

切花小菊分枝性状杂种优势表现与遗传分析

彭 辉, 陈发棣*, 房伟民, 蒋甲福, 陈素梅, 管志勇, 廖 园

(南京农业大学园艺学院, 南京 210095)

摘 要: 切花小菊的分枝是最重要的品质性状之一。用不同分枝特性的切花小菊品种 ‘QX-145’ (作母本) 和 ‘南农银山’ (作父本) 杂交获得 F_1 群体, 对 F_1 杂种的一级分枝数、分枝高度、一级分枝长度和分枝角度等 4 个分枝性状在 2011 和 2012 两个年度的表型数据进行记载, 运用单个分离世代的主基因 + 多基因混合遗传分析方法, 对其进行遗传分析。结果表明, 4 个分枝性状在 F_1 群体中广泛分离, 变异系数为 14.60%~38.89%; 杂种优势和超亲分离现象普遍存在, 除一级分枝长度外, 其他 3 个性状的中亲优势值均达极显著水平, 中亲优势率分别为 -21.46%、-46.96%和 -8.85%。混合遗传分析表明: 切花小菊一级分枝长度、分枝角度符合 A-0 模型, 无主基因控制; 一级分枝数和分枝高度符合 A-4 模型, 主基因表现为负向完全显性, 主基因遗传率分别为 51.45%和 53.92%。

关键词: 菊花; 切花菊; 分枝性状; 杂种优势; 主基因 + 多基因; 遗传分析

中图分类号: S 682.1⁺1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 07-1327-10

Heterosis and Mixed Genetic Analysis of Branch Traits of Cut Chrysanthemum

PENG Hui, CHEN Fa-di*, FANG Wei-min, JIANG Jia-fu, CHEN Su-mei, GUAN Zhi-yong, and LIAO Yuan

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

Abstract: Branch traits are the most important part of ornamental quality on cut chrysanthemum. Heterosis and genetic analysis of branch traits such as primary branch number, branch height will provide a very important guidance for cut chrysanthemum breeding program. In this study, genetic analysis was carried out for four branch traits of cut chrysanthemum based on phenotypic data collected in 2011–2012 from 92 plants of a F_1 population derived from the crossing between cut chrysanthemum ‘QX-145’ (female parent) and ‘Nannong Yinshan’ (male parent), which have different branching characteristics by applying single generation segregation analysis method of major gene plus polygene mixed genetic model. The result indicated that the 4 branch traits were widely segregated in F_1 population with coefficient of variation (CV) ranging from 14.60% to 38.89%. The phenomena of heterosis and extra-parent segregation existed generally in F_1 progeny. Compared with mid-parent value (MPV), the heterosis value of mid-parent (H_m) of the 4 investigated branch traits, except primary branch length, showed a significant difference

收稿日期: 2013-01-23; 修回日期: 2013-06-14

基金项目: 江苏省科技支撑计划项目 (BE2011325); 农业部公益性农业行业科研专项项目 (200903020); 江苏省农业科技自主创新资金项目 [CX(12)2020]; 教育部新世纪优秀人才支持计划项目 (NCET-10-0492); 国家自然科学基金项目 (31272196)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: chenfd@njau.edu.cn)

degree at 0.01 level, and the ratio of heterosis value of mid-parents (RH_m) for the three traits were - 21.46%, - 46.96%, and - 8.85%, respectively. According to the correlation analyze of branch traits from F_1 population, 4 pairs of traits were extremely significant correlations among 6 pairs. The mixed genetic analysis suggested that primary branch length and branch angle were fitted to A-0 model and no major gene was detected. The primary branch number and branch height are accorded with A-4 model with a negative complete dominant effect with major gene heritability of 51.45% and 53.92%.

Key words: cut chrysanthemum; branch trait; heterosis; major gene plus polygene; genetic analysis

切花小菊的品质主要由花形、花期和株形等性状决定, 而分枝性状是株形的重要构成因素, 也是品种改良的主要目标性状之一(李辛雷和陈发棣, 2004; 洪波等, 2009)。分枝为多基因控制的数量性状, 主要由分枝数、分枝高度、分枝长度、分枝角度等组成(Magnussen & Yeatman, 1987), 对数量性状进行主基因 + 多基因混合遗传分析, 可为提高其选择效率提供理论依据。数量性状的主基因 + 多基因混合遗传分析在许多作物中已有报道(罗庆云等, 2004; 王庆钰等, 2004; 侯北伟等, 2006; 张洁夫等, 2007; 程伟东等, 2009)。张飞等(2010a, 2010b, 2011a, 2011b)对菊花的花器、花期和营养性状进行了杂种优势和遗传分析。但是, 切花小菊分枝性状的遗传机制究竟如何, 是否由主基因控制, 能否找到与菊花分枝性状紧密连锁的遗传标记, 至今仍不明确, 国内尚缺乏详尽报道。

由于菊花高度自交不亲和, 所以无法获得高世代的自交系, 同时又高度杂合, 其 F_1 代发生广泛分离, 可以认为这类作物的 F_1 代为纯合亲本的杂交 F_2 代, 即林木遗传分析中常用的假 F_2 代(Ritter et al., 1990; Grattapaglia & Sederoff, 1994; Hemmat et al., 1994; Kumar & Gopal, 2006; Marron & Ceulemans, 2006)。该方法已经在异质性比较高的草坪草中得到成功运用(郭海林, 2009a, 2009b; 郑轶琦等, 2009)。

本研究中利用植物数量性状的主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法(王建康和盖钧镒, 1997; 盖钧镒等, 2003)对切花小菊 F_1 杂种群体 4 个分枝性状 2 年表型观测数据进行遗传分析, 探讨其遗传模型和基因作用方式, 估计主基因的遗传效应和遗传方差, 为合理选配杂交亲本, 深入研究栽培菊花杂种优势及数量性状遗传规律提供参考, 同时为切花菊实际育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为保存于南京农业大学“中国菊花种质资源保存中心”的切花菊品种‘QX-145’和‘南农银山’。两品种的部分分枝性状差异明显(表 2), 前者分枝少而长, 且分枝高而角度大; 后者分枝多而短, 且分枝矮而角度小。

2010 年秋, 以‘QX-145’为母本, ‘南农银山’为父本进行人工杂交。选取母本‘QX-145’发育良好的花蕾, 在舌状花刚露色时去雄, 用硫酸纸袋套袋, 同时将父本‘南农银山’的花序套袋。待母本柱头伸出并开叉呈锐角和分泌黏液时, 收集已套袋父本的新鲜花粉, 用毛笔对母本进行授粉、套袋, 次日重复授粉。当花梗变黄枯萎时采集授粉花序, 脱粒, 获得 92 粒 F_1 杂交种子, 次年 3 月初经穴盘点播, 连同亲本扦插苗于 4 月中下旬单株标号后定植于“中国菊花种质资源保存中心”, 常规管理同大田。

1.2 田间性状调查

将 92 株 F_1 实生苗以扦插的方式获得无性系，分别于 2011 和 2012 年秋季初花期调查亲本和 F_1 群体植株的分枝性状，包括一级分枝数、分枝高度、一级分枝长度、分枝角度 4 个性状，单株重复 3 次，并计算两年性状调查的平均值。具体统计方法参照李鸿渐（1993）的方法。

1.3 杂种优势分析及显著性检验

杂种优势分别以中亲优势和中亲优势率表示（Li & Wu, 1997）。杂交 F_1 群体的平均数（ F_m ）与中亲值（mid-parents value, MPV ）之差定义为各分枝性状的中亲优势 H_m ，即 $H_m = F_m - MPV$ 。中亲优势率（ $RH_m/\%$ ） $[(F_m - MPV) / MPV] \times 100$ 。其中，中亲值（ MPV ）为双亲某性状的平均值。采用 EXCELE 2007 和 SPSS 18.0 统计软件进行基本描述性数据的统计分析 & 样本均值 t 检验。

1.4 数据分析

以两年性状调查的平均值为基础进行分析。采用盖钧镒等（2003）建立的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 F_2 世代分离分析方法，对 F_1 单株（株系）测量数据用 A（一对主基因）、B（两对主基因）两类 11 种遗传模型配合表型次数分布求出各种遗传模型的极大似然函数值（maximum likelihood value, MLV），由极大似然函数值计算出 AIC（Akaike’s information criterion）值。然后通过 AIC 值选择供选的相对最佳模型，同时进行一组适合性检验，包括均匀性检验 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 ，Smirnov 检验（ nW^2 ），Kolmogorov 检验（ D_n ），根据 AIC 值最小原则和适合性检验的结果选择出最优模型（Cai et al., 2008）。根据最优模型采用最小二乘法估计出主基因的效应值、方差、主基因遗传率等遗传参数。主基因遗传率： $h^2_{mg} = \sigma^2_{mg} / \sigma^2_p$ （ h^2_{mg} ：主基因遗传率； σ^2_p ：表型方差； σ^2_{mg} ：主基因方差）。分析软件（王建康和盖钧镒，1997；盖钧镒 等，2003）由南京农业大学国家大豆改良中心提供。

2 结果与分析

2.1 切花小菊分枝性状在 F_1 代的表型分布与杂种优势表现

切花小菊 4 个分枝性状在亲本及 F_1 代分离的描述性数据分析见表 1。这 4 个分枝性状在 F_1 代变异系数为 14.60% ~ 38.89%，分离较广泛，为进一步遗传分析提供了较好的遗传差异基础。从表 1 中的偏度和峰度与 F_1 群体各分枝性状的次数分布图（图 1）可知，4 个分枝性状都分布于双亲之间，表现出连续性较好的正态分布趋势，表明它们可能属于多基因控制的数量性状。

表 1 切花小菊 ‘QX-145’ 与 ‘南农银山’ 杂交 F_1 代分枝性状表型特征值
Table 1 Phenotypic statistic values for cut chrysanthemum branch traits in F_1 population derived from cross between ‘QX-145’ and ‘Nannong Yinshan’

性状 Trait	最小值 Minimum	最大值 Maximum	极值 Range	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数/% CV	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
一级分枝数 Primary branch number	3.3	17.5	14.2	8.60	3.13	36.36	0.56	- 0.04
分枝高度/cm Branch height	9.0	54.9	45.9	26.28	10.22	38.89	0.56	- 0.05
一级分枝长度/cm Primary branch length	11.3	82.4	71.2	33.03	12.06	36.50	0.75	1.94
分枝角度/ $^{\circ}$ Branch angle	28.2	56.3	28.1	38.10	5.56	14.60	0.52	0.39

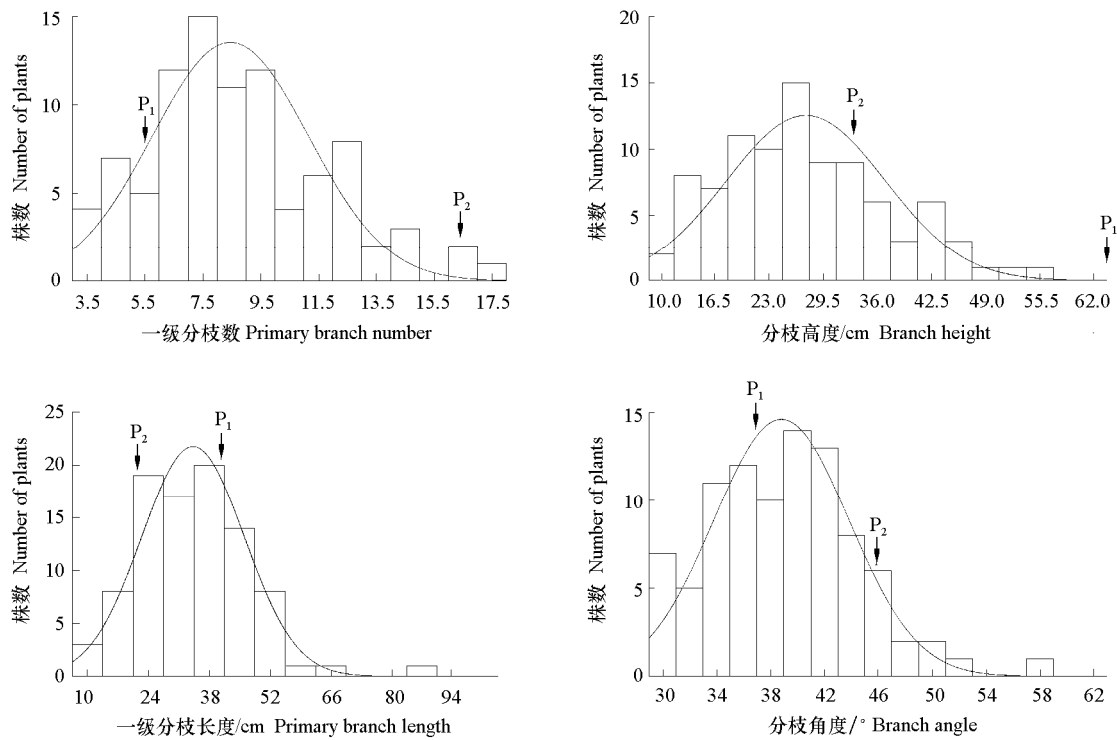


图 1 切花小菊 ‘QX-145’ × ‘南农银山’ 杂交 F₁ 群体 4 个分枝相关性状的频数分布
Fig. 1 Frequency distributions for the four branch- related traits segregating in F₁ population derived from a cross between cut chrysanthemum ‘QX-145’ and ‘Nannong Yinshan’

由表 2 可以看出,除一级分枝长度外,一级分枝数、分枝高度、分枝角度 3 个分枝性状的中亲优势值均达极显著水平,中亲优势分别为 - 2.35、- 23.27 和 - 3.69。F₁ 群体中一级分枝数、分枝高度和分枝角度的中亲优势值均为负值,说明这 3 个性状的杂种优势在 F₁ 代呈下降趋势。同时由表 1、表 2 和图 1 可发现, F₁ 群体中各分枝性状均存在正向或负向超出亲本的个体,表明杂交后代超亲分离现象存在的普遍性。但是 F₁ 群体 4 个分枝性状的平均值均介于双亲之间,说明这种超亲分离现象并未形成超亲优势。

表 2 切花小菊分枝性状在 F₁ 代的杂种优势表现
Table 2 Heterosis of branch traits in F₁ segregating population derived from cross between ‘QX-145’ and ‘Nannong Yinshan’

性状 Trait	QX-145	南农银山 Nannong Yinshan	中亲值 MPV	F ₁ 分离群体 F ₁ segregating population	
				中亲优势 H _m	中亲优势率/% RH _m
一级分枝数 Primary branch number	5.5 ± 0.71	16.4 ± 1.01	10.95	- 2.35**	- 21.46
分枝高度/cm Branch height	65.4 ± 4.50	33.7 ± 4.88	49.55	- 23.27**	- 46.96
一级分枝长度/cm Primary branch length	40.0 ± 4.90	22.1 ± 3.91	31.05	2.01	6.46
分枝角度/° Branch angle	45.6 ± 3.66	37.8 ± 3.05	41.7	- 3.69**	- 8.85

注: ** 表示在 0.01 水平差异显著。F₁ 群体中亲优势显著性检验为 F₁ 单株目标性状平均值与中亲值的单样本均值 *t* 检验结果。
Note: ** indicate significant difference at 0.01 probability level. The difference between F₁ and mid-parents value was analyzed by one-sample *t* test.

2.2 切花小菊各分枝性状的相关性分析

从表 3 可见, 在 6 对性状中有 4 对相关系数达到极显著水平, 且分枝高度与一级分枝长度、分枝角度之间呈极显著负相关; 分枝角度与一级分枝数、一级分枝长度之间呈极显著正相关, 表明各分枝性状之间具有复杂的相关关系。

表 3 切花小菊 ‘QX-145’ × ‘南农银山’ F₁ 作图群体中各分枝性状的 Pearson 相关性
Table 3 Pearson correlation coefficients between branch traits in cut chrysanthemum F₁ mapping population derived from ‘QX-145’ and ‘Nannong Yinshan’

性状 Trait	一级分枝数 Primary branch number	分枝高度 Branch height	一级分枝长度 Primary branch length	分枝角度 Branch angle
一级分枝数 Primary branch number	1			
分枝高度 Branch height	- 0.09	1		
一级分枝长度 Primary branch length	0.19	- 0.49**	1	
分枝角度 Branch angle	0.29**	- 0.31**	0.38**	1

注: ** 表示极显著差异, $P < 0.01$ 。

Note: ** indicate significant difference at 0.01 probability level.

2.3 切花小菊分枝性状最适遗传模型的适合性分析

利用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型单个分离世代的分离分析方法, 对 F₁ 群体 4 个分枝性状两年表型数据均值进行分析。首先计算 A 和 B 两类共 11 种模型与表型资料的配伍情况, 得到极大似然值和 AIC 值 (表 4)。根据遗传模型选取的原则, 选取 AIC 值最小及与最小 AIC 值比较接近的遗传模型作为备选模型。以分枝角度为例, 比较各遗传模型下的计算结果, AIC 值最小的模型有 A-0、A-2 和 B-6 共 3 种模型, 其 AIC 值分别为 579.6804、581.6867 和 581.6793, 可以作为备选最适模型。

表 4 切花小菊 ‘QX-145’ × ‘南农银山’ 杂交 F₁ 群体各分枝性状分离分析的 AIC 值
Table 4 Akaike information criterion (AIC) values of various genetic models for branch traits in joint segregation analysis of F₁ population derived from cross between ‘QX-145’ and ‘Nannong Yinshan’

模型 Model	一级分枝数 Primary branch number	分枝高度 Branch height	一级分枝长度 Primary branch length	分枝角度 Branch angle
A-0	474.1176	691.7807	<u>722.1421</u>	<u>579.6804</u>
A-1	472.3752	689.1044	725.3791	581.7649
A-2	476.1073	693.7704	724.1443	581.6867
A-3	478.1157	695.7787	726.1395	583.6785
A-4	<u>472.3726</u>	<u>689.1018</u>	725.3789	581.7646
B-1	475.8408	700.7318	733.4842	589.3981
B-2	474.7946	693.1033	728.2066	583.6692
B-3	478.1033	695.7665	726.1452	583.6907
B-4	476.1092	693.7722	724.1466	581.6824
B-5	478.1163	695.7794	726.1402	583.6792
B-6	476.1163	693.7793	724.1403	581.6793

注: 带下划线数字为最小 AIC 值对应的最适遗传模型。

Note: The number underlined indicates that the smallest AIC value corresponds to the optimal genetic mode.

利用 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 ${}_nW^2$ 和 D_n 对这 3 个备选模型进行适合性检验 (表 5), 选择统计量达到显著个数最少的模型作为最优模型, 结果表明 3 个模型的统计量均未达到显著水平, 但 A-0 模型的 AIC 值最小, 表明 A-0 模型能够对菊花分枝角度的遗传作出充分解释, 所以选择 A-0 模型作为分枝角度的最优模型, 说明在本研究中, 切花小菊分枝角度无主基因控制, 可能表现为受环境影响较大的多基因控制。

同理可知, 一级分枝数和分枝高度表现为由 1 对主基因控制的 A-4 模型, 主基因表现为负向完全显性, 即显性效应等于负的加性效应; 一级分枝长度符合 A-0 模型, 和分枝角度相同, 表现为无主基因控制, 可能受环境影响比较大的多基因控制。

表 5 入选模型的适合性检验
Table 5 Test for goodness-of-fit of selected genetic model

性状 Trait	模型 Model	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
一级分枝数 Primary branch number	A-4	0.007(0.9319)	0.003(0.9581)	0.015(0.9039)	0.0232($P > 0$)	0.0365($CD_{0.05} = 0.1434$)
分枝高度 Branch height	A-4	0.001(0.9745)	0(0.9923)	0.007(0.9321)	0.0159($P > 0$)	0.0363($CD_{0.05} = 0.1435$)
一级分枝长度 Primary branch length	A-0	0.089(0.7657)	0.130(0.7179)	0.089(0.7712)	0.392($P > 0.05$)	0.0520 ($CD_{0.05} = 0.1434$)
分枝角度 Branch angle	A-0	0.120(0.7287)	0.122(0.7264)	0.003(0.9550)	0.0484($P > 0$)	0.0683 ($CD_{0.05} = 0.1434$)

注: 统计量 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 D_n 括号内为概率值统计量, ${}_nW^2$ 的临界值为 0.461 ($P = 0.05$)。
Note: The value in parentheses after U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 and D_n means probability, the value of ${}_nW^2$ is 0.461 at 0.05 significant level.

2.4 切花小菊分枝性状的遗传参数估计

根据各个分枝性状遗传模型参数的极大似然估计值, 估计最适遗传模型的遗传参数 (表 6)。由表 6 可知, 一级分枝数和分枝高度的主基因加性效应均表现为增效。控制一级分枝数的主基因加性效应为 2.58, 主基因遗传率为 51.45%。控制分枝高度的主基因加性效应为 8.62, 主基因遗传率为 53.92%。这两个分枝性状的遗传率均为高度遗传力。

表 6 切花小菊不同分枝性状在各最优模型下遗传参数的估计值
Table 6 Estimation of genetic parameters for branch traits of cut chrysanthemum at its optimal genetic model

遗传参数 Genetic parameters	一级分枝数 Primary branch number	分枝高度 Branch height
m	9.88	30.77
d	2.58	8.62
σ_p^2	9.68	103.35
σ_{mg}^2	4.98	55.73
$h_{mg}^2/\%$	51.45	53.92

注: m : 群体均方; d : 主基因加性效应; σ_p^2 : 表型方差; σ_{mg}^2 : 主基因方差; h_{mg}^2 : 主基因遗传率。

Note: m : population mean square variance; d : major-gene additive effect; σ_p^2 : phenotypic variance; σ_{mg}^2 : major-gene variance; h_{mg}^2 : major-gene heritability.

3 讨论

3.1 切花小菊分枝性状的杂种优势表现

杂种优势利用是菊花杂交育种的重要途径之一。从遗传基础来说, 杂种优势来源于亲本的遗传异质性, 掌握遗传多样性材料, 选择基因位点差异较大的材料做亲本, 其组配的杂交组合后代群体出现杂种优势的可能性会比较大(周蓉和段乃雄, 1995; 陈四龙 等, 2009)。本研究中选择分枝特性差异显著的两个切花小菊品种进行杂交, 由于亲本间的表型差异比较大, 其 F_1 分枝性状的变异系数为 14.60%~38.89%, 遗传基础得到较大拓宽。除一级分枝长度外, 其它 3 个分枝性状均表现出极显著的杂种优势。在 4 个分枝性状中, 3 个性状在 F_1 群体杂种优势下降, 这与已有研究结果相同。陈云志等(1991)、蒋甲福等(2003)和张飞等(2011a)在研究菊花杂交组合后代的营养性状遗传表现时发现, F_1 群体与双亲比较表现出明显的弱势, 杂种优势下降。而陈发棣等(2003)和李辛雷等(2008)研究发现菊花杂交后代的舌状花数、管状花数和花径与双亲比较, F_1 代都呈明显的杂种优势, 随着亲本舌状花数和管状花数的增多, 组合平均杂种舌状花数、管状花数和花序直径的增加幅度变缓。由此可见, 由于菊花亲本的异质程度不同, 在不同的杂交组合间杂种优势的表现程度也不同。

本研究中发现, 一级分枝数、分枝高度、分枝角度 3 个分枝性状的中亲优势值为负值且均达极显著水平, 中亲优势率显著下降, 说明这 3 个分枝性状在本研究杂交组合的杂种优势存在显性遗传效应。 F_1 代的杂种优势源于基因的杂合性。栽培菊花的遗传背景复杂, 由于菊花本身高度杂合性, 两亲本杂交后, 其 F_1 代势必发生广泛分离, 从而导致 F_1 代杂种优势衰退、性状变异程度扩大和正向或负向的超亲分离现象普遍存在, 虽然只能有限的利用杂种优势, 却为杂交后代单株优良性状的选择创造了更加有利的条件, 对新品种选育具有重要作用。

3.2 切花小菊分枝性状的遗传效应

切花菊 F_1 群体各分枝性状之间具有复杂的相关性, 正确处理不同性状间的相关关系, 可提高选择效果。诸如分枝角度与一级分枝数、一级分枝长度之间呈极显著正相关, 分枝高度与一级分枝长度、分枝角度之间呈极显著负相关。所以在菊花育种选择的过程中, 一方面可以选择相对易测量的性状进行选择, 另一方面对变异系数小的性状, 可以利用变异系数高、并与它们具有显著相关关系的性状作为指示性状进行间接选择, 提高育种效果(李华丽 等, 2011)。

研究结果表明, 在 4 个分枝性状中, 除一级分枝长度和分枝角度无主基因控制外, 在一级分枝数和分枝高度 2 个性状中分别检测到一对主基因的存在, 主基因遗传率分别达到 51.45%和 53.92%, 且这 2 个分枝性状的主基因主要表现为加性基因效应, 与已有研究结果(Hemalata et al., 1992; Raghava et al., 1992; Sirohi & Behera, 2000; Pal & George, 2002; Ghlmiray & Sarkar, 2005)类似, 因此, 可以在菊花育种中通过主基因的加性效应对优良分枝性状进行定向选择。一级分枝数和分枝高度受环境影响较小, 早世代对它进行选择易于获得预期的结果(郭媛 等, 2008), 而一级分枝长度和分枝角度受环境影响较大, 早期选择时可以适当扩大入选率(顾万春, 2004)。虽然单个分离世代无法像多世代联合分析的方法估计多基因等更多的遗传信息, 但是, 由于目前在栽培菊花上可供利用的分子标记较少(赵静媛 等, 2009a, 2009b), 所以这些主基因的存在将有助于进一步理解切花菊分枝性状的遗传基础, 同时对加快切花菊分子育种、缩短切花菊育种周期具有促进作用。

References

- Cai C C, Tu J X, Fu T D. 2008. The genetic basis of flowering time and photoperiod sensitivity in rapeseed *Brassica napus* L. *Plant Genetics*, 44 (3): 326 – 333.
- Chen Yun-zhi, Jin Bai-mou, Wu Shu-fang, He Xiao-di, Yao Guang-su. 1991. The performance of some traits of F₁ generation of chrysanthemum varietal hybridization. *Acta Horticulturae Sinica*, 18 (3): 258 – 262. (in Chinese)
- 陈云志, 金白谋, 吴淑芳, 何小弟, 姚光苏. 1991. 菊花种间杂交若干性状在 F₁ 代的表现. *园艺学报*, 18 (3): 258 – 262.
- Chen Fa-di, Jiang Jia-fu, Guo Wei-ming. 2003. Heredity of several flower characters in *Dendranthema grandiflora* with small inflorescences. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (2): 175 – 182. (in Chinese)
- 陈发棣, 蒋甲福, 郭维明. 2003. 小菊花器若干性状在 F₁ 代的表现. *园艺学报*, 30 (2): 175 – 182.
- Chen Si-long, Li Yu-rong, Cheng Zeng-shu, Liao Bo-shou, Lei Yong, Liu Ji-sheng. 2009. Heterosis and genetic analysis of oil content in peanut using mixed model of major gene and polygene. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (9): 3048 – 3057. (in Chinese)
- 陈四龙, 李玉荣, 程增书, 廖伯寿, 雷 永, 刘吉生. 2009. 花生含油量杂种优势表现及主基因 + 多基因遗传效应分析. *中国农业科学*, 42 (9): 3048 – 3057.
- Cheng Wei-dong, Tan Xian-jie, Qin Lan-qiu, Zhou Jin-guo, Jiang Yu-feng, Xie He-xia, Wu Zi-kai. 2009. Genetic analysis of maize sheath blight resistance by using major gene plus polygene mixed inheritance model. *Journal of Maize Sciences*, 17 (2): 16. (in Chinese)
- 程伟东, 谭贤杰, 覃兰秋, 周锦国, 江禹奉, 谢和霞, 吴子恺. 2009. 玉米纹枯病抗性的主基因 + 多基因混合遗传分析. *玉米科学*, 17 (2): 16.
- Grattapaglia D, Sederoff R. 1994. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using a pseudo-testcross: Mapping strategy and RAPD markers. *Genetics*, 137: 1121 – 1137.
- Gai Jun-yi, Zhang Yuan-ming, Wang Jian-kang. 2003. Genetic system of quantitative traits in plants. Beijing: Science Press: 96 – 102. (in Chinese)
- 盖钧镨, 章元明, 王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社: 96 – 102.
- Gu wan-chun. 2004. Statistical genetics. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 顾万春. 2004. 统计遗传学. 北京: 科学出版社.
- Ghlmiray T, Sarkar I. 2005. Variability studies in chrysanthemum grown over two environments. *Research on Crops*, 6 (3): 514.
- Guo Yuan, Wan Zhi-bing, Chen Xian-gong, Hong De-lin. 2008. Genetic analysis on number of primary and secondary branches per panicle in Japonica rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Nanjing Agricultural University*, 31 (3): 8 – 12. (in Chinese)
- 郭 媛, 万志兵, 陈献功, 洪德林. 2008. 粳稻一次枝梗数和二次枝梗数的遗传分析. *南京农业大学学报*, 31 (3): 8 – 12.
- Guo Hai-lin, Gao Ya-dan, Xue Dan-dan, Chen Xuan, Liu Jian-xiu. 2009a. Genetic analysis of cold tolerance of *Zoysia* grass. *Acta Prataculturae Sinica*, 18 (3): 53 – 58. (in Chinese)
- 郭海林, 高雅丹, 薛丹丹, 陈 宣, 刘建秀. 2009a. 结缕草属植物抗寒性的遗传分析. *草业学报*, 18 (3): 53 – 58.
- Guo Hai-lin, Chen Xuan, Xue Dan-dan, Zheng Yi-qi, Wang Zhi-yong, Liu Jian-xiu. 2009b. Genetic analysis of green period of *Zoysia*. *Acta Prataculturae Sinica*, 18 (4): 147 – 153. (in Chinese)
- 郭海林, 陈 宣, 薛丹丹, 郑轶琦, 王志勇, 刘建秀. 2009b. 结缕草属植物青绿期的遗传分析. *草业学报*, 18 (4): 147 – 153.
- Hemalata B, Patil A A, Nalawadi U G. 1992. Variability studies in chrysanthemum source. *Prog Hort*, 24 (1 – 2): 55 – 59.
- Hemmat M, Weedon N F, Manganaris A G. 1994. A molecular marker linkage map for apple. *Journal of Heredity*, 85: 4 – 11.
- Hou Bei-wei, Dou Bing-de, Zhang Yuan-ming, Li Sheng-qiang, Yang Jin-Bin, Liu Fu-xia, Du Jin-kun, Sun Qi-xin. 2006. The mixed major gene plus polygenes inheritance for female fertility in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Hereditas*, 28 (12): 1567 – 1572. (in Chinese)
- 侯北伟, 窦秉德, 章元明, 李生强, 杨晋彬, 刘福霞, 杜金昆, 孙其信. 2006. 小麦雌性育性的主基因 + 多基因混合遗传分析. *遗传*, 28 (12): 1567 – 1572.
- Hong Bo, Shi Chun-feng, Zhang Xiao-jiao, Gao Jun-ping. 2009. Advances in research of ornamental and agricultural traits in chrysanthemum by gene engineering. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (4): 1348 – 1358. (in Chinese)
- 洪 波, 史春风, 张晓娇, 高俊平. 2009. 菊花观赏性状和农艺性状基因工程改良研究进展. *中国农业科学*, 42 (4): 1348 – 1358.
- Jiang Jia-fu, Chen Fa-di, Guo Wei-ming. 2003. Heredity of several characters in *Dendranthema grandiflora* with small inflorescences. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 26 (2): 11 – 15. (in Chinese)

- 蒋甲福, 陈发棣, 郭维明. 2003. 小菊杂种一代部分性状的遗传与变异. 南京农业大学学报, 26 (2): 11 - 15.
- Kumar R, Gopal J. 2006. Repeatability of progeny mean, combining ability, heterosis and heterobeltiosis in early generations of a potato breeding programme. Potato Research, 49: 131 - 141.
- Li B, Wu R. 1997. Heterosis and genotype \times environment interactions of juvenile aspens in two contrasting sites. Canadian Journal of Forestry Research, 27 (10): 1525 - 1537.
- Li Hong-jian. 1993. Chinese chrysanthemum. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press. (in Chinese)
- 李鸿渐. 1993. 中国菊花. 南京: 江苏科学技术出版社.
- Li Hua-li, Chen Mei-xia, Ruan Qi-chen, Yao Yun-xin, Chen Shun-hui, Qi Jian-min, Guo Yu-chun. 2011. Genetic variation analyze of seven yield traits of $F_{2,3}$ family in tobacco. Chinese Agricultural Science Bulletin, 27 (16): 94 - 98. (in Chinese)
- 李华丽, 陈美霞, 阮奇城, 姚运法, 周东新, 陈顺辉, 祁建民, 郭玉春. 2011. 烟草 $F_{2,3}$ 家系 7 个主要产量性状的遗传变异分析. 中国农学通报, 27 (16): 94 - 98.
- Li Xin-lei, Chen Fa-di. 2004. Advances of genetic improvement and germplasm resources for chrysanthemum. Chinese Bulletin of Botany, 21 (4): 392 - 401. (in Chinese)
- 李辛雷, 陈发棣. 2004. 菊花种质资源与遗传改良研究进展. 植物学通报, 21 (4): 392 - 401.
- Li Xin-lei, Chen Fa-di, Zhao Hong-bo. 2008. Heredity of several flower characters in *Dendranthema*. Scientia Agricultura Sinica, 41 (3): 786 - 794. (in Chinese)
- 李辛雷, 陈发棣, 赵宏波. 2008. 菊属种间杂种若干花器官性状的表现. 中国农业科学, 41 (3): 786 - 794.
- Luo Qing-yun, Yu Bing-jun, Liu You-liang, Zhang Yuan-ming, Xue Yan-ling, Zhang Yan. 2004. The mixed inheritance analysis of salt tolerance in cultivars of *Glycine max*. Soybean Science, 23 (4): 239 - 243. (in Chinese)
- 罗庆云, 於丙军, 刘友良, 章元明, 薛艳玲, 张 艳. 2004. 栽培大豆耐盐性的主基因 + 多基因混合遗传分析. 大豆科学, 23 (4): 239 - 243.
- Magnussen S, Yeatman C W. 1987. Early testing of jack pine: II. Variance and repeatability of stem and branch characters. Canadian Journal of Forest research, 17 (6): 460 - 465.
- Marron N, Ceulemans R. 2006. Genetic variation of leaf traits related to productivity in a *Populus deltoids* \times *P. nigra* family. Canadian Journal of Forestry Research, 36: 390 - 400.
- Pal P, George S V. 2002. Genetic variability and correlation studies in chrysanthemum. Horticultural Journal, 15 (2): 75 - 81.
- Ritter E, Gebhardt C, Salamini F. 1990. Estimation of recombination frequencies and construction of RFLP linkage maps in plants from crosses between heterozygous parents. Genetics, 135: 645 - 654.
- Raghava S P S, Negi S S, Nancharaiah D. 1992. Genetic variability, correlation and path analysis in chrysanthemum. Indian Journal of Horticulture, 49 (2): 200 - 204.
- Sirohi P S, Behera T K. 2000. Genetic variability in chrysanthemum. Journal of Ornamental Horticulture, 3 (1): 34 - 36.
- Wang Jian-kang, Gai Jun-yi. 1997. Identification of major gene and polygene mixed inheritance model and estimation of genetic parameters of a quantitative trait from F_2 progeny. Hereditas, 24 (5): 432 - 440. (in Chinese)
- 王建康, 盖钧镒. 1997. 利用杂种 F_2 世代鉴定数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型并估计其遗传效应. 遗传学报, 24 (5): 432 - 440.
- Wang Qing-yu, Zhu Li-hong, Gai Jun-yi, Wang Jian-kang. 2004. Analysis on the major gene and multi gene mixed inheritance of wide compatibility gene in rice. Hereditas, 26 (6): 898 - 902. (in Chinese)
- 王庆钰, 朱立宏, 盖钧镒, 王建康. 2004. 水稻广亲和性遗传的主基因 + 多基因混合模型分析. 遗传, 26 (6): 898 - 902.
- Zhou Rong, Duan Nai-xiong. 1995. Esterase isozyme in some *Arachis* species. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 17 (3): 29 - 33. (in Chinese)
- 周 蓉, 段乃雄. 1995. 花生野生种的酯酶同工酶与种间杂种优势关系的研究. 中国油料作物学报, 17 (3): 29 - 33.
- Zhang Jie-fu, Qi Cun-kou, Pu Hui-ming, Chen Song, Chen Feng, Chen Xin-jun, Gao Jian-qin, Fu Shou-zhong. 2007. Genetic analysis of apetalous in *Brassica napus* L. using mixed model of major gene and polygene. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 29 (3): 227 - 232. (in Chinese)
- 张洁夫, 戚存扣, 浦惠明, 陈 松, 陈 锋, 陈新军, 高建芹, 傅寿仲. 2007. 甘蓝型油菜花瓣缺失性状的主基因 + 多基因遗传分析. 中国油料作物学报, 29 (3): 227 - 232.
- Zheng Yi-qi, FU Xin-tong, Guo Hai-lin, Liu Jian-xiu. 2009. Genetic analysis of morphological characters of centipedegrass hybrids. Acta

- Prataculturae Sinica, 18 (6): 264 - 269. (in Chinese)
- 郑铁琦, 符心童, 郭海林, 刘建秀. 2009. 假俭草杂交后代部分外部性状的遗传分析. 草业学报, 18 (6): 264 - 269.
- Zhao Jing-yuan, Chen Fa-di, Teng Nian-jun, Chen Su-mei. 2009a. Genetic analysis and RAPD marker of creeping habit in ground-cover chrysanthemum. Scientia Agricultura Sinica, 42 (2): 734 - 741. (in Chinese)
- 赵静媛, 陈发棣, 滕年军, 陈素梅. 2009a. 地被菊匍匐性的遗传分析与 RAPD 标记研究. 中国农业科学, 42 (2): 734 - 741.
- Zhao Jing-yuan, Chen Su-mei, Chen Fa-di. 2009b. Conversion of RAPD marker linked to creep plant type in ground-cover chrysanthemum to SCAR marker. Scientia Silvae Sinica, 45 (9): 147 - 150. (in Chinese)
- 赵静媛, 陈素梅, 陈发棣. 2009b. 与地被菊株型匍匐性连锁 RAPD 标记的 SCAR 转化. 林业科学, 45 (9): 147 - 150.
- Zhang Fei, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Chen Su-mei, Li Feng-tong. 2010a. Heterosis and mixed genetic analysis of inflorescence traits of chrysanthemum. Scientia Agricultura Sinica, 43 (14): 2953 - 2961. (in Chinese)
- 张 飞, 陈发棣, 房伟民, 陈素梅, 李凤童. 2010a. 菊花花器性状杂种优势表现与混合遗传分析. 中国农业科学, 43 (14): 2953 - 2961.
- Zhang Fei, Fang Wei-min, Chen Fa-di, Chen Su-mei. 2010b. Combining ability analysis on ornamental characters of chrysanthemum. Acta Horticulturae Sinica, 37 (4): 589 - 596. (in Chinese)
- 张 飞, 房伟民, 陈发棣, 陈素梅. 2010b. 菊花观赏性状的配合力分析. 园艺学报, 37 (4): 589 - 596.
- Zhang Fei, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Chen Su-mei, LI Feng-tong. 2011a. Heterosis and major gene plus polygene mixed genetic analysis for vegetative traits in chrysanthemum. Scientia Silvae Sinica, 47 (2): 47 - 52. (in Chinese)
- 张 飞, 陈发棣, 房伟民, 陈素梅, 李凤童. 2011a. 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. 林业科学, 47 (2): 47 - 52.
- Zhang Fei, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Chen Su-mei, Liu Pu-sheng, Yin Dong-mei. 2011b. Heterosis and mixed genetic analysis for florescence-related traits of chrysanthemum. Journal of Nanjing Agricultural University, 34 (4): 31 - 36. (in Chinese)
- 张 飞, 陈发棣, 房伟民, 陈素梅, 尹冬梅. 2011b. 菊花花期性状的杂种优势与混合遗传分析. 南京农业大学学报, 34 (4): 31 - 36.

征 订

欢迎订阅《园艺学报》

《园艺学报》是中国园艺学会和中国农业科学院蔬菜花卉研究所主办的学术期刊, 创刊于 1962 年, 刊载有关果树、蔬菜、观赏植物、茶及药用植物等方面的学术论文、研究报告、专题文献综述、问题与讨论、新技术新品种以及园艺研究动态与信息, 适合园艺科研人员、大专院校师生及农业技术推广部门专业技术人员阅读参考。

《园艺学报》是中文核心期刊, 被英国《CAB 文摘数据库》、美国 CA 化学文摘、日本 CBST 科学技术文献速报、俄罗斯 AJ 文摘杂志、CSCD 中国科学引文数据库等多家数据库收录。《园艺学报》荣获第三届国家期刊奖及“中国精品科技期刊”、“中国权威学术期刊”、“新中国 60 年有影响力的期刊”、“中国国际影响力优秀学术期刊”等称号。

根据“中国学术期刊影响因子年报(2011 版)”,《园艺学报》复合总被引频次为 11 630, 期刊综合总被引频次 5 317, 复合影响因子 1.780, 期刊综合影响因子 1.124。

《园艺学报》为月刊, 每月 25 日出版。每期定价 40 元, 全年 480 元。国内外公开发售, 全国各地邮局办理订阅, 国内邮发代号 82 - 471, 国外发行由中国国际图书贸易总公司承办, 代号 M448。漏订者可直接寄款至编辑部订购。

编辑部地址: 北京市海淀区中关村南大街 12 号中国农业科学院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部;

邮政编码: 100081; 电话: (010) 82109523。

E-mail: yuanyixuebao@126.com。

网址: <http://www.ahs.ac.cn>。