

标准切花菊杂交 F₁ 代群体侧枝侧蕾性状的 杂种优势和遗传分析

何 臻^①, 赵 凤^①, 张 飞, 陈发棣, 蒋甲福, 管志勇, 陈素梅, 房伟民^②

(南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095)

摘要:以标准切花菊 [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] 品种‘优香’(‘Yuuka’)为母本、品种‘神马’(‘Jinba’)为父本进行杂交,对杂交 F₁ 代群体的单株侧枝平均长度、单株侧枝数、单株侧枝数与单株叶节数的比值(R1)、主蕾直径与侧蕾直径的比值(R2)、单株侧蕾数以及主蕾与侧蕾间距离 6 个性状进行杂种优势和相关性分析,并利用主基因+多基因混合遗传模型检测这些性状的主基因效应。结果显示:杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的变异系数为 23.78%~50.65%,且侧枝性状的变异系数总体上高于侧蕾性状;各性状的频次均呈现连续性的正态分布趋势,说明这些性状可能属于多基因控制的数量性状。杂交 F₁ 代群体的 6 个侧枝侧蕾性状均在 0.01 水平上表现出显著的中亲优势,表明各性状均存在显著的杂种优势。6 个性状中,单株侧枝平均长度的中亲值最大(62.30 mm),R1 的中亲值最小(0.26);单株侧枝平均长度、R2 和主蕾与侧蕾间距离的中亲优势均为正值,单株侧枝数、单株侧蕾数和 R1 的中亲优势均为负值。6 个性状的中亲优势率为-53.74%~31.28%,其中,单株侧枝数的中亲优势率最小,而主蕾与侧蕾间距离的中亲优势率最大。相关性分析结果显示:单株侧枝平均长度和单株侧枝数均与 R1 呈极显著正相关,并与 R2 和单株侧蕾数呈极显著负相关;R2 与侧蕾数也呈极显著正相关,且二者均与主蕾与侧蕾间距离呈极显著正相关。混合遗传分析结果显示:单株侧枝平均长度、R1、R2 和单株侧蕾数均受 2 对主基因控制,符合 B-1 模型,主基因表现为“加性-显性-上位性”,这 4 个性状的遗传率分别为 77.07%、96.72%、64.38%和 53.07%;单株侧枝数也受 2 对主基因控制,符合 B-2 模型,主基因表现为“加性-显性”,该性状的遗传率为 74.38%,表明这 5 个性状的遗传存在主基因控制效应。而主蕾与侧蕾间距离符合 A-0 遗传模型,说明该性状无主基因控制,易受环境影响。

关键词: 标准切花菊; 侧枝侧蕾性状; 表型变异; 杂种优势; 混合遗传模型; 遗传分析

中图分类号: Q348; S682.1⁺1 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2017)01-0001-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2017.01.01

Analyses on heterosis and genetics of lateral branch and lateral flower bud traits of crossbred F₁ group of standard cut chrysanthemum (*Dendranthema morifolium*) HE Zhen^①, ZHAO Feng^①, ZHANG Fei, CHEN Fadi, JIANG Jiafu, GUAN Zhiyong, CHEN Sumei, FANG Weimin^② (College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2017, 26(1): 1-9

Abstract: Taking cultivar ‘Yuuka’ as female parent and cultivar ‘Jinba’ as male parent of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] for hybridization, analyses on heterosis and correlation of six traits including average length of lateral branch per plant, lateral branch number per plant, ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant (R1), ratio of main

收稿日期: 2016-07-01

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31372092);上海市科技兴农重点攻关项目[沪农科攻字(2013)第1-4号];中央高校基本业务费(KYCYL201501)

作者简介: 何 臻(1989—),女,河北邯郸人,硕士研究生,主要从事观赏植物遗传育种和栽培技术研究。

赵 凤(1992—),女,湖南常德人,硕士研究生,主要从事观赏植物遗传育种和栽培技术研究。

^①共同第一作者

^②通信作者 E-mail: fangwm@njau.edu.cn

flower bud diameter to lateral flower bud diameter (R2), lateral flower bud number per plant and distance between main flower bud and lateral flower bud of crossbred F₁ group were investigated. The major gene+polygene mixed genetic model was used to explore the major gene effect among these traits. The results show that the coefficient of variation of six traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group is 23.78%–50.65%, and that of lateral branch is generally higher than that of lateral flower bud. The frequency of each trait shows a continuous normal distribution trend, indicating that these traits belong to quantitative traits controlled by multiple genes. Six traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group all appear the significant mid-parent heterosis at 0.01 level, showing that there is a significant heterosis in each trait. Among six traits, the mid-parent value of average length of lateral branch per plant is the largest (62.30 mm), and that of R1 is the smallest (0.26). The mid-parent heterosis of average length of lateral branch per plant, R2 and distance between main flower bud and lateral flower bud are positive, while those of lateral branch number per plant, lateral flower bud number per plant and R1 are negative. The ratio of mid-parent heterosis of six traits is -53.74% - 31.28%, in which, that of lateral branch number per plant is the smallest and that of distance between main flower bud and lateral flower bud is the largest. The result of correlation analysis shows that average length of lateral branch per plant and lateral branch number per plant have extremely significantly positive correlations with R1, and have extremely significantly negative correlations with R2 and lateral flower bud number per plant. R2 also has an extremely significantly positive correlation with lateral flower bud number per plant, and both of them have extremely significantly positive correlations with distance between main flower bud and lateral flower bud. The mixed genetic analysis result shows that average length of lateral branch per plant, R1, R2 and lateral flower bud number per plant are controlled by two pairs of major genes which confirm to B-1 model, their major genes display “additivity-dominance-epistasis”, the heritability values of these four traits are 77.07%, 96.72%, 64.38% and 53.07%, respectively. Lateral branch number per plant is also controlled by two pairs of major genes which confirms to B-2 model, its major genes display “additivity-dominance”, and the heritability value of this trait is 74.38%. It is indicated that the inheritance of these five traits has major gene control effect. While distance between main flower bud and lateral flower bud confirms to A-0 model, indicating that this trait is not controlled by major gene and is easily affected by environment.

Key words: standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]; lateral branch and lateral flower bud traits; phenotypic variation; heterosis; mixed genetic model; genetic analysis

菊花 [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] 为多年生草本花卉, 既是中国十大名花之一^[1], 也是全世界最著名的观赏花卉植物之一^[2], 在切花生产和园林绿化中占有重要地位^[3]。切花菊主要分为大花型的标准切花菊和小花型的多头切花菊 2 种类型, 其中标准切花菊是目前出口切花菊的主要类型。在实际生产中, 通常采用人为方式调控切花菊的侧枝生长^[4]。为保证切花菊的单头菊花品质, 在生产过程中往往需要进行多次人工抹除侧枝和侧蕾的操作, 这一操作过程不但极易造成主蕾损伤从而影响切花菊的品质, 而且费时费力, 约占据切花菊生产成本的 1/3^[5]。在当前劳动力成本日益升高的背景下, 培育少侧枝和侧蕾品种是降低切花菊生产成本的主要途径之一。

相关研究结果显示, 许多作物侧枝和侧蕾的数量性状受多基因控制^[6-9]。盖钧镒^[10]认为, 控制数量性状的多个基因的遗传效应并不对等, 遗传效应大的

为主基因, 遗传效应微小的为多基因, 此类性状的遗传模型为主基因+多基因的混合遗传模型。利用该模型, 张飞等^[11-15]对盆栽小菊的花器、花期和株型等性状进行了遗传分析, 而彭辉等^[8]则研究了影响多头小菊观赏品质的一级分枝数、分枝高度、一级分枝长度和分枝角度等主要分枝性状的主基因效应。目前, 国内外主要针对盆栽小菊及多头小菊开展侧枝性状的研究, 且多以观赏性为研究目的, 但标准切花菊的侧枝和侧蕾性状与盆栽小菊和多头小菊存在明显差异; 而且, 虽然标准切花菊在中国切花菊生产中占有重要地位, 但关于其侧枝和侧蕾性状遗传特性的研究甚少, 在一定程度上限制了少侧枝和侧蕾标准切花菊品种的育种进程。

鉴于此, 作者首先选择侧枝和侧蕾性状差异较大的标准切花菊品种进行杂交, 并对杂交 F₁ 代群体植株的 6 个数量性状 (包括单株侧枝平均长度、单株侧枝数、单株侧枝数与单株叶节数的比值、主蕾直径与

侧蕾直径的比值、单株侧蕾数以及主蕾与侧蕾间距离)进行分析;在此基础上,采用主基因+多基因混合遗传模型检测其主基因的作用方式和效应,以期为合理选配标准切花菊的杂交亲本、培育少侧枝和侧蕾的标准切花菊品种提供基础研究数据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试品种为国内标准切花菊主栽品种‘优香’(‘Yuuka’)和‘神马’(‘Jinba’),保存于南京农业大学菊花种质资源保存中心。其中,品种‘优香’具有侧枝少而短、侧蕾多而小且距主蕾远等特征,为早花品种;品种‘神马’具有侧枝多而长、侧蕾少而大且距主蕾近等特征。杂交前(2012年6月中旬),对品种‘神马’植株进行遮光处理,使其花期提前至与品种‘优香’花期一致。

1.2 方法

1.2.1 杂交及 F₁ 代无性系植株扦插的方法 在南京农业大学菊花种质资源保存中心的菊花苗圃地进行杂交实验。2012年9月中旬(盛花期),以品种‘优香’为母本、品种‘神马’为父本进行人工杂交,获得200余粒杂交种子;2013年3月初,将杂交种子进行穴盘点播,栽培基质为 V(珍珠岩):V(泥炭)=1:3的混合基质;2013年4月中、下旬,将播种获得的杂交 F₁ 代幼苗及2个亲本品种的扦插苗定植于苗圃地中,各单株均进行标号。采取常规栽培管理措施,约半月浇水1次。

2014年4月,从上述杂交 F₁ 代群体中随机选择95株实生苗进行扦插繁殖,每株实生苗视为1个无性系,确保扦插后每个无性系不少于10株。

1.2.2 数量性状统计方法 于2014年9月初(初花期),在2个亲本及各杂交 F₁ 代无性系群体中分别随机选择5株,参照 NY/T 2228—2012 中的方法对各单株的侧枝数、侧枝平均长度、叶节数、侧蕾数、主蕾直径、侧蕾直径以及主蕾与侧蕾间距离等数量性状进行测量,每株视为1个重复。其中,侧枝长、主蕾直径、侧蕾直径和主蕾与侧蕾间距离均使用数显式游标卡尺(精度0.01 mm)进行测量。单株侧枝数与单株叶节数的比值(R1)和主蕾直径与侧蕾直径的比值(R2)分别根据公式“R1=单株侧枝数/单株叶节数”和“R2=主蕾直径/侧蕾直径”计算。

1.2.3 杂种优势分析及显著性检验 采用中亲优势和中亲优势率表示杂种优势^[16]。杂交 F₁ 代群体各数量性状的平均数(F_m)与中亲值(MPV)的差值为中亲优势(H_m);中亲优势率(RH_m)根据公式“ $RH_m = [(F_m - MPV) / MPV] \times 100\%$ ”计算。采用 EXCEL 2007 和 SPSS 18.0 统计分析软件进行相关数据的统计分析和 t 检验。

1.2.4 混合遗传分析 以单株的侧枝数、侧枝平均长度、叶节数、侧蕾数、R1 和 R2 的平均值为基础数据,采用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析方法中的单个 F₂ 世代分离分析方法^[10],用 A(1对主基因)和 B(2对主基因)2类共11种遗传模型配合表型频次分布对杂交 F₁ 代(假 F₂) 群体进行分析,计算每个遗传模型的极大似然值(maximum likelihood value, MLV),根据 MLV 值计算赤池信息量准则(Akaike's information criterion, AIC)。根据 AIC 值选择相对最佳模型,同时进行适合性检验[包括均匀性检验(U_1^2, U_2^2, U_3^2)、Smirnov 检验(${}_nW^2$)和 Kolmogorov 检验(D_n)];根据 AIC 值最小原则和适合性检验结果选出最优模型^[17]。最后,根据选出的最优模型,采用最小二乘法估算主基因的效应值、方差和遗传率等遗传参数。主基因遗传率(h_{mg}^2)按照公式“ $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$ ”计算。式中, σ_p^2 为表型方差; σ_{mg}^2 为主基因方差。混合遗传分析采用由南京农业大学国家大豆改良中心提供的 G4F2 软件^[10,18]完成。

2 结果和分析

2.1 标准切花菊杂交 F₁ 代群体侧枝侧蕾表型特征和频次分布及杂种优势分析

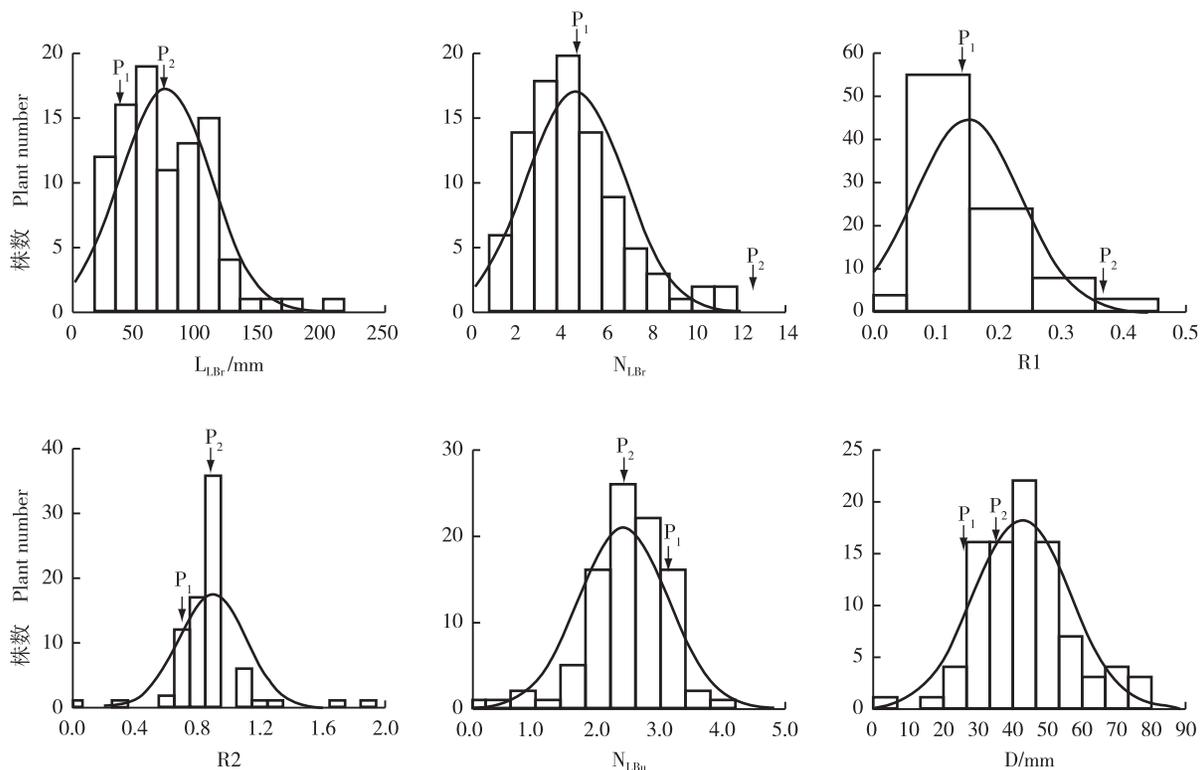
标准切花菊品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体侧枝侧蕾表型特征的统计分析结果见表1;杂交 F₁ 代群体6个侧枝侧蕾性状的频次分布见图1;品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体6个侧枝侧蕾性状的杂种优势分析结果见表2。

2.1.1 表型特征和频次分布分析 统计分析结果(表1)表明:标准切花菊杂交 F₁ 代群体6个侧枝侧蕾性状的变异系数为23.78%~50.65%,其中,主蕾直径与侧蕾直径的比值(R2)的变异系数最小,单株侧枝数与单株叶节数的比值(R1)的变异系数最大,说明这6个性状的分离较广泛;单株侧枝平均长度、单株侧枝数和 R1 这3个侧枝性状的变异系数(分别

表 1 标准切花菊品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的表型特征统计分析结果Table 1 Statistical analysis result of phenotypic characteristics of six traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group from cultivar ‘Yuuka’ and ‘Jinba’ of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]

性状 ¹⁾ Trait ¹⁾	最大值 The maximum value	最小值 The minimum value	极值 Range	平均值 Average	变异系数/% Coefficient of variation	标准差 Standard deviation	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
L _{LB}	210.75 mm	17.10 mm	193.66 mm	73.20 mm	49.08	35.92 mm	0.96	1.70
N _{LB}	11.6	1.2	10.4	4.5	47.79	2.2	1.1	1.2
R1	0.4	0.0	0.4	0.2	50.65	0.1	1.2	1.5
R2	1.87	0.00	1.87	0.89	23.78	0.21	0.63	9.15
N _{LBu}	5.4	0.0	5.4	2.4	29.70	0.7	0.0	3.9
D	77.60 mm	0.00 mm	77.60 mm	42.69 mm	32.17	13.73 mm	0.14	1.00

¹⁾ L_{LB}: 单株侧枝平均长度 Average length of lateral branch per plant; N_{LB}: 单株侧枝数 Number of lateral branch per plant; R1: 单株侧枝数与单株叶节数的比值 Ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant; R2: 主蕾直径与侧蕾直径的比值 Ratio of main flower bud diameter to lateral flower bud diameter; N_{LBu}: 单株侧蕾数 Number of lateral flower bud per plant; D: 主蕾与侧蕾间距离 Distance between main flower bud and lateral flower bud.



P₁: 母本品种‘优香’ Female cultivar ‘Yuuka’; P₂: 父本品种‘神马’ Male cultivar ‘Jinba’. L_{LB}: 单株侧枝平均长度 Average length of lateral branch per plant; N_{LB}: 单株侧枝数 Number of lateral branch per plant; R1: 单株侧枝数与单株叶节数的比值 Ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant; R2: 主蕾直径与侧蕾直径的比值 Ratio of main flower bud diameter to lateral flower bud diameter; N_{LBu}: 单株侧蕾数 Number of lateral flower bud per plant; D: 主蕾与侧蕾间距离 Distance between main flower bud and lateral flower bud.

图 1 标准切花菊亲本品种‘优香’和‘神马’及其杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的频次分布图Fig. 1 Frequency distribution diagram of six traits of lateral branch and lateral flower bud of parent cultivar ‘Yuuka’ and ‘Jinba’ of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] and their crossbred F₁ group

为 49.08%、47.79% 和 50.65%) 均高于 R2、单株侧蕾数、主蕾与侧蕾间距离这 3 个侧蕾性状的变异系数 (分别为 23.78%、29.70% 和 32.17%)。

由表 1 和图 1 可知: 标准切花菊杂交 F₁ 代群体的 6 个侧枝侧蕾性状的个体数量表现出连续性的正态分布趋势, 说明标准切花菊的这 6 个侧枝侧蕾性状

可能属于多基因控制的数量性状。

2.1.2 杂种优势分析 由表 2 可见:标准切花菊杂交 F₁ 代群体的 6 个侧枝侧蕾性状中,单株侧枝平均长度的中亲值最大(62.30 mm),单株侧枝数与单株叶节数比值的中亲值最小(0.26);其杂交 F₁ 代群体的 6 个侧枝侧蕾性状均在 0.01 水平上表现出极显著的中亲优势。从中亲优势这一指标看,单株侧枝平均长度、R2 和主蕾与侧蕾间距离的中亲优势均为正值,分别为 11.92、0.07 和 10.18;单株侧枝数、单株侧蕾

数与 R1 的中亲优势均为负值,分别为-5.32、-0.11 和-0.49。从中亲优势率这一指标看,标准切花菊杂交 F₁ 代群体 6 个性状的中亲优势率为-53.74%~31.28%,其中,单株侧枝数的中亲优势率最小,而主蕾与侧蕾间距离的中亲优势率最大。

结合各性状的频次分布(图 1)可见,标准切花菊杂交 F₁ 代群体的 6 个侧枝侧蕾性状均出现正向或负向超出亲本的株系,说明其杂交 F₁ 代群体普遍存在超亲分离现象。

表 2 标准切花菊品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的杂种优势分析 ($\bar{X}\pm SD$)

Table 2 Analysis on heterosis of six traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group from cultivar ‘Yuuka’ and ‘Jinba’ of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] ($\bar{X}\pm SD$)

性状 ¹⁾ Trait ¹⁾	亲本的测定值 Determination value of parent		中亲值 Mid-parent value	F ₁ 代的杂种优势指标 ²⁾ Heterotic index of F ₁ ²⁾	
	优香 Yuuka	神马 Jinba		H _m ³⁾	RH _m /%
L _{LBr}	(47.48±12.57) mm	(77.12±10.47) mm	62.30 mm	11.92**	19.13
N _{LBr}	4.8±1.4	15.0±4.3	9.9	-5.32**	-53.74
R1	0.1±0.0	0.4±0.1	0.3	-0.11**	-42.31
R2	0.73±0.04	0.90±0.02	0.82	0.07**	8.54
N _{LBu}	3.2±0.7	2.6±0.2	2.9	-0.49**	-16.90
D	(36.98±3.46) mm	(28.09±1.90) mm	32.54 mm	10.18**	31.28

¹⁾ L_{LBr}: 单株侧枝平均长度 Average length of lateral branch per plant; N_{LBr}: 单株侧枝数 Number of lateral branch per plant; R1: 单株侧枝数与单株叶节数的比值 Ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant; R2: 主蕾直径与侧蕾直径的比值 Ratio of main flower bud diameter to lateral flower bud diameter; N_{LBu}: 单株侧蕾数 Number of lateral flower bud per plant; D: 主蕾与侧蕾间距离 Distance between main flower bud and lateral flower bud.

²⁾ H_m: 中亲优势 Mid-parent heterosis; RH_m: 中亲优势率 Ratio of mid-parent heterosis.

³⁾ F₁ 单株目标性状平均值与中亲值的单样本均值的 t 检验结果 Result of t-test between average of target trait of F₁ individual and average of mid-parent value of single sample; **: 表示在 0.01 水平上差异显著 Indicating the significant difference at 0.01 level.

2.2 标准切花菊杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状间的 Pearson 相关性分析

标准切花菊品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的 Pearson 相关性分析结果见表 3。结果表明:在 3 个侧枝性状中,单株侧枝数与单株

叶节数的比值(R1)与单株侧枝平均长度和单株侧枝数均呈极显著正相关(P<0.01),相关系数分别为 0.31 和 0.88;3 个侧蕾性状均呈极显著正相关,其中,主蕾直径与侧蕾直径的比值(R2)与单株侧蕾数和主蕾与侧蕾间距离的相关系数分别为 0.41 和 0.60,

表 3 标准切花菊品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状间的相关性分析¹⁾

Table 3 Analysis on correlations among six traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group from cultivar ‘Yuuka’ and ‘Jinba’ of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]¹⁾

性状 Trait	各性状间的相关系数 Correlation coefficient among different traits					
	L _{LBr}	N _{LBr}	R1	R2	N _{LBu}	D
L _{LBr}	1.00					
N _{LBr}	0.15	1.00				
R1	0.31**	0.88**	1.00			
R2	-0.28**	0.09	-0.02	1.00		
N _{LBu}	-0.35**	0.03	-0.13	0.41**	1.00	
D	0.06	0.05	0.00	0.60**	0.32**	1.00

¹⁾ L_{LBr}: 单株侧枝平均长度 Average length of lateral branch per plant; N_{LBr}: 单株侧枝数 Number of lateral branch per plant; R1: 单株侧枝数与单株叶节数的比值 Ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant; R2: 主蕾直径与侧蕾直径的比值 Ratio of main flower bud diameter to lateral flower bud diameter; N_{LBu}: 单株侧蕾数 Number of lateral flower bud per plant; D: 主蕾与侧蕾间距离 Distance between main flower bud and lateral flower bud. **: P<0.01.

单株侧蕾数与主蕾与侧蕾间距离的相关系数为 0.32。另外,单株侧枝平均长度与 R2 和单株侧蕾数均呈极显著负相关,相关系数分别为-0.28 和-0.35;其余侧枝性状与侧蕾性状间均无显著相关性。

2.3 标准切花菊杂交 F₁ 代群体侧枝侧蕾性状最适遗传模型的适合性分析

根据主基因+多基因混合遗传模型的方法计算 A

和 B 类共 11 种模型中标准切花菊杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的赤池信息量准则(AIC)值,结果见表 4;利用 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 和 D_n 等统计量对标准切花菊杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的备选遗传模型进行适合性检验,结果见表 5。

由表 4 可见:B-1 模型中的单株侧枝数与单株叶节数的比值(R1)、主蕾直径与侧蕾直径的比值(R2)

表 4 在 11 种遗传模型中标准切花菊品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状的赤池信息量准则(AIC)值
Table 4 Akaike's information criterion (AIC) values of six traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group from cultivar 'Yuuka' and 'Jinba' of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] in eleven genetic models

模型 ¹⁾ Model ¹⁾	各性状的 AIC 值 ²⁾ AIC value of different traits ²⁾					
	L _{LBr}	N _{LBr}	R1	R2	N _{Lbu}	D
A-0	944.07	415.95	-170.96	-22.04	207.43	763.31
A-1	944.37	404.24	-168.56	-18.10	211.43	766.80
A-2	946.08	417.95	-168.96	-20.04	209.43	765.31
A-3	948.07	419.95	-166.96	-18.04	211.43	767.31
A-4	948.07	419.95	-166.96	-18.04	211.43	767.31
B-1	943.99	411.93	-212.31	-62.95	199.58	770.65
B-2	942.75	405.83	-164.84	-14.14	215.43	768.36
B-3	948.08	419.95	-166.95	-18.04	211.43	767.31
B-4	946.08	417.96	-168.96	-20.04	209.43	765.32
B-5	948.07	419.95	-166.96	-18.04	211.43	767.31
B-6	946.07	417.95	-168.96	-20.04	209.43	765.31

¹⁾ A: 1 对主基因遗传模型 Genetic model with one pair of major genes; B: 2 对主基因遗传模型 Genetic model with two pairs of major genes.

²⁾ L_{LBr}: 单株侧枝平均长度 Average length of lateral branch per plant; N_{LBr}: 单株侧枝数 Number of lateral branch per plant; R1: 单株侧枝数与单株叶节数的比值 Ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant; R2: 主蕾直径与侧蕾直径的比值 Ratio of main flower bud diameter to lateral flower bud diameter; N_{Lbu}: 单株侧蕾数 Number of lateral flower bud per plant; D: 主蕾与侧蕾间距离 Distance between main flower bud and lateral flower bud.

表 5 标准切花菊品种‘优香’和‘神马’杂交 F₁ 代群体 6 个侧枝侧蕾性状备选遗传模型适合性检验的 5 个统计量的计算结果¹⁾
Table 5 Calculation result of five statistics for fitness test of alternative genetic models of six traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group from cultivar 'Yuuka' and 'Jinba' of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]¹⁾

性状 ²⁾ Trait ²⁾	模型 ³⁾ Model ³⁾	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
L _{LBr}	A-0	0.800 3(0.371 0)	1.210 9(0.271 2)	0.878 0(0.348 8)	0.296 5(0.854 9)	0.010 1(1.000 0)
	A-1	0.033 6(0.854 6)	0.076 7(0.781 9)	0.158 3(0.690 8)	0.046 5(0.102 9)	0.009 6(1.000 0)
	B-1	0.011 3(0.915 3)	0.000 4(0.983 2)	0.107 4(0.743 1)	0.040 7(0.070 3)	0.005 5(1.000 0)
	B-2	0.000 1(0.993 3)	0.028 2(0.866 5)	0.496 4(0.481 1)	0.054 0(0.147 3)	0.009 4(1.000 0)
N _{LBr}	A-1	0.033 6(0.854 6)	0.076 7(0.781 9)	0.158 3(0.690 8)	0.046 5(0.102 9)	0.009 6(1.000 0)
	B-2	0.011 3(0.915 3)	0.000 4(0.983 2)	0.107 4(0.743 1)	0.040 7(0.070 3)	0.005 5(1.000 0)
R1	B-1	0.001 2(0.972 0)	0.000 7(0.979 1)	0.001 0(0.975 3)	0.087 2(0.336 7)	0.010 2(1.000 0)
R2	B-1	0.002 4(0.961 2)	0.079 8(0.777 6)	0.886 2(0.346 5)	0.102 1(0.414 9)	0.008 0(1.000 0)
N _{Lbu}	B-1	0.000 0(0.997 7)	0.005 6(0.940 2)	0.096 8(0.755 7)	0.105 0(0.429 6)	0.005 5(1.000 0)
D	A-0	0.054 4(0.815 6)	0.280 0(0.596 7)	1.472 4(0.225 0)	0.109 4(0.450 7)	0.005 7(1.000 0)

¹⁾ U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 : 均匀性检验的统计量 Statistics of homogeneity test; ${}_nW^2$: Smirnov 检验的统计量 Statistics of Smirnov test; D_n : Kolmogorov 检验的统计量 Statistics of Kolmogorov test. 括号中数据为对应指标的 P 值 Datums in the brackets are P value of corresponding indexes.

²⁾ L_{LBr}: 单株侧枝平均长度 Average length of lateral branch per plant; N_{LBr}: 单株侧枝数 Number of lateral branch per plant; R1: 单株侧枝数与单株叶节数的比值 Ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant; R2: 主蕾直径与侧蕾直径的比值 Ratio of main flower bud diameter to lateral flower bud diameter; N_{Lbu}: 单株侧蕾数 Number of lateral flower bud per plant; D: 主蕾与侧蕾间距离 Distance between main flower bud and lateral flower bud.

³⁾ A: 1 对主基因遗传模型 Genetic model with one pair of major genes; B: 2 对主基因遗传模型 Genetic model with two pairs of major genes.

和单株侧蕾数以及 A-0 模型中的主蕾与侧蕾间距离的 AIC 值均最小, 分别为-212.31、-62.95、199.58 和 763.31, 根据 AIC 值最小准则可将 B-1 模型作为标准切花菊杂交 F₁ 代群体的 R1、R2 和单株侧蕾数的最适备选遗传模型, 将 A-0 模型作为其主蕾与侧蕾间距离的最适备选遗传模型。A-0、A-1、B-1 和 B-2 模型中单株侧枝平均长度的 AIC 值均极为接近, 而 A-1 和 B-2 模型中单株侧枝数的 AIC 值也很接近, 因此, 可将这些模型分别作为标准切花菊杂交 F₁ 代群体相应性状的备选遗传模型。

由表 5 可见: 标准切花菊杂交 F₁ 代群体的 R1、R2 和单株侧蕾数均仅有 B-1 模型 1 个备选模型, 而主蕾与侧蕾间距离仅有 A-0 模型 1 个备选模型, 说明 B-1 模型为 R1、R2 和单株侧蕾数的最适遗传模型, A-0 模型为主蕾与侧蕾间距离的最适遗传模型, 即标准切花菊杂交 F₁ 代群体的单株侧枝数与单株叶节数的比值、主蕾直径与侧蕾直径的比值和单株侧蕾数 3 个性状均受 2 对主基因控制, 且主基因表现为“加性-显性-上位性”, 而主蕾与侧蕾间距离这一性状则无主基因控制, 可能受多基因控制且受环境的影响较大。

由表 5 还可见: 在标准切花菊杂交 F₁ 代群体单株侧枝平均长度的 4 个备选模型中, B-1 模型的 5 个适合性检验统计量的 P 值有 2 个大于 0.90, 其余模

型仅有 1 个统计量或没有统计量的 P 值大于 0.90, 据此判定单株侧枝平均长度的最适遗传模型为 B-1 模型, 即标准切花菊杂交 F₁ 代群体的单株侧枝平均长度受 2 对主基因控制, 且主基因表现为“加性-显性-上位性”。同理, 单株侧枝数的最适遗传模型为 B-2 模型, 即单株侧枝数受 2 对主基因控制, 且主基因表现为“加性-显性”。

2.4 标准切花菊杂交 F₁ 代群体侧枝侧蕾性状的遗传参数估计值分析

依据以上分析筛选的最优遗传模型, 对标准切花菊杂交 F₁ 代群体受 2 对主基因控制的 5 个侧枝侧蕾性状的各项遗传参数进行计算, 结果见表 6。

由表 6 可见: 控制单株侧枝平均长度、单株侧枝数、单株侧枝数与单株叶节数的比值 (R1)、主蕾直径与侧蕾直径的比值 (R2) 和单株侧蕾数的 2 对主基因的加性效应 (d_a 和 d_b) 均为正值, 表现为增效; 显性效应 (h_a 和 h_b) 均为负值, 表现为负向效应。并且, 第 1 对主基因的加性和显性效应的绝对值均高于第 2 对主基因加性和显性效应的绝对值, 表明第 1 对主基因的遗传效应高于第 2 对主基因。其中, 单株侧枝数、R2 和单株侧蕾数的 2 对主基因的加性效应值差异较小, 而单株侧枝平均长度和 R1 的第 1 对主基因的加性效应值 (分别为 48.74 和 0.14) 明显大于第 2 对主基因 (19.82 和 0.04)。总体上看, 各性状的显性效应

表 6 标准切花菊品种‘优香’和‘神马’的杂交 F₁ 代群体 5 个侧枝侧蕾性状的遗传参数¹⁾
 Table 6 Genetic parameter of five traits of lateral branch and lateral flower bud of crossbred F₁ group from cultivar ‘Yuuka’ and ‘Jinba’ of standard cut chrysanthemum [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]¹⁾

性状 ²⁾ Trait ²⁾	M	d_a	d_b	h_a	h_b	i
L _{LBr}	92.70	48.74	19.82	-44.05	-19.81	19.78
N _{LBr}	6.19	1.81	1.42	-2.55	-0.80	—
R1	0.15	0.14	0.04	-0.09	-0.01	0.04
R2	0.91	0.40	0.39	-0.22	-0.02	0.02
N _{LBu}	2.76	1.17	1.16	-0.87	-0.29	0.29
性状 ²⁾ Trait ²⁾	j_{ab}	j_{ba}	l	σ_p^2	σ_{mg}^2	$h_{mg}^2/\%$
L _{LBr}	-19.79	33.37	39.10	1 304.45	1 005.34	77.07
N _{LBr}	—	—	—	4.46	3.52	74.38
R1	-0.01	0.05	0.09	0.01	0.01	96.72
R2	-0.39	-0.20	0.22	0.04	0.03	64.38
N _{LBu}	-1.14	-0.57	0.87	0.52	0.27	53.07

¹⁾ M: 群体均方 Population mean square; d_a : 第 1 对主基因的加性效应 Additive effect of the first pair of major genes; d_b : 第 2 对主基因的加性效应 Additive effect of the second pair of major genes; h_a : 第 1 对主基因的显性效应 Dominant effect of the first pair of major genes; h_b : 第 2 对主基因的显性效应 Dominant effect of the second pair of major genes; i: 加性-加性效应 Additivity-additivity effect; j_{ab} : 加性-显性效应 Additivity-dominance effect; j_{ba} : 显性-加性效应 Dominance-additivity effect; l: 显性-显性效应 Dominance-dominance effect; σ_p^2 : 表型方差 Phenotypic variance; σ_{mg}^2 : 主基因方差 Major gene variance; h_{mg}^2 : 主基因遗传率 Major gene heritability. —: 无数值 No datum.

²⁾ L_{LBr}: 单株侧枝平均长度 Average length of lateral branch per plant; N_{LBr}: 单株侧枝数 Number of lateral branch per plant; R1: 单株侧枝数与单株叶节数的比值 Ratio of lateral branch number per plant to leaf internode number per plant; R2: 主蕾直径与侧蕾直径的比值 Ratio of main flower bud diameter to lateral flower bud diameter; N_{LBu}: 单株侧蕾数 Number of lateral flower bud per plant.

均表现为第1对主基因的显性效应绝对值显著高于第2对主基因。

由表6还可见:除单株侧枝数外,控制其他4个性状的2对主基因间均存在上位性效应。其中,单株侧枝平均长度和R1的加性-加性效应(i)、显性-加性效应(j_{ba})和显性-显性效应(l)均为正值,加性-显性效应(j_{ab})为负值;而R2和单株侧蕾数的 i 和 l 值均为正值, j_{ab} 和 j_{ba} 值均为负值。并且,控制单株侧枝平均长度、单株侧枝数、R1、R2和单株侧蕾数的主基因的遗传率均较高,分别为77.07%、74.38%、96.72%、64.38%和53.07%,说明控制这些性状的主基因均具有较高的遗传力。

3 讨 论

3.1 标准切花菊侧枝侧蕾性状的杂种优势

杂交 F_1 代群体基因型的高度杂合性是构成强杂种优势的基本条件;以基因位点差异较大的材料作为亲本,其杂交组合后代群体的基因分离程度越大^[19],则出现杂种优势的可能性就越大,从而为杂交后代优良性状的选择创造有利条件。

相关研究结果^[14,20-21]表明:菊花普遍存在杂种优势现象,杂交组合不同,各性状杂种优势的表现程度也不同。由于栽培菊花的遗传背景复杂,其杂交 F_1 代群体的基因广泛分离,往往出现杂种优势衰退的现象^[20],因此,选择合适的亲本是获得强杂种优势后代的基础。本研究选取侧枝侧蕾性状差异显著的标准切花菊品种‘优香’和‘神马’进行杂交,其杂交 F_1 代侧枝侧蕾性状的变异系数为23.78%~50.65%,说明性状差异显著的亲本杂交后代性状分离广泛,为后期人工选育不同性状的单株提供基础。

中亲优势是指杂交种的产量或者某一数量性状的平均值与其双亲同一性状平均值差值的比率^[22]。本研究中,标准切花菊杂交 F_1 代群体的6个侧枝侧蕾性状均在0.01水平上表现出显著的中亲优势,其中,单株侧枝平均长度、主蕾直径与侧蕾直径的比值(R2)和主蕾与侧蕾间距离的中亲优势为正值,单株侧枝数、单株侧枝数与单株叶节数的比值(R1)和单株侧蕾数的中亲优势为负值,说明标准切花菊杂交 F_1 代的单株侧枝平均长度、R2和主蕾与侧蕾间距离3个性状均大于亲本,而单株侧枝数、R1和单株侧蕾数3个性状则小于亲本。从选育少侧枝、少侧蕾品种

的角度来看,标准切花菊的育种目标应该是杂交 F_1 代的单株侧枝数、R1和单株侧蕾数均较小,单株侧枝平均长度较短,R2和主蕾与侧蕾间距离较大。可见,在本研究涉及的6个侧枝侧蕾性状中,除单株侧枝平均长度外,其余5个性状的中亲优势均与标准切花菊少侧枝和少侧蕾的育种目标一致,有利于后期标准切花菊相关新品种的选育。

3.2 标准切花菊侧枝侧蕾性状的遗传效应

Pearson相关性分析结果表明:本研究涉及的标准切花菊杂交 F_1 代群体的6个侧枝侧蕾性状间存在复杂的相关性。其中,单株侧枝数与R1呈极显著正相关(相关系数为0.88),但与单株侧枝平均长度、R2、单株侧蕾数以及主蕾与侧蕾间距离均呈不显著的正相关;单株侧蕾数与R2和主蕾与侧蕾间距离呈极显著正相关(相关系数分别为0.41和0.32),但却与单株侧枝平均长度呈极显著负相关(相关系数为-0.35)。上述结果说明:单株侧枝数的提高有利于R1的增加,但对其他性状无显著影响;单株侧蕾数的提高则对单株侧枝数无显著影响,有利于R2和主蕾与侧蕾间距离的增加,但不利于单株侧枝平均长度的增加,因此,在标准切花菊的选育过程中,若只注重单株侧枝数和单株侧蕾数,则可能选育出侧枝生长旺盛且侧蕾发育优于主蕾的品种,从而导致选育目标偏离。此外,在菊花的育种过程中,建议选择相对容易测量的表型性状进行观察,但变异系数小的性状难以直接测量,因此,可选择变异系数高且与其有显著相关性的易测性状作为指示性状,从而提高其育种效率。

性状的表型相关由遗传相关和环境相关共同组成^[23]。本研究中,对标准切花菊杂交 F_1 代群体6个侧枝侧蕾性状混合遗传模型的研究结果表明:除主蕾与侧蕾间距离无主基因控制外,其他5个性状均受2对主基因控制;其中,单株侧枝平均长度、R1、R2和单株侧蕾数的主基因均表现为“加性-显性-上位性”,而单株侧枝数的主基因表现为“加性-显性”。6个性状的主基因遗传率为53.07%~96.72%,说明这些性状的主基因均具有较高的遗传力,受环境影响较小,因此,可以在早世代进行选择^[24-25];但主蕾与侧蕾间距离受环境影响较大,因此,在早期选择时可适当扩大入选率^[26]。彭辉等^[8]对多头小菊分枝特性的研究表明:控制一级分枝数的是表现为负向完全显性的1对主基因,一级分枝长度则无主基因控

制;而本研究结果显示,标准切花菊杂交 F₁ 代群体的单株侧枝数和单株侧枝平均长度受 2 对主基因控制。导致研究结果差异的原因可能与研究材料不同有关,说明标准切花菊单株侧枝平均长度的遗传控制机制极为复杂,有待深入研究。

显性效应和加性效应均为杂种优势的来源。本研究中,除主蕾与侧蕾间距离外,控制其他 5 个侧枝侧蕾性状的主基因间均存在较大的加性、显性和加性-加性等上位性互作效应。尽管上位性效应会随着性世代的增加而逐渐消退,但由于菊花为无性繁殖植物,因此可以在 F₁ 代固定其上位性效应,这将有利于杂种优势在菊花育种中的应用。另外,这些主基因的存在有助于进一步了解和研究标准切花菊侧枝侧蕾性状的遗传基础,为开展菊花侧枝侧蕾性状的 QTL 定位和分子标记辅助育种研究奠定基础。

参考文献:

- [1] 张 飞,陈发棣,房伟民,等. 菊花 SRAP-PCR 反应体系的优化与确立[J]. 植物资源与环境学报, 2009, 18(3): 44-49.
- [2] LIU Q L, XU K D, MA N, et al. Isolation and functional characterization of *DgZFP*: a gene encoding a Cys₂/His₂-type zinc finger protein in chrysanthemum [J]. Molecular Biology Reports, 2010, 37: 1137-1142.
- [3] 施旭丽,朱安超,陈发棣,等. 17 个菊花品种幼苗的耐镉性评价[J]. 植物资源与环境学报, 2015, 24(3): 50-59.
- [4] LIANG J L, ZHAO L J, CHALLIS R, et al. Strigolactone regulation of shoot branching in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*) [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61: 3069-3078.
- [5] XI L, WEN C, FANG S, et al. Impacts of strigolactone on shoot branching under phosphate starvation in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum* cv. Jinba) [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 694.
- [6] 刘 华,张新友,韩锁义,等. 花生主茎高、侧枝长的遗传分析及 QTL 检测[J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(5): 508-514.
- [7] 刘金波,刘晓丽,王宝祥,等. 水稻一次枝梗数和二次枝梗数的遗传[J]. 江苏农业学报, 2013, 29(6): 1187-1192.
- [8] 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.
- [9] 王铁固,马 娟,张怀胜,等. 玉米雄穗主轴长度和分枝数的主基因+多基因遗传分析[J]. 核农学报, 2012, 26(2): 280-287.
- [10] 盖钧镒. 植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究[J]. 遗传, 2005, 27(1): 130-136.
- [11] 张 飞,房伟民,陈发棣,等. 切花菊花器性状的遗传变异与相关性研究[J]. 浙江林学院学报, 2008, 25(3): 293-297.
- [12] 张 飞,房伟民,陈发棣,等. 菊花观赏性状的配合力分析[J]. 园艺学报, 2010, 37(4): 589-596.
- [13] 张 飞,陈发棣,房伟民,等. 菊花营养性状杂种优势表现与主基因+多基因混合遗传分析[J]. 林业科学, 2011, 47(2): 46-52.
- [14] 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.
- [15] 张 飞,陈发棣,房伟民,等. 菊花花期性状的杂种优势与混合遗传分析[J]. 南京农业大学学报, 2011, 34(4): 31-36.
- [16] LIANG Z C, SANG M, MA A H, et al. Inheritance of sugar and acid contents in the ripe berries of a tetraploid×diploid grape cross population [J]. Euphytica, 2011, 182: 251-259.
- [17] ZHANG X Y, HAN S Y, TANG F S, et al. Genetic analysis of yield in peanut (*Arachis hypogaea* L.) using mixed model of major gene plus polygene [J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10: 7126-7130.
- [18] 曹锡文,刘 兵,章元明. 植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制[J]. 南京农业大学学报, 2013, 36(6): 1-6.
- [19] 陈四龙,李玉荣,程增书,等. 花生含油量杂种优势表现及主基因+多基因遗传效应分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(9): 3048-3057.
- [20] 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[J]. 南京农业大学学报, 2003, 26(2): 11-15.
- [21] 李辛雷,陈发棣,赵宏波. 菊属种间杂种若干花器官性状的表现[J]. 中国农业科学, 2008, 41(3): 786-794.
- [22] 吴兰荣,李正超,邱庆树. 特殊种皮颜色花生杂种优势的研究[J]. 核农学报, 2002, 16(4): 203-207.
- [23] 孔繁玲. 植物数量遗传学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2006.
- [24] 顾万春. 统计遗传学[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [25] 张晓宇,逯晓萍,薛春雷,等. 粮饲兼用型玉米优良杂交种产量性状的遗传力和相关分析[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2010, 31(2): 161-165.
- [26] FOGACA L A, OLIVEIRA R A, CUQUEL F L, et al. Heritability and genetic correlation in daylily selection [J]. Euphytica, 2012, 184: 301-310.

(责任编辑:佟金凤)