体系, 使我国丰富的报春花种质资源在得到保护的同时, 充分的加以利用。

4.2 培育拥有自主知识产权的报春花品种

目前国内关于报春花属的研究主要集中在野生资源的调查、引种驯化、种子生物学、栽培技术、组织培养、部分种的染色体数目报道和核型分析等方面, 育种工作极少, 众多的花卉生产企业依靠进口国外的杂种一代(F_1)种子进行生产。中国的西南地区是报春花属植物起源、演化和现代分布中心, 种类繁多、资源丰富, 许多种具有很高的开发利用价值。因此我们要充分利用资源优势, 加大科研投入, 能直接引种驯化的, 就直接引种, 直接引种比较困难的, 借鉴国外的先进的育种技术和方法, 制定育种目标, 开展育种工作, 从而培育拥有自主知识产权的报春花品种。

4.3 尽快形成报春花产业化生产

多花报春在丹麦和荷兰已形成产业化生产, 栽培品种十分丰富。在亚洲, 日本报春花栽培也比较普遍, 每年生产大约1 630万盆, 产值2 800万美元。我国20世纪30～40年代在上海和南京等地, 仅有少量报春花栽培。80年代, 四川和云南等地开始有小批量生产。进入90年代以后, 不少企业进口国外的杂种一代(F_1)种子, 开始盆花的生产, 但终究没有成为畅销市场的主流花卉, 与规模化生产更有很大的距离。如今全球的花卉产业正在高速发展, 我们应该抓住这个机遇, 紧跟市场, 尽快实现报春花的产业化生产。

参 考 文 献

陈封怀, 胡启明 (1990) 中国植物志(第59卷第2分册). 科学出版社, 北京, pp. 1-1

陈封怀, 胡启明 (1996) 中国报春花科植物系统分类研究. 中国科学院院刊, **6:** 445-446

程金水 (2000) 园林植物遗传育种学. 中国林业出版社, 北京, pp. 121-121

达尔文(叶笃庄译) (1986) 同种植物的不同花型. 科学技术出版社, 北京, pp. 28-29

侯云屏, 古志渊 (2001) 报春花的组织培养与快速繁殖. 植物生理学通讯, **31:** 234-235

赖力, 李清明, 帅明蓉 (1995) 峨眉山报春花属植物引种研究. 植物引种驯化集刊, **10:** 111-116

李长海 (1994) 濒危植物岩报春的引种栽培. 东北林业大学学报, **22(5):** 96-99

李景秀, 孔繁才 (2000) 高穗报春的引种栽培. 云南农业科技, **3:** 28-29

李彦舫, 张亚兰, 杨松涛, 杨文杰, 彭劲松 (1992) 报春花的组织培养和植株再生.东北师范大学学报(自然科学版), **4:** 94-97

梁树乐, 张启翔 (2004) 大理苍山报春花资源调查. 莱阳农学院学报, **21(1):** 63-65

娄和森, 李世承, 韩阳, 侯潇, 李晶 (1996) 四季樱草叶肉原生质体植株再生. 辽宁大学学报(自然科学版), **23(4):** 88-91

潘会堂, 张玉刚, 张启翔 (2004) 胭脂花种子萌发特性的研究. 见: 张启翔主编, 中国观赏园艺研究进展(2004). 中国林业出版社, 北京, pp. 230-236

前田裕行, 程业明, 张晋岩 (2002) 缤纷报春重瓣秀. 中国花卉盆景, **4:** 4-5

薛大伟, 张长芹, 黄媛 (2003) 云南无量山报春花种质资源的调查. 园艺学报, **30:** 478-476

张长芹, 朱惠芬, 吴之坤 (2003) 五种野生观赏报春花引种驯化初报. 云南植物研究, **25:** 216-222

张淑娟, 刘与明, 罗智凤, 翁萍 (2002) 四季樱草的组织培养和快速繁殖. 植物生理学通讯, **38:** 354

郑维列 (1992) 西藏色季拉山报春花种质资源及其生

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208

境类型. **园艺学报**, **19:** 261-266

Abou-Zied EN, Bakry MY (1978) The effects of GA_3, CCC and B-9 upon growth, development and organic compounds in *Primula obconica*. *Scientia Horticulturae*, **9:** 175-180

Allen M, Alderson P (1991) Scotland's purple primrose-*Primula scotica*. *Plantman*, **13:** 141-142

Aplin CG, Lovell CR (2001) Contanct dermatitis due to hardy *Primula* specices and their cultivars. *Contact Dermatitis*, **44:** 23-29

Bajaj YPS (1981) Regeneration of plants from ultra-low frozen anthers of *Primula obconica*. *Scientia Horticulturae* (*Netherlands*), **14:** 93-95

Benson EE, Danaher JE, Pimbley IM, Anderson CT, Wake JE, Daley S, Adams LK (2000) *In vitro* micropropagation of *Primula sctica*: a rare Scottish plant. *Biodiversity and Conservation*, **9:** 711-726

Brendon MHL, Spencer CHB (1998) Reproductive biology of island and mainland populations of *Primula mistassinica* (Primulaceae) on Lake Huron shorelines. *Canada Journal of Botany*, **76:** 1819-1827

Brys B, Jacquemyn H, Endels P, Hermy M, Blust GD (2003) The relationship between reproductive success and demographic structure in remnant populations of *Primula veris*. *Acta Oecologica*, **24:** 247-253

Cerabolini B, Andreis RD, Ceriani RM, Pierce S, Raimondi B (2004) Seed germination and conservation of endangered species from the Italian Alps: *Physoplexis comosa* and *Primula glaucescens*. *Biological Conservation*, **117:** 351-356

Christensen LP, Larsen E (2000) Primin-free *Primula obconica* plants available. *Contact Dermatitis*, **43:** 45-46

Coumans M, Coumans-Gillès MF, Delhez J, Gaspar T (1979) Mass propagation of *Primula obconica*. *Acta Horticulturae*, **91:** 287-293

Fowler A (2004) Constant variety in *Primulas*. *Horticulture Week*, **4:** 21-23

James L, Beytes C (2001) International events. Four days at the HortiFair. *GrowerTalks*, **64(9):** 76-78, 80-80

Karlsson MG (2001) *Primula* culture and production. *HortTechnology*, **11:** 627-635

Karlsson MG (2002) Flower formation in *Primula vulgaris* is affected by temperature, photoperiod and daily light integral. *Scientia Horticulturae*, **95:** 99-110

Karlsson MG, Werner JW (2002) Flowering of *Primula malacoides* in response to photoperiod and temperature. *Scientia Horticulturae*, **95:** 351-356

Kato J, Mii M (2000) Differences in ploidy level of inter-specific hybrids obtained by reciprocal crosses between *Primula seiboldii* and *Pimula kisoana*. *Theoretical and Applied Genetics*, **101:** 690-696

Kato J, Ishikawa R, Mii M (2001) Different genomic combinations in inter-section hybrids obtained from the crosses between *Primula seiboldii* (Section Cortusoides) and *Pimula obconica* (Section Obconicolisteri) by the embryo rescue technique. *Theoretical and Applied Genetics*, **102:** 1129-1135

Kelso S (1991) Taxonomy of *Primula* sects. Aleurtitia and Armerina in North America. *Rhodora*, **93:** 67-69

Krebs M, Christensen LP (1995) 2-Methoxy-6-pentyl-1,4-dihydroxybenzene (Miconidin) from *Primula obconica*: a possible allergen. *Contant Dermatitis*, **33:** 90-93

Lienert J, Fischer M (2003) Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinosa* in north-east Switzerland. *The Journal of Ecology*, **91:** 587-599

Margaret AW, Philip MG (2003) A comparison of early floral ontogeny in wild-type and floral homeotic mutant phenotypes of *Primula*. *Planta*, **216:** 903-917

Mast AR, Kelso S, Richards AJ, Lang DJ, Feller DMS, Conti E (2001) Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. *Plant Science*, **162:** 1381-1400

Mizuhiro M, Ito K, Mii M (2001a) Production and characterization of interspecific somatic hybrids

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208

between *Primula malacoides* and *P. obconica*. *Plant Science*, **161:** 489-496

Mizuhiro M, Yamada K, Ito K, Kadowaki S, Ohashi H, Mii M (2001b) Plant regeneration from cell suspension-derived protoplasts of *Primula malacoides* and *P. obconica*. *Plant Science*, **160:** 1221-1228

Nishihiro J, Washitani I, Thomson JD, Thomson BA (2000) Patterns and consequences of stigma height variation in a natural population of a distylous plant, *Primula sieboldii*. *Functional Ecology*, **14:** 502-512

Nan P, Shi SH, Peng SL, Tian CJ, Zhong Y (2003) Genetic diversity in *Primula obconica* (Primulaceae) from central and south-west China as revealed by ISSR markers. *Annals of Botany*, **91:** 329-333

Pandery KK, Troughton JH (1974) Scanning electron microscopic observations of pollen grains and stigma in the self-incompatible Heteromorphic species *Primula malacoides* Franch. and *Forsythia* × *intermedia* Zab., and genetics of sporopollenin deposition. *Euphytica*, **23:** 337-344

Richards AJ (1993) *Primula*. B.T.Batsford ltd, London, pp. 299-299

Sakya SR, Joshi KK (1990) Karyomorphological studies in some *Primula* species of Nepal Himalaya. *Cytologia*, **55:** 571-579

Schween G, Schwenkel HG (2002) *In vitro* regeneration in *Primula* ssp. via organogenesis. *Plant Cell Reports*, **20:** 1006-1010

Schween G, Schwenkel HG (2003) Effect of genotype on callus induction, shoot regeneration, and phenotypic stability of regenerated plants in the greenhouse of *Primula* ssp. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, **72:** 53-61

Tremayne MA, Richards AJ (2000) Seed weight and seed number affect subsequent fitness in outcrossing and selfing *Primula* species. *New Phytologist*, **148:** 127-142

Yamamoto T, Magaya Y, Maruyama Y (1999) Mass propagation of *Primula sieboldii* E. Morr. through leaf segment culture. *Bulletin of the Faculty of Horticulture Minamikyushu University* (*Series A. Natural Science*), **29:** 9-14

Zhang XP, Chen ML (2003) A study of genetic diversity of *Primula merrilliana* and *P. cicutariifolia* with assessing new ornamental resources. *Journal of Plant Resources and Environment*, **12(3):** 1-5

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-208