

菊花自交衰退现象初步研究

徐雁飞, 陈发棣^①, 滕年军, 陈素梅, 李凤童

(南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095)

摘要: 为揭示菊花的自交衰退现象, 对菊花品种‘rm1-3’ (*Dendranthema morifolium* ‘rm1-3’) 和‘02-42-6’ (*D. morifolium* ‘02-42-6’) 亲本及其自交后代(I₁代、I₂代和 I₃代) 的生长性状及部分表型性状进行了比较分析。结果表明, 品种‘rm1-3’ I₁代和 I₂代的单花结实数分别比亲本减少 89.5% 和 97.2%, 品种‘02-42-6’ I₁代和 I₂代的单花结实数分别比亲本减少 91.2% 和 92.0%, 差异极显著 ($P < 0.01$)。2 个品种自交后代的平均出苗率呈现随自交世代的增加逐渐降低的趋势, 其中品种‘rm1-3’ 自交后代各世代间的平均出苗率均有极显著差异 ($P < 0.01$); 品种‘02-42-6’ 的 I₃代平均出苗率极显著低于 I₁代和 I₂代 ($P < 0.01$)。2 个品种亲本与其自交后代间叶片长度没有显著差异, 但亲本的存活率、株高、开花率和花径均显著高于自交后代, 且在自交后代中, I₁代的存活率、株高、开花率和花径均高于 I₂代和 I₃代。2 个品种自交后代的冠幅和单株花数也低于各自的亲本, 但 I₁代的冠幅和单株花数与亲本无显著差异。品种‘rm1-3’ 的 I₁代、I₂代、I₃代和品种‘02-42-6’ 的 I₁代、I₂代的开花时间较亲本分别推迟了 9.4、8.9、5.9、11.9 和 7.6 d, 且随自交世代的增加逐渐缩短; 但品种‘02-42-6’ 的 I₃代开花时间却较亲本提前了 10.7 d。研究结果说明菊花自交后代存在严重的衰退现象。

关键词: 菊花; 自交; 生长性状; 遗传性状; 自交衰退

中图分类号: S682.1+1; Q943 文献标志码: A 文章编号: 1004-0978(2009)04-0028-05

Preliminary study on inbreeding depression of *Dendranthema morifolium* XU Yan-fei, CHEN Fa-di^①, TENG Nian-jun, CHEN Su-mei, LI Feng-tong (College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2009, 18(4): 28-32

Abstract: To reveal inbreeding depression, the growth characters and some phenotypic traits of parents and self-crossed progenies (I₁, I₂ and I₃) of *Dendranthema morifolium* ‘rm1-3’ and *D. morifolium* ‘02-42-6’ were comparatively analyzed. The results show that compared with each parents, number of seed setting per flower of I₁ and I₂ progenies of ‘rm1-3’ reduces 89.5% and 97.2%, that of I₁ and I₂ progenies of ‘02-42-6’ reduces 91.2% and 92.0%, respectively, the differences are highly significant ($P < 0.01$). The average germination rate of self-crossed progenies of two cultivars gradually decreases with self-crossed generation increasing, in which that among progenies of ‘rm1-3’ has highly significant difference and that of I₃ progeny of ‘02-42-6’ is very significantly lower than that of I₁ and I₂ progenies ($P < 0.01$). There is no significant difference of leaf length between self-crossed progenies and their parents of two cultivars, but survival rate, plant height, flowering rate and flower diameter of parents are significantly higher than those of self-crossed progenies. Survival rate, plant height, flowering rate and flower diameter of I₁ progenies of two cultivars are higher than those of I₂ and I₃ progenies. The crown width and flower number per plant of self-crossed progenies of two cultivars are also lower than those of their parents, but those of I₁ progenies have no significant differences with those of their parents. In addition, compared with their parents, the flowering time of I₁, I₂, I₃ progenies of ‘rm1-3’ and of I₁, I₂ progenies of ‘02-42-6’ postpones 9.4, 8.9, 5.9, 11.9 and 7.6 d, respectively, and the postponed days shorten gradually with self-crossed generation increasing, but that of I₃ progeny of ‘02-42-6’ is ahead 10.7 d than its parent. It is suggested that the self-crossed progenies of *Dendranthema morifolium* have obvious inbreeding depression compared with their parents.

收稿日期: 2009-02-19

基金项目: 国家教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-06-0489); “十一五”国家科技支撑计划项目(2006BAD01A18)

作者简介: 徐雁飞(1983—), 女, 山东莱芜人, 硕士研究生, 主要从事菊花遗传与育种研究。

^①通信作者 E-mail: chenfd@njau.edu.cn

Key words: *Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.; self-crossed; growth character; heritable character; inbreeding depression

纯合体在性状遗传规律探讨、基因调控及杂种优势利用等方面具有重要的理论和实际意义,通常可通过自交结实性较好的品种进行多代自交以获得纯合系,从理论上讲,每代自交后代都会降低亲本杂合基因组一半的杂合性^[1],经多代自交可以得到纯合系。但在有性繁殖的动植物中,自交也会增加基因突变、重复和缺失的频率,这一现象已被大量研究所证实^[2-3],而无性繁殖的植物则还可能存在着自交衰退现象^[4-5]。这种不稳定性和基因变异来源于有害的纯合隐性基因^[6],使得自交衰退现象在除了统一性之外的所有性状中均有所表现^[7]。

菊花(*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.)为异花授粉植物,基因型高度杂合,性状遗传表现和遗传背景极其复杂^[8-10],部分表型性状,如花色、花型、株高、花径和叶型等,在杂交后代中表现为偏母性遗传^[10-14]。Anderson等^[15]认为,菊花自交的不亲和性和繁殖障碍是不完全的。菊花自交不亲和的测定及高温对菊花结实性的影响已有报道^[16-17],但对菊花自交后代的遗传表现及自交衰退程度研究甚少。作者以自交结实率较高的菊花品种为实验对象,对多代自交后代的性状进行统计分析,以期揭示菊花自交后代的遗传表现和自交衰退现象,为菊花自交系选育和实生选择育种提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为菊花自交结实性品种‘rm1-3’和‘02-42-6’,保存于南京农业大学“中国菊花种质资源保存中心”。

1.2 方法

1.2.1 自交后代的获得及培育 于2004年选择2个菊花品种‘rm1-3’和‘02-42-6’分别进行单株套袋自交,获得自交一代 I_1 (I_{11} 和 I_{01});于2005年对2个品种的 I_1 代单株继续进行套袋自交,分别获得自交二代 I_2 (I_{22} 和 I_{02});于2006年春季,对2个品种的亲本、 I_1 代和 I_2 代分别扦插繁殖,于3月中旬选择健壮母本萌发的嫩枝,在距顶端5~6 cm处剪下枝条作为插穗,去掉插穗下部的叶片并相应修整后,将

插穗插入消毒过的混合基质中,基质配比为V(珍珠岩):V(蛭石)=1:1,扦插深度2~3 cm,将插穗用手指压实,立即喷水并适当遮阳,在插穗生根前勤喷水,生根后适当减少喷水量;当年秋季对2个品种的亲本及其 I_1 代和 I_2 代选择单株分别进行套袋自交,同时获得 I_1 代、 I_2 代和自交三代 I_3 (I_{33} 和 I_{03})种子。

于2007年3月,将2个品种的 I_1 代、 I_2 代和 I_3 代种子在穴盘中播种,出苗后于当年5月16日定植,亲本扦插苗同期定植,8个单株重复;株距和行距均为40 cm;常规田间管理。

1.2.2 生长状况观察及测定 从2007年5月25日开始,随植株的生长,统计株高、冠幅、叶长、单花结实数、单株花数、开花率、花径及定植到开花时间,并统计出苗率和存活率[存活率=(存活植株数/定植植株数)×100%]。株高为植株顶部距土面的高度,冠幅为植株地上部最宽处的直径,叶长为植株中部完全成熟叶的叶柄到叶尖长度。亲本及每一后代随机选取5株单株测量株高、冠幅和叶长,每月测定1次,直至当年9月营养生长结束。

在亲本及每一后代中选取5株单株,每一单株随机选取20个花序,统计每个花序获得的种子数,其平均值为单花结实数。统计开花率(为开花植株数与定植植株数的比值),在亲本及每一后代中随机选取5株开花单株,每个单株取5个完全开放的花序,测量花径(为完全开放花序的直径)并统计每个单株的花数。定植到开花时间为植株定植到第1朵花完全开放所需的时间,在亲本及每一后代中随机选取5株开花单株进行统计。

1.3 数据统计分析

所有测量数据均取平均值。采用SPSS 13.0软件对实验数据进行统计分析,并采用SSR法对同一菊花品种亲本及不同世代间进行差异显著性检验。

2 结果和分析

2.1 亲本及自交后代结实性与存活率的比较

菊花品种‘rm1-3’和‘02-42-6’亲本及其自交后代的单花结实数、出苗率和植株存活率见表1。与亲本相比,‘rm1-3’和‘02-42-6’的 I_1 代平均

单花结实数分别减少 32.5 粒和 10.3 粒,分别降低了 89.5% 和 91.2%; 2 个品种 I_2 代的平均单花结实数分别较 I_1 代减少 2.8 粒和 0.1 粒,但分别比亲本降低了 97.2% 和 92.0%; 2 个品种 I_1 代和 I_2 代的平均单花结实数均极显著低于亲本 ($P < 0.01$)。

菊花品种 'rm1-3' I_2 代的平均出苗率较 I_1 代降低了 41.9%, I_3 代的平均出苗率较 I_1 代和 I_2 代分别降低了 76.9% 和 60.3%, 自交后代各世代间的平均出苗率均有极显著差异 ($P < 0.01$)。品种 '02-42-6' I_3 代的平均出苗率较 I_01 代和 I_02 代分别降低了 14.1% 和 5.4%, 差异极显著 ($P < 0.01$); 但 I_01 代和 I_02 代间的平均出苗率差异不显著。在高温季节

(7 月份至 9 月份), 菊花品种 'rm1-3' 和 '02-42-6' 亲本的平均存活率为 100.0%, 但各自的自交后代植株均不同程度死亡。至 9 月份, 与亲本成活率相比, 品种 'rm1-3' 自交后代植株的存活率均极显著降低, I_1 代、 I_2 代和 I_3 代植株的平均存活率分别较亲本降低了 4.5%、22.1% 和 28.6%, 且子代植株的平均存活率随自交世代的增加显著降低; 品种 '02-42-6' 自交后代植株的存活率与亲本相比也均极显著降低, I_01 代、 I_02 代和 I_03 代植株的平均存活率分别降低了 21.3%、33.3% 和 24.2%, 但 I_01 代和 I_03 代植株的平均存活率差异不显著, I_02 代植株的平均存活率显著低于 I_01 和 I_03 代植株。

表 1 菊花品种 'rm1-3' 和 '02-42-6' 亲本及自交后代的单花结实数、出苗率和植株存活率的比较¹⁾
Table 1 Comparison of number of seed setting per flower, germination rate and survival rate of parents and their self-crossed progenies of *Dendranthema morifolium* 'rm1-3' and *D. morifolium* '02-42-6'¹⁾

亲本与自交后代 Parent and self- crossed progeny	单花结实数 Number of seed setting per flower	播种数 Number of sown seed	出苗率/% Germination rate	存活率/% Survival rate		
				7 月 July	8 月 August	9 月 September
<i>Dendranthema morifolium</i> 'rm1-3'						
亲本 Parent	36.3 ± 6.2Aa	173		100.0 ± 0.0Aa	100.0 ± 0.0Aa	100.0 ± 0.0Aa
I_1	3.8 ± 4.8Bb	312	75.0 ± 5.2Aa	95.5 ± 3.7Bb	95.5 ± 3.3Bb	95.5 ± 3.9Bb
I_2	1.0 ± 1.0Bb	81	43.6 ± 3.5Bb	84.6 ± 3.9Cc	78.7 ± 4.1Cc	77.9 ± 4.4Cc
I_3			17.3 ± 0.5Cc	78.6 ± 1.4Dd	78.6 ± 1.5Cc	71.4 ± 0.9Dd
<i>Dendranthema morifolium</i> '02-42-6'						
亲本 Parent	11.3 ± 4.5Aa	149		100.0 ± 0.0Aa	100.0 ± 0.0Aa	100.0 ± 0.0Aa
I_01	1.0 ± 2.1Bb	63	62.5 ± 6.3Aa	87.0 ± 3.5Bb	82.4 ± 3.2Bb	78.7 ± 4.1Bb
I_02	0.9 ± 0.9Bb	54	57.1 ± 5.7Aa	69.4 ± 3.2Dd	69.4 ± 3.4Dd	66.7 ± 3.9Cc
I_03			53.7 ± 6.2Bb	82.8 ± 2.1Cc	75.8 ± 1.4Cc	75.8 ± 1.9Bb

¹⁾ 同列中不同的大写和小写字母分别表示在 1% 和 5% 水平上差异显著 The different capitals and small letters in the same column indicate the significant differences at 1% and 5% levels, respectively.

2.2 亲本及自交后代植株生长性状的比较

菊花品种 'rm1-3' 和 '02-42-6' 亲本及自交后代植株的株高、冠幅和叶长见表 2。由表 2 可见, 品种 'rm1-3' 和 '02-42-6' 自交后代各世代植株的株高和冠幅均极显著低于各自的亲本, 但 2 个品种亲本与其自交后代植株间的叶长均无显著差异。

品种 'rm1-3' 的 I_1 代、 I_2 代和 I_3 代植株的平均株高分别比亲本低 4.41、17.95 和 15.63 cm, 降幅分别为 8.6%、34.9% 和 30.3%; 品种 '02-42-6' 的 I_01 代、 I_02 代和 I_03 代植株的平均株高分别比亲本低 11.34、16.26 和 15.31 cm, 降幅分别达到 20.5%、29.4% 和 27.7%, 但 2 个品种的 I_2 代与 I_3 代植株间的平均株高差异均不显著, 其他世代间植株平均株高的差异达到极显著水平。

品种 'rm1-3' 的 I_1 代、 I_2 代和 I_3 代植株的平均冠幅分别比亲本减小 1.32、10.46 和 8.92 cm, 减小幅度分别为 2.1%、16.4% 和 14.0%; 品种 '02-42-6' 的 I_01 代、 I_02 代和 I_03 代植株的平均冠幅分别比亲本减小 2.84、10.69 和 24.41 cm, 减小幅度分别为 4.2%、15.8% 和 36.1%。2 个品种 I_2 代和 I_3 代的平均冠幅均极显著小于各自的亲本, 但 I_1 代的平均冠幅与各自亲本的差异不显著; 此外, 品种 'rm1-3' I_2 代和 I_3 代的平均冠幅无显著差异, 而品种 '02-42-6' I_02 代和 I_03 代的平均冠幅差异极显著。

2.3 亲本及自交后代植株开花性状的比较

菊花品种 'rm1-3' 和 '02-42-6' 亲本及自交后代植株的开花性状见表 3。2 个品种亲本的平均开花率均为 100.0%, 而品种 'rm1-3' I_1 代、 I_2 代和

I₃代植株的平均开花率较亲本分别降低了17.9%、23.5%和30.8%，品种‘02-42-6’I₀₁代、I₀₂代和I₀₃代植株的平均开花率较亲本分别降低了36.1%、38.7%和44.8%，2个品种亲本植株的平均开花率均极显著高于各自的自交后代。

品种‘rm1-3’I₁代、I₂代和I₃代的单株花数分别比亲本减少了261.6朵、366.9朵和511.7朵，减

表2 菊花品种‘rm1-3’和‘02-42-6’亲本及自交后代植株的株高、冠幅和叶长的比较¹⁾
Table 2 Comparison of plant height, crown width and leaf length of parents and their self-crossed progenies of *Dendranthema morifolium* ‘rm1-3’ and *D. morifolium* ‘02-42-6’¹⁾

亲本与自交后代 Parent and self-crossed progeny	株高/cm Plant height	冠幅/cm Crown width	叶长/cm Leaf length
<i>Dendranthema morifolium</i> ‘rm1-3’			
亲本 Parent	51.50 ± 1.13Aa	63.60 ± 4.10Aa	4.03 ± 0.14Aa
I ₁	47.09 ± 8.92Bb	62.28 ± 15.49Aa	4.07 ± 0.50Aa
I ₂	33.55 ± 9.01Cc	53.14 ± 12.50Bb	4.09 ± 0.51Aa
I ₃	35.87 ± 11.49Cc	54.68 ± 14.08Bb	4.01 ± 0.51Aa
<i>Dendranthema morifolium</i> ‘02-42-6’			
亲本 Parent	55.30 ± 0.14Aa	67.65 ± 9.83Aa	4.06 ± 0.35Aa
I ₀₁	43.96 ± 9.71Bb	64.81 ± 18.68Aa	4.03 ± 0.46Aa
I ₀₂	39.04 ± 13.16Cc	56.96 ± 30.17Bb	3.98 ± 0.71Aa
I ₀₃	39.99 ± 17.28Cc	43.24 ± 22.45Cc	4.03 ± 0.74Aa

¹⁾ 同列中不同的大写和小写字母分别表示在1%和5%水平上差异显著 The different capitals and small letters in the same column indicate the significant differences at 1% and 5% levels, respectively.

表3 菊花品种‘rm1-3’和‘02-42-6’亲本及自交后代植株开花性状的比较¹⁾
Table 3 Comparison of flowering characters of parents and their self-crossed progenies of *Dendranthema morifolium* ‘rm1-3’ and *D. morifolium* ‘02-42-6’¹⁾

亲本与自交后代 Parent and self-crossed progeny	开花率/% Flowering rate	单株花数 Flower number per plant	花径/cm Flower diameter	定植到开花时间/d Days from planting to flowering
<i>Dendranthema morifolium</i> ‘rm1-3’				
亲本 Parent	100.0Aa	857.3Aa	4.90Aa	168.8Aa
I ₁	82.1Bb	595.7Aa	4.44BCbc	178.2Aa
I ₂	76.5BCbc	490.4Bb	4.29Cc	177.7Aa
I ₃	69.2Cc	345.6Bb	4.67ABab	174.7Aa
<i>Dendranthema morifolium</i> ‘02-42-6’				
亲本 Parent	100.0Aa	1 049.8Aa	6.24Aa	166.0ABab
I ₀₁	63.9Bb	738.6Aa	4.33Bb	177.9Aa
I ₀₂	61.3Bbc	629.5Bb	4.29BCb	173.6Aa
I ₀₃	55.2Bc	244.1Bb	3.75Cc	155.3Bb

¹⁾ 同列中不同的大写和小写字母分别表示在1%和5%水平上差异显著 The different capitals and small letters in the same column indicate the significant differences at 1% and 5% levels, respectively.

少幅度分别为30.5%、42.8%和59.7%；品种‘02-42-6’I₀₁代、I₀₂代和I₀₃代的单株花数分别比亲本减少了311.2朵、420.3朵和805.7朵，减少幅度分别为29.6%、40.0%和76.7%。品种‘rm1-3’I₁代、I₂代和I₃代的花径分别比亲本减小了0.46、0.61和0.23 cm，减小幅度分别为9.4%、12.4%和4.7%；品种‘02-42-6’I₀₁代、I₀₂代和I₀₃代的花径分别比亲本减小了1.91、1.95和2.49 cm，减小幅度分别为30.6%、31.3%和39.9%；除品种‘rm1-3’的I₃代外，2个品种的I₁代、I₂代和I₃代植株的花径均极显著小于亲本。品种‘rm1-3’的I₁代、I₂代、I₃代和品种‘02-42-6’的I₀₁代、I₀₂代的开花时间较各自的亲本分别推迟了9.4、8.9、5.9、11.9和7.6 d，但均无显著差异，由此可以看出，2个品种的自交后代开花时间的推迟天数均随世代的增加逐渐缩短。比较特殊的是，品种‘02-42-6’I₀₃代的开花时间却较亲本提前10.7 d，即开花时间较亲本早，并与I₀₁、I₀₂代有显著差异，个中原因有待探讨。

3 讨 论

许多植物种类存在自交衰退现象，主要表现为适应性的自交衰退^[18]。Schemske^[19]和Schoen^[20]提出，发芽率、存活率、生长速率和繁殖力是植物适应性的重要组成部分。Nielsen等^[18]的研究结果表明，紫菀属(*Aster* L.)种类自交结实率比杂交低、种子质量轻、发芽慢。本研究中，供试的2个菊花品种的自交后代的适应性也呈现显著衰退的现象。在高温季节，2个品种的自交后代植株均有不同程度的死亡，除植株自身生长势较弱外，可能还与群体的耐热性降低有关。虽然品种‘02-42-6’的I₀₃代植株的存活率较I₀₁代无显著差异，但长势很差，主要表现为植株矮小、部分植株出现顶端萎缩及不能形成花蕾等。

植物自交衰退与其表型性状有一定相关性^[21]。有研究表明，自交衰退主要表现在花期^[21]，或者表现在植株的发芽率、发芽时间、叶片长度、开花率及最终产量等方面^[1,18]。本研究结果表明，与亲代相比，菊花品种‘rm1-3’和‘02-42-6’自交后代的株高和冠幅均极显著降低，开花率、花数和花径也极显著减小，存在自交衰退现象。Johnson^[22]认为，自交对植株的叶片长度没有显著影响，本研究中也得出相似结论，菊花自交后对叶长影响较小，可能和叶

片性状与自交衰退相关性较低有关。

不同物种自交衰退现象在不同世代存在一定差异^[23]。Holtsford^[23]认为,谷物中由于上位基因效应决定谷物产量, I_1 代到 I_2 代衰退水平较低,一些植株的 I_2 代可以维持相应 I_1 代的高产水平。菊花品种‘rm1-3’和‘02-42-6’在相同自交世代的性状表现有一定差异,如品种‘rm1-3’ I_2 代植株的出苗率极显著低于 I_1 代,而品种‘02-42-6’ I_2 代植株的出苗率与 I_1 代差异不显著;品种‘rm1-3’ I_3 代植株的开花时间较亲本推迟5.9 d,而品种‘02-42-6’的 I_3 代植株的开花时间较亲本提前10.7 d。

Soltis等^[24]认为,多倍体物种中由于多个基因位点间具有一定互补作用,较同物种的二倍体而言,其自交衰退现象不明显。栽培菊花多为六倍体及非整倍体,但作者的研究结果显示栽培菊花的自交衰退现象很严重,这可能与栽培菊花复杂的遗传背景有关,其基因型的高度杂合使得基因位点之间的互补作用减弱。而低倍性的野菊(*D. indicum* L.)中是否存在自交衰退现象,有待进一步研究。此外,实生选择是菊花育种的重要方法之一,根据本研究结果,建议在 I_1 代或开放授粉后代中开展菊花实生选种。

参考文献:

- [1] Schlichting C D, Levin D A. Effects of inbreeding on phenotypic plasticity in cultivated *Phlox* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1986, 72: 114-119.
- [2] Rendel J M. Canalisation and Gene Control[M]. London: Logos Press, 1967.
- [3] Levin D A. Developmental instability and evolution in peripheral isolates[J]. *The American Naturalist*, 1970, 104: 343-353.
- [4] 贾桂霞, 杨俊明, 沈熙环. 落叶松种间交配结实力变异和自交衰退的研究[J]. *林业科学*, 2003, 39(1): 62-68.
- [5] 何天明, 张琦. 香梨自交后代的遗传表现[J]. *塔里木农垦大学学报*, 1999, 11(2): 7-10.
- [6] Soule M E. Allometric variation. 1. the theory and some consequences[J]. *The American Naturalist*, 1982, 120: 751-764.
- [7] Lockett D J. Diallel analysis of yield components, fibre quality and bacterial blight resistance using spaced plants of cotton [J]. *Euphytica*, 1989, 44: 11-21.
- [8] 李鸿渐. 中国菊花[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1993.
- [9] 陈秀兰, 李惠芬. 小花型菊花新品种的选育[J]. *植物资源与环境*, 1993, 2(1): 37-40.
- [10] 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.
- [11] Chen X L, Li H F. Development of new varieties with small inflorescences in chrysanthemum[J]. *Acta Horticulturae*, 1995, 404: 9-14.
- [12] 陈发棣, 蒋甲福, 郭唯明. 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.
- [13] 徐文辉, 高海卿, 陈华进. 菊花某些性状遗传规律的初步探讨[J]. *浙江林学院学报*, 2000, 17(1): 37-41.
- [14] Nagamitsu T, Kawahara T, Kanazashi A. Pollen-limited production of viable seeds in an endemic dwarf birch, *Betula apoiensis*, and incomplete reproductive barriers to a sympatric congener, *B. ermanii*[J]. *Biological Conservation*, 2006, 129: 91-99.
- [15] Anderson N O, Ascher P D. Inheritance of pseudo-self compatibility in self-incompatible garden and greenhouse chrysanthemums, *Dendranthema grandiflora* Tzvelv [J]. *Euphytica*, 1996, 87: 153-164.
- [16] Drewlow L W, Ascher P D, Widmer R E. Rapid method of determining pollen incompatibility in *Chrysanthemum morifolium* Ramat. [J]. *Euphytica*, 1975, 24: 29-32.
- [17] Ronald W G, Ascher P D. Effects of high temperature treatments on seed yield and self incompatibility in chrysanthemum [J]. *Euphytica*, 1975, 24: 317-322.
- [18] Nielsen L R, Siegmund H R, Hansen T. Inbreeding depression in the partially self-incompatible endemic plant species *Scaselia affinis* (Asteraceae) from Galápagos Islands [J]. *Evolutionary Ecology*, 2007, 21: 1-12.
- [19] Schemske D W. Breeding system and habitat effects on fitness components in three neotropical *Costus* (Zingiberaceae) [J]. *Evolution*, 1983, 37: 523-539.
- [20] Schoen D J. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in *Gilia achilleifolia* (Polemoniaceae) [J]. *Evolution*, 1983, 37: 292-301.
- [21] Sarawat P, Stoddard F L, Marshall D R, et al. Heterosis for yield and related characters in pea [J]. *Euphytica*, 1994, 80: 39-48.
- [22] Johnson A G. Assessment of vigour and uniformity in Brussels sprouts[J]. *Euphytica*, 1960, 9: 338-350.
- [23] Holtsford T P. Variation in inbreeding depression among families and populations of *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae) [J]. *Heredity*, 1996, 76: 83-91.
- [24] Soltis P S, Soltis D E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97: 7051-7057.