

菊属种间杂种若干花器官性状的表现

李辛雷, 陈发棣, 赵宏波

(南京农业大学园艺学院, 南京 210095)

摘要:【目的】研究菊属种间杂种部分花器官性状的遗传表现, 为远缘杂交育种提供理论依据。【方法】对二倍体野生种甘菊、菊花脑和异色菊, 四倍体野菊, 同源四倍体菊花脑, 栽培菊花(六倍体及其非整倍体)及其种间杂种 F_1 代的花器官性状进行调查, 并对调查结果进行统计分析。【结果】杂种总平均舌状花数目、筒状花数目和花序直径分别相当于亲中值的112.4%、108.0%、118.6%, 且从二倍体物种组合到二倍体与四倍体组合再到二倍体、四倍体与栽培菊花组合, 平均舌状花数目、筒状花数目和花序直径杂种优势逐渐降低, 但二倍体野生种组合的筒状花数目除外。【结论】 F_1 代的舌状花数目、筒状花数目和花序直径具杂种优势; 栽培菊花比二倍体、四倍体的花色遗传能力强, 白色、紫色遗传能力大于黄色; 平盘型遗传能力比单窄瓣型强; 多瓣型遗传能力比单瓣型强。

关键词: 菊属; 杂种; 花器官性状; 遗传

Heredity of Several Flower Characters in *Dendranthema*

LI Xin-lei, CHEN Fa-di, ZHAO Hong-bo

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract:【Objective】Heredity of several flower characters in *Dendranthema* was studied, which will provide theoretic foundation for breeding of interspecific cross. 【Method】Several flower characters of *D. lavandulifolium*, *D. nankingense*, *D. dichrum*, *D. indicum*, *D. morifolium* (hexaploid and its aueuploid) and their F_1 generation were observed and analyzed. 【Result】The hybrid's mean inflorescence diameter, the number of ray florets and tubular florets were 112.4%, 108.0%, 118.6% of their parents, respectively. Except for the number of tubular florets of F_1 generation between wild diploid species, the value of these three characters declined when F_1 generation came from cross between wild diploid species to between diploids and tetraploids, and to between diploids or tetraploids and polyploid chrysanthemum varieties. 【Conclusion】The inflorescence diameter, number of ray florets and tubular florets appeared heterosis in F_1 generation. Genetic ability of flower color of polyploid chrysanthemum varieties was stronger than diploid and tetraploid. The purple and white color of flowers were stronger than yellow at genetics. The heredity of flat plate shape was stronger than 1-3 cycle plate shaped flower, and double flowers was stronger than 1 cycle flowers.

Key words: *Dendranthema*; Hybrid; Flower character; Heredity

0 引言

【研究意义】菊花 [*Dendranthema morifolium* (Ramat) Tzvel]近缘种属植物中具有许多栽培菊花缺乏的优良性状, 如抗逆性、抗病虫性及矮化多花等^[1], 通过远缘杂交及幼胚拯救技术可以将野生种的优良性状导入栽培菊花, 进行菊花种质创新和品种改良^[1-6]。但获得远缘杂种的同时, 亦有可能引入一些不良性状,

因此必须掌握其性状的遗传规律, 从而选育出综合性状优良的菊花新品种^[6]。菊花的花色、花(序)径、花型、瓣性等花器官性状是品种选育的主要目标性状, 掌握这些性状的遗传, 对正确选配亲本组合、提高育种效率具有重要指导意义。【前人研究进展】目前关于菊花花器官性状遗传规律的研究已有相关报道^[7-10], 但在菊属种间杂种的性状遗传方面, 由于部分种间存在远缘杂交障碍^[11,12], 加之菊属植物具多样的染色体

收稿日期: 2006-11-23; 接受日期: 2007-05-30

基金项目: 教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-06-0489); 国家科技支撑计划(2006BAD01A18)

作者简介: 李辛雷(1978-), 男, 安徽利辛人, 助理研究员, 硕士, 研究方向为观赏植物遗传育种。Tel: 0571-63105073; E-mail: lixinlei2020@163.com。通讯作者陈发棣(1970-), 男, 福建三明人, 教授, 博士, 研究方向为花卉遗传育种。Tel: 025-84395231; E-mail: chenfd@njau.edu.cn

组组成及栽培菊花复杂的遗传背景^[13~15], 研究其性状遗传规律较为困难, 目前尚未见相关报道。【本研究切入点】近年来, 笔者对菊属植物远缘杂交及杂种幼胚拯救进行了研究^[16,17], 发现种间杂种 F₁ 代的遗传物质及形态性状与亲本相比发生了明显变异, 但其遗传表现较为复杂^[18,19]。【拟解决的关键问题】为此, 本试验在已有工作基础上, 对杂种 F₁ 代及其亲本的花器官性状进行调查, 并对调查结果进行统计分析, 研究菊属种间杂种部分花器官性状的遗传表现, 以期对菊属远缘杂交育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验于 2002 年 9 月至 2003 年 12 月分别在南京农业大学园艺学院生物技术中心和南京农业大学菊花种质资源保存中心温室进行, 供试材料为二倍体野生种甘菊 (*D. lavandulifolium*)、菊花脑 (*D. nankingense*)、异色菊 (*D. dichrum*)、四倍体野菊 (*D. indicum*)、同源四倍体菊花脑 (4x)、栽培菊花 (六倍体及其非整倍体) 品种及种间杂种 F₁ 代 (表 1, 下同)。所有材料均由南京农业大学菊花种质资源保存中心提供。

1.2 方法

2002 年 9 月开始, 进行菊属植物远缘杂交与幼胚

拯救^[16,17]。2003 年 4 月将所得杂种植株及其亲本定植于温室内, 进行正常管理。2003 年 6 月起, 开始对杂种后代进行性状观察和登记, 性状登记按李鸿渐^[20]标准, 性状统计分析按陈发棣等^[9]、陈云志等^[7]方法, 花色以英国皇家园艺学会的色谱为标准 (colour chart, the Royal Hort.Culture Society, London)。

2 结果与分析

2.1 花色遗传

部分菊属植物花色遗传见表 1, 从表 1 可以看出, 二倍体野生种甘菊、菊花脑、异色菊, 四倍体菊花脑、野菊的花色均为黄色, 其杂种 F₁ 代均表现为黄色; 二倍体野生种甘菊、菊花脑与栽培菊花 ‘黄英’ 正反交组合的 F₁ 代全部表现为黄色, 未出现花色分离现象; 四倍体菊花脑与开白色花的 ‘滁菊’、异色菊与开紫色花的 ‘落霞’ 的 F₁ 代均表现多倍体的花色, 未出现花色分离现象, 无偏母性遗传特点; ‘紫勋章’ 与异色菊的 F₁ 代亦表现多倍体的花色; 而异色菊与 ‘紫玉芙蓉’ 正反交的 F₁ 代均出现父母本不具有的白色, 也没有表现出偏母性遗传的特点。可见, 多倍体物种比二倍体、四倍体野生种的花色遗传能力强; 白色及紫色比原始色、黄色遗传能力强, 并且无偏母性遗传的特点。

表 1 花色的遗传

Table 1 Heredity of flower color

杂交组合 Cross combination (♀ × ♂)	母本花色 Matroclinal flower color	父本花色 Paternal flower color	杂种花色 Flower color of hybrids
菊花脑 × 甘菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.lavandulifolium</i>	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
甘菊 × 菊花脑 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.nankingense</i>	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
甘菊 × 异色菊 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.dichrum</i>	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
菊花脑 × 野菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.indicum</i>	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
菊花脑 (2x × 4x) <i>D.nankingense</i> (2x × 4x)	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
菊花脑 (4x × 2x) <i>D.nankingense</i> (4x × 2x)	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
菊花脑 × 黄英 <i>D.nankingense</i> × <i>D.morifolium</i> ‘Huangying’	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
黄英 × 菊花脑 <i>D.morifolium</i> ‘Huangying’ × <i>D.nankingense</i>	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
甘菊 × 黄英 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.morifolium</i> ‘Huangying’	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
黄英 × 甘菊 <i>D.morifolium</i> ‘Huangying’ × <i>D.lavandulifolium</i>	黄色 Yellow	黄色 Yellow	黄色 Yellow
菊花脑(4x) × 滁菊 <i>D.nankingense</i> (4x) × <i>D.morifolium</i> ‘Chuju’	黄色 Yellow	白色 White	白色 White
异色菊 × 落霞 <i>D.dichrum</i> × <i>D.morifolium</i> ‘Luoxia’	黄色 Yellow	紫色 Purple	紫色 Purple
紫勋章 × 异色菊 <i>D.morifolium</i> ‘Zixunzhang’ × <i>D.dichrum</i>	紫色 Purple	黄色 Yellow	紫色 Purple
异色菊 × 紫玉芙蓉 <i>D.dichrum</i> × <i>D.morifolium</i> ‘Ziyufurong’	黄色 Yellow	紫色 Purple	白色 White
紫玉芙蓉 × 异色菊 <i>D.morifolium</i> ‘Ziyufurong’ × <i>D.dichrum</i>	紫色 Purple	黄色 Yellow	白色 White

2.2 花序直径的遗传

种间杂交后代与双亲花序直径的统计分析见表 2, F₁ 代花序直径呈明显的杂种优势, 杂种花序直径总平均值相当于亲中值的 118.6%, 二倍体物种间、二倍体与四倍体、二倍体及四倍体与栽培菊花组合杂种花序直径平均值与亲中值的比值分别为 129.4%、114.3%和 112.2%, 呈下降趋势; 二倍体物种间、二倍体与四倍体组合杂种 F₁ 代花序直径均呈明显的杂种

优势, 部分二倍体、四倍体与栽培菊花组合花序直径不具有杂种优势; 杂种优势表现程度依组合而异, 在 103.6%~140.0%之间。超高亲个体出现的平均几率为 16.4%, 集中在二倍体种间及二倍体与四倍体组合, 其平均值分别为 77.5%和 22.7%, 最高达 100%; 二倍体、四倍体与栽培菊花 F₁ 代花序直径均介于双亲之间, 无超亲个体出现; 超低亲个体仅出现在二倍体与四倍体组合, 其几率为 4.6%。杂种 F₁ 代花序直径分

表 2 花序直径的遗传

Table 2 Heredity of inflorescence diameter

杂交组合 Cross combination (♀ × ♂)	亲本花序直径 Inflorescence diameter of parents			杂种花序直径 Inflorescence diameter of hybrids			平均值/亲中值 Average/Mean	杂种花序直径分布 Distribution of inflorescence diameter of hybrids (%)		
	♀	♂	亲中值 Mean	平均值 Average	变异系数 CV (%)	极值 Extreme value		小于低亲 Less than smaller parent	双亲之间 Between two parents	大于高亲 More than biger parent
菊花脑 × 甘菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.lavandulifolium</i>	1.7	1.1	1.4	1.9	7.6	1.7~2.2	135.7	0.0	10.0	90.0
甘菊 × 菊花脑 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.nankingense</i>	1.1	1.7	1.4	1.8	9.1	1.5~2.0	128.6	0.0	40.0	60.0
菊花脑 × 异色菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.dichrum</i>	1.7	1.3	1.5	1.8	7.9	1.6~2.0	120.0	0.0	40.0	60.0
甘菊 × 异色菊 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.dichrum</i>	1.1	1.3	1.2	1.6	11.9	1.4~2.0	133.3	0.0	0.0	100.0
平均 Average							129.4	0.0	22.5	77.5
菊花脑 × 野菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.indicum</i>	1.7	2.1	1.9	1.9	8.8	1.6~2.1	100.0	10.0	90.0	0.0
菊花脑 (2x × 4x) <i>D.nankingense</i> (2x × 4x)	1.7	2.5	2.1	2.8	10.2	2.4~3.3	133.3	0.0	28.6	71.4
菊花脑 (4x × 2x) <i>D.nankingense</i> (4x × 2x)	2.5	1.7	2.1	2.3	8.4	2.0~2.5	109.5	0.0	100.0	0.0
平均 Average							114.3	4.6	72.7	22.7
菊花脑 × 黄英 <i>D.nankingense</i> × 'Huangying'	1.7	3.9	2.8	2.2	28.7	2.0~3.8	78.6	0.0	100.0	0.0
甘菊 × 黄英 <i>D.lavandulifolium</i> × 'Huangying'	1.1	3.9	2.0	2.8	4.8	2.5~3.0	140.0	0.0	100.0	0.0
异色菊 × 紫玉芙蓉 <i>D.dichrum</i> × 'Ziyufurong'	1.3	3.0	2.2	2.0	11.5	1.7~2.5	90.9	0.0	100.0	0.0
菊花脑(4x) × 滁菊 <i>D.nankingense</i> (4x) × 'Chuju'	2.5	5.1	3.8	4.0	9.5	3.1~4.5	105.3	0.0	100.0	0.0
黄英 × 菊花脑 'Huangying' × <i>D.nankingense</i>	3.9	1.7	2.8	2.9	19.8	2.0~3.9	103.6	0.0	100.0	0.0
黄英 × 甘菊 'Huangying' × <i>D.lavandulifolium</i>	3.9	1.1	2.0	2.8	8.2	2.2~3.2	140.0	0.0	100.0	0.0
紫玉芙蓉 × 异色菊 'Ziyufurong' × <i>D.dichrum</i>	3.0	1.3	2.2	2.3	7.0	1.8~2.7	104.5	0.0	100.0	0.0
紫勋章 × 异色菊 'Zixunzhang' × <i>D.dichrum</i>	4.5	1.3	2.9	3.9	9.6	3.1~4.4	134.5	0.0	100.0	0.0
平均 Average							112.2	0.0	100.0	0.0
总计 Total							118.6	0.5	83.1	16.4

离广泛, 尤其二倍体、四倍体与栽培菊花杂交后代, 变异系数最高达 28.7, 大小极值之差最高近 2 倍, 说明栽培菊花基因型高度杂合, 遗传背景较为复杂。

2.3 舌状花数目的遗传

杂种 F_1 代的舌状花数与亲本比较具有明显的杂种优势(表 3), 舌状花数总平均值相当于亲中值的 112.4%, 二倍体物种间、二倍体与四倍体、二倍体及四倍体与栽培菊花组合杂种舌状花数平均值与亲中值的比值分别为 128.2%、107.4%和 101.7%, 呈下降趋

势; 杂种势在组合内最高为 148.4%, 最低为 104.5%。超高亲个体出现几率较高, 总计达 26.5%; 超高亲个体出现几率最高达 100.0%, 出现在二倍体种间及二倍体与四倍体组合内; 二倍体物种间、二倍体与四倍体、二倍体及四倍体与栽培菊花组合超高亲个体出现几率分别占 81.8%、45.5%和 11.1%, 呈下降趋势。以二倍体、四倍体为母本与栽培菊花杂交, 其杂种 F_1 代的舌状花数均介于双亲之间, 无超亲个体; 以栽培菊花为母本与二倍体物种杂交时, 杂种 F_1 代的舌状花数介于

表 3 舌状花数目遗传

Table 3 Heredity of number of ray florets

杂交组合 Cross combination (♀ × ♂)	亲本舌状花数目 Number of ray florets of parents			杂种舌状花数目 Number of ray florets of hybrids			平均值/亲中值 Average/Mean	杂种舌状花数目分布 Distribution of number of ray florets of hybrids (%)		
	♀	♂	亲中值 Mean	平均值 Average	变异系数 CV (%)	极值 Extreme value		小于低亲 Less than smaller parent	双亲之间 Between two parents	大于高亲 More than bigger parent
菊花脑 × 甘菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.lavandulifolium</i>	16	14	15	21	8.2	16~22	140.0	0.0	10.0	90.0
甘菊 × 菊花脑 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.nankingense</i>	14	16	15	19	15.1	16~23	126.7	0.0	33.3	66.7
菊花脑 × 异色菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.dichrum</i>	16	15	15.5	20	4.5	18~21	129.0	0.0	0.0	100.0
甘菊 × 异色菊 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.dichrum</i>	14	15	14.5	17	17.4	13~21	117.2	20.0	20.0	60.0
平均 Average							128.2	6.1	12.1	81.8
菊花脑 × 野菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.indicum</i>	16	15	15.5	23	7.6	19~25	148.4	0.0	0.0	100.0
菊花脑 (2x × 4x) <i>D.nankingense</i> (2x × 4x)	16	22	19	16	11.8	14~20	84.2	28.6	71.4	0.0
菊花脑 (4x × 2x) <i>D.nankingense</i> (4x × 2x)	22	16	19	17	11.4	14~22	89.5	20.0	80.0	0.0
平均 Average							107.4	13.6	40.9	45.5
菊花脑 × 黄英 <i>D.nankingense</i> × 'Huangying'	16	23	19.5	21	14.7	17~23	107.7	0.0	100.0	0.0
甘菊 × 黄英 <i>D.lavandulifolium</i> × 'Huangying'	14	23	18.5	20	12.4	13~22	108.1	0.0	100.0	0.0
异色菊 × 紫玉芙蓉 <i>D.dichrum</i> × 'Ziyufurong'	15	29	22	21	24.1	18~34	95.5	0.0	100.0	0.0
菊花脑(4x) × 滁菊 <i>D.nankingense</i> (4x) × 'Chuju'	22	74	48	26	10.9	22~32	54.2	0.0	100.0	0.0
黄英 × 菊花脑 'Huangying' × <i>D.nankingense</i>	23	16	19.5	25	25.8	18~42	128.2	0.0	63.3	36.7
黄英 × 甘菊 'Huangying' × <i>D.lavandulifolium</i>	23	14	18.5	20	14.5	14~26	108.1	0.0	80.0	20.0
紫玉芙蓉 × 异色菊 'Ziyufurong' × <i>D.dichrum</i>	29	15	22	23	15.1	17~30	104.5	0.0	86.3	13.7
紫勋章 × 异色菊 'Zixunzhang' × <i>D.dichrum</i>	43	15	29	31	12.6	19~47	106.9	0.0	95.0	5.0
平均 Average							101.7	0.0	88.9	11.1
总计 Total							112.4	2.5	71.0	26.5

双亲之间或大于高亲，无超低亲个体。按杂种总数统计，超低亲个体的出现几率仅为 2.5%，其中二倍体物种间、二倍体与四倍体组合分别为 6.1%、13.6%。杂种 F₁ 代的舌状花数目分离广泛，二倍体、四倍体与栽培菊花组合表现尤为明显，变异系数最高达 25.8，大小极值之差最高为 2.5 倍。

2.4 筒状花数目的遗传

通过种间杂种与双亲筒状花数目的统计分析（表

4），发现杂种 F₁ 代的筒状花数目与亲本比较也具有明显的杂种优势，筒状花数目总平均值相当于亲中值的 108.0%。二倍体物种间、二倍体与四倍体、二倍体及四倍体与栽培菊花组合杂种 F₁ 代平均筒状花数与亲中值的比值分别为 82.0%、129.8%和 112.1%，二倍体种间杂种平均筒状花数目与亲中值的比值最低，表现弱势。杂种优势在组合内最高为 175.7%，最低为 105.7%。超高亲个体出现几率较高，按杂种总数统计，

表 4 筒状花数目遗传

Table 4 Heredity of number of tubular florets

杂交组合 Cross combination (♀ × ♂)	亲本筒状花数目 Number of tubular florets of parents			杂种筒状花数目 Number of tubular florets of hybrids			平均值/亲中值 Average/Mean	杂种筒状花数目分布 Distribution of number of tubular florets of hybrids (%)		
	♀	♂	亲中值 Mean	平均值 Average	变异系数 CV (%)	极值 Extreme value		小于低亲 Less than smaller parent	双亲之间 Between two parents	大于高亲 More than biger parent
菊花脑 × 甘菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.lavandulifolium</i>	108	86	94	87	8.3	79~105	92.6	30.0	70.0	0.0
甘菊 × 菊花脑 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.nankingense</i>	86	108	94	47	20.1	36~59	50.0	100.0	0.0	0.0
菊花脑 × 异色菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.dichrum</i>	108	48	78	76	7.6	64~84	97.4	0.0	100.0	0.0
甘菊 × 异色菊 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.dichrum</i>	86	48	67	59	19.4	46~80	88.1	20.0	80.0	0.0
平均 Average							82.0	24.2	75.8	0.0
菊花脑 × 野菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.indicum</i>	108	39	74	130	12.0	111 ~ 147	175.7	0.0	0.0	100.0
菊花脑 (2x × 4x) <i>D.nankingense</i> (2x × 4x)	108	95	102	65	16.0	48~80	63.7	100.0	0.0	0.0
菊花脑 (4x × 2x) <i>D.nankingense</i> (4x × 2x)	95	108	102	153	7.7	142 ~ 169	150.0	0.0	0.0	100.0
平均 Average							129.8	35.0	0.0	65.0
菊花脑 × 黄英 <i>D.nankingense</i> × 'Huangying'	108	126	117	107	29.7	84~166	91.5	2.8	68.9	28.3
甘菊 × 黄英 <i>D.lavandulifolium</i> × 'Huangying'	86	126	106	130	6.9	114 ~ 145	122.6	0.0	40.0	60.0
异色菊 × 紫玉芙蓉 <i>D.dichrum</i> × 'Ziyufurong'	48	114	81	66	10.2	57~76	81.5	0.0	100.0	0.0
菊花脑(4x) × 滁菊 <i>D.nankingense</i> (4x) × 'Chuju'	95	100	98	158	12.4	128 ~ 188	161.2	0.0	0.0	100.0
黄英 × 菊花脑 'Huangying' × <i>D.nankingense</i>	126	108	117	107	17.8	71~136	91.5	46.7	26.6	26.7
黄英 × 甘菊 'Huangying' × <i>D.lavandulifolium</i>	126	86	106	112	9.8	94~131	105.7	0.0	85.0	15.0
紫玉芙蓉 × 异色菊 'Ziyufurong' × <i>D.dichrum</i>	134	48	91	103	13.1	87~152	113.2	0.0	75.8	24.2
紫勋章 × 异色菊 'Zixunzhang' × <i>D.dichrum</i>	142	48	95	123	15.0	90~164	129.5	0.0	89.5	10.5
平均 Average							112.1	10.9	62.2	26.9
总计 Total							108.0	15.7	58.1	26.2

超高亲个体出现几率占 26.2%；二倍体种间组合没有超高亲个体出现，二倍体与四倍体、二倍体及四倍体与栽培菊花组合超高亲出现几率分别占 65.0%、26.9%，呈下降趋势；超高亲个体几率最大值为 100.0%，出现在二倍体与四倍体、二倍体及四倍体与栽培菊花组合。超低亲个体出现几率为 15.7%，其中二倍体种间、二倍体与四倍体、二倍体及四倍体与栽培菊花组合出现几率分别为 24.2%、35.0%和 10.9%。杂种 F₁ 代筒状花数分离广泛，以二倍体、四倍体与栽培菊花组合表现较为明显，变异系数最高达 29.7，大小极值之差最高达 2.0 倍。

表 5 花型的遗传

Table 5 Heredity of inflorescence type

杂交组合 Cross combination (♀ × ♂)	母本花型 Inflorescence types of femal parent	父本花型 Inflorescence types of male parent	杂种花型分布	
			Distribution of inflorescence types of hybrids (%)	
			单窄瓣型 1-3 cycles flat shaped flower	平盘型 Flat plate shaped flower
菊花脑 × 甘菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.lavandulifolium</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
甘菊 × 菊花脑 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.nankingense</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
菊花脑 × 异色菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.dichrum</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
甘菊 × 异色菊 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.dichrum</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
菊花脑 × 野菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.indicum</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
菊花脑 (2x × 4x) <i>D.nankingense</i> (2x × 4x)	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
菊花脑 (4x × 2x) <i>D.nankingense</i> (4x × 2x)	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
总计 Total			100.0	0.0
菊花脑 × 黄英 <i>D.nankingense</i> × 'Huangying'	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	80.0	20.0
甘菊 × 黄英 <i>D.lavandulifolium</i> × 'Huangying'	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
异色菊 × 紫玉芙蓉 <i>D.dichrum</i> × 'Ziyufurong'	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
菊花脑(4x) × 滁菊 <i>D.nankingense</i> (4x) × 'Chuju'	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
黄英 × 菊花脑 'Huangying' × <i>D.nankingense</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	66.6	33.3
黄英 × 甘菊 'Huangying' × <i>D.lavandulifolium</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
紫玉芙蓉 × 异色菊 'Ziyufurong' × <i>D.dichrum</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	100.0	0.0
紫勋章 × 异色菊 'Zixunzhang' × <i>D.dichrum</i>	单窄瓣型 A	单窄瓣型 A	50.0	50.0
总计 Total			85.7	14.3
异色菊 × 落霞 <i>D.dichrum</i> × 'Luoxia'	单窄瓣型 A	平盘型 B	0.0	100.0

A. 1-3 cycles flat shaped flower; B. Flat plate shaped flower

2.6 瓣性的遗传

菊属植物瓣性的遗传见表 6。从表 6 可知，二倍体野生种、四倍体野菊均为单瓣型花瓣，舌状花 1 轮，在二倍体物种间、二倍体与四倍体物种杂交组合的 F₁ 代群体中，单瓣型出现几率为 86.3%，复瓣型占 13.7%。二倍体菊花脑与四倍体菊花脑、二倍体及四倍体与栽

2.5 花型的遗传

菊属种间杂种花型的遗传见表 5，从表 5 可以发现，二倍体野生种、四倍体野菊均为 1 轮花瓣，四倍体菊花脑 2 轮花瓣，其花型均为单窄瓣型，在二倍体物种间及二倍体与四倍体组合杂种 F₁ 代的花型全部表现为单窄瓣型。在二倍体、四倍体与单窄瓣型栽培菊花杂交组合的 F₁ 代群体中，按杂种总数统计，单窄瓣型出现的平均几率为 85.7%，平盘型为 14.3%，平盘型出现几率最高达 50.0%；二倍体野生种与平盘型栽培菊花杂交其 F₁ 代植株全部为平盘型，可见，平盘型的遗传能力比单窄瓣型强。

培菊花杂交组合的 F₁ 代群体瓣性分离广泛，按杂种总数统计，当单瓣型材料作母本，父本为复瓣型时，F₁ 代群体中单瓣型个体占 44.4%，复瓣型个体占 55.6%；当以复瓣型材料作母本，父本为单瓣型时，F₁ 代群体中单瓣型个体仅占 22.2%；复瓣型个体高达 77.8%；当父母本均为复瓣型时，F₁ 代群体中 100% 个体表现

为复瓣型；当单瓣型材料作母本，父本为重瓣型时， F_1 代所有个体也均表现为重瓣型。可见，菊属植物瓣

性遗传复瓣型、重瓣型遗传能力比单瓣型强；单瓣型与复瓣型杂交时，复瓣型作母本好于复瓣型作父本。

表 6 瓣性的遗传

Table 6 Heredity of petal cycle

杂交组合 Cross combination (♀ × ♂)	母本瓣性 Petal cycle of femal parent	父本瓣性 Petal cycle of male parent	杂种瓣性分布 Distribution of petal cycle of hybrids (%)		
			单瓣 A	复瓣 B	重瓣 C
菊花脑 × 甘菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.lavandulifolium</i>	单瓣 A	单瓣 A	100.0	0.0	0.0
甘菊 × 菊花脑 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.nankingense</i>	单瓣 A	单瓣 A	100.0	0.0	0.0
菊花脑 × 异色菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.dichrum</i>	单瓣 A	单瓣 A	100.0	0.0	0.0
甘菊 × 异色菊 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.dichrum</i>	单瓣 A	单瓣 A	100.0	0.0	0.0
菊花脑 × 野菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.indicum</i>	单瓣 A	单瓣 A	0.0	100.0	0.0
总计 Total			86.3	13.7	0.0
菊花脑 (2x × 4x) <i>D.nankingense</i> (2x × 4x)	单瓣 A	复瓣 B	100.0	0.0	0.0
菊花脑 × 黄英 <i>D.nankingense</i> × 'Huangying'	单瓣 A	复瓣 B	40.0	60.0	0.0
甘菊 × 黄英 <i>D.lavandulifolium</i> × 'Huangying'	单瓣 A	复瓣 B	50.0	50.0	0.0
异色菊 × 紫玉芙蓉 <i>D.dichrum</i> × 'Ziyufurong'	单瓣 A	复瓣 B	0.0	100.0	0.0
总计 Total			44.4	55.6	0.0
菊花脑 (4x × 2x) <i>D.nankingense</i> (4x × 2x)	复瓣 B	单瓣 A	0.0	100.0	0.0
黄英 × 菊花脑 'Huangying' × <i>D.nankingense</i>	复瓣 B	单瓣 A	33.3	66.6	0.0
黄英 × 甘菊 'Huangying' × <i>D.lavandulifolium</i>	复瓣 B	单瓣 A	50.0	50.0	0.0
紫勋章 × 异色菊 'Zixunzhang' × <i>D.dichrum</i>	复瓣 B	单瓣 A	0.0	100.0	0.0
紫玉芙蓉 × 异色菊 'Ziyufurong' × <i>D.dichrum</i>	复瓣 B	单瓣 A	0.0	100.0	0.0
总计 Total			22.2	77.8	0.0
菊花脑(4x) × 滁菊 <i>D.nankingense</i> (4x) × 'Chuju'	复瓣 B	复瓣 B	0.0	100.0	0.0
异色菊 × 落霞 <i>D.dichrum</i> × 'Luoxia'	单瓣 A	重瓣 C	0.0	0.0	100.0

A. 1 cycle ray flower; B. 2-5 cycles ray flower; C. >5 cycles ray flower

2.7 花期的遗传

二倍体物种间及二倍体与四倍体杂交组合的 F_1 代群体中，按杂种总数统计，盛花期为9月、10月和11月的几率分别为20.4%、73.5%和6.1%，父母本盛花期差别较大的组合， F_1 代群体花期性状分离较大。二倍体、四倍体与栽培菊花组合的 F_1 代群体中，花期为9月、10月和11月的几率分别为4.5%、68.2%和27.3%，夏秋两次开花的栽培菊花与野生种杂交， F_1 代群体花期分离广泛。可见，在花期育种中，可选择盛花期差别较大的亲本，使花期产生广泛的分离，从而有利于花期性状的选择（表7）。

3 讨论

菊属远缘杂种的花型遗传上，平盘型的遗传能力比单窄瓣型强，这与菊花品种的研究一致^[9]。多瓣型

遗传能力比单瓣型强，是观赏植物瓣性遗传的重要特点^[21]，有利于培育复瓣、重瓣及特异瓣型的品种。而花期差别较大的亲本杂交，能使花期产生广泛的分离，与前人关于六出花属 (*Alstroemeria*)^[22]、郁金香属 (*Lilium*)^[23]及菊花^[9]研究结果一致，有利于花期性状的选择。

菊花的原始色为黄色，但白色和紫色的遗传能力大于黄色，黄色无优势遗传，这与已有研究基本相符^[8,9]，而双亲都不具备的花色出现主要是基因重组的结果^[23]。已有研究认为菊花花色遗传具一定偏母性^[8,9]，但本试验中，种间杂交时 F_1 代的花色遗传无明显偏母性，而是受多倍体影响较大，尤其二倍体、四倍体与栽培菊花杂交组合，可能是由于栽培菊花为异源多倍体，在杂种 F_1 代遗传物质中占有较大比例。

陈云志等^[7]认为大菊的花序直径和小花数目在 F_1

表 7 花期性状遗传

Table 7 Heredity of flower time

杂交组合 Cross combination (♀ × ♂)	母本盛花期 Matroclinal full blooming period	父本盛花期 Paternal full blooming period	杂种花期分布		
			Distribution of full blooming period of hybrids (%)		
			九月 September	十月 October	十一月 November
菊花脑 × 甘菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.lavandulifolium</i>	11	10	0.0	100.0	0.0
甘菊 × 菊花脑 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.nankingense</i>	10	11	0.0	100.0	0.0
菊花脑 × 异色菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.dichrum</i>	11	9	10.0	80.0	10.0
甘菊 × 异色菊 <i>D.lavandulifolium</i> × <i>D.dichrum</i>	10	9	70.0	30.0	0.0
菊花脑 × 野菊 <i>D.nankingense</i> × <i>D.indicum</i>	11	6, 11	40.0	60.0	0.0
菊花脑 (2x × 4x) <i>D.nankingense</i> (2x × 4x)	11	11	0.0	100.0	0.0
菊花脑 (4x × 2x) <i>D.nankingense</i> (4x × 2x)	11	11	0.0	0.0	100.0
总计 Total			20.4	73.5	6.1
菊花脑 × 黄英 <i>D.nankingense</i> × 'Huangying'	11	6, 11	20.0	60.0	20.0
甘菊 × 黄英 <i>D.lavandulifolium</i> × 'Huangying'	10	6, 11	0.0	50.0	50.0
异色菊 × 紫玉芙蓉 <i>D.dichrum</i> × 'Ziyufurong'	9	6, 10	0.0	100.0	0.0
黄英 × 菊花脑 'Huangying' × <i>D.nankingense</i>	6, 11	11	0.0	66.7	33.3
黄英 × 甘菊 'Huangying' × <i>D.lavandulifolium</i>	6, 11	10	0.0	50.0	50.0
紫勋章 × 异色菊 'Zixunzhang' × <i>D.dichrum</i>	10	9	0.0	100.0	0.0
紫玉芙蓉 × 异色菊 'Ziyufurong' × <i>D.dichrum</i>	6, 10	9	0.0	0.0	100.0
菊花脑(4x) × 滁菊 <i>D.nankingense</i> (4x) × 'Chuju'	11	10	0.0	80.0	20.0
异色菊 × 落霞 <i>D.dichrum</i> × 'Luoxia'	9	10	0.0	100.0	0.0
总计 Total			4.5	68.2	27.3

代均表现衰退。陈发棣等^[9]则发现小菊杂交后代的花序直径和小花数目均表现明显的杂种优势, 且随亲本小花数目的增大, 杂种优势降低。本试验中种间杂种 F₁ 代的花序直径、舌状花数目和筒状花数目与亲本相比都存在明显的杂种优势, 具远缘杂种的显著特性, 说明杂种 F₁ 代综合了双亲的优势基因。从二倍体种间到二倍体与四倍体组合再到二倍体、四倍体与栽培菊花组合, 杂种 F₁ 代平均花序直径、舌状花数目和筒状花数目的增加幅度变缓, 杂种优势降低, 可能由于栽培菊花起源于野生种, 再经长期的天然及人工杂交形成了基因型高度杂合的栽培种, 致使其与杂交亲本之一的野生种含有部分相同基因, 从而降低了杂种优势。

4 结论

通过远缘杂交, 结合幼胚拯救克服种间障碍, 能够引入野生种的优良性状, 进行种质创新。菊属植物远缘杂种具明显的杂种优势, 有利于培育大花重瓣品种, 而杂种 F₁ 代出现双亲不具备的新性状, 为新品种选育奠定了物质基础。菊属植物由于存在复杂的种间、品种间杂交, 加之栽培菊花基因型高度杂合及长期的无性繁殖, 导致种间杂交后代花器官性状遗传极其复

杂。但通过对各类杂交组合的杂种 F₁ 代及其亲本的性状表现进行统计分析, 仍可发现一定的遗传规律, 从而指导杂交育种中亲本选择与选配, 提高育种效率。

References

- [1] Chen J Y, Wang S Q, Wang X C, Wang P W. Thirty years' studies on breeding ground-cover chrysanthemum new cultivars. *Acta Horticulturae*, 1995, 404: 30-36.
- [2] Boase M R, Miller R, Derolles S C. Chrysanthemum systematics, genetic, and breeding. *Plant Breeding Reviews (Vol. 14)*. John Wiley & Sons, Inc, 1997: 321-361.
- [3] Douzono M, Ikeda H. All year round productivity of F₁ and BC₁ progenies between *Dendranthema grandiflorum* and *D. shiwogiku*. *Acta Horticulturae*, 1998, 454: 303-310.
- [4] Chen X L, Li H F. Development of new varieties with small inflorescences in Chrysanthemum. *Acta Horticulturae*, 1995, 404: 9-14.
- [5] Anderson N O, Ascher P D, Widmer R E, Luby J J. Rapid generation cycling of chrysanthemum using laboratory seed development and embryo rescue techniques. *Journal American Social Horticulturae Science*, 1990, 115(2): 329-336.

- [6] Kuniaki W. Successful ovary culture and production of F₁ hybrids and androgenic haploids in Japanese *chrysanthemum* species. *The Journal of Heredity*, 1977, 68: 317-320.
- [7] 陈云志, 白金谋, 吴淑芳, 何小弟, 姚光苏. 菊花品种杂交若干性状在 F₁ 代的表现. *园艺学报*, 1991, 18(3): 258-262.
Chen Y Z, Bai J M, Wu S F, He X D, Yao G S. The performance of some traits of F₁ generation of chrysanthemum varietal hybridization. *Acta Horticulturae Sinica*, 1991, 18(3): 258-262. (in Chinese)
- [8] 徐文辉, 高海卿, 陈华进. 菊花某些性状遗传规律的初步探讨. *浙江林学院学报*, 2000, 17(1): 37-41.
Xu W H, Gao H Q, Chen H J. Some rules of *Dendranthema morifolia* character heredity. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2000, 17(1): 37-41. (in Chinese)
- [9] 陈发棣, 蒋甲福, 郭维明. 小菊花器官若干性状在 F₁ 代的表现. *园艺学报*, 2003, 30(2): 175-182.
Chen F D, Jiang J F, Guo W M. Heredity of several flower characters in *Dendranthema grandiflora* with small inflorescences. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30(2): 175-182. (in Chinese)
- [10] 蒋甲福, 陈发棣, 郭维明. 小菊杂种一代部分性状的遗传与变异. *南京农业大学学报*, 2003, 26(2): 11-15.
Jiang J F, Chen F D, Guo W M. Heredity of several characters in *Dendranthema grandiflora* with small inflorescences. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2003, 26(2): 11-15. (in Chinese)
- [11] Fukai S, Nagira T, Goi M. Cross compatibility between chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*) and *Dendranthema* species native to Japan. *Acta Horticulturae*, 2000, 508: 337-340.
- [12] Tanaka R, Watanabe K. Embryological studies in *Chrysanthemum makinoi* and its hybrid crossed with hexaploid *Chrysanthemum japonense*. *Journal of Science (Series B)*, 1972, 14(2): 75-84.
- [13] 陈发棣, 陈佩度, 李鸿渐. 几种中国野生菊的染色体组分析及亲缘关系初步研究. *园艺学报*, 1996, 23 (1): 67-72.
Chen F D, Chen P D, Li H J. Genome analysis and their phylogenetics relationships of several wild species of *Dendranthema* in China. *Acta Horticulturae Sinica*, 1996, 23(1): 67-72. (in Chinese)
- [14] 陈发棣, 陈佩度, 房伟民, 李鸿渐. 栽培小菊与野生菊间杂交一代的细胞遗传学初步研究. *园艺学报*, 1998, 25(3): 308-309.
Chen F D, Chen P D, Fang W M, Li H J. Cytogenetics of F₁-hybrids between two small-headed cultivars of *Dendranthema grandiflorum* and two wild *Dendranthema* species. *Acta Horticulturae Sinica*, 1998, 25(3): 308-309. (in Chinese)
- [15] 戴思兰, 陈俊愉, 李文彬. 菊花起源的 RAPD 分析. *植物学报*, 1998, 40(11): 1053-1059.
Dai S L, Chen J Y, Li W B. Application of RAPD analysis in the study on the origin of Chinese cultivated chrysanthemum. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(11): 1053-1059. (in Chinese)
- [16] 李辛雷, 陈发棣. 菊属种间杂交胚拯救过程成苗途径的初步研究. *植物学通报*, 2004, 21(3): 337-341.
Li X L, Chen F D. Advances of plantlet formation way in the process of embryo rescue of hybridization in *Dendranthema*. *Chinese Bulletin of Botany*, 2004, 21(3): 337-341. (in Chinese)
- [17] 李辛雷, 陈发棣. 菊花二倍体野生种与栽培种间杂种的幼胚拯救. *林业科学*, 2006, 42(11): 42-46.
Li X L, Chen F D. Embryo rescue of interspecific hybrids between wild diploid *Dendranthema* species and *Dendranthema morifolium*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(11): 42-46. (in Chinese)
- [18] 李辛雷, 陈发棣. 菊属野生种、栽培菊花及种间杂种的 RAPD 分析. *南京农业大学学报*, 2004, 27(3): 29-33.
Li X L, Chen F D. RAPD analysis of wild species, cultivars and interspecific hybrids in *Dendranthema*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2004, 27(3): 29-33. (in Chinese)
- [19] 李辛雷, 陈发棣, 崔娜欣. 菊属种间杂种的鉴定. *南京农业大学学报*, 2005, 28(1): 24-28.
Li X L, Chen F D, Cui N X. Identification of interspecific hybrids in *Dendranthema*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2005, 28(1): 24-28. (in Chinese)
- [20] 李鸿渐, 邵建文. 中国菊花. 南京: 江苏科学技术出版社, 1993.
Li H J, Shao J W. *Chinese Chrysanthemum*. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1993. (in Chinese)
- [21] Hashimoto F, Tanaka M, Meada H, Fukuda S, Shimizu K, Sakata Y. Changes in flower coloration and sepal anthocyanins of cyanic *Delphinium* cultivars during flowering. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2002, 66(8): 1652-1659.
- [22] Buitendijk J H, Pinsonneaux N, Van Donk A C, Ramanna M S, van Lammeren A A M. Embryo rescue by half-ovule culture for production of interspecific hybrids in *Alstroemeria*. *Scientia Horticulturae*, 1995, 64: 65-75.
- [23] van Tuyl J M, van Dien M P, van Creijl M G M, van Kleinwee T C M, Franken J, Bino R J. Application of *in vitro* pollination, ovary culture, ovule culture and embryo rescue for overcoming incongruity barriers in interspecific *Lilium* crosses. *Plant Science*, 1991, 74: 115-126.