

切花小菊主要分枝性状的配合力与遗传力分析

杨信程¹, 苏江硕¹, 孙 炜¹, 吴洋洋¹, 张 飞^{1,*}, 管志勇¹, 陈发棣¹,
姚建军², 房伟民^{1,*}

(¹南京农业大学园艺学院, 南京 210095; ²上海虹华园艺有限公司, 上海 200070)

摘 要: 切花小菊的分枝性状是其株形和观赏品质的重要构成因素。研究切花小菊主要分枝性状的配合力, 为杂交亲本合理组配提供依据。通过 4×3 不完全双列杂交, 分析了 7 个切花小菊亲本及其 F_1 群体的总侧芽数、一级分枝数、一级分枝长度、一级分枝角度、二级分枝总数、二级分枝长度、二级分枝角度, 共 7 个分枝性状的配合力效应和群体遗传参数。除总侧芽数主要受非加性效应控制外, 其余 6 个分枝性状均主要受加性效应影响。各亲本在分枝性状上的一般配合力 (GCA), 以及不同组合的特殊配合力 (SCA) 和总配合力 (TCA) 差异较大。‘Monalisa’ 除一级分枝数的一般配合力为负值, 其余各性状的均为正值, 是培育疏散型新品种的优良亲本。‘Qx-021’ (除二级分枝总数) 和 ‘Qx-096’ 各分枝性状的一般配合力均为负值, 是紧凑型新品种的优良亲本。杂交组合 ‘Qx-021’ \times ‘Qx-098’、‘Qx-081’ \times ‘Qx-098’ 的一、二级分枝数的总配合力较高, 其余 5 个性状的总配合力均为负值, 是选育紧凑型切花小菊的优良组合。7 个分枝性状的广义遗传力均很高 (73.81% ~ 94.41%); 除总侧芽数 (1.88%) 外, 各分枝性状的狭义遗传力均在 60% 以上, 受环境影响较小。

关键词: 切花小菊; 分枝性状; 配合力; 遗传力

中图分类号: S 682.1¹

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2018) 10-1952-09

Combining Ability Analysis of the Major Branching Traits in Spray Cut Chrysanthemum

YANG Xincheng¹, SU Jiangshuo¹, SUN Wei¹, WU Yangyang¹, ZHANG Fei^{1,*}, GUAN Zhiyong¹, CHEN Fadi¹, YAO Jianjun², and FANG Weimin^{1,*}

(¹College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Shanghai Honghua Horticulture Co. Ltd., Shanghai 200070, China)

Abstract: Branching is a major component trait of plant architecture and ornamental quality of spray cut chrysanthemum, and understanding of combining ability of major branching traits offers some references for parental selection in crossbreeding. In the present study, seven branching traits, i.e. total lateral bud number, primary branch number, primary branch length, primary branch angle, total secondary branch number, secondary branch length, and secondary branch angle of the twelve F_1 progenies derived from a 4×3 diallel design (NCII) were investigated to dissect the combining ability effects and other population genetic parameters. Combining ability analysis showed that total lateral bud number was controlled by non-additive genes; and the primary branch number, total secondary branch number, primary

收稿日期: 2018-07-29; **修回日期:** 2018-09-17

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31372092); 上海市种业发展项目 [沪农科种字 (2016) 第 1-14 号]

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

branch length and secondary branch length by both additive and non-additive genes; and the primary branch angle and secondary branch angle by additive genes. A great difference was observed for general combining ability (GCA) effects of parental cultivars and for different branching traits and the hybrid combinations with contrasting special combining ability (SCA) and total combining ability (TCA) effects. Especially, 'Monalisa' exhibiting positive GCA for most branching traits except the primary branch number was capable of breeding cultivar with large plant architecture and loose branching type; whereas 'Qx-021' (except for secondary branch number) and 'Qx-096' showing negative GCA for all investigated branch traits would be elite parents in crossbreeding targeting for cultivars of compact branching type. The crosses 'Qx-021' \times 'Qx-098' and 'Qx-081' \times 'Qx-098' showed high TCA for primary and secondary branch number but negative TCA for the other five branching traits, so it was likely to develop new cultivars of compact type from these crosses. In addition, a high level of broad-sense heritability ranging in 73.81% - 94.41% was calculated for the seven branching traits, and a moderate high level of narrow-sense heritability larger than 60% was estimated for all the investigated branching traits except total lateral bud number (1.88%). Findings of the current study reveal the combining abilities and genetic inheritance mode for the investigated branching traits and will be of vital importance for future efficient crossbreeding targeting plant architecture of spray cut chrysanthemum.

Keywords: spray cut chrysanthemum; branching trait; combining ability; heritability

切花菊 (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) 不同品种在侧芽数、分枝数、分枝高度、分枝长度和分枝角度等性状上变异较大。这些分枝性状决定了其栽培方式、生产成本及观赏品质, 是育种工作主要目标性状之一。明确菊花主要分枝性状的遗传机制是提高菊花分枝育种效率的重要前提。配合力是评价品种育种潜力和选配杂交组合的重要依据 (王赵民和陈益泰, 1988; 何素兰, 2001; 徐良年 等, 2006)。在菊花中, 张飞 (2010) 曾利用构建的 3×4 不完全双列杂交研究了菊花部分观赏性状的配合力效应; Su 等 (2017) 研究了菊花耐涝相关性状的配合力效应, 为相关目标性状的亲本选配提供了重要参考。目前菊花分枝发育的生理机理 (姜贝贝, 2009)、关键调控基因挖掘 (Jiang et al., 2010; Liang et al., 2010; 于静 等, 2012) 以及部分一级分枝性状的主基因效应和 QTL 定位 (彭辉 等, 2013; Peng et al., 2015) 等已有报道, 但还未见配合力相关的研究。本研究中以 4×3 不完全双列杂交组合为研究群体, 分析了切花小菊 7 个主要分枝性状的配合力效应和群体遗传参数, 以期切花菊株形杂交育种的亲本选配提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与杂交试验

根据分枝性状差异和花期是否相遇筛选杂交亲本, 试验所用的切花小菊亲本均保存于南京农业大学中国菊花种质资源保存中心。2014 年秋季, 以 'Qx-021'、'Qx-081'、'Qx-097'、'南农雪峰' 作为母本, 'Qx-096'、'Qx-098'、'Monalisa' 作为父本进行人工套袋杂交, 2015 年春将 F_1 杂交种子进行穴盘播种。12 个分离群体于 2015 年 8 月和 7 个亲本同时进行扦插、定植, 采用完全随机区组设计。试验共设置 3 个区组, 单株重复 1 次, 株、行间距 20 cm, 常规大田管理。所有试验均在南京市湖熟现代农业示范园的南京农业大学花卉基地进行。

1.2 性状调查

于 2015 年秋季盛花期，调查 7 个亲本和 12 个 F₁ 代群体的一、二级分枝性状，包括总侧芽数、一级分枝数、一级分枝长度、一级分枝角度、二级分枝总数、二级分枝长度、二级分枝角度等 7 个性状。其中，总侧芽数为地上部分主干上所有着生芽或已萌发成枝的节点数；一级分枝数为顶部第 2 枝开始向下直至出现分枝长度明显缩短位置的一级分枝数；一级分枝长度为中上部一级分枝全部长度的平均数；一级分枝角度为任意 3 个中上部一级分枝角度的平均数；二级分枝总数为中上部一级分枝上所有萌发并具有明显长度的二级分枝数；二级分枝长度为任意 3 个生长良好的二级分枝的长度平均值；二级分枝角度为任意 3 个生长良好的二级分枝的角度平均值。

利用 SPSS 11.0 软件对数据进行方差分析，若杂交组合间存在显著差异，则进行配合力分析。采用固定模型估计一般配合力和特殊配合力；采用随机模型估计群体配合力方差、遗传力等参数（朱军，1997；向振凡 等，2007）。

2 结果与分析

2.1 切花小菊亲本及其杂交组合分枝性状的表型数据及方差分析

7 个亲本和 12 个杂交组合的分枝表型数据见表 1。从表 2 可以看出，各性状组合间均存在极显著差异（ $P < 0.01$ ），表明杂交组合间存在真实的遗传差异，适用于配合力分析。

表 1 切花小菊分枝性状的表型数据
Table 1 Phenotypic performance of the branching traits of spray cut chrysanthemum

亲本/组合 Parent or cross	名称 Name	总侧芽数 Total lateral bud number	一级分枝 Primary branch			二级分枝 Secondary branch		
			总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle	总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle
母本 Female	Qx-021	35.00	13.83	12.28	28.28	23.33	4.83	26.56
	Qx-081	27.17	10.00	13.13	31.17	15.67	6.24	39.06
	Qx-097	40.33	22.50	21.32	55.17	20.00	7.09	39.83
	南农雪峰 Nannong Xuefeng	29.67	14.33	17.45	32.06	12.00	8.27	35.06
父本 Male	Monalisa	38.17	11.83	25.53	38.56	17.50	11.79	32.17
	Qx-096	23.33	8.00	12.26	37.61	5.83	6.26	33.11
	Qx-098	40.17	17.50	14.25	48.11	13.33	4.59	40.61
组合 Cross	Qx-021 × Monalisa	36.32	13.77	18.59	38.86	26.65	7.86	35.43
	Qx-021 × Qx-096	33.57	13.05	21.19	41.49	20.88	9.57	37.77
	Qx-021 × Qx-098	30.85	11.62	21.45	45.69	10.73	8.37	39.05
	Qx-081 × Monalisa	31.05	11.66	20.71	37.84	14.85	8.72	34.55
	Qx-081 × Qx-096	29.01	11.76	13.50	38.67	17.09	5.57	33.56
	Qx-081 × Qx-098	32.98	13.36	15.58	38.84	15.62	7.17	37.12
	Qx-097 × Monalisa	34.77	12.20	17.33	45.35	10.28	6.33	36.78
	Qx-097 × Qx-096	28.91	11.83	17.61	36.70	13.40	6.95	33.49
	Qx-097 × Qx-098	29.67	14.59	13.81	38.86	20.46	4.87	33.90
	南农雪峰 × Monalisa	31.68	15.47	13.72	38.69	21.58	4.98	34.77
	南农雪峰 × Qx-096	38.87	17.44	13.97	46.26	10.88	3.36	35.21
	南农雪峰 × Qx-098	30.63	15.91	17.36	38.80	21.61	5.71	32.61

配合力方差分析结果（表 2）表明，一级分枝角度、二级分枝总数和二级分枝角度的母本一般配合力达到显著或极显著差异，说明可能存在母本效应。总侧芽数的特殊配合力方差达到极显著水平，说明可能主要受非加性效应控制；一、二级分枝总数和长度的一般配合力和特殊配合力方差均达显著或极显著水平，说明可能主要受加性和非加性效应共同控制；一、二级分枝角度的一般配合力方差达到极显著水平，说明可能主要受加性效应控制。

表 2 切花小菊分枝性状的方差和配合力方差分析结果
Table 2 Variance analysis for the branching traits and combining ability of spray cut chrysanthemum

变异来源 Source of variation	自由度 df	总侧芽数 Total lateral bud number	一级分枝 Primary branch			二级分枝 Secondary branch		
			总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle	总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle
区组 Between blocks	2	15.01*	0.46	2.22	4.08	2.99	2.59**	2.47
组合 Between groups	11	28.21**	11.21**	26.87**	33.74**	82.89**	9.95**	11.44**
母本 Female	3	8.13	1.24	16.97	116.11**	197.04*	3.83	25.64**
父本 Male	2	34.16	47.66**	110.04**	3.69	76.41	45.71**	20.05**
父本 × 母本 Male × female	6	31.93**	4.04**	4.11**	2.57	27.9**	1.09**	1.47
误差 Error	22	3.45	0.81	1.23	2.19	7.30	0.26	0.75

注：* 和 ** 分别表示在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平差异显著。下同。
Note: * and ** indicate significant difference at $P<0.05$ and $P<0.01$ level, respectively. The same below.

2.2 切花小菊 7 个分枝性状的配合力效应

2.2.1 一般配合力分析

一般配合力是亲本在若干杂交组合中的平均表型，主要由基因的加性效应决定，是可以稳定遗传的部分，其大小和符号（正值或负值）表示加性基因作用的程度和方向（徐良年 等，2007；程勇等，2010）。从表 3 可以看出，亲本的一般配合力具有较大的差异，‘Qx-021’在二级分枝总数上具有较高的一般配合力，在一级分枝长度和角度上一般配合力较低；‘Qx-081’在二级分枝角度上具有较高的正值；‘Qx-097’在总侧芽数、一级分枝角度、二级分枝角度上具有较高的正值，在二级分枝总数上有较低的负值；‘南农雪峰’在总侧芽数、一级分枝角度、二级分枝角度上有较低的负值；‘Monalisa’在一级分枝长度、二级分枝长度、二级分枝角度上具有较高的正值，在一级分枝数上具有较低的负值；‘Qx-096’在一级分枝数、二级分枝总数上具有较低的负值；‘Qx-098’在一级分枝数上具有较高的正值，在一级分枝长度、二级分枝长度上具有较低的负值。

表 3 切花小菊分枝性状的一般配合力效应值
Table 3 Estimates of general combining ability (GCA) for the branching traits of spray cut chrysanthemum

亲本 Parent	材料 Material	总侧芽数 Total lateral bud number	一级分枝 Primary branch			二级分枝 Secondary branch		
			总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle	总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle
母本 Female	Qx-021	- 2.13	- 1.34	- 10.35	- 4.22	25.87	- 7.91	- 3.00
	Qx-081	1.19	2.99	- 1.38	- 2.05	13.87	9.32	3.39
	Qx-097	7.63	1.48	3.02	12.99	- 37.49	- 9.10	4.70
	南农雪峰 Nannong Xuefeng	- 6.68	- 3.12	8.71	- 6.72	- 2.26	7.69	- 5.09
父本 Male	Monalisa	1.81	- 7.60	20.02	1.15	7.50	30.32	3.81
	Qx-096	- 2.91	- 9.35	- 6.24	- 1.52	- 17.10	- 1.76	- 0.32
	Qx-098	1.09	16.95	- 13.78	0.37	9.60	- 28.56	- 3.48

相关性分析表明, 亲本 7 个分枝性状中仅一级分枝长度 ($r = 0.86^{**}$)、一级分枝角度 ($r = 0.87^{**}$) 和二级分枝长度 ($r = 0.86^{**}$) 与其一般配合力极显著相关。不同分枝性状的配合力相关性分析仅发现一级分枝长度与二级分枝长度的一般配合力之间具有极显著的相关性 ($r = 0.87^{**}$), 其他分枝性状的一般配合力之间的相关性未达显著水平 (表 4)。

表 4 切花小菊分枝性状一般配合力之间的 Pearson 相关性
Table 4 Pearson correlation coefficients between effects of GCA of the branching traits of spray cut chrysanthemum

性状 Trait	一级分枝数 Primary branch number	一级分枝长度 Primary branch length	一级分枝角度 Primary branch angle	二级分枝总数 Total secondary branch number	二级分枝长度 Secondary branch length
一级分枝长度 Primary branch length	- 0.56				
一级分枝角度 Primary branch angle	0.16	0.12			
二级分枝总数 Total secondary branch number	0.20	- 0.20	- 0.71		
二级分枝长度 Secondary branch length	- 0.73	0.87 ^{**}	- 0.18	0.10	
二级分枝角度 Secondary branch angle	- 0.23	0.04	0.69	- 0.38	0.43

2.2.2 特殊配合力分析

特殊配合力是某个特定杂交组合后代的平均表现, 由基因的非加性效应 (包括显性、超显性和上位性效应) 决定, 是不能遗传的部分 (朱军, 1997; 程勇 等, 2010)。从表 5 的数据结果来看, 在 12 个杂交组合中, 具有较高特殊配合力效应绝对值的组合在总侧芽数上有: ‘Qx-021’ × ‘Monalisa’、‘Qx-097’ × ‘Monalisa’、‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘Qx-097’ × ‘Qx-098’; 在一级分枝数上有: ‘Qx-021’ × ‘Monalisa’、‘Qx-097’ × ‘Monalisa’、‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘Qx-097’ × ‘Qx-098’; 在一级分枝长度上有: ‘Qx-081’ × ‘Monalisa’、‘南农雪峰’ × ‘Monalisa’、‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘Qx-097’ × ‘Qx-098’、‘南农雪峰’ × ‘Qx-098’; 在一级分枝角度上有: ‘Qx-081’ × ‘Monalisa’、‘Qx-081’ × ‘Qx-098’、‘南农雪峰’ × ‘Qx-098’; 在二级分枝总数上有: ‘Qx-021’ × ‘Monalisa’、‘南农雪峰’ × ‘Monalisa’、‘Qx-097’ × ‘Qx-096’、‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘南农雪峰’ × ‘Qx-098’; 在二级分枝长度上有: ‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘Qx-097’ × ‘Qx-098’、‘南农雪峰’ × ‘Qx-098’; 在二级分枝角度上有: ‘Qx-097’ × ‘Monalisa’、‘Qx-021’ × ‘Qx-096’、‘Qx-081’ × ‘Qx-096’、‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘Qx-081’ × ‘Qx-098’、‘Qx-097’ × ‘Qx-098’。

表 5 切花小菊分枝性状的特殊配合力效应值
Table 5 Estimates of special combining ability (SCA) for the branching traits of spray cut chrysanthemum

杂交组合 Cross		总侧芽数 Total lateral bud number	一级分枝 Primary branch			二级分枝 Secondary branch		
母本 Female	父本 Male		总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle	总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle
Qx-021	Monalisa	12.56	10.55	- 0.72	- 0.98	23.38	- 3.75	- 0.60
Qx-081	Monalisa	0.75	0.91	5.54	3.33	1.42	4.84	- 0.37
Qx-097	Monalisa	- 14.12	- 8.15	2.62	- 1.34	- 6.91	5.14	1.95
南农雪峰 Nannong Xuefeng	Monalisa	0.81	- 3.31	- 7.43	- 1.01	- 17.89	- 6.22	- 0.98
Qx-021	Qx-096	- 5.30	- 2.56	- 4.34	1.20	- 8.28	- 6.21	- 1.76
Qx-081	Qx-096	3.64	4.90	- 1.09	- 0.54	- 4.88	0.67	1.93
Qx-097	Qx-096	2.73	- 2.10	4.76	0.48	15.03	6.46	- 0.34
南农雪峰 Nannong Xuefeng	Qx-096	- 1.06	- 0.24	0.67	- 1.15	- 1.87	- 0.92	0.16
Qx-021	Qx-098	- 7.26	- 8.00	5.07	- 0.22	- 15.11	9.96	2.35
Qx-081	Qx-098	- 4.38	- 5.81	- 4.45	- 2.79	3.46	- 5.51	- 1.56
Qx-097	Qx-098	11.39	10.26	- 7.37	0.85	- 8.12	- 11.60	- 1.62
南农雪峰 Nannong Xuefeng	Qx-098	0.25	3.55	6.76	2.16	19.76	7.14	0.82

2.2.3 总配合力分析

总配合力（TCA）是父本一般配合力、母本一般配合力和该杂交组合特殊配合力的线性累加，是综合判断杂交组合优劣的重要指标（罗俊 等，2004）。在确定了育种目标的情况下，在已知的杂交组合中根据总配合力的数据进行选配可以取得较好的结果预期。如果以减小一级和二级分枝角度，培育紧凑性分枝特性为目标，可以选用 ‘南农雪峰’ × ‘Monalisa’、‘Qx-021’ × ‘Qx-096’、‘南农雪峰’ × ‘Qx-096’、‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘Qx-081’ × ‘Qx-098’ 或 ‘南农雪峰’ × ‘Qx-098’ 组合，其中以 ‘南农雪峰’ × ‘Qx-096’ 杂交组合的聚拢效果最佳；如果以增加一级分枝数和二级分枝数为育种目标，则应选用 ‘Qx-021’ × ‘Qx-098’、‘Qx-081’ × ‘Qx-098’ 或 ‘南农雪峰’ × ‘Qx-098’ 组合，其中以 ‘南农雪峰’ × ‘Qx-098’ 组合的效果最佳（表 6）。

表 6 切花小菊分枝性状的总配合力效应值
Table 6 Estimates of total combining ability (TCA) for the branching traits of spray cut chrysanthemum

杂交组合 Cross		总侧芽数 Total lateral bud number	一级分枝 Primary branch			二级分枝 Secondary branch		
母本 Female	父本 Male		总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle	总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle
Qx-021	Monalisa	12.25	1.61	8.94	- 4.05	56.75	18.65	0.21
Qx-081	Monalisa	3.75	- 3.70	24.18	2.43	22.79	44.48	6.82
Qx-097	Monalisa	- 4.68	- 14.28	25.66	12.80	- 36.91	26.35	10.46
南农雪峰 Nannong Xuefeng	Monalisa	- 4.06	- 14.03	21.30	- 6.59	- 12.65	31.79	- 2.26
Qx-021	Qx-096	- 10.34	- 13.24	- 20.94	- 4.53	0.50	- 15.88	- 5.08
Qx-081	Qx-096	1.92	- 1.47	- 8.71	- 4.11	- 8.11	8.23	4.99
Qx-097	Qx-096	7.45	- 9.97	1.54	11.96	- 39.55	- 4.40	4.04
南农雪峰 Nannong Xuefeng	Qx-096	- 10.65	- 12.70	3.14	- 9.38	- 21.22	5.01	- 5.25
Qx-021	Qx-098	- 8.29	7.61	- 19.07	- 4.07	20.36	- 26.50	- 4.13
Qx-081	Qx-098	- 2.10	14.13	- 19.61	- 4.48	26.93	- 24.74	- 1.66
Qx-097	Qx-098	20.11	28.68	- 18.13	14.21	- 36.01	- 49.26	- 0.40
南农雪峰 Nannong Xuefeng	Qx-098	- 5.34	17.37	1.70	- 4.20	27.11	- 13.72	- 7.75

2.3 切花小菊 7 个分枝性状的群体遗传方差和遗传参数估计

2.3.1 群体遗传方差及其贡献率

组合内的遗传方差由加性遗传方差（ σ^2_{fm} ）及非加性遗传方差（ σ^2_m ）组成，加性遗传方差又分为母本加性遗传方差（ σ^2_f ）和父本加性遗传方差（ σ^2_m ）。对遗传方差组分进行估算可以更好地了解基因遗传效应在遗传过程中所起的作用，各方差组分所占比例显示了其在某特定性状上的遗传能力。切花小菊分枝性状的遗传方差组分及其对杂种的贡献率见表 7。从父、母本的加性方差来看，总侧芽数、一级分枝角度、二级分枝数和二级分枝角度的母本加性效应及其贡献率大于父本，说明存在不同程度的母本遗传效应。从加性和非加性遗传方差来看，总侧芽数的加性遗传方差/非加性遗传方差仅为 0.03，加性和非加性遗传方差的占比分别为 2.55%和 97.45%，说明非加性遗传效应对总侧芽数的遗传变异具有决定作用；其余各分枝性状的加性遗传方差是非加性遗传方差的 3.37~98.90 倍，加性遗传方差占比达 76.81%~99.00%，说明这些分枝性状主要受加性遗传效应控制；由于一级和二级分枝总数的非加性遗传效应的占比也较大（分别为 22.88%和 23.19%），因此这两个分枝性状的非加性遗传效应也不可忽视。

2.3.2 遗传力的估计

遗传力表示的是遗传方差在遗传变异中的相对重要性，是遗传育种中的重要指标。本试验所观

测的 7 个分枝性状广义遗传力 (h^2_b) 在 73.81% (总侧芽数) 至 94.41% (二级分枝长度) 之间; 而在狭义遗传力 (h^2_n) 方面, 除总侧芽数以外, 各性状狭义遗传力均高于 60% (表 7)。可见, 除总侧芽数外, 其他 6 个分枝性状主要由基因型决定, 通过表型值预测的育种值可信度高; 而针对总侧芽数, 在育种过程中应更多地关注其特殊配合力。

表 7 切花小菊分枝性状的群体遗传方差与遗传力
Table 7 Estimates of heritability and population genetic variances for the branching traits of spray cut chrysanthemum

遗传参数 Genetic parameter	总侧芽数 Total lateral bud number	一级分枝 Primary branch			二级分枝 Secondary branch		
		总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle	总数 Number	长度/cm Length	角度/° Angle
母本加性遗传方差 σ^2_i	0.25	0.00	1.43	12.62	18.79	0.30	2.69
父本加性遗传方差 σ^2_m	0.00	3.64	8.83	0.09	4.04	3.72	1.55
加性遗传方差 σ^2_{am}	0.25	3.64	10.26	12.71	22.82	4.02	4.23
非加性遗传方差 σ^2_{im}	9.49	1.08	0.96	0.13	6.89	0.28	0.24
加性与非加性遗传方差的比值 $\sigma^2_{am}/\sigma^2_{im}$	0.03	3.37	10.69	98.90	3.31	14.37	17.71
广义遗传力/% h^2_b	73.81	85.38	90.14	85.44	80.27	94.41	85.63
狭义遗传力/% h^2_n	1.88	65.84	82.43	84.58	61.66	88.26	81.05
对 F_1 的贡献率/% Contribution to F_1							
母本 Female (F)	2.55	0.00	12.74	98.27	63.23	7.08	60.04
父本 Male (M)	0.00	77.12	78.70	0.73	13.59	86.42	34.61
F + M	2.55	77.12	91.44	99.00	76.81	93.49	94.66
F × M	97.45	22.88	8.56	1.00	23.19	6.51	5.34

3 讨论

在配合力分析中, 一般配合力是一个亲本在其所有杂交组合中性状表现的平均配合效应, 是评估育种潜力的重要指标之一 (徐良年 等, 2007)。特殊配合力是特定杂交组合实测均值与其期望均值之差, 反映的是特定杂交组合的特殊配合效应。配合力的有效运用, 可以减少因亲本盲目选配对育种工作产生的负面影响, 提高育种效率。菊花因其复杂的遗传背景和无法通过自交获得纯系亲本的特点 (谭素娥 等, 2017), 遗传研究和育种困难很多。通过配合力分析可以在宏观上掌握某些品种在某些性状上的一般配合力或特定杂交组合的特殊配合力, 为菊花杂交育种提供一定依据 (张飞, 2010; Su et al., 2017)。

在本试验中考察的 7 个分枝性状中, 一级分枝角度、二级分枝总数和二级分枝角度主要由母本加性遗传效应控制, 一级分枝数、一级分枝长度和二级分枝长度主要由父本加性遗传效应控制; 总侧芽数主要由非加性遗传效应控制, 相对调控难度大。而总侧芽数对切花小菊观赏品质的影响相对较小, 在实际育种中可被一级分枝数取代。一般而言, 高狭义遗传率意味着通过表型值预测的育种值可信度高, 但是即使在狭义遗传率较高 (> 60%) 的情况下, 有时也会出现表型无法解释的情况。例如, 本研究中发现具有较高二级分枝总数表型的品种 ‘Qx-097’ 和 ‘Monalisa’, 其一般配合力却处于较低水平 (− 37.49) 和中等水平 (7.50), 杂交后代的总配合力 (− 36.91) 也很低。可见, 目标性状表型值高的亲本不一定具有较高的一般配合力。因此在杂交育种过程中不能简单地依据表型数据进行杂交组合的亲本选配, 这与潘晨等 (2014) 的试验结果相似。相关性研究表明, 一级分枝长度、一级分枝角度和二级分枝长度的表型平均值与其对应的一般配合力效应达极显著相关 ($P < 0.01$), 说明若以这 3 个分枝性状为目标性状, 在亲本选配时可以直接参考亲本表型值来评判一般配合力。

作为分枝系统的共同组成部分, 切花小菊的一、二级分枝彼此相关又相互区别。本研究中发现, 切花小菊的一级分枝数和二级分枝总数在遗传上关系并不密切, 但一、二级分枝长度的一般配合力间具有极显著的相关性, 这为同时改良分枝长度提供了便利条件。另外, 本研究中发现, 父母本对各分枝性状的遗传贡献率不同, 因此在亲本选配时需要有针对性地侧重父母本的表型值。例如, 一级分枝长度中, 父本加性遗传方差的贡献率高; 一级分枝角度中, 母本加性遗传方差贡献率高, 所以在以一级分枝长度为目标性状的育种工作中应着重对父本进行选择, 而在以一级分枝角度为目标性状的育种工作中应着重对母本进行选择。

特殊配合力反映的是遗传基础的显性、互作上位性等非加性遗传效应, 对于目标性状杂种优势的利用和种质创新具有特殊意义 (Lou et al., 2010)。在主要由非加性效应控制的总侧芽数上, 两个处于中等水平的亲本 ‘Qx-021’ 和 ‘Monalisa’, 其后代表型值的平均水平却较高; 而两个一般配合力均为正值的亲本 ‘Qx-097’ 和 ‘Monalisa’, 其后代总配合力反而为负值。可见, 一般配合力高的亲本其后代的特殊配合力和总配合力未必也一定高。在由父/母本加性效应为主导, 同时受父母本非加性效应影响较大的性状中, 如一级分枝数和二级分枝总数, 组合总配合力基本符合一般配合力预测的结果, 但会受到特殊配合力的影响。一般认为, 非加性控制的特殊配合力不能够稳定遗传给下一代。但是对于菊花而言, F_1 代是重要目标育种群体, 然后通过扦插等无性繁殖的方式选育优良株系或品系, 特殊配合力可以通过无性繁殖的方式得到固定。所以, 在菊花育种实践中应特别注意特殊配合力的有效利用。

需要指出的是, 观赏作物的分枝等许多性状与作物产量和品质性状不同, 并不是高配合力的组合就是优良组合。根据育种目标的不同, 低配合力的组合有时候也能成为优良组合。例如, ‘Monalisa’ 可以作为增加一级分枝长度和二级分枝长度的优良父本, 而 ‘Qx-098’ 可以作为降低一级分枝长度和二级分枝长度的优良父本; ‘Qx-097’ 可以作为扩大一级分枝角度和二级分枝角度的优良母本, 而 ‘南农雪峰’ 可以作为减小一级分枝角度和二级分枝角度的优良母本。在实际育种工作中, 应根据具体的育种目标制定相应的杂交计划。

References

- Cheng Yong, Gu Min, Cong Ye, Zou Chong-shun, Zhang Xue-kun, Wang Han-zhong. 2010. Combining ability and genetic effects of germination traits of *Brassica napus* L. under waterlogging stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (7): 1339 - 1345. (in Chinese)
- 程 勇, 顾 敏, 丛 野, 邹崇顺, 张学昆, 王汉中. 2010. 淹水胁迫条件下甘蓝型油菜发芽期耐湿性的配合力分析. *中国农业科学*, 43 (7): 1339 - 1345.
- He Su-lan. 2001. The combining analysis of main quantitative traits and parents selection in sweetpotato. *Rain Fed Crops*, 21 (3): 21 - 23. (in Chinese)
- 何素兰. 2001. 甘薯主要数量性状配合力分析及亲本选配. *杂粮作物*, 21 (3): 21 - 23.
- Jiang Bei-bei. 2009. Changes of endogenous hormone during lateral buds formation of chrysanthemum and genetic transformation of *DgLSL* [Ph. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 姜贝贝. 2009. 菊花侧芽形成过程中内源激素变化及 *DgLSL* 基因遗传转化研究[博士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Jiang Bei-bei, Miao Heng-bin, Chen Su-mei, Zhang Shu-mei, Chen Fa-di, Fang Wei-min. 2010. The *lateral suppressor*-like gene, *DgLSL*, alternated the axillary branching in transgenic chrysanthemum (*Chrysanthemum × morifolium*) by modulating IAA and GA content. *Plant Molecular Biology Reporter*, 28 (1): 144 - 151.
- Liang Jian-li, Zhao Liang-jun, Challis R, Leyser O. 2010. Strigolactone regulation of shoot branching in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*). *Journal of Experimental Botany*, 61 (11): 3069 - 3078.
- Lou Xue-yuan, Hu Qiu-shi, Bao Man-zhu, Ye Yao-mei. 2010. Analysis of combining ability of two-types of male sterile and four restorer lines of

- Zinnia elegans*. Euphytica, 174 (1): 91 - 103.
- Luo Jun, Zhou Hui, Zhang Mu-qing, Chen Ru-kai, Zhang Hua. 2004. Genetic analysis of main economic and photosynthetic traits in energy sugarcane. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 10 (3): 268 - 273. (in Chinese)
- 罗俊, 周会, 张木清, 陈如凯, 张华. 2004. 能源甘蔗主要经济和光合性状的遗传分析. 应用与环境生物学报, 10 (3): 268 - 273.
- Pan Chen, Hu Yan, Bao Man-zhu, Ai Ye, He Yan-hong. 2014. Analysis of genetic effects of the cross combinations of *Tagetes Patula*. Scientia Agricultura Sinica, 47 (12): 2395 - 2404. (in Chinese)
- 潘晨, 胡燕, 包满珠, 艾叶, 何燕红. 2014. 孔雀草杂交组合遗传效应分析. 中国农业科学, 47 (12): 2395 - 2404.
- Peng Hui, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Jiang Jia-fu, Chen Su-mei, Guan Zhi-yong, Liao Yuan. 2013. Heterosis and mixed genetic analysis of branch traits of cut chrysanthemum. Acta Horticulturae Sinica, 40 (7): 1327 - 1336. (in Chinese)
- 彭辉, 陈发棣, 房伟民, 蒋甲富, 陈素梅, 管志勇, 廖园. 2013. 切花小菊分枝性状杂种优势表现与遗传分析. 园艺学报, 40 (7): 1327 - 1336.
- Peng Hui, Zhang Fei, Jiang Jia-fu, Chen Su-mei, Fang Wei-min, Guan Zhi-yong, Chen Fa-di. 2015. Identification of quantitative trait loci for branching traits of spray cut chrysanthemum. Euphytica, 202 (3): 385 - 392.
- Su Jiang-shuo, Zhang Fei, Yang Xin-chen, Feng Yi-xuan, Yang Xiao-dong, Wu Yang-yang, Guan Zhi-yong, Fang Wei-min, Chen Fa-di. 2017. Combining ability, heterosis, genetic distance and their intercorrelations for waterlogging tolerance traits in chrysanthemum. Euphytica, 213: 42.
- Tan Su-e, Fei Jiang-song, Fang Wei-min, Chen Fa-di, Teng Nian-jun. 2017. Investigation on self-compatibility of 22 materials in genus *Chrysanthemum* and selfing progeny characteristics. Journal of Nanjing Agricultural University, 40 (3): 400 - 407. (in Chinese)
- 谭素娥, 费江松, 房伟民, 陈发棣, 滕年军. 2017. 22 份菊属植物自交特性及后代性状分析. 南京农业大学学报, 40 (3): 400 - 407.
- Wang Zhao-min, Chen Yi-tai. 1988. An analysis on combining ability of main growth character in Chinese fir and the application of its heterosis. Forest Research, 1 (6): 614 - 624. (in Chinese)
- 王赵民, 陈益泰. 1988. 杉木主要生长性状配合力分析及杂种优势的利用. 林业科学研究, 1 (6): 614 - 624.
- Xiang Zhen-fan, Huo Shi-ping, Zhang Xing-duan, Yan Qing-jiu, Zhang Jian, Zhang Fang-kui, Yu Zhi-jiang, Peng Fang-ming, Xiong Wen-xia, Chen Ke-fu. 2007. Analysis on combining ability and its inheritance of stem quality traits in maize. Journal of Maize Sciences, 15 (1): 44 - 47. (in Chinese)
- 向振凡, 霍仕平, 张兴端, 晏庆九, 张健, 张芳魁, 余志江, 彭方明, 熊闻霞, 陈克富. 2007. 玉米茎秆质量性状的配合力及遗传分析. 玉米科学, 15 (1): 44 - 47.
- Xu Liang-nian, Deng Zu-hu, Chen Ru-kai, Zhang Mu-qing, Zhang Hua, Zhang Xi, Zheng Xiao-ping. 2006. Analysis on heritability and combining ability of CL parents of sugarcane. Journal of Plant Genetic Resources, 7 (4): 445 - 449. (in Chinese)
- 徐良年, 邓祖湖, 陈如凯, 张木清, 张华, 张熙, 郑晓平. 2006. CL 系列甘蔗亲本的遗传力及配合力分析. 植物遗传资源学报, 7 (4): 445 - 449.
- Xu Liang-nian, Luo Jun, Chen Ru-kai, Zhang Mu-qing, Zhang Hua, Gao San-ji. 2007. Analysis of heritability and combining ability of main chlorophyll fluorescence characters in sugarcane hybrid populations. Chinese Journal of Tropical Crops, 28 (1): 34 - 39. (in Chinese)
- 徐良年, 罗俊, 陈如凯, 邓祖湖, 张木清, 张华, 高三基. 2007. 甘蔗杂交后代主要荧光性状的遗传力及配合力分析. 热带作物学报, 28 (1): 34 - 39.
- Yu Jing, Dong Li-li, Xi Lin, Zhao Rui-yan, Ma Nan, Zhao Liang-jun. 2012. Isolation and characterization of cytokinin synthase gene *DgIPT3* in *Chrysanthemum* 'Jinba'. Acta Horticulturae Sinica, 39 (4): 721 - 728. (in Chinese)
- 于静, 董丽丽, 郝琳, 赵瑞艳, 马男, 赵梁军. 2012. 切花菊 '神马' 细胞分裂素合成酶基因 *DgIPT3* 参与侧枝发育的功能分析. 园艺学报, 39 (4): 721 - 728.
- Zhang Fei, Fang Wei-min, Chen Fa-di, Chen Su-mei. 2010. 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. 2010. 菊花观赏性状的配合力分析. 园艺学报, 37 (4): 589 - 596.
- Zhu Jun. 1997. Analysis methods for genetic model. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 朱军. 1997. 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社.