

任江珊, 顾雪琪, 牛雅静, 等. 野菊舌状花形态变异的遗传分析[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(4): 1085-1091.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.04.027

野菊舌状花形态变异的遗传分析

任江珊¹, 顾雪琪¹, 牛雅静^{1,2}, 蒲 娅¹, 付海蓝¹, 黄 河¹, 戴思兰¹

(1. 北京林业大学园林学院/花卉种质资源创新与分子育种北京市重点实验室/国家花卉工程技术研究中心/城乡生态环境北京实验室, 北京 100083; 2. 北京市植物园管理处/北京市花卉园艺工程技术研究中心, 北京 100093)

摘要: 舌状花是菊花头状花序的重要组成部分, 其形态变异是造成菊花瓣型、花型多样性的重要原因, 然而不同形态舌状花的起源及遗传规律尚不清晰。野菊(*Chrysanthemum indicum*)是栽培菊花起源的重要亲本, 课题组前期通过种质资源调查获得了1株野菊突变株, 其头状花序同时存在平瓣、匙瓣、管瓣3种瓣型, 扦插繁殖后该特点保持不变, 命名为CIZ株系。本研究构建了野菊突变株系CIZ和野生型CIW株系F₁代杂交群体, 根据后代舌状花花冠筒基部合生程度(CTMD)探究舌状花形态变异遗传规律; 同时统计以6种优选平瓣小菊为父本、野菊CIZ株系为母本杂交后代的瓣型, 探究瓣型突变性状的遗传性及野菊CIZ株系用于瓣型育种的可能性。另一方面, 为探究瓣型突变是否为嵌合性状, 以平瓣、匙瓣、管瓣3种瓣型舌状花为外植体, 观察再生植株的瓣型。结果表明, 野菊CIZ株系和CIW株系杂交群体F₁代中都以平瓣类型为主, F₁代群体的CTMD表现为偏向于低值亲本的偏态分布; 野菊CIZ株系与平瓣小菊杂交后代出现瓣型性状分离, 野菊CIZ株系可作为菊花品种改良育种的重要材料; 同时野菊CIZ株系平瓣、匙瓣、管瓣3种瓣型的再生植株开花后均表现为混合瓣型, 平均CTMD无显著差异, 表明该突变在花发育早期发生且为非嵌合性状。本研究为菊科植物舌状花变异遗传机制研究和菊花瓣型改良育种提供了重要的参考。

关键词: 野菊; 舌状花; 瓣型; 遗传分析

中图分类号: S682.1⁺1

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2022)04-1085-07

Genetic analysis of morphological variation of ray florets in *Chrysanthemum indicum*

REN Jiang-shan¹, GU Xue-qi¹, NIU Ya-jing^{1,2}, PU Ya¹, FU Hai-lan¹, HUANG He¹, DAI Si-lan¹

(1. School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University/Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation & Molecular Breeding/National Engineering Research Center for Floriculture/Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, Beijing 100083, China; 2. Administrative Office of Beijing Botanical Garden/Beijing Floriculture Engineering Technology Research Centre, Beijing 100093, China)

Abstract: Ray floret is an important part of the capitulum of chrysanthemum, and its morphological variation is an important reason for the diversity of petal type and flower type in *Chrysanthemum*. However, the origin and genetic rule of ray florets with different forms are still not clear. *Chrysanthemum indicum* is an important parent of the origin of cultivated chrysanthemums. We have obtained a mutant *C. indicum* through germplasm resource investigation in the earlier stage, and the mutant *C. indicum* had three petal types on one capitulum at the same time, such as flat type, spoon type and tubular type. The above characteristic remained unchanged after cutting propagation and was named as CIZ strain. In this study, a hybrid population of F₁ generation of CIZ strain and wild type CIW strain was constructed. The genetic rules of ray floret morphological variation were investigated according to the corolla tube merged degree (CTMD) of off-

收稿日期: 2022-01-07

基金项目: 北京林业大学中央高校基本业务费项目(2021ZY34); 北京市公园管理中心科技课题(zx2020007)

作者简介: 任江珊(1998-), 女, 河北石家庄人, 硕士研究生, 研究方向为园林植物资源与分子育种。(E-mail) 1097874414@qq.com

通讯作者: 牛雅静, (E-mail) paeonia205@126.com; 黄 河, (E-mail) 101navy@163.com

springer

spring. Besides, petal types of the offsprings crossbred by CIZ strain (the female parent) and six selected flat petaled chrysanthemum cultivars (the male parent) were counted to explore the heredity of mutant characteristics of petal type and the possibility of CIZ strain used in petal type breeding. On the other hand, the petal types of regenerated plants were observed to explore whether the petal type mutation was a chimeric trait, using ray florets of three different petal types such as flat type, spoon type and tubular type as explants. The results showed that, the flat petal type was the dominant type in F_1 generation crossbred by CIZ strain and CIW strain. The CTMD of F_1 population showed a skewed distribution in favor of low value parent. The hybrid generations of CIZ strain and flat petaled chrysanthemum cultivars showed separation of petal type characteristics, and CIZ strain could be used as important material for the improvement and breeding of chrysanthemum varieties. The regenerated plants with three petal types (flat type, spoon type and tubular type) of CIZ strain showed mixed petal type after flowering, and there was no significant difference in the average CTMD value, indicating that the mutation occurred in the early stage of flower development and was non-chimeric character. This study provides important reference for genetic mechanism study of ray floret variation and improvement and breeding of petal shape for Compositae plants.

Key words: *Chrysanthemum indicum*; ray floret; petal type; genetic analysis

菊花(*Chrysanthemum morifolium*)是中国十大传统名花之一^[1],其丰富多样的花型与瓣型吸引着全世界园艺学研究者的关注。菊花的花型主要依据头状花序的形态,即中央的管状花和周围的舌状花通过不同的瓣型、数量、姿态排列组合,从而形成不同的花型^[2]。瓣型是菊花花型分类的第一级标准^[3],根据舌状花形态可分为平瓣、匙瓣、管瓣 3 种基本瓣型,以及管状花花冠筒伸长并先端开裂成星芒状的桂瓣瓣型,舌状花尖端龙爪状或剪绒状开裂,或着生毛刺等附属物的畸瓣瓣型^[1,4]。花冠筒长度在菊花 DUS 测试中是一个重要指标^[5]。Song 等^[6]将花冠筒长(CTL)与舌状花长(RFL)的比值定义为花冠筒基部合生程度(CTMD),依次划定 3 种不同舌状花瓣型, $0 \leq CTMD \leq 0.2$ 为平瓣型, $0.2 < CTMD \leq 0.6$ 为匙瓣型, $0.6 < CTMD \leq 1.0$ 为管瓣型^[7]。

舌状花形态是影响菊花观赏性的重要因素,研究其遗传规律对于菊花瓣型改良育种十分重要。长久以来,菊花各瓣型的来源及其演变关系存在争议,相关遗传机制尚不明确。陈俊愉^[8]认为菊花舌状花的演化,是从平瓣演化出匙瓣,再成为管瓣,同时舌状花数量增加。然而在野生菊和栽培菊中,均发现平瓣、匙瓣、管瓣共生于同一个花序上的现象,由此推测菊花各种瓣型之间不存在相互演化的关系^[3,9]。前人通过对不同组合的亲本及其 F_1 代性状进行统计分析,发现菊花瓣型存在平瓣遗传力更强和偏母性遗传等现象^[10]。陈云志等^[11]的试验结果也表明在分离的后代中,平瓣出现的概率最大,其次为匙瓣,管瓣出现的概率最小;夏伯顺^[12]发现瓣型性状表现出明显的偏母性遗传,后代瓣型与母本瓣

型相同的比例达 80% 以上;王希等^[13]的试验结果同样表明菊花瓣型遗传具有偏母性遗传特点,但也依亲本的瓣型而定,不同瓣型的遗传力不同。

菊属植物种间生殖隔离不完全,种间杂交较为容易^[14],因此现代菊花作为栽培杂种复合体,具有复杂的染色体倍性及起源演化关系,这使得以菊花为材料进行舌状花遗传规律的研究十分困难。野菊(*Chrysanthemum indicum*)是菊科(Asteraceae)菊属(*Chrysanthemum*)多年生草本植物,其为菊属四倍体野生植物资源,在中国分布广泛。前人研究结果表明,野菊是现代菊花起源的重要亲本^[15-18],参与形成了如今庞大的栽培菊花杂种。课题组前期在野菊分布区域内收集到一株野菊瓣型突变株,不同于舌状花全部为平瓣的野菊野生型,其舌状花自然突变为 3 种瓣型,平瓣、匙瓣、管瓣并生于一个头状花序,且通过扦插繁殖该变异能够稳定存在,可以作为菊花舌状花形态研究及遗传规律研究的重要模式植物,我们将其命名为 CIZ 株系(图 1)。此外,不同瓣型的舌状花并存于同一头状花序,是一种类似嵌合性状的表现。植物嵌合体是指遗传上不同的 2 种植物的组织机械地共存于同一个生长点的植物^[19]。目前国内外对菊花嵌合体的遗传特性报道较少^[20-21],CIZ 株系是否为嵌合体,其 3 种瓣型是在花发育前期还是花器官成熟时期形成的尚不明确。

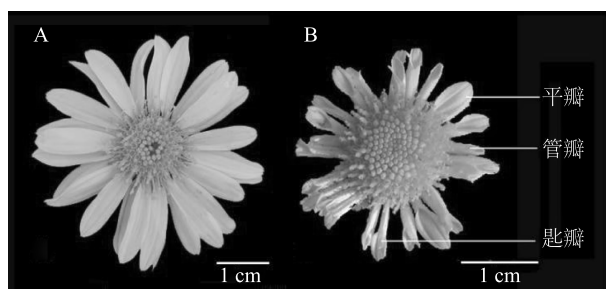
本研究构建了野菊 CIZ 株系和野生型株系 CIW 的 F_1 代杂交群体,通过统计后代舌状花花冠筒基部合生程度以探究舌状花形态变异遗传规律;同时通过野菊 CIZ 株系与平瓣瓣型小菊杂交探究瓣型突变性状的遗传性及野菊 CIZ 株系作为菊花瓣型改良育

种材料的可行性。另一方面,为了探究野菊 CIZ 株系瓣型嵌合性状在无性繁殖中的稳定性,分别以不同瓣型舌状花离体培养,观察不同瓣型舌状花外植体再生植株瓣型。野菊瓣型变异规律的研究,对菊花瓣型遗传机制的研究及菊花瓣型改良育种具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

通过野外收集和扦插繁殖获得 2 个野菊株系,野菊 CIW 株系表现为舌状花全部为平瓣(图 1A);野菊 CIZ 株系舌状花自然突变为 3 种瓣型(图 1B),即表现为平瓣、匙瓣、管瓣并存于一个头状花序。



A:野菊 CIW 株系;B:野菊 CIZ 株系。

图 1 野菊及其瓣型突变株

Fig.1 *Chrysanthemum indicum* and strains of petal type mutation

为探究野菊 CIZ 株系是否可以作为菊花瓣型改良的育种材料,从课题组资源圃中挑选 6 个株型紧凑的平瓣园林栽培小菊品种(1902014、1909073、1902027、1902032、1903107、1917105),它们都具有花量大、花径大等优良观赏性状。将 6 个小菊品种与野菊 CIZ 株系进行杂交试验,探究瓣型突变性状在有性繁殖中的遗传稳定性,并为丰富盆栽小菊瓣型性状提供创新种质。

1.2 试验方法

1.2.1 杂交群体构建 以野菊 CIW 株系为母本、野菊 CIZ 株系为父本进行人工杂交。在母本花蕾初开时去除内轮管状花,同时剪去舌状花花瓣直至柱头可见,用硫酸纸袋套袋,同时收集父本花粉。待母本柱头伸出开叉并分泌黏液时,于晴天的中午对母本进行授粉、套袋,次日重复授粉。冬季采集干燥的人工授粉的花序,脱粒,获得 F_1 代杂交种子,次年播种。观察记录杂交后代瓣型性状分离情况,分析遗

传规律。以野菊 CIZ 株系为母本,具有优良性状的 6 个平瓣小菊品种为父本,杂交方法同上,得到 F_1 代杂交后代。

1.2.2 F_1 代舌状花数据采集与分析 对野菊 CIW 株系与 CIZ 株系 F_1 代群体各个单株进行数据采集,每个单株随机选取 3 个花序,测量花序上每个舌状花的花冠筒长和舌状花长,并根据花冠筒长/舌状花长计算 CTMD。统计杂交 F_1 代 CTMD 测量结果的最小值(Min)、最大值(Max)、极差(R)、平均值(\bar{x})、标准差(S)等,以 0.1 倍于极差的组距分级,将 CTMD 值划分为 10 组,统计各级的频数,绘制次数分布频次图,并利用非参数检验中的单样本 K-S 法检验 CTMD 这一性状是否符合正态分布。

统计野菊 CIZ 株系与 6 个平瓣小菊品种杂交后代 F_1 代种子数目、定植成活数目等,并对杂交 F_1 代进行瓣型统计。

1.2.3 杂种优势分析及显著性检验 以中亲优势和中亲优势率表示杂种优势,将杂交 F_1 代 CTMD 的平均值(F_m)与中亲值(Mid-parents value, MPV)之差定义为中亲优势(H_m): $H_m = F_m - MPV$,将 $(F_m - MPV)/MPV \times 100\%$ 定义为中亲优势率(RH_m), $RH_m > 0$ 为正向优势, $RH_m < 0$ 为负向优势。其中,中亲值为双亲某一性状的平均值。

超亲优势(H_b)为杂交 F_1 代 CTMD 平均值(F_m)与高值亲本表型值(HP)之差, $H_b = F_m - HP$,超亲优势率(RH_b)= $(F_m - HP)/HP \times 100\%$, $RH_b > 0$ 说明 F_1 代表型值偏向于高值亲本, $RH_b < 0$ 说明 F_1 代表型值偏向于低值亲本。采用 Excel 2016 和 SPSS 23.0 进行数据的统计分析。

1.2.4 不同瓣型舌状花的离体培养及再生植株性状观察 植物组织培养试验在北京林业大学园林学院组培室完成。将野菊 CIZ 株系 3 种瓣型的舌状花消毒处理后,接种在以 MS 为基础培养基、含有 2 mg/L 细胞分裂素(6-BA)与 2 mg/L 萘乙酸(NAA)的花瓣再生培养基上,待再生芽长至 1.5 cm 左右时,将其转移到以 1/2 MS 为基础培养基、含有 0.2 mg/L NAA 的生根培养基上;组培苗生根 40 d 时,选择根系发达且生长健壮的组培苗,拿出并洗净根部的残余培养基,将其移栽至提前高温灭菌的基质(营养土:蛭石:珍珠岩=1:1:1,体积比)中,放至人工气候室内培养,移栽后在长日照条件(16 h 光照/8 h 黑暗)下培养 70 d 后,转入短日照条件(12

h 光照/12 h 黑暗)下诱导花芽分化培养,植株开花后对其瓣型性状进行观察和统计,针对不同瓣型再生植株分别随机选取 3 个花序,测量花序上每个舌状花的花冠筒长和舌状花长,并根据花冠筒长/舌状花长计算 CTMD 值。

2 结果与分析

2.1 野菊 CIW 株系与 CIZ 株系 F_1 代瓣型性状遗传分析

2.1.1 杂交群体 F_1 代瓣型性状表型分布 以野菊 CIW 株系为母本,野菊 CIZ 株系为父本,构建 F_1 代杂交群体,共得到 F_1 代种子 1 044 粒,出苗 243 株,出苗率 23.28%,成苗 227 株,成苗率 93.42%。

开花后统计 227 株杂交后代瓣型(图 2)。统计结果显示,在杂交群体中,舌状花全表现为平瓣的有 166 株,约占杂交后代群体的 73.13%;舌状花表现为混合瓣的有 59 株,约占杂交后代群体的 25.99%;杂交后代中,出现了 2 株全管瓣,约占杂交后代群体的 0.88%。

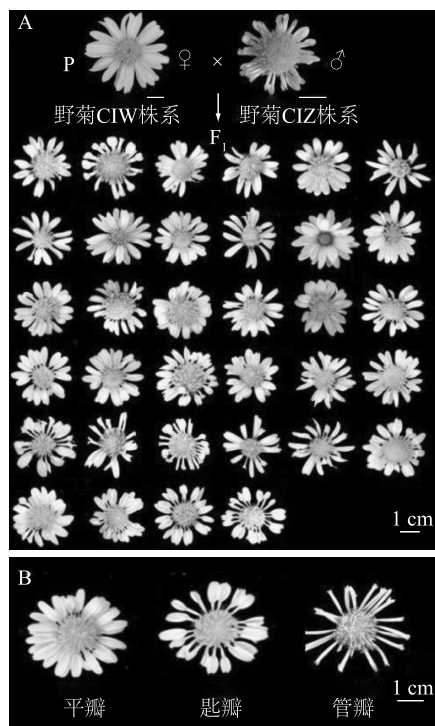


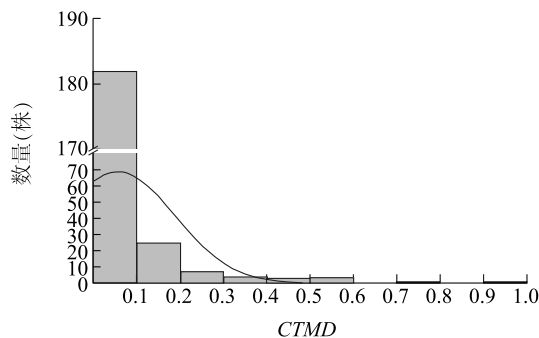
图 A 为部分子代表型图片;图 B 为典型平瓣子代、匙瓣子代、管瓣子代。

图 2 野菊 CIW 和 CIZ 及其部分杂交后代的花部性状

Fig.2 Floral traits of *Chrysanthemum indicum* CIW, CIZ and part of their hybrid offsprings

2.1.2 F_1 代瓣型性状的描述性统计及杂种优势表现

野菊杂交 F_1 代 CTMD 表型特征值显示,后代 CTMD 最大值为 0.95,最小值为 0,极差为 0.95,平均值为 0.06,标准差为 0.13。由野菊杂交 F_1 代 CTMD 频率分布图(图 3)可知, F_1 代群体大部分为平瓣,由正态性检验结果可知,野菊杂交 F_1 代 CTMD 不符合正态性分布,而是表现为偏向于低值亲本的偏态分布。说明后代舌状花表型出现较大分离,为菊花舌状花性状进一步的遗传分析提供了较好的遗传差异基础,但也可能是由于平瓣子代所占比例过大,平均值接近 0。以野菊 CIW 平瓣株系为母本,CIZ 混合瓣株系为父本, F_1 代群体中出现 2 株全管瓣的超亲个体,但由于大部分子代仍为平瓣,所以并未形成明显的超亲优势。



CTMD:花冠筒基部合生程度。

图 3 野菊 CIW 株系(♀)×野菊 CIZ 株系(♂) F_1 代群体 CTMD 频率分布直方图

Fig.3 Frequency distribution histogram of CTMD derived from the F_1 generation of CIW strain (♀) and CIZ strain (♂) of *Chrysanthemum indicum*

2.2 野菊 CIZ 株系与平瓣小菊品种 F_1 代瓣型性状遗传分析

以野菊 CIZ 株系为母本,课题组资源圃 6 个平瓣小菊品种(1902014、1909073、1902027、1902032、1903107、1917105)为父本进行杂交,统计 F_1 代种子数目、定植成活数目等。经统计,6 个杂交组合共获得 F_1 代种子 2 742 粒,发芽 180 粒,发芽率 6.56%;成苗 154 株,成苗率 85.56%(表 1)。不同杂交组合收获的种子数和发芽情况不同,其中 CIZ×1902014 成苗率最高,其次是 CIZ×1909073 组合。

对野菊 CIZ 株系与平瓣小菊杂交 F_1 代进行瓣型统计。结果显示,杂交后代瓣型全部为平瓣的有 128 株,占比 83.12%;混合瓣有 23 株,占比

14.94%;此外还出现超亲子代3株,分别为全匙瓣2株,全管瓣1株。野菊 CIZ 株系与平瓣小菊杂交 F₁ 代中出现了瓣型变异与性状分离(图4),表明野菊

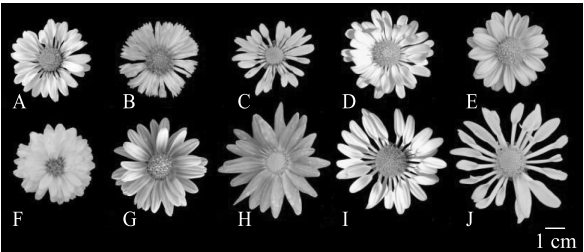
CIZ 株系舌状花突变性状具有遗传性,可作为园林小菊瓣型育种的重要亲本。

表1 杂交后代情况统计

Table 1 Genetic statistics of F₁ generation

母本	父本	种子数目 (粒)	定植成活数目 (株)	F ₁ 代不同瓣型个体数(株)			
				全平瓣	全匙瓣	全管瓣	混合瓣
野菊 CIZ 株系	1917105	363	22	18	0	0	4
	1909073	760	54	46	1	1	6
	1902014	365	31	24	1	0	6
	1902027	555	25	23	0	0	2
	1903107	434	16	11	0	0	5
	1902032	265	6	6	0	0	0
总计		2 742	154	128	2	1	23

F₁代全平瓣、全匙瓣、全管瓣、混合瓣个体数占比分别为 83.12%、1.30%、0.65%、14.94%。



图为部分子代表型图片, A~J 父本分别为 1902014、1909073、1917105、1903107、1902014、1902032、1917105、1902027、1917105。

图4 野菊 CIZ 株系与平瓣小菊杂交后代代表型

Fig.4 Phenotype of hybrid offsprings derived from *Chrysanthemum indicum* and flat petaled chrysanthemum

2.3 野菊突变体花瓣再生植株的瓣型表型

为了探究野菊 CIZ 株系瓣型嵌合性状在无性繁殖中的稳定性,以不同瓣型舌状花为外植体,通过诱导愈伤组织、分化丛生芽、生根培养、壮苗移栽等步骤,并在人工气候室内栽培及用短日照处理诱导开花。平瓣、匙瓣、管瓣类瓣型分别获得4株再生植株,随机选择再生植株的3朵花序,测量花序上每个舌状花的花冠筒长和舌状花长,并计算 CTMD。统计不同舌状花再生植株的平均 CTMD。

观察再生植株盛花期发现,平瓣、匙瓣、管瓣3种瓣型的再生植株开花后均表现为混合瓣型,保持原来的嵌合性状,未实现性状的分离(图5),不同瓣型再生植株平均 CTMD 无显著差异。其中匙瓣再生植株平均 CTMD 相对较小,为 0.29,平瓣与管瓣

外植体再生植株平均 CTMD 基本相同,分别为 0.35 和 0.34。

3 讨论

菊花是中国十大传统名花之一,经过长期自然变异和人工选育,现代菊花形成了丰富多样的品种类型,而不同菊花品种瓣型的形态多样性更是有目共睹。菊花起源较早且育种历史较为漫长,有证据显示,在栽培菊花的形成过程中,毛华菊和野菊资源扮演了十分重要的角色^[15]。前人曾针对毛华菊花朵形态变异进行整理分析,发现毛华菊花朵变异类型与栽培菊花十分相似^[22],但同样作为菊花起源的重要亲本,关于野菊的研究则较少。本研究所关注的野菊 CIZ 株系,瓣型特殊,在同一个花头上同时具有平瓣、匙瓣、管瓣3种瓣型,是菊花瓣型研究的重要材料。因而有助于针对野菊 CIZ 株系的研究,进一步解开菊花瓣型多样之谜,探究菊花平瓣、匙瓣、管瓣的演化关系,同时也为园林应用菊花瓣型的改良及定向育种提供参考。

在前人对菊花花部器官性状的研究中,发现花径、舌状花长等性状均表现为连续性较好的正态分布趋势,符合多基因控制的数量性状的基本特征^[23-24]。然而,本研究中野菊 CIW 株系与 CIZ 株系杂交后代菊花花部性状 CTMD 集中在 0.20 以下,后代正态性检验结果表现为偏向于低值亲本的偏态分布。这与 Song^[7]等关于 CTMD 基本符

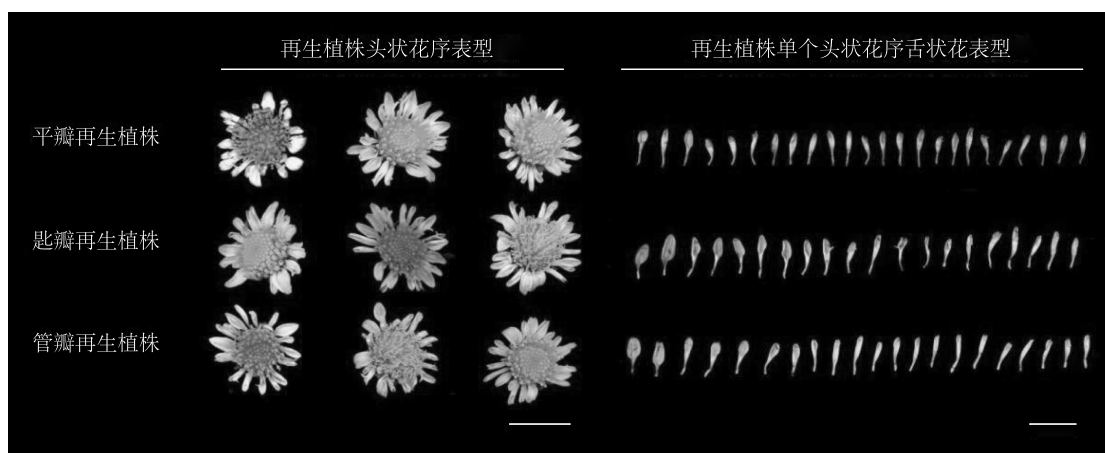


图5 野菊花瓣再生苗瓣型表型

Fig.5 Phenotype of regenerated plants from petals of *Chrysanthemum indicum* with different petal types

合正态分布的结论有所不同。Song 等^[7]所选亲本为栽培群体,而本研究中的野菊为受人工选择影响相对较小的野生种。菊花不同的杂交组合间,花部性状杂种优势的表现程度不同^[23-25],同时由于菊花基因组高度杂合且不同瓣型的遗传能力存在差异,使得杂交 F_1 代性状发生广泛分离,从而导致 F_1 代杂种优势衰退^[12,25-27]。另一方面,以混合瓣型野菊 CIZ 株系为母本,平瓣小菊为父本,杂交后代也表现为瓣型以平瓣为主,这与夏伯顺^[12]得出的瓣型性状偏母性遗传的结论不符。而 Song 等^[7]研究发现,在试验的平瓣(母本)和管瓣(父本)杂交组合中,后代中主要为匙瓣,因而考虑野菊 CIZ 株系的混合瓣型可能为中间性状,其遗传力不如平瓣。综合 2 个杂交后代群体,进一步验证了前人提出的在分离的后代中,平瓣出现的概率最大的结论^[11],相比匙瓣与管瓣,平瓣遗传力更强。

杂交是形成物种遗传多样性的原因之一^[28-30]。本研究中,在以混合瓣型的野菊 CIZ 株系作为母本,平瓣小菊作为父本的杂交后代中,出现了瓣型性状的分离,杂交后代出现全平瓣、全匙瓣、全管瓣及混合瓣等表型,考虑到野菊还具有抗逆性强等优良性状,这进一步证明了野菊 CIZ 株系作为瓣型突变体在菊花瓣型育种中的价值。

野菊 CIZ 株系平瓣、匙瓣、管瓣 3 种瓣型共存于同一头状花序,是一种类似于嵌合性状的表现。目前针对菊花嵌合体的研究主要集中在花色研究方面,花色嵌合体植株不同颜色花瓣再生植株往往不

能保持原本的嵌合性状,出现性状分离^[31-33]。而本研究对野菊花瓣再生植株进行观察发现,平瓣、匙瓣、管瓣 3 种瓣型的再生植株开花后均表现为混合瓣型,保持原来的性状。Thangmanee 等^[34]对菊花花瓣外植体愈伤组织的组织学研究结果表明,由菊花舌状花诱导的再生芽为单一起源,来自于单个分生组织细胞。Pu 等^[35]通过对毛华菊舌状花形态学观察分析发现,平瓣型舌状花与管状型舌状花的形态差异出现在花瓣细胞分裂旺盛的花发育早期。结合本研究中组织培养中嵌合性状的保持现象,推测野菊 CIZ 株系的瓣型变异可能发生于花发育早期。

菊花瓣型是十分重要的观赏性状,而受制于菊花瓣型多样、基因型高度杂合及染色体倍性复杂等因素,对菊花瓣型遗传规律的研究及不同瓣型性状的定向育种显得尤为困难。而野菊作为现代菊花起源的重要亲本之一,对其瓣型遗传规律的研究有利于更好地解释现代菊花的瓣型起源,同时也为菊花的瓣型改良提供参考。

参考文献:

- [1] 李鸿渐,邵健文.中国菊花品种资源的调查收集与分类[J].南京农业大学学报,1990,13(1):30-36.
- [2] SONG X B, XU Y H, GAO K, et al. High-density genetic map construction and identification of the locus controlling flower-type traits in *Chrysanthemum* (*Chrysanthemum* × *morifolium* Ramat.) [J]. Hort Res, 2020, 7:108-120.
- [3] 张树林.菊花品种分类的研究[J].园艺学报,1965,4(1):35-46,61-62.
- [4] 张树林,戴思兰.中国菊花全书[M].北京:中国林业出版社,

- 2013.
- [5] 植物品种特异性、一致性和稳定性测试指南菊花:GB/T 19557.19-2018 [S].北京:国家市场监督管理总局、中国国家标准化管理委员会,2018.
- [6] SONG X B, ZHAO X G, FAN G X, et al. Genetic analysis of the corolla tube merged degree and the relative number of ray florets in chrysanthemum (*Chrysanthemum* × *morifolium* Ramat.) [J]. Sci Hortic, 2018, 242: 214-224.
- [7] SONG X B, GAO K, FAN G X, et al. Quantitative classification of the morphological traits of ray florets in large-flowered chrysanthemum [J]. Hort Science, 2018, 53(9): 1258-1265.
- [8] 陈俊愉.中国花卉品种分类学[M].北京:中国林业出版社, 2001.
- [9] 晏才毅.菊渊广探[M].长沙:长沙国际出版社, 2001.
- [10] DEJONG J, DRENNAN D L. Genetic analysis in *Chrysanthemum morifolium*. II. flower doubleness and ray floret corolla splitting [J]. Euphytica, 1984, 33(2): 465-470.
- [11] 陈云志,金白谋,吴淑芳,等.菊花品种间杂交若干性状在 F_1 代的表现[J].园艺学报,1991, 18(3):258-262.
- [12] 夏伯顺.菊花杂交育种及后代遗传规律研究[D].武汉:华中农业大学,2009.
- [13] 王希,夏伯顺,王彩云.菊花杂种一代的花色、瓣型及花型遗传特性的初步探讨[M].北京:中国林业出版社, 2011.
- [14] 陈俊愉.菊花起源[M].合肥:安徽科学技术出版社, 2012.
- [15] 戴思兰,陈俊愉.菊属7个种的人工种间杂交试验[J].北京林业大学学报,1996, 18(4): 16-22.
- [16] 戴思兰,钟杨,张晓艳.中国菊属植物部分种的数量分类研究[J].北京林业大学学报,1995, 17(4): 9-15.
- [17] 陈发棣,陈佩度,房伟民,等.栽培小菊与野生菊间杂交一代的细胞遗传学初步研究[J].园艺学报,1998, 25(3): 101-102.
- [18] 王彩云,陈俊愉,JONGSMA M A.菊花及其近缘种的分子进化与系统发育研究[J].北京林业大学学报,2004, 26(S1): 91-96.
- [19] 戴思兰.园林植物遗传学[M].北京:中国林业出版社, 2010.
- [20] CHAKRABARTY D, MANDAL A, DATTA S K. Management of chimera through direct shoot regeneration from florets of chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) [J]. Horticult Sci Biotechnol, 1999, 74(3): 293-296.
- [21] 魏曼曼,王江民,IMTIAZ M,等.菊花花色嵌合花瓣的离体培养及植株再生[J].北京林业大学学报,2014, 36(4): 107-112.
- [22] 王文奎,周春玲,戴思兰.毛华菊花朵形态变异[J].北京林业大学学报,1999, 21(3): 95-98.
- [23] 张飞,陈发棣,房伟民,等.菊花花器性状杂种优势与混合遗传分析[J].中国农业科学,2010, 43(14): 2953-2961.
- [24] 唐海强,张飞,陈发棣,等.托桂型菊花花器性状杂种优势与混合遗传分析[J].园艺学报,2015, 42(5): 907-916.
- [25] 陈发棣,蒋甲福,郭维明.小菊花器若干性状在 F_1 代的表现[J].园艺学报,2003, 30(2): 175-182.
- [26] 彭辉,陈发棣,房伟民,等.切花小菊分枝性状杂种优势表现与遗传分析[J].园艺学报,2013, 40(7): 1327-1336.
- [27] 杨云燕,温超,王珂永,等.切花菊杂交 F_1 代若干性状的遗传分析[J].中国农业大学学报,2015, 20(5): 179-187.
- [28] 徐炳声,顾德兴.杂交在进化中的作用及杂种的识别和分类处理[J].植物科学学报,1986, 4(4): 384-397.
- [29] 姜珊,吴钰滢,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.
- [30] 肖熙鹏,林文秋,陈卓,等.马铃薯抗青枯病育种研究进展[J].江苏农业学报,2021,37(5):1344-1351.
- [31] 赵若兰,杨家书,王淑香.绿化型菊花快速繁殖的研究[J].辽宁农业科学,1992, 33(1): 52-54.
- [32] 孔周阳,闫俊芳,张萍萍,等.菊花嵌合体‘su-07’花色性状的组培分离及变异分析[J].安徽农业科学,2015, 43(2): 14-15,35.
- [33] 宁云霞.菊花花色芽变分离鉴定及‘白安娜’遗传转化体系的建立[D].南京:南京农业大学,2016.
- [34] THANGMANEE C, KANCHANAPOOM K. Regeneration of chrysanthemum plants (*Chrysanthemum* × *grandiflorum* Ramat. kitam.) by callus derived from ray floret explants [J]. Propag Ornament Plants, 2011, 11(4): 204-209.
- [35] PU Y, HUANG H, WEN X H, et al. Comprehensive transcriptomic analysis provides new insights into the mechanism of ray floret morphogenesis in chrysanthemum [J]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 728-743.

(责任编辑:陈海霞)