

# 菊属与菊蒿属、亚菊属和芙蓉菊属的属间杂种的 育种利用研究

许莉莉, 朱文莹, 王海滨, 房伟民, 滕年军, 陈素梅, 廖 园, 陈发棣\*

(南京农业大学园艺学院, 南京 210095)

**摘 要:** 以栽培菊品种‘秀曼戴花’、‘6045-7’、‘猫眼’、‘T1012’、‘韩 2’为母本, 分别与菊属菊花脑 × 菊蒿属菊蒿 (简称 JJ)、菊属大岛野路菊 × 亚菊属多花亚菊 (简称 DD) 和菊属大岛野路菊 × 芙蓉菊属芙蓉菊 (简称 DF) 等 3 个属间 F<sub>1</sub> 杂种进行人工杂交及回交研究。结果发现, 以‘秀曼戴花’、‘6045-7’为母本, 与 JJ 杂交, 未获得种子; ‘猫眼’ × DD 杂交结实率及回交结实率均较低, 而 ‘T1012’ × DF 及 ‘韩 2’ × DF 杂交结实率较高, 以 ‘T1012’ × DF 杂交后代为父本, 与 ‘T1012’ 回交, 成功获得回交后代。杂交及回交后代性状出现不同程度分离, 并存在超亲个体。杂交及回交后代的染色体数并不都是父母本的平均值, 存在非整倍体。耐盐性鉴定结果表明, 以属间杂种为“桥梁”可将芙蓉菊及多花亚菊的耐盐性导入栽培菊花, 提高了栽培菊花的耐盐性。

**关键词:** 菊花; 属间杂种; 杂交; 回交; 耐盐性

**中图分类号:** S 682.1<sup>1</sup>

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2015) 03-0513-10

## Studies on Breeding Value of Three Intergeneric Hybrids Between *Chrysanthemum* and *Tanacetum*, *Ajanina* and *Crossostephium*

XU Li-li, ZHU Wen-ying, WANG Hai-bin, FANG Wei-min, TENG Nian-jun, CHEN Su-mei, LIAO Yuan, and CHEN Fa-di\*

(Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** In allied genera of chrysanthemum, many wild species possess elite attributes such as resistance to disease, insect, virus and environment, *Crossostephium chinense* (L.) Makino is one of them. It is mostly found in the coastal forest, mainly distributed in the cracks of bed rock, and possesses high salt tolerance. But it is usually difficult to obtain hybrids between these allied genera species and chrysanthemum cultivars. Bridge parent is an effective way to overcome distant hybridization and transfer useful genetic variation to elite germplasm. Here, three intergeneric hybrids, [*Chrysanthemum nankingense* (Hand.-Mazz.) Y. R. Ling × *Tanacetum vulgare* L.] F<sub>1</sub> (short for JJ), [*Chrysanthemum crassum* (Kitam.) Kitam. × *Ajanina myriantha* (Franchet) Ling ex Shih] F<sub>1</sub> (short for DD), [*Chrysanthemum crassum* (Kitam.) Kitam. × *Crossostephium chinense* (L.) Makino] F<sub>1</sub> (short for DF), as bridge parent, were hybridized with chrysanthemum to study the possibility of transfer useful genetic variation to chrysanthemum

**收稿日期:** 2014-09-18; **修回日期:** 2015-02-03

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31272203); 教育部新世纪优秀人才支持计划项目 (NCET-12-0890)

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

cultivars and innovate chrysanthemum germplasm. The main results showed that: No seed was obtained between *C. morifolium* ‘Xiumandaihua’, ‘6045-7’ and JJ. The seed set of cross and backcross between *C. morifolium* ‘Maoyan’ and DD was very low, only one cross hybrid and three single backcross hybrids using *C. morifolium* ‘Maoyan’ as paternal parent were obtained. The seed set of cross between *C. morifolium* ‘T1012’, ‘Han 2’ (both female parent) and DF was comparatively higher, and single backcross hybrids using *C. morifolium* ‘T1012’ as paternal parent were successfully obtained. The cross hybrids and backcross hybrids differentiated obviously from their parents in many morphological characters and chromosome number and salt tolerance, and there existed transgressive individuals and aneuploids. The results of salt tolerance identification showed that using intergeneric hybrids as bridge parent can successfully introduce the salt tolerance of *A. myriantha* and *Cr. chinense* into chrysanthemum cultivars, and improve its salt tolerance.

**Key words:** chrysanthemum; intergeneric hybrids; cross; backcross; salt tolerance

菊花近缘属植物中存在许多抗病、抗虫、抗逆等优良特性,如芙蓉菊属的芙蓉菊[*Crossostephium chinense* (L.) Makino]多生在海岸林中,分布在海滨岩缝(黄有军 等, 2007; 孙春青 等, 2010),具有较强的耐盐性。通过属间杂交可以将菊属野生近缘属植物的优良基因导入栽培菊花中,获得具有较高抗性或者观赏性的菊花新种质。菊花近缘属植物与栽培菊品种直接进行远缘杂交往往不易获得杂种,需要借助幼胚拯救技术、原生质体融合等,如 Tang 等(2009, 2010, 2011)和汤访评等(2011)通过幼胚拯救获得了菊属和亚菊属(*Ajanina*)、芙蓉菊属(*Crossostephium*)、太行菊属(*Opisthopappus*)、菊蒿属(*Tanacetum*)的属间杂种, Deng 等(2010)通过幼胚拯救获得栽培菊花‘钟山金桂’与蒿属黄金艾蒿(*Artemisia vulgaris* L. ‘Variegata’)的属间杂种, Furuta 等(2004)通过原生质体融合得到了蒿属大籽蒿(*Artemisia sieversiana*)和菊花的体细胞杂种;但获得的杂种后代往往表现不育,或者杂种后代数较少,如春黄菊族不同属间杂交,杂种胚的发育普遍存在早期败育现象(Tanaka & Watanabe, 1972; Wolff & Rijn, 1993),不利于对杂种后代进行育种应用。

属间杂交是打破种属间隔离,实现有利基因转移,创造植物新类型和获得有价值的新品种的有效方法之一(Eeckhaut et al., 2007)。在菊花育种中,以属间杂种为“桥梁”,与栽培菊花进行杂交是一种有效克服属间杂交不亲和获得菊花优良抗性新种质的有效手段。

本研究中利用 Tang 等(2009, 2010, 2011)获得的 3 个属间 F<sub>1</sub> 杂种为亲本,与栽培菊花进行杂交,创制菊花新种质,扩大栽培菊花基因库,同时探讨通过桥梁亲本将菊属近缘属的优良性状导入栽培菊花的可能性,为菊花育种提供重要中间材料。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料 3 个属间 F<sub>1</sub> 杂种 JJ、DD 和 DF,栽培菊‘秀曼戴花’(Xiumandaihua)、“6045-7”、“猫眼”(Maoyan)、“T1012”和“韩 2”(Han2)等(表 1),均种植在南京农业大学中国菊花种质资源保存中心。

表 1 试验材料  
Table 1 Plant materials

代号 Code	材料 Material
JJ	菊花脑 × 菊蒿属菊蒿 <i>Chrysanthemum nankingense</i> × <i>Tanacetum vulgare</i>
DD	大岛野路菊 × 亚菊属多花亚菊 <i>Chrysanthemum crassum</i> × <i>Ajania myrantha</i>
DF	大岛野路菊 × 芙蓉菊 <i>Chrysanthemum crassum</i> × <i>Crossosstephium chinense</i>
Xiumandaihua	栽培菊 ‘秀曼戴花’ <i>Chrysanthemum morifolium</i> ‘Xiumandaihua’
6045-7	栽培菊 ‘6045-7’ <i>Chrysanthemum morifolium</i> ‘6045-7’
Maoyan	栽培菊 ‘猫眼’ <i>Chrysanthemum morifolium</i> ‘Maoyan’
T1012	栽培菊 ‘T1012’ <i>Chrysanthemum morifolium</i> ‘T1012’
Han2	栽培菊 ‘韩 2’ <i>Chrysanthemum morifolium</i> ‘Han2’

1.2 试验方法

1.2.1 人工杂交及回交

于 2009 年 9—11 月进行杂交。选取发育良好的花蕾，在舌状花刚露色时去雄，即去除内轮两性管状花，同时剪去舌状花瓣直至可见柱头（不伤及柱头），用硫酸纸袋套袋，同时将父本花序套袋。待母本柱头伸出并开叉呈锐角和分泌黏液时（去雄后 3 ~ 5 d），收集已套袋的父本新鲜花粉，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，收集种子。结实率（%）= 种子数/（花序数 × 小花数）× 100。

2010 年 9—11 月将所获杂交后代与母本切花菊进行回交。所有种子于次年 4 月播种于穴盘，最后定植于大田。出苗率（%）= 成苗数/播种数 × 100。成活率（%）= 成活株数/出苗数 × 100。

2010 年 9 月与 2011 年 9 月，参照李鸿渐（1993）的方法分别统计亲本、杂交或回交后代植株叶长、叶宽、花序直径、花心直径、舌状花数、管状花数等形态性状，各性状均单株重复测量 5 次。

1.2.2 有丝分裂观察

参照李畅等（2008）的方法，取属间杂种及自交后代枝条扦插，待根尖长 1 ~ 2 cm 时于晴天中午取根尖，冰水处理 20 ~ 22 h 后用卡诺氏固定液（95%酒精和冰醋酸体积比 3 : 1）4 °C 下固定 24 h，45%醋酸压片，在 OlympusBX41 相差显微镜下观察并拍照。染色体数统计 30 个细胞以上。

1.2.3 耐盐性的鉴定

参考管志勇等（2010）、邱杨和李锡香（2009）的方法，采集父本、母本、杂交后代、回交后代生长良好的嫩梢于穴盘扦插。插穗生根并展开 10 ~ 12 片叶后将穴盘移至大棚内，缓苗生长 2 d，将长势一致的植株移于盛有自来水（预试验证明自来水与去离子水对试验的影响无显著差异）的塑料周转箱（体积 30.0 L）内进行通气水培，5 d 后设置盐胁迫处理。NaCl 浓度设置为 120 mmol · L<sup>-1</sup>（管志勇 等，2010），对照为等体积的水。每处理设置 6 株重复。试验期间保持盐浓度不变。

处理 7 d 后调查生长情况。盐害分为 6 级（邱杨和李锡香，2009）：0 级，植株生长正常；1 级，生长基本正常，个别植株下部少数叶片褪绿；2 级，植株 25%以下叶片褪绿、黄化；3 级，植株半数叶片褪绿、黄化；4 级，植株 75%叶片褪绿、黄化；5 级，植株严重受害，生长完全停止。盐害指数（%）= Σ 级别 × 该级别的株数/调查的总株数 × 5 × 100。

根据盐害指数将耐盐性分成 5 类（马雅琴和翁跃进，2005）：高耐（0 ~ 20.0）、耐盐（20.1 ~ 40.0）、中耐（40.1 ~ 60.0）、敏感（60.1 ~ 80.0）和高感（80.1 ~ 100）。

1.2.4 数据分析

采用 DPS7.05、Excel 2007 软件对试验数据进行统计分析，中亲优势 = F<sub>1</sub> 平均值 - 双亲平均值（即中亲值），差异显著性采用 Duncan’s 新复极差法以及单样本均值 t 检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 属间杂种与栽培菊杂交、回交结实及出苗情况

由表 2 可知, 以 Xiumandaihua、6045-7 为母本, 分别与 JJ 杂交, 未收到种子。以 Maoyan 为母本, 与 DD 杂交, 最终获得 1 株后代。以 T1012、Han2 为母本, 分别与 DF 杂交, 最终共获得后代分别为 30 株和 109 株。

以  $(\text{Maoyan} \times \text{DD})\text{F}_1$  为父本, 与母本 Maoyan 进行回交, 获得 30 株回交后代。从  $(\text{T1012} \times \text{DF})\text{F}_1$  中选择株系 TDF31, 与母本 T1012 进行回交, 获得 61 株回交后代 (表 2)。

表 2 属间杂种与栽培菊杂交、回交结实及出苗情况

Table 2 Seed setting and seedling of cross and backcross between chrysanthemum and three intergeneric hybrids

杂交/回交组合 Hybridization/ Back cross lines	结实率/% Seed setting rate	出苗率/% Germination rate	成活率/% Survival rate	成活株数 Survival number
Xiumandaihua $\times$ JJ	0	0	0	0
6045-7 $\times$ JJ	0	0	0	0
Maoyan $\times$ DD	0.83	0.10	100	1
T1012 $\times$ DF	5.78	35.43	88.23	30
Han2 $\times$ DF	47.98	77.42	75.69	109
Maoyan $\times$ $(\text{Maoyan} \times \text{DD})$	0.05	75.00	100	30
T1012 $\times$ $(\text{T1012} \times \text{DF})$	2.02	47.74	87.42	61

### 2.2 属间杂种与栽培菊杂交、回交后代性状统计

#### 2.2.1 杂交后代部分性状遗传表现

Maoyan  $\times$  DD 杂交后代除叶长/叶宽小于母本, 与父本差异不显著外, 其余各性状表现均介于父母本之间 (图 1, 表 3)。

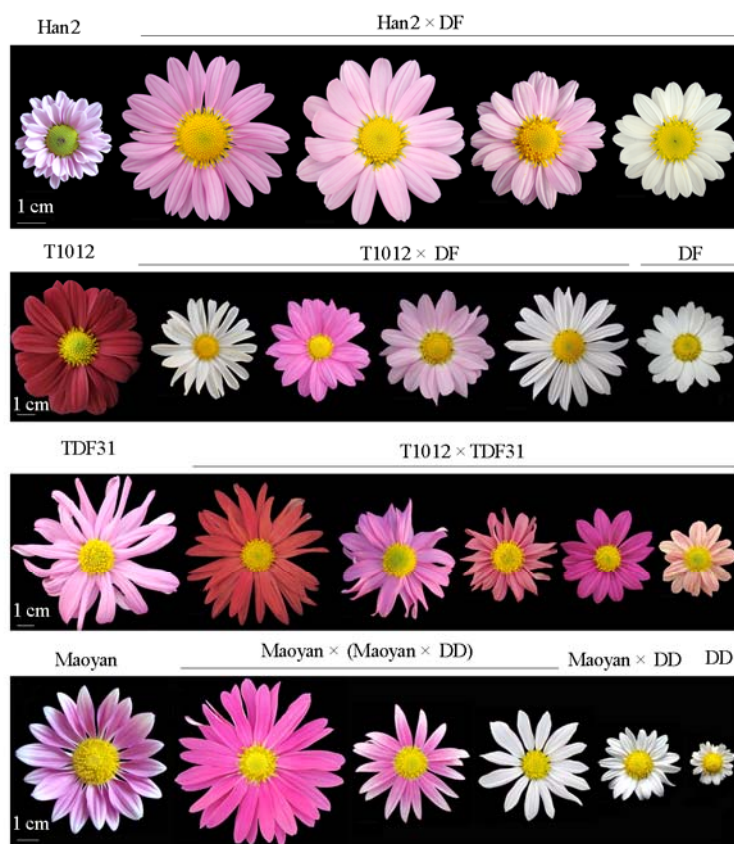


图 1 栽培菊、属间杂种及其杂交、回交后代花部形态

Fig. 1 Flower characteristics of chrysanthemum, the intergenneric hybrids, the cross and backcross hybrids between them

表 3 Maoyan × DD 杂交后代部分性状遗传表现  
Table 3 Morphological traits and their variation among *C. morifolium* ‘Maoyan’, DD and the hybrids

性状 Character	Maoyan (♀)	Maoyan × DD	DD (♂)
叶长/cm Leaf length	5.69 ± 0.76 a	4.95 ± 0.69 b	3.78 ± 0.42 c
叶宽/cm Leaf width	3.31 ± 0.28 b	3.78 ± 0.62 a	2.55 ± 0.20 c
叶长/叶宽 Leaf length/width	1.73 ± 0.24 a	1.31 ± 0.11 b	1.49 ± 0.15 b
舌状花数 Number of ray florets	20.50 ± 0.53 a	18.10 ± 2.08 c	19.4 ± 2.32 b
管状花数 Number of tubular florets	215.6 ± 17.16 a	130.7 ± 7.56 b	112.1 ± 9.68 c
花序直径/mm Inflorescence diameter	64.74 ± 2.63 a	36.10 ± 4.24 b	19.15 ± 1.55 c
花心直径/mm Flower disc diameter	21.25 ± 0.54 a	11.01 ± 0.57 b	8.87 ± 0.56 c
盐害指数 Salt harm index	68.0 ± 8.0 a	13.3 ± 4.2 bc	20.0 ± 0 bc
耐盐性 Salt tolerance	敏感 Sensitivity	高耐 High salt tolerance	高耐 High salt tolerance

注：表中数值为平均值和标准差，不同小写字母代表经 Duncan’s 新复极差检验显著差异（ $P < 0.05$ ）。

Note: Values with different superscript indicate significant differences at  $P < 0.05$  according to Duncan’s new multiple range test. Values represent mean ± standard deviation.

由表 4、表 5 可知，T1012 × DF 与 Han2 × DF 杂交后代各性状均发生了广泛分离，且部分性状存在显著的杂种优势，但部分性状在两组合后代中出现相反的表现。T1012 × DF 叶长、叶宽平均值为 4.44 cm、3.09 cm，表现为极显著负向中亲优势，变异系数高达 20.27%、24.27%，超低亲个体占 100.00%、96.67%，管状花数表现极显著的负向中亲优势，超低亲个体占 76.67%；Han2 × DF 叶长、叶宽平均值为 6.79 cm、4.24 cm，表现为极显著正向中亲优势，变异系数为 12.81%、13.68%，超低亲个体只占 3.17%和 0，60%以上介于双亲之间，并存在超高亲个体，花序直径中亲优势达到显著水平，超高亲个体出现概率均为 10.00%，管状花数后代表现极显著的正向中亲优势，超低亲个体只占 1.67%。两个组合杂种后代舌状花数、叶长/叶宽、花心直径以及花序直径均表现负向中亲优势。

表 4 T1012 × DF 杂交后代部分性状的遗传特点  
Table 4 Genetic characteristics of some traits in *C. morifolium* ‘T1012’, (*C. crassum* × *Cr. chinense*) F<sub>1</sub> and the hybrids

性状 Character	亲本 Parent plants			杂种 Hybrids			杂种与亲本的比较/% Comparison between hybrids and parents		
	T1012 (♀)	DF (♂)	中亲值 Mid-parent value	$\bar{x}$	CV/%	中亲优势 Mid-parent heterosis	小于低亲 < Small parent value	双亲之间 Between parent value	大于高亲 > High parent value
叶长/cm Leaf length	9.66	7.01	8.34	4.44	20.27	- 3.89**	100	0	0
叶宽/cm Leaf width	6.19	4.51	5.35	3.09	24.27	- 2.26**	96.67	3.33	0
叶长/叶宽 Leaf length/width	1.56	1.55	1.56	1.47	14.00	- 0.08*	73.33	0	26.67
舌状花数 Number of ray florets	26.00	21.83	23.92	23.34	21.68	- 0.49	53.33	36.67	10.00
管状花数 Number of tubular florets	206.80	233.17	219.99	186.13	15.02	- 33.85**	76.67	20.00	3.33
花序直径/mm Inflorescence diameter	63.03	55.30	59.17	55.97	9.22	- 3.20*	46.67	43.33	10.00
花心直径/mm Flower disc diameter	12.38	14.13	13.26	10.75	8.84	- 2.51**	96.67	3.33	0
盐害指数 Salt harm index	68.0	46.7	57.3	55.8	20.0	- 1.5	16.7	73.3	10.0

注：\*，\*\*分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著。F<sub>1</sub> 群体中亲优势显著性检验为 F<sub>1</sub> 单株目标性状平均值与中亲值的单样本均值 *t* 检验结果。下同。

Note: \*, \*\* indicate significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively. The difference between F<sub>1</sub> and mid-parents value was analyzed by one-sample *t* test. The same below.

表 5 Han2 × DF 杂交后代部分性状的遗传特点  
Table 5 Genetic characteristics of some traits in *C. morifolium* ‘Han2’, (*C. crassum* × *Cr. Chinense*) F<sub>1</sub> and the hybrids

性状 Character	亲本 Parent plants			杂种 Hybrids			杂种与亲本的比较/% Comparison between hybrids and parents		
	Han2 (♀)	DF (♂)	中亲值 Mid-parent value	$\bar{x}$	CV/%	中亲优势 Mid-parent heterosis	小于低亲 < Small parent value	双亲之间 Between parent value	大于高亲 > High parent valuee
叶长/cm Leaf length	5.36	7.01	6.19	6.79	12.81	0.60**	3.17	68.26	28.57
叶宽/cm Leaf width	3.06	4.51	3.79	4.24	13.68	0.45**	0	71.43	28.57
叶长/叶宽 Leaf length/width	1.77	1.55	1.66	1.62	8.20	- 0.04*	25.40	63.50	11.10
舌状花数 Number of ray florets	33.80	21.83	27.82	24.58	18.71	- 3.24**	35.00	61.67	3.33
管状花数 Number of tubular florets	135.8	233.17	184.49	194.97	15.42	10.48**	1.67	90.00	8.33
花序直径/mm Inflorescence diameter	36.08	55.30	45.69	45.91	12.20	0.22	5.00	85.00	10.00
花心直径/mm Flower disc diameter	9.01	14.13	11.57	10.75	11.63	- 0.82**	5.00	95.00	0

2.2.2 回交后代部分性状遗传表现

由表 6 可知, Maoyan × (Maoyan × DD) 后代叶长、叶宽均大于父母本, 叶长/叶宽小于母本大于父本。其中, 株系 1 的舌状花数显著多于母本, 株系 2 的舌状花数显著多于父本与母本无显著差异, 株系 3 的舌状花数显著少于父母本。3 株系的管状花数均少于母本, 株系 2 管状花较父本多, 而其余两个株系与父本无差异。株系 1 的花序直径显著大于母本, 其余两个株系介于父母本之间。花心直径显著小于母本 (图 1), 均偏向低亲。

表 6 Maoyan × (Maoyan × DD) 回交后代形态学比较  
Table 6 Morphological traits and their variation among *C. morifolium* ‘Maoyan’, *C. morifolium* ‘Maoyan’ × DD and BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> progenies

性状 Character	Maoyan (♀)	Maoyan × (Maoyan × DD)			Maoyan × DD (♂)
		1	2	3	
叶长/cm Leaf length	5.69 ± 0.76 b	10.29 ± 1.07 a	10.46 ± 1.08 a	10.60 ± 1.55 a	4.95 ± 0.6 b
叶宽/cm Leaf width	3.31 ± 0.28 b	6.62 ± 0.65 a	6.62 ± 0.41 a	7.25 ± 1.18 a	3.78 ± 0.62 b
叶长/叶宽 Leaf length/width	1.73 ± 0.24 a	1.56 ± 0.18 ab	1.58 ± 0.11 ab	1.47 ± 0.08 bc	1.31 ± 0.11 c
舌状花数 Number of ray florets	20.5 ± 0.53 bc	36.4 ± 5.41 a	21.4 ± 1.67 b	14.8 ± 1.30 d	18.1 ± 2.08 c
管状花数 Number of tubular florets	215.60 ± 17.16 a	128.60 ± 6.66 c	151.60 ± 28.40 b	132.40 ± 10.48 c	130.70 ± 7.56 c
花序直径/mm Inflorescence diameter	64.74 ± 2.62 b	74.91 ± 5.11 a	57.69 ± 3.37 c	36.10 ± 4.14 e	36.10 ± 4.14 e
花心直径/mm Flower disc diameter	21.25 ± 0.53 a	10.87 ± 0.61 b	10.59 ± 0.52 b	11.01 ± 0.51 b	11.01 ± 0.51 b
盐害指数 Salt harm index	68.0 ± 8.0 a	6.7 ± 6.7 c	8.0 ± 8.0 bc	26.7 ± 6.7 b	13.3 ± 4.2 bc
耐盐性 Salt tolerance	敏感 Sensitivity	高耐 High salt tolerance	高耐 High salt tolerance	耐盐 Salt tolerance	高耐 High salt tolerance

由表 7 可知, T1012 × (T1012 × DF) 后代除叶长、叶宽、盐害指数外, 其余性状均呈现正向中亲优势。叶长、叶宽、花序直径与 (T1012 × DF) 群体的性状分离趋势一致, 叶长/叶宽、管状花数、舌状花数、花心直径与 (T1012 × DF) 群体表现倾向于负向的离中亲优势 (负向 46.67% ~ 73.33%, 正向为 3.33% ~ 26.67%)。除管状花数无超低亲个体存在外, 其余性状均存在超低亲个体。

表 7 T1012 × (T1012 × DF) 回交后代部分性状的遗传特点

Table 7 Genetic characteristics of some traits in *C. morifolium* ‘T1012’, (*C. morifolium* ‘T1012’ × DF) F<sub>1</sub>-31 and the BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> progenies

性状 Character	亲本 Parent plants			杂种 Hybrids			杂种与亲本的比较/% Comparison between hybrids and parents		
	T1012 (♀)	T1012 × DF (♂)	中亲值 Mid-parent value	$\bar{x}$	CV /%	中亲优势 Mid-parent heterosis	小于低亲 < Small parent value	双亲之间 Between parent value	大于高亲 > High Parent value
叶长/cm Leaf length	9.66	8.60	9.13	8.98	15.79	- 0.16	40.32	20.97	38.71
叶宽/cm Leaf width	6.19	6.11	6.15	5.78	16.35	- 0.37**	62.90	1.61	35.49
叶长/叶宽 Leaf length/width	1.56	1.41	1.49	1.58	9.05	0.09**	11.29	30.65	58.06
舌状花数 Number of ray florets	26.00	22.00	24.00	24.53	19.93	0.53	36.96	34.78	28.26
管状花数 Number of tubular florets	206.80	130.80	168.80	179.71	17.19	10.91*	0	82.61	17.39
花序直径/mm Inflorescence diameter	63.03	49.18	56.10	57.41	20.12	1.31	15.22	63.04	21.74
花心直径/mm Flower disc diameter	12.38	9.78	11.08	12.02	9.20	1.67**	4.35	52.17	43.48
盐害指数 Salt harm index	68.0	33.3	50.7	44.1	51.4	- 6.6*	12.3	57.9	29.8

2.3 属间杂种与栽培菊杂交、回交后代染色体计数

由图 2 可知，母本‘猫眼’和父本 DD 均为六倍体，染色体数均为 54，该组合的杂交后代染色体数为 54，杂交后代与母本的回交后代株系 1 染色体数亦为 54。

母本‘T1012’和父本 DF 均为六倍体，染色体数均为 54，该组合的杂交后代株系 31 染色体数为 59，为非整倍体，其与母本的回交后代株系 28 染色体数为 58，亦为非整倍体。

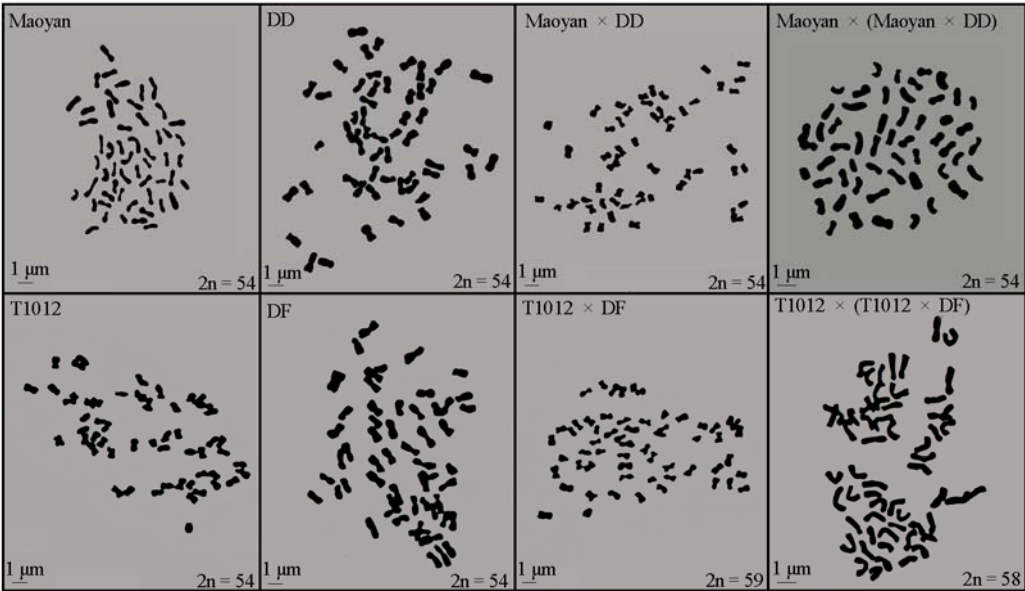


图 2 DD、DF、切花菊及杂交、回交后代根尖染色体有丝分裂中期图

Fig. 2 Mitotic metaphase in the root tips of the DD, DF, chrysanthemum cultivars, cross hybrid, backcross hybrid

## 2.4 属间杂种与栽培菊杂交、回交后代耐盐性鉴定

由表 3 可知, 母本‘猫眼’在  $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下, 盐害指数达 68.0, 属敏感; 父本 DD 盐害指数为 20.0, 属高耐; 杂交  $F_1$  代相对母本耐盐性有显著提高, 与父本同属高耐。如表 6 所示, 该组合回交后代株系 1、株系 2 的耐盐性均较高, 盐胁迫下受到的伤害较小, 属高耐; 株系 3 的耐盐性相对母本耐盐性有显著提高, 属耐盐。

由  $T1012 \times DF$  的  $F_1$  后代耐盐性的鉴定结果以及与父母本耐盐性的比较(表 4)可知, 母本‘T1012’在  $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下, 盐害指数达 68.0, 属敏感。父本 DF 盐害指数为 46.7, 属中耐。杂交  $F_1$  后代盐害指数平均值为 55.8, 相对母本耐盐性有显著提高; 变异系数为 20.00%, 呈负向中亲优势, 并存在 16.67% 的超低亲个体。回交后代(表 7) 盐害指数平均值为 44.1, 相对于杂交后代耐盐性有显著提高; 变异系数高达 51.42%, 呈显著负向中亲优势; 其中高耐的占 15.79%, 耐盐的占 26.32%, 中耐的占 40.35%, 敏感的占 12.28%, 高感的占 5.26%。

## 3 讨论

由于菊蒿属与菊属的亲缘关系较远 (Tang et al., 2011), 本试验中利用桥梁亲本菊蒿与菊花脑的属间杂种与栽培菊品种杂交, 但未能成功。其原因可能是菊蒿属与菊属亲缘关系太远, 可尝试利用幼胚拯救技术来克服属间杂种与栽培菊花的杂交障碍; 也可能是与菊属种间远缘杂交类似, 二倍体 (菊花脑  $\times$  菊蒿)  $F_1$  与六倍体栽培菊花倍性差异较大, 人工杂交较难结实, 可通过染色体加倍等提高人工杂交结实率。其它两个属间杂种都与栽培菊花获得了杂种及与母本的回交后代, 进一步验证倍性相近的物种杂交较为容易 (李辛雷和陈发棣, 2004, 2007; 李辛雷 等, 2008)。明确目标性状的遗传控制机制, 可为菊花杂交育种中亲本的选择和选配及提高育种效率提供指导。陈云志等 (1991) 发现, 大菊的花序直径和小花数在  $F_1$  代表现衰退; 亲本花径越大, 其  $F_1$  代花径呈趋小性衰退越严重。陈发棣等 (2003) 研究发现, 舌状花数、筒状花数和花序直径表现出明显的遗传优势; 但随着母本舌状花数和筒状花数的增大, 杂种平均舌状花数、筒状花数和花序直径的增加幅度变缓, 甚至出现衰弱的趋势, 但花序直径除外。莫官站等 (2010) 的研究发现, 花序直径遗传表现出杂交衰退现象。本试验中,  $Maoyan \times DD$  组合仅获得 1 株杂交后代, 除叶长/叶宽小于母本, 与父本差异不显著外, 其余各性状表现均介于父母本之间。 $Han2 \times DF$  后代叶长、叶宽表现为极显著正向中亲优势, 超低亲个体出现概率较小, 并有超高亲个体出现, 而  $T1012 \times DF$  后代叶长、叶宽表现为极显著负向中亲优势, 超低亲个体所占比例极高; 说明随着母本叶长、叶宽增加, 杂交后代叶长、叶宽杂种优势出现衰退趋势。管状花数在  $Han2 \times DF$  后代表现极显著的正向中亲优势, 而在  $T1012 \times DF$  后代中表现极显著的负向中亲优势; 表明随着母本管状花数的增大, 杂种平均管状花数出现衰弱的趋势。两个组合杂种后代舌状花数、叶长/叶宽、花心直径均呈现负向中亲优势, 说明小花型、叶型具有较强的遗传趋势, 与刘思余等 (2010) 研究结果一致。两个组合花序直径均表现正向中亲优势,  $Han2 \times DF$  后代花序直径中亲优势达到极显著水平, 存在超高亲个体。

$Maoyan \times (Maoyan \times DD)$  回交后代形态差异较大, 叶长、叶宽均大于父母本; 叶长/叶宽、管状花数介于父母本之间; 花心直径显著小于母本, 均偏向低亲; 花色均偏向于母本。其中株系 1 的舌状花数、花序直径显著大于母本。 $T1012 \times (T1012 \times DF)$  回交后代形态差异亦较大, 出现广泛分离, 并存在超高亲个体; 花色均偏向于母本的红色。表明花色具有母性遗传特性 (陈云志 等, 1991), 同时说明与母本切花菊回交可提高杂交后代的观赏价值。



形态变化是植物受到逆境胁迫最直接的反映(李彦 等, 2008)。本研究中对耐盐性鉴定时选用可以直观反映植株受害程度的盐害指数为指标。管志勇等(2010)研究发现  $120\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下菊花近缘种属植物耐盐性差异显著性最高, 因此选用 NaCl 的浓度为  $120\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。DD、DF 均较耐盐, 杂交后代耐盐性相对母本切花菊均有显著提高, 而回交后代的耐盐性相对杂交后代也有所提高, 说明耐盐性能够稳定遗传。

DD 为六倍体, 染色体数为 54 条, 其中来自大岛野路菊的有 45 条, 来自多花亚菊的有 9 条(Tang et al., 2010), 母本‘猫眼’亦为六倍体, 染色体数也是 54 条, 其杂交后代、回交后代染色体数目均是父母本的平均值, 为整倍体。说明 DD 在减数分裂时, 大岛野路菊与多花亚菊的染色体能够进行配对, 产生含有 27 条染色体的配子; 进一步说明亚菊属与菊属亲缘关系较近。而 DF 含有来自大岛野路菊的 45 条染色体和来自芙蓉菊的 9 条染色体(Tang, 2009), 其与栽培菊‘T1012’的杂交、回交后代染色体数大于 54 条, 均为非整倍体。可能是亲本相对较远的亲缘关系与属间杂种体内的复杂遗传物质组成, 在减数分裂时, 芙蓉菊的染色体不能与大岛野路菊的染色体进行完全配对, 其与栽培菊的杂交、回交后代有很大可能为非整倍体; 同时也进一步印证了芙蓉菊属与菊属具有较远的亲缘关系。

## References

- 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. 小菊若干花器官性状在  $F_1$  代的表现. *园艺学报*, 30 (2): 175 – 182.
- Chen Yun-zhi, Jin Bai-mou, Wu Shu-fang, He Xiao-di, Yao Guang-su. 1991. The Performance of some traits of  $F_1$  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. 菊花品种间杂交若干性状在  $F_1$  代的表现. *园艺学报*, 18 (3): 258 – 262.
- Deng Yan-ming, Chen Su-mei, Lu Ai-min, Chen Fa-di, Tang Fang-ping, Guan Zhi-yong, Teng Nian-jun. 2010. Production and characterisation of the intergeneric hybrids between *Dendranthema morifolium* and *Artemisia vulgaris* exhibiting enhanced resistance to chrysanthemum aphid (*Macrosiphoniella sanbourni*). *Planta*, 231: 693 – 703.
- Eeckhaut T, Keyser E D, Huylenbroeck J V. 2007. Application of embryo rescue after interspecific crosses in the genus *Rhododendron*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 89: 29 – 35.
- Furuta H, Shinoyama H, Nomura Y. 2004. Production of intergeneric somatic hybrids of chrysanthemum [*Dendranthema*  $\times$  *grandiflorum* (Ramat.) Kitamura] and wormwood (*Artemisia sieversiana* J. F. Ehrh. ex. Wild) with rust (*Puccinia horiana* Henning) resistance by electrofusion of protoplasts. *Plant Science*, 166 (3): 695 – 702.
- Guan Zhi-yong, Chen Su-mei, Chen Fa-di, Yin Dong-mei, Liu Zhao-lei, Tang Juan, Yang Fan. 2010. Salt tolerance screening of 32 taxa from *Chrysanthemum* and its relative genera. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (19): 4063 – 4071. (in Chinese)
- 管志勇, 陈素梅, 陈发棣, 尹冬梅, 刘兆磊, 唐 娟, 杨 帆. 2010. 32 个菊花近缘种属植物耐盐性筛选. *中国农业科学*, 43 (19): 4063 – 4071.
- Huang You-jun, Xia Guo-hua, Zheng Bing-song, Huang Jian-qin, Shao Xiang-jun. 2007. Morphological changes and physiological responses of *Crossostephium chinense* to salt stress. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 29 (3): 389 – 394. (in Chinese)
- 黄有军, 夏国华, 郑炳松, 黄坚钦, 邵香君. 2007. 芙蓉菊盐胁迫下的生长表现和生理响应. *江西农业大学学报*, 29 (3): 389 – 394.
- Li Chang, Chen Fa-di, Zhao Hong-bo, Chen Su-mei. 2008. Karyotype diversity of 17 chrysanthemum cultivars with small inflorescences. *Acta Horticulture Sinica*, 35 (1): 71 – 80. (in Chinese)
- 李 畅, 陈发棣, 赵宏波, 陈素梅. 2008. 栽培小菊 17 个品种的核型多样性. *园艺学报*, 35 (1): 71 – 80.
- Li Hong-jian. 1993. *Chrysanthemums in China*. Nanjing: Jiangsu Scientific and Technical Press. (in Chinese)

- 李鸿渐. 1993. 中国菊花. 南京: 江苏科学技术出版社.
- Li Xin-lei, Chen Fa-di. 2004. RAPD analysis of wild species, cultivals and interspecific hybrids in *Dendranthema*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 27 (3): 29 – 33. (in Chinese)
- 李辛雷, 陈发棣. 2004. 菊属野生种、栽培品种及其种间杂种的 RAPD 鉴定. *南京农业大学学报*, 27 (3): 29 – 33.
- Li Xin-lei, Chen Fa-di. 2007. Sterility of some interspecific hybrids of *dendranthema* and its control. *Forest Research*, 20 (1): 139 – 142. (in Chinese)
- 李辛雷, 陈发棣. 2007. 部分菊属植物种间杂种难稔性及其克服. *林业科学研究*, 20 (1): 139 – 142.
- Li Xin-lei, Chen Fa-di, Zhao Hong-bo. 2008. Compatibility of interspecific cross in *Dendranthema* genus. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (2): 257 – 262. (in Chinese)
- 李辛雷, 陈发棣, 赵宏波. 2008. 菊属植物远缘杂交亲和性研究. *园艺学报*, 35 (2): 257 – 262.
- Li Yan, Zhang Ying-peng, Sun Ming, Gao Bi-mo. 2008. Research advance in the effects of salt stress on plant and the mechanism of plant resistance. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 24 (1): 258 – 263. (in Chinese)
- 李彦, 张英鹏, 孙明, 高弼模. 2008. 盐胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展. *中国农学通报*, 24 (1): 258 – 263.
- Liu Si-yu, Zhang Fei, Chen Su-mei, Chen Fa-di. 2010. Interspecific hybridization between the tetraploid *Chrysanthemum nankingense* and *Ch. grandiflorum* ‘Zhongshanzixing’ and the genetic performance of their F<sub>1</sub> hybrids. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (12): 2500 – 2507. (in Chinese)
- 刘思余, 张飞, 陈素梅, 陈发棣. 2010. 四倍体菊花脑与栽培菊种间杂交及 F<sub>1</sub> 杂种的遗传表现. *中国农业科学*, 43 (12): 2500 – 2507.
- Ma Ya-qin, Weng Yue-jin. 2005. Evaluation for salt tolerance in spring wheat cultivars introduced from abroad. *Acta Agronomica Sinica*, 31 (1): 58 – 64. (in Chinese)
- 马雅琴, 翁跃进. 2005. 引进春小麦种质耐盐性的鉴定评价. *作物学报*, 31 (1): 58 – 64.
- Mo Guan-zhan, Zhang Qi-xiang, Sun Ming, Pan Hui-tang. 2010. Heredity and variation of several characters in F<sub>1</sub> hybrid generation bred by *Dendranthema grandiflora*. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 38 (15): 7814 – 7817. (in Chinese)
- 莫官站, 张启翔, 孙明, 潘会堂. 2010. 地被菊杂种一代若干性状的遗传与变异分析. *安徽农业科学*, 38 (15): 7814 – 7817.
- Qiu Yang, Li Xi-xiang. 2009. Genetic analysis of salinity tolerance in *Brassica campestris* L. ssp. *Chinensis* (L.) Makino var. *communis* Tsen et Lee. *China Vegetables*, (4): 21 – 25. (in Chinese)
- 邱杨, 李锡香. 2009. 小白菜耐盐性的遗传分析. *中国蔬菜*, (4): 21 – 25.
- Sun Chun-qing, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Liu Zhao-lei, Teng Nian-jun. 2010. Advances in research on distant hybridization of chrysanthemum. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (12): 2508 – 2517. (in Chinese)
- 孙春青, 陈发棣, 房伟民, 刘兆磊, 滕年军. 2010. 菊花远缘杂交研究进展. *中国农业科学*, 43 (12): 2508 – 2517.
- Tang Fang-ping, Chen Fa-di, Chen Su-mei, Teng Nian-jun, Fang Wei-min. 2009. Intergeneric hybridization and relationship of genera within the tribe Anthemideae Cass. [I. *Dendranthema crassum* (kitam.) × *Crossostephium chinense* (L.) Makino]. *Euphytica*, 169: 133 – 140.
- Tang Fang-ping, Chen Su-mei, Deng Yan-ming, Chen Fa-di. 2010. Intergeneric hybridization between *Dendranthema crassum* and *Ajanina myriantha*. *Acta Horticulturae*, 855: 267 – 272.
- Tang Fang-ping, Wang Hai-bin, Chen Fa-di, Liu Zhao-lei, Fang Wei-min. 2011. Intergeneric hybridization between *Dendranthema nankingense* and *Tanacetum vulgare*. *Scientia Horticulturae*, 132: 1 – 6.
- Tang Fang-ping, Chen Su-mei, Chen Fa-di, Fang Wei-min. 2011. Distant hybridization between chrysanthemum and the intergeneric hybrids of *dendranthema* and allied genera. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (1): 101 – 107. (in Chinese)
- 汤访平, 陈素梅, 陈发棣, 房伟民. 2011. 栽培菊与菊属—近缘属杂种远缘杂交的研究. *园艺学报*, 38 (1): 101 – 107.
- Tanaka R, Watanabe K. 1972. Embryological studies in *Chrysanthemum makinoi* and its hybrid crossed with hexaploid *Ch. japonense*. *Journal of Science of the Hiroshima University: Series B, Division (Botany)*, 14: 75 – 84.
- Wolff K, Rijn J P. 1993. Rapid detection of genetic variability in *Chrysanthemum* (*Dendranthema grandiflora* Tzvelev) using random primers. *Heredity*, 71: 335 – 341.