

·特邀综述·

菊花种质资源研究进展

张莉俊^{1, 2}, 戴思兰^{1, 2*}

¹北京林业大学园林学院, 北京 100083; ²中国科学院武汉植物园, 武汉 430074

摘要 菊花(*Chrysanthemum × morifolium* Ramat.)是花卉王国中的一朵奇葩。她起源于中国并被传遍世界。在1 600年的栽培历史中, 融入了丰富的文化内涵和高超的园艺栽培技术, 经培育形成了近3万个品种, 其变异类型之丰富被称为园艺育种史上的奇迹, 是全人类的共同财富。近50年来, 中国园艺学界利用形态学、细胞分类学、同工酶和分子标记技术结合数量分类学和分支分类学的方法, 对其野生近缘种和主要栽培类群展开了大量研究工作, 为菊花育种积累了资料。但面对丰富的中国菊花种质资源, 对其数量和质量的研究仍显不足。特别是对传统品种研究不够, 制约了中国菊花产业化发展。对菊花品种资源进行调查、收集和保存并构建核心种质, 进而对其开发潜力进行评价, 仍然是一项十分艰苦和重要的基础工作。结合现代生物学技术, 对其主要生物学性状的遗传稳定性进行分析。通过了解其形成机理, 对于菊花品种资源的开发和利用具有重要意义。

关键词 菊花, 开发潜力, 遗传分析, 种质资源

张莉俊, 戴思兰 (2009). 菊花种质资源研究进展. 植物学报 44, 526–535.

菊花(*Chrysanthemum × morifolium* Ramat.)是菊科(Compositae)菊属(*Chrysanthemum* L.)的多年生宿根花卉。它具有丰富的种下变异, 在花卉界被誉为世界两大花卉育种奇观之一(陈俊愉, 2001)。菊花是中国的传统名花, 其多姿多彩的形态和丰富的文化内涵深受人们的喜爱, 至今有不少地方还保留着在秋季举办菊展的传统。菊花传入日本和欧洲后得到了进一步的丰富和发展, 目前已成为国际上主要的鲜切花之一, 具有很高的经济和观赏价值, 在日本、荷兰和美国等国家的花卉产业中占有重要地位(Anderson, 2004, 2006)。

种质是决定生物体遗传性状并将遗传信息从亲代传给后代的遗传物质。种质资源的调查、收集、保存和评价是科学开发利用植物的基础, 对最大限度地发挥种质利用潜力具有决定性的作用(戴思兰, 2004)。菊花的近缘物种大约有 40 余种, 主要分布在中国、日本、朝鲜和俄罗斯, 其中中国约有 17 种(林谔和石

铸, 1983), 是菊花的起源中心和菊属种质资源的分布中心(戴思兰, 2004; 李辛雷和陈发棣, 2004a)。全世界菊花品种约有 20 000–30 000 个, 中国约有 3 000 多个(李鸿渐和邵建文, 1990)。如何利用这些种质资源以及对其遗传机理的研究是今后发展中国菊花育种的关键和基础。

1 菊花种质资源的研究

1.1 菊花起源与品种演化研究

世界各国园艺学者已经形成共识——菊花起源于中国。从史料看, 中国菊花走出国门始于唐代日本来华的遣唐使, 即日本的菊花是从中国传入的。17 世纪中叶, 荷兰商人从我国带走菊花在欧洲栽培。1689 年, 荷兰作家白里尼发表《伟大的东方名花——菊花》一书, 首先在欧洲歌颂了中国的菊花(戴思兰, 2004)。18 世纪中叶, 法国人路易·比尔诺把菊花的

收稿日期: 2008-09-04; 接受日期: 2009-01-21

基金项目: 863 计划(No. 2006AA 100109)和国家林业局公益性行业专项经费资助(No. 200904050)

* 通讯作者。E-mail: silandai@gmail.com

1个大花品种从中国带到法国进行栽培。19世纪晚期,法国的菊花育种者培育了许多大花重瓣的菊花品种。英国植物学家福琼(Robert Fortune)于1843年至1846年间,将2个小花类型的菊花品种(绒球类型)绒球和中山菊花从我国浙江舟山带回英国进行杂交育种,英国园艺家也曾育出不少大轮名菊。此后,这些种质资源相继传入美洲各国,在美国得到更为广泛的杂交培育。从此,菊花这一中国名花遍植世界各地(Anderson, 2006)。

菊属是一个种间隔离机制不十分完全的类群。大量的研究表明,现代菊花是由菊属内多个种间相互杂交,再经过长期的人工培育和选择而形成的,其遗传背景复杂多样。对菊花起源和品种演化的大量研究主要集中于对野生近缘种的分析和菊属部分野生种的人工杂交实验(陈俊愉和梁振强, 1964; 戴思兰等, 1995; 戴思兰和王文奎, 2002)。这些研究结果证明了菊花的杂交起源。细胞学研究表明,菊属植物存在多倍体化和非整倍体变异,基因组染色体数为 $2n=2x=18$ 、 $2n=4x=36$ 和 $2n=6x=54$,栽培类群染色体数为 $2n=54$ 至 $2n=90$ 之间,且存在大量非整倍体变异(李懋学等, 1983; 汪劲武等, 1991; 陈发棣等, 1996, 1998; 周树军和汪劲武, 1997)。核酸染色体原位杂交实验表明,菊花的多种间杂交起源和菊属植物种间广泛的种质渗透现象可以在一定程度上解释菊花品种丰富的遗传多样性来源(王文奎和戴思兰, 2000; Wang et al., 2002, 2003; Dai et al., 2005)。在运用分子标记技术的研究中,戴思兰等(1998)首次使用RAPD分析技术对部分野生菊属植物、栽培小菊和独本菊品种进行分析,探讨菊花起源问题,提出菊花主要起源于毛华菊(*C. vestitum* (Hemsl.) Ling)、野菊(*C. indicum* L.)和菊花脑(*C. nankingense* (Hand.-Mazz.) X. D. Cui)。此外,周春玲和戴思兰(2002)首次运用AFLP技术对菊属部分植物进行分析,得出栽培品种与毛华菊、野菊和甘菊(*C. lavandulifolium* (Fisch. ex Trautv.) Ling)亲缘关系较近,各野生种(野菊、甘菊和菊花脑)间的亲缘关系极近。李辛雷和陈发棣(2004b)以菊属野生种、栽培菊花及种间杂种为

试材,采用RAPD方法研究了其亲缘关系,同样得出了栽培菊花演化过程:野生菊→药用菊→观赏菊的结论。吴国盛等(2008)运用RFLP技术对12份菊属与2种亚菊属植物进行了亲缘关系研究,表明菊属物种间有较近的亲缘关系,且菊属与亚菊属间尽管存在差异,但亲缘关系仍然很近。

1.2 菊花品种分类与鉴定

目前国内主要以舌状花类型、花型及花色为依据大体划分菊花品种群(汤忠皓, 1963; 张树林, 1965; 李真和徐惠梅, 1989; 李鸿渐和邵建文, 1990)。1982年,中国菊花研究会第二届菊花展览期间讨论了菊花分类,提出3级分类方案:将盆栽菊花分为5个瓣类30个花型13个亚型。国外菊花分类方案大多比较简单,如日本菊花的分类,首先分为2大组,即普通菊组与畸形菊组,然后按照花径分为大、中和小3类,以下再划分出多种花型;美国的菊花分类亦较简单,先按照花径分为小菊与大菊2类,以下再分多种花型;英国国家菊花协会的菊花品种分类方案则首先按照花期分为早、中和晚3类,各类下又分30组(许莹修和戴思兰, 2007)。这些分类方案在对大量品种进行分析时显出一定的局限性。利用数量分类学方法对栽培小菊和大菊品种进行分类研究的尝试表明,形态学数据结合计算生物学方法可以在一定程度上将菊花品种区分开(刘春迎和王莲英, 1995; 许莹修和戴思兰, 2007)。此外,也有用同工酶技术和分子标记等方法进行菊花分类研究的报道,如秦贺兰等(2002)采用RAPD标记技术得出舌状花基本瓣型相同的品种之间基因型相似系数较高。吴在生等(2007)运用AFLP标记技术对菊花的分析结果表明,多数瓣型相同的菊花种质表现出较为密切的亲缘关系,其地域来源与聚类结果也有一定程度的相关性,而花色与聚类结果无明显的相关性。繆恒彬等(2007)对85个大菊品种的ISSR分析表明,品种间的遗传变异与品种瓣型相关,提出瓣型可以作为菊花品种的一个分类等级。

菊花的品种鉴定工作也一直备受关注。早在1993年, Wolff和 van Rijn (1993)运用RAPD标记技

术分析了菊花的遗传变异,但是没有检测出从原始品种演变出的体细胞突变体间的差异。之后, Wolff等(1995)运用RAPD技术、ISSR、杂交DNA指纹和RFLP技术也未能够鉴别出来自同一品种的不同花色突变体间的差异。但是Wolff(1996)对菊花的芽变和嵌合体现象进行了RAPD分析,观察到品种间以及不同细胞层间的多态性。此后, Martín等(2002)采用RAPD技术对15个菊花品种进行了鉴定,并能够将这些品种区分开。Lema-Ruminska等(2004)利用RAPD技术有效鉴别了菊花的辐射突变体。Chatterjee等(2006)对10个原始菊花品种和11个突变体进行了RAPD分析,检测出了品种与突变体间的差异,并且不同花色突变体间的差异能够被有效区分。田赞等(2008)的研究发现RAPD技术能够将菊花芽变品种和相似品种鉴别开。

1.3 菊属植物种下变异的研究

形态性状是种下变异最直观的表现,形态学分析是种下变异研究最基本的方法。菊花的形态变异之丰富堪称世界园艺植物之最,其近缘野生种的变异也极为丰富。Kim等(1989)对分布于朝鲜的紫花野菊(*C. zawadskii* (Herb.) Tzvel.)进行了调查与观测,发现其花期和花色均有所不同,花径也有较大程度的变异。戴思兰和陈俊愉(1996)比较了野生菊属植物和一些人工杂种及栽培菊品种,对其形态演化趋势作了详尽的研究,发现毛华菊的形态发生了明显的变异。王文奎等(1999)对毛华菊花朵形态的变异进行了深入分析,发现其变异在很大程度上受遗传控制。此外,戴思兰等(1995)、戴思兰和陈俊愉(1997)分别对菊花进行了数量分类学和分支分类学研究,揭示出菊属植物形态学性状的多样性,提出菊花从小花单瓣向大花重瓣进化,并指出菊花可能是多系起源和多方向演化,杂交在品种起源和演化过程中发挥了重要作用。大量的种间杂交实验结果也为分析性状的演变关系提供了

线索(陈俊愉和梁振强, 1964; 戴思兰和陈俊愉, 1996; 徐文辉等, 2000; 李辛雷和陈发棣, 2004a)。Wang等(2002, 2003)提出菊属植物性状呈网状进化方式。

在细胞学水平上, Tanaka(1959a, 1959b, 1959c, 1960)、Tanaka和Shimotomai(1961)对日本野生菊花进行了核型系列报道,并对来自中国的野生菊花进行了细胞遗传学研究(Tanaka et al., 1987)。Fedorov(1969)统计了广义菊属的93种植物的染色体数,发现多倍体(包括种内多倍体)有56种,约占60%,显然多倍化是该属的一个重要进化途径。汪劲武等(1991, 1993)、周树军和汪劲武(1997)也对不同菊属植物进行了细胞学研究。李懋学等(1983)、陈发棣等(1996)及戴思兰(1994)^①对菊属植物的核型研究表明,在菊属植物进化和菊花形成过程中杂交范围的广泛性和复杂性造成了目前菊花种下变异的多样性。

RAPD、RFLP、AFLP和ISSR等分子标记技术曾先后被用于菊花的种下变异研究(Williams et al., 1990; Wolff et al., 1994; 戴思兰等, 1998; Lee and Kim, 2000; 秦贺兰等, 2002; Martín et al., 2002; 李辛雷和陈发棣, 2004b; 韩洁等, 2007; 吴在生等, 2007)(雒新艳, 2009)^②,结果均表明菊花品种资源在DNA水平上存在广泛的变异。

上述研究有助于解决菊属植物的系统学问题,且为我国菊花品种的分类、鉴定和育种工作提供了丰富的基础资料。但由于目前各方面研究涉及的样本数量较少、代表性低,也没有将分子数据与形态性状等表型数据很好地结合起来分析,故无法系统地评价菊花的种质资源。

2 中国菊花种质资源的收集与保存

菊花原产于中国,据文献记载已有3 000余年的悠久历史,菊花的栽培距今也有1 600多年。南京农业大学在农业部中国菊花品种资源调查整理研究项目的支持下,从全国各地收集整理出菊花品种3 000个(李鸿渐和邵建文, 1990)。开封市曾收集有菊花品种1 600多个,种植面积约200 hm²,共计400万盆,已

① 戴思兰(1994). 中国栽培菊花起源的综合研究. 博士论文. 北京: 北京林业大学. pp. 34-36.

② 雒新艳(2009). 大菊品种资源遗传多样性研究. 博士论文. 北京: 北京林业大学. pp. 78-79.

成为中国重要的菊花种植基地(曹新向, 2006)。广东省中山小榄镇有800年的菊花栽培历史, 是远近闻名的菊艺之乡, 不仅保存了丰富的栽培菊花品种, 还拥有高超的菊艺栽培技术, 并且菊文化深入人心, 因此民间保留了不少传统品种。河南省内乡唐闸公园也建立了菊花品种保存基地, 拥有相当数量的菊花品种。杨秋等(2006)对昆明市区的菊花资源进行了调查研究, 整理出菊花品种 441 个, 鉴定出 378 个。从目前收集和记载的菊花品种看, 其中有一类属于中国传统菊花品种, 其变异类型丰富, 花型姿态变化富于中国传统文化内涵。目前对这类品种的遗传分析和利用潜力的研究最为薄弱。由于其栽培技术繁难, 只有少数菊艺技师能够栽培繁殖, 其产业化水平很低, 面临着品种失传的危险。

3 菊花种质资源的利用

自菊花出现至今长达七八百年的时间里, 主要以药用和食用为主。到东晋陶渊明时, 菊花才被引入观赏栽培。随着人类对菊花栽培和育种水平的不断提高, 菊花新品种不断涌现, 形成了品种繁多、色彩丰富、花型多变和姿态万千的现代菊花, 并出现了盆菊、大立菊、悬崖菊、塔菊、案头菊、盆景菊和切花菊等多种栽培和应用形式。但是, 由于菊花在长期的栽培过程中(尤其是无性繁殖), 其观赏特性、适应性以及抗逆性逐渐下降, 因而不利于菊花的园林应用和发展, 也不能够满足菊花产业化发展的需求, 因此如何进行菊花品种改良已成为现代菊花研究的热点问题。

在菊花品种改良的多种育种方法中, 杂交育种是国内外应用最多、最广泛和最有效的方法之一。自 20 世纪 60 年代起, 北京林业大学就通过早菊与野菊间的远缘杂交, 育成了红岩等 13 个花繁叶茂且抗逆性强的菊花新品种; 另外, 已得到广泛应用的抗逆性强、低矮密花、五彩缤纷和耐粗放管理的地被菊新品种是用安徽天柱山的野生毛华菊以及其它 6 种野生菊花与早菊远缘杂交培育而成的(王彭伟和陈俊愉, 1990), 目前地被菊新品种在不断地丰富和发展(陈发

棣等, 2005; 丁兵等, 2007)。利用抗逆性强、花型小且具香味的菊花栽培品种和野生种质资源与花型、花色奇特的品种杂交, 育成了夏季耐高温和高湿的小菊新品种(品系)20 多个(陈秀兰和李惠芬, 1993)。李鸿渐等(1991)利用常规杂交育种方法选育出了 15 个切花菊新品种, 并大量推广应用。

辐射育种也是菊花育种中常用的育种方法之一(齐孟文和王化国, 1997)。傅玉兰和郑路(1994)采用辐射育种选育出了 8 个寒菊新品种。王彭伟等(1996)通过组织培养和辐射育种相结合, 选育出了 11 个切花菊新品种。Broertjes 和 Lock(1985)、Huttema 等(1991)通过辐射育种获得了耐低温的菊花植株。

另外, 重点针对菊花的花色、花期、株型和抗性性状进行转基因育种的基因工程技术, 为菊花性状的改良提供了全新的思路。Courtney-Gutterson 等(1994)、Dolgov 等(1997)及 Mitiouchkina 等(2000)运用转基因技术改变了菊花花色。Mitiouchkina 和 Dolgov(2000)、Zheng 等(2001)、Petty 等(2003)及 Han 等(2007)通过转基因技术对菊花的株型进行了改良。此外, 在菊花抗性分子育种方面也有相关报道(Dolgov et al., 1995; Sherman et al., 1998; Takatsu et al., 1999; Jong, 1999; Toguri et al., 2003)。

4 菊花种质资源研究存在的问题

4.1 菊花种质资源的收集与保存难度较大

中国丰富的菊花品种资源并没有成为产业化资源, 一些宝贵的国有菊花名品正在流失。虽然国内建立了一些菊花品种保存基地, 保存了相当数量的菊花品种, 但是菊花品种变异多样, 新品种不断出现, 各地在保存品种的过程中存在大量同名异物和同物异名现象; 同时, 绝大多数中国菊花品种资源缺少育种工作必需的信息资料, 对其遗传稳定性缺乏分析, 特别是没有直接且有利的分子生物学信息。这就使得菊花品种保存工作陷于盲目状态, 一方面大量地重复保留, 另一方面对正在流失的品种却无力保护。这种状况制约了中国菊花品种登录、审定和品种保护工作,

且难以有效维护育种人的权利,也不利于种质资源创新工作的开展。如何在有限的时间、空间、人力和财力的情况下,提高对品种资源的鉴定能力,加强对品种资源的保存和保护力度,提高品种资源利用效率是一个亟待解决的问题。

4.2 菊花的品种分类体系和鉴定手段不完善

前人虽然在中国菊花品种形态分类和鉴定方面已经做了大量的工作,但是对于品种数量众多的菊花来说,制订出全面系统的分类鉴定方案非常困难。目前,在许多问题上还未能达成一致意见,如在瓣型和花型的划分上还存在着分歧,叶形的分类过于笼统等。各瓣型的进化关系也有许多疑问,多数研究者赞同从平瓣 匙瓣 管瓣的演变顺序,但也有不同的观点(张树林, 1965),至今未见更深入清晰的研究报道。白新祥(2007)^①曾对 281 个菊花品种进行了花色素成分分析,初步提出根据色素成分将菊花品种分为白色、黄色、紫色、红色、粉色和橙色 6 大色系,加上以往的绿色、复色和间色,共分为 9 大色系。雒新艳(2009)^②通过对 400 个品种的 64 个性状进行计算分析并结合 ISSR 分析数据,提出 22 个较为稳定的性状可以作为大菊品种分类鉴定的依据。李宝琴利用 AFLP 分析数据结合 57 个形态学性状,对 106 个品种进行综合分析,提出利用若干样本构建菊花品种核心种质以解决品种分类问题(未发表资料)。

从目前的研究看,大多数中国传统菊花品种的来源并没有确切的记载,而且菊花极易发生变异,栽培条件和地域不同,其形态特征也会有所变化。寻找稳定的遗传标记,有效地鉴定菊花品种是今后菊花品种资源研究的重要课题。

4.3 菊花的育种研究存在局限性

传统菊花品种的来源主要有 2 条途径:一是进行品种

间杂交,从出现较多变异类型的 F₁ 代中筛选新品种;二是通过芽变选育:一些菊花品种非常容易产生芽变,故可通过人工辐射,使花色和叶形等性状发生变化,然后通过无性繁殖将这些芽变品种保存下来。尽管传统的育种方法为我们积累了丰富的菊花品种,但其具有一定的盲目性,因为并不是所有品种之间的杂交都能得到比较好的后代,而且很多芽变品种非常不稳定。此外,这些育种工作相对于庞大的菊花种质资源来说显得有些不足。菊花是高度杂合的异源多倍体,其遗传背景复杂,种质资源研究工作难度较大,至今对菊花的起源还没有形成统一的认识,虽然在重要观赏性状的遗传规律上有一些研究报道(陈秀兰等, 1990; 李鸿渐等, 1991; 徐文辉等, 2000; 陈发棣等, 2003),但是对一些关键表型性状(花色、花型和株型等)的遗传机理缺乏系统全面的了解。

4.4 分子标记技术在菊花种质资源研究中的应用

分子标记技术在菊花种质资源研究中的应用为菊花的起源、菊属植物种间的亲缘关系、菊花品种的遗传多样性研究以及菊花的品种分类和鉴定提供了丰富可靠的参考数据。不同的分子标记技术(如 RAPD、AFLP 和 ISSR 等)对大菊品种分类均起到了重要作用,许多研究提出瓣型在菊花起源中是一个重要的性状,并可作为菊花分类的一个等级(吴在生等, 2007; 缪恒彬等, 2007)。此外,这些标记技术不仅可以将菊花的原始栽培品种区分开来,还可以区分从一个品种中衍生出来的突变体,这就为今后的菊花品种鉴定和培育工作提供了技术支持。

分子标记技术固然有它的优越性和准确性,但它反映的信息却很有限。以 RAPD 标记为例,假如每个引物平均扩增 8 个片段,每个片段平均长度为 1 800 bp,选用的引物有 26 个,则有 3.7×10^5 bp ($8 \times 26 \times 1\ 800$ bp) 大小的片段能够被检测,而菊花基因组总的长度为 3×10^9 bp,所以分子标记技术只能反映菊花基因组中的很小一部分信息(Wolff et al., 1995),而且这些片段的具体信息还均未知,不能排除长度一致的片段间的差异。另外,目前的研究仅选择了菊花品种资源中

①白新祥(2007). 菊花花色形成的表型分析. 博士论文. 北京:北京林业大学. pp. 34-36.

②雒新艳(2009). 大菊品种资源遗传多样性研究. 博士论文. 北京:北京林业大学. pp. 78-79.

的很少一部分(多数研究报告的样本数不足 100 个)。面对庞大的菊花品种数量, 分子标记技术还不能取代传统的分类方法, 必须与其它分类方法相结合进行全面系统的分析才能够保障结果的可靠性和适用性。

5 菊花种质资源研究的前景

5.1 构建菊花品种资源的核心种质

菊花种质资源数量巨大, 遗传背景复杂, 对其进行保存、研究和利用的难度较大。核心种质便是为了解决数量巨大的种质资源与有效的保存、研究和利用这些种质资源之间的矛盾而产生的, 旨在以最小数量的遗传资源实现最大限度地保存整个资源群体的遗传多样性(Brown, 1989)。在全国甚至世界范围内选取具有代表性或能够涵盖菊花 90% 以上形态多样性的品种资源, 利用分子标记技术和 DNA 序列分析不同品种的特异性带型和位点, 绘制 DNA 指纹图谱, 分析典型品种染色体核型参数, 并与菊花花型、瓣型和花色以及叶片形态等表型性状的研究结果相结合, 构建菊花核心种质。此项工作的开展将为有争议的菊花品种的鉴定, 菊花新品种登录、审定与保护, 确定品种间亲缘关系及进行谱系分析提供参考, 为中国园艺界制定以最小的菊花品种样本数量实现最大限度地保存遗传多样性的策略提供科学依据, 为进一步开发和选育新品种提供更丰富的信息平台。

5.2 分子标记技术辅助菊花育种

菊花是一种在长期的人工栽培和选择条件下形成的观赏植物, 其遗传背景复杂, 多数菊花品种的来源不清楚, 很难确定控制性状的基因及基因之间的关系, 因此对其性状进行遗传分析难度较大。在分子生物学技术迅猛发展的今天, 分子标记技术得到了全面的发展和广泛的应用, 成为种质资源研究领域的重要工具。运用分子标记技术可以寻找到与性状相关的基因片段, 从而可以进一步寻找到相关的基因, 对于品种的鉴定和性状的遗传分析均具有非常重要的意义。而且运用分子标记技术进行新品种鉴定不但省时省

力, 而且还可以缩短育种年限, 在短期内获得经济效益从而推动我国花卉产业的快速发展。

5.3 完善菊花的品种分类系统

表型是菊花品种分类的主要依据, 但是仅仅运用形态学数据并不能够完全解决菊花品种分类中出现的问题。目前的研究表明, 分子标记技术可以应用于菊花的品种鉴定。RAPD、RFLP、ISSR 和 AFLP 技术均能够很好地反映菊花品种的多样性, 且能够简单有效地区分菊花品种。但是由于目前所研究的菊花品种数量很少, 今后的研究需要不断地补充和丰富样本数量。综合形态学、细胞学、分子标记技术序列分析的结果和信息进行综合分析, 将使菊花品种分类更加系统和完善。

5.4 菊花近缘野生种质资源的研究、开发和利用

对菊花近缘野生种质资源开展研究, 对于菊花育种研究具有重要意义。首先, 菊属植物存在多倍体系列(汪劲武等, 1991), 对这些资源进行收集、整理和研究, 特别是深入研究属内多倍体化现象, 有助于我们理解不同菊花品种染色体数目变化的机理, 可为利用细胞学核型参数进行品种演进分析和品种分类鉴定提供参考依据。其次, 菊属一些物种为二倍体(汪劲武等, 1993), 其基因组简单, 为我们研究菊花各种变异形成的机理提供了便利的材料。马月萍等(2004)、曹华雯等(2007)、刘振林等(2008a, 2008b)利用二倍体物种甘菊进行开花期和抗逆性研究, 取得了很好的进展。对菊科植物其它物种的研究和分析, 也可以为菊花育种研究提供参考。如对菊科植物瓜叶菊(*Pericallis × hybrida* B. Nord.)不同色系品种间花青素合成相关基因表达差异与色素形成的关系的研究, 为菊花花色形成机理的研究提供了线索(孟丽和戴思兰, 2005; 胡可等, 2009)。此外, 菊花近缘野生种具有许多菊花所缺乏的优良性状, 如抗逆性、匍匐性、多花性、芳香气味及新异花色等, 对这些性状形成的机理进行深入研究, 有助于我们理解菊花变异的来源, 对于利用基因工程技术对菊花进行种质创新和品种改

良也具有重要意义(李辛雷和陈发棣, 2004a)。但是这些相关性状的基因资源大多未被开发利用, 尚待我们进行深入全面的研究。

参考文献

- 曹华雯, 刘振林, 夏新莉, 尹伟伦, 戴思兰 (2007). 甘菊 *DIBADH1* 基因启动子 *DBP12* 表达特性研究. 分子植物育种 5, 758-764.
- 曹新向 (2006). 做大开封菊花产业的对策研究. 甘肃农业 6, 138-138.
- 陈发棣, 陈佩度, 房伟民, 李鸿渐 (1998). 栽培小菊与野生菊间杂交一代的细胞遗传学初步研究. 园艺学报 25, 308-309.
- 陈发棣, 陈佩度, 李鸿渐 (1996). 几种中国野生菊的染色体组分析及亲缘关系初步研究. 园艺学报 23, 67-72.
- 陈发棣, 房伟民, 赵宏波, 管志勇, 许高娟 (2005). 菊花新品种——地被菊系列. 园艺学报 32, 1167-1167.
- 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, 175-182.
- 陈俊愉 (2001). 中国花卉品种分类学. 北京: 中国林业出版社. pp. 218-218.
- 陈俊愉, 梁振强 (1964). 菊花探源——关于菊花起源的科学实验. 科学画报 9, 353-354.
- 陈秀兰, 冯玲秀, 童华 (1990). 小菊杂交育种效果的探讨. 江苏农业科学 18(6), 48-50.
- 陈秀兰, 李惠芬 (1993). 小花型菊花新品种的选育. 植物资源与环境 2, 37-40.
- 戴思兰, 陈俊愉, 李文彬 (1998). 菊花起源的 RAPD 分析. 植物学报 40, 1053-1059.
- 戴思兰, 陈俊愉 (1996). 菊属 7 个种的人工种间杂交试验. 北京林业大学学报 18(4), 16-21.
- 戴思兰, 陈俊愉 (1997). 中国菊属一些种的分支分类学研究. 武汉植物学研究 15, 27-34.
- 戴思兰, 王文奎 (2002). 菊属系统学与菊花起源研究进展. 北京林业大学学报 24, 230-234.
- 戴思兰, 钟扬, 张晓艳 (1995). 中国菊属部分种的数量分类研究. 北京林业大学学报 17(4), 9-14.
- 戴思兰 (2004). 中国菊花与世界花卉园艺. 河北科技师范学院学报 3, 1-7.
- 丁兵, 佟友丽, 李玉花 (2007). 地被菊新品种火玫瑰和神韵. 园艺学报 34, 803-803.
- 傅玉兰, 郑路 (1994). 冬菊新品种选育. 安徽农业大学学报 21, 59-62.
- 韩洁, 胡楠, 李玉阁, 尚富德 (2007). 菊花品种资源遗传多样性的 AFLP 分析. 园艺学报 34, 1041-1046.
- 胡可, 孟丽, 韩科厅, 孙翊, 戴思兰 (2009). 瓜叶菊青素合成关键基因的分离及表达分析. 园艺学报 36, 1013-1022.
- 李鸿渐, 邵建文 (1990). 中国菊花品种资源的调查收集和分类. 南京农业大学学报 13, 30-36.
- 李鸿渐, 张效平, 王彭伟 (1991). 切花菊新品种选育的研究. 南京农业大学学报 14(3), 31-35.
- 李懋学, 张敦方, 陈俊愉 (1983). 我国某些菊花野生和栽培菊花的细胞学研究. 园艺学报 10, 199-205.
- 李辛雷, 陈发棣 (2004a). 菊花种质资源与遗传改良研究进展. 植物学通报 21, 392-401.
- 李辛雷, 陈发棣 (2004b). 菊属野生种、栽培菊花及种间杂种的 RAPD 分析. 南京农业大学学报 27(3), 29-33.
- 李真, 徐惠梅 (1989). 菊花品种分类初步研究. 安徽农学院学报 16, 282-284.
- 林镨, 石铸 (1983). 中国植物志 (第 76 卷第 1 分册). 北京: 科学出版社. pp. 29-42.
- 刘春迎, 王蓬英 (1995). 菊花品种的数量分类研究. 北京林业大学学报 17(2), 79-87.
- 刘振林, 尹伟伦, 戴思兰 (2006). 菠菜甜菜碱醛脱氢酶基因同源片段的克隆与序列分析. 分子植物育种 4, 35-40.
- 刘振林, 曹华雯, 夏新莉, 尹伟伦, 戴思兰 (2008a). 几种菊科植物 BADH 基因同源片段的克隆与序列分析. 农业生物技术学报 16, 474-480.
- 刘振林, 曹华雯, 夏新莉, 尹伟伦, 戴思兰 (2008b). 甘菊 BADH 基因启动子的克隆与瞬时表达分析. 园艺学报 35, 1787-1794.
- 马月萍, 方晓华, 申业, 陈凡, 戴思兰 (2004). 植物开花基因新资源: 甘菊中花分生组织决定基因 *DFL*. 分子植物育种 2, 597-599.
- 孟丽, 戴思兰 (2005). 花色研究基因新资源: 瓜叶菊蓝色花形成相关基因 *PCFH*. 分子植物育种 3, 595-596.
- 缪恒彬, 陈发棣, 赵宏波 (2007). 85 个大菊品种遗传关系的 ISSR 分析. 园艺学报 34, 1243-1248.
- 齐孟文, 王化国 (1997). 我国花卉辐射育种的进展和剖析. 核农学通报 18, 288-290.
- 秦贺兰, 游捷, 高俊平 (2002). 菊花 18 个品种的 RAPD 分析.

- 园艺学报 **29**, 488-490.
- 汤忠皓 (1963). 中国菊花品种分类的探讨. 园艺学报 **2**, 411-420.
- 田赞, 雒新燕, 戴思兰 (2008). RAPD分析技术在菊花相似品种鉴定中的应用. 分子植物育种 **6**, 1223-1232.
- 汪劲武, 杨继, 李懋学 (1991). 国产五种菊属植物的核型研究. 云南植物研究 **13**, 411-416.
- 汪劲武, 杨继, 李懋学 (1993). 野菊和甘菊的形态变异及其核型特征. 植物分类学报 **21**, 140-146.
- 王彭伟, 陈俊愉 (1990). 地被菊新品种选育研究. 园艺学报 **17**, 223-228.
- 王彭伟, 李鸿渐, 张效平 (1996). 切花菊单细胞突变育种研究. 园艺学报 **23**, 285-288.
- 王文奎, 戴思兰 (2000). 染色体原位杂交技术在植物亲缘关系研究中的应用. 北京林业大学学报 **22**(6), 95-99.
- 王文奎, 周春玲, 戴思兰 (1999). 毛华菊花朵形态变异. 北京林业大学学报 **21**(3), 92-93.
- 吴国盛, 陈发棣, 陈素梅, 赵宏波, 房伟民 (2008). 基于PCR-RFLP多态的部分菊属与亚菊属植物亲缘关系研究. 江苏农业科学 **36**(2), 58-61.
- 吴在生, 李海龙, 刘建辉, 左志锐, 田瑞昌 (2007). 65个菊花栽培品种遗传多样性的AFLP分析. 南京林业大学学报(自然科学版) **31**(5), 67-70.
- 徐文辉, 高海卿, 陈华进 (2000). 菊花某些性状遗传规律的初步探讨. 浙江林学院学报 **17**, 37-41.
- 许莹修, 戴思兰 (2007). 菊花品种表型性状分类价值研究. 中国菊花研究会. 中国菊花研究论文集(2002-2006). pp. 108-115.
- 杨秋, 唐岱, 苏腾伟, 孙晓佳, 颜隽 (2006). 昆明市区菊花资源调查研究. 福建林业科技 **33**(3), 123-126.
- 张树林 (1965). 菊花品种分类的研究. 园艺学报 **4**, 35-46.
- 周春玲, 戴思兰 (2002). 菊属部分植物的AFLP分析. 北京林业大学学报 **24**(5/6), 71-75.
- 周树军, 汪劲武 (1997). 10种菊属植物的细胞学研究. 武汉植物学研究 **15**, 289-292.
- Anderson NO (2004). Breeding flower seed crops. In: McDonald M, Kwong F, eds. Flower Seeds. CAB. pp. 53-86.
- Anderson NO (2006). Chrysanthemum. *Dendranthema × grandiflora* Tzvelv. In: Anderson NO, ed. Flower Breeding and Genetics: Issues, Challenges, and Opportunities for the 21st Century. Dordrecht: Springer. pp. 389-437.
- Broertjes C, Lock CAM (1985). Radiation-induced low-temperature tolerate solid mutants of *Chrysanthemum morifolium*. *Euphytica* **34**, 97-103.
- Brown AHD (1989). Core collection: a practical approach to genetic resources management. *Genome* **31**, 818-824.
- Chatterjee J, Mandal AKA, Ranade SA (2006). Molecular systematics in *Chrysanthemum × grandiflorum* (Ramat.) Kitamura. *Sci Hortic* **110**, 373-378.
- Courtney-Gutterson N, Napoli C, Morgan A, Firoozabady E, Robison KEP (1994). Modification of flower color in florist's *Chrysanthemum*: production of a white-flowering variety through molecular genetics. *Biotechnology (NY)* **12**, 268-271.
- Dai SL, Wang WK, Li MX (2005). Phylogenetic relationship among *Dendranthema* (DC.) Des Moul. revealed by fluorescence *in situ* hybridization. *J Integr Plant Biol* **47**, 783-791.
- Dolgov SV, Mitiouchkina TY, Skryabin KG (1997). Agrobacterial transformation of *Chrysanthemum*. *Acta Horti* **447**, 329-334.
- Dolgov SV, Mityshkina TU, Rukavtsova EB, Buryanov YI (1995). Production of transgenic plants of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. with the gene of *Bacillus thuringiensis* endotoxin. *Acta Horti* **420**, 46-47.
- Fedorov AA (1969). Chromosome Numbers of Flowering Plants. Moscow: Academy of Sciences of the USSR, V. L. Komarov Botanical Institute. pp. 926-926.
- Han BH, Suh EJ, Lee SY, Shin HK, Lim YP (2007). Selection of non-branching lines induced by introducing Ls-like cDNA into chrysanthemum (*Dendranthema × grandiflorum* (Ramat.) Kitamura) "Shuho-no-chikara". *Sci Hortic* **115**, 70-75.
- Hong B, Ma C, Yang YJ, Wang T, Yamaguchi-Shinozaki K, Gao JP (2009). Over-expression of *AtDREB1A* in chrysanthemum enhances tolerance to heat stress. *Plant Mol Biol* **70**, 231-240.
- Hong B, Tong Z, Ma N, Kasuga M, Kaziko YH, Gao JP (2006). Expression of the Arabidopsis *DREB1A* gene in transgenic chrysanthemum enhances tolerance to low temperature. *J Horti Sci Biotechnol* **81**, 1002-1008.
- Huttema JBM, Preil W, Gussenhoven GC, Schneider M

- (1991). Methods for selection of low-temperature tolerance mutants of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. using irradiated cell suspension culture. *Plant Breed* **102**, 140-147.
- Jong JD** (1999). Genetics breeding and biotechnology of cut flowers. *Acta Horti* **482**, 287-290.
- Kim JY, Hong YP, Han IS** (1989). Studies on the native *Chrysanthemum* spp. in Korea: studies on the characteristics, geographical distribution and line selection of wild grown *Chrysanthemum zawadskii* in Korea. *Res Rept Rural Dev Admi (Suweon)* **31**, 59-66.
- Lee CH, Kim KS** (2000). Genetic diversity of *Chrysanthemum zawadskii* Herb. and the related groups in Korea using RAPDs. *J Kor Soc Horti Sci* **41**, 230-236.
- Lema-Ruminska J, Zalewska M, Sadoch Z** (2004). Radiomutants of chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora* Tzvelev) of the lady group: RAPD analysis of the genetic diversity. *Plant Breed* **123**, 290-293.
- Martín C, Uberhuaga E, Pérez C** (2002). Application of RAPD markers in the characterization of *Chrysanthemum* varieties and the assessment of somaclonal variation. *Euphytica* **127**, 247-253.
- Mitiouchkina TY, Dolgov SV** (2000). Modification of *Chrysanthemum* plant and flower architecture by *gyoC* gene from *Agrobacterium rhizogenes* introduction. *Acta Horti* **508**, 163-169.
- Mitiouchkina TY, Ivanova EP, Traran SA, Dotgov SV** (2000). Chalcone synthase gene from *Antirrhinum majus* in antisense orientation successfully suppressed the petals pigmentation of chrysanthemum. *Acta Horti* **508**, 215-217.
- Petty LM, Harberd NP, Carré IA, Thomas B, Jackson SD** (2003). Expression of the Arabidopsis *gai* gene under its own promoter causes a reduction in plant height in chrysanthemum by attenuation of the gibberellin response. *Plant Sci* **164**, 175-182.
- Sherman JM, Moyer JW, Daub ME** (1998). A regeneration and *Agrobacterium*-mediated transformation system for genetically diverse *Chrysanthemum* cultivars. *J Am Soc Horti Sci* **123**, 189-194.
- Takatsu Y, Nischizawa Y, Hibi T, Akutsu K** (1999). Transgenic *Chrysanthemum* (*Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitamura) expressing a rice chitinase gene shows enhanced resistance to gray mold (*Botrytis cinerea*). *Sci Horti* **82**, 113-123.
- Tanaka R** (1959a). On the speciation and karyotypes in diploid and tetraploid species of *Chrysanthemum*. I. Karyotypes in *Chrysanthemum boreale* (2n=18). *J Sci Hiroshima Univ, Ser B Div* **29**, 1-16.
- Tanaka R** (1959b). On the speciation and karyotypes in diploid and tetraploid species of *Chrysanthemum*. II. Karyotypes in *Chrysanthemum makinoi* (2n=18). *J Sci Hiroshima Univ, Ser B Div* **29**, 17-30.
- Tanaka R** (1959c). On the speciation and karyotypes in diploid and tetraploid species of *Chrysanthemum*. IV. *Chrysanthemum wakasaense* (2n=36). *J Sci Hiroshima Univ, Ser B Div* **29**, 41-57.
- Tanaka R** (1960). On the karyotypes in diploid and tetraploid species of *Chrysanthemum*. V. *Chrysanthemum yoshinaganthum* (2n=36). *Cytologia (Tokyo)* **25**, 43-58.
- Tanaka R, Shimotomai N** (1961). Karyotypes in four diploid species of *Chrysanthemum*. *Cytologia (Tokyo)* **26**, 309-319.
- Tanaka R, Taniguchi K, Aoyama M** (1987). Cytogenetic studies on wild chrysanthemum from China. III. Karyotype of *Ch. arisanense*. *Chrom Inf Serv* **43**, 20-22.
- Toguri T, Ogawa T, Kakitani M, Tukahara M, Yoshioka M** (2003). *Agrobacterium*-mediated transformation of chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora*) plants with a disease resistant gene (*pac 1*). *Plant Biotechnol* **20**, 121-127.
- Wang WK, Dai SL, Li MX** (2002). Physical mapping of rDNA in *Dendranthema nankingense* and its close related species by fluorescent *in situ* hybridization. *Cell Mol Biol Lett* **7**, 911-914.
- Wang WK, Li MX, Xu YX, Dai SL** (2003). Several influencing factors on fluorescent *in situ* hybridization experimental system applied to *Dendranthema* spp. *For Stud China* **5**(2), 30-34.
- Williams JGK, Kubelik AR, Livak KJ, Rafalski JA, Tingey SV** (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res* **18**, 6531-6535.
- Wolff K** (1996). RAPD analysis of sporting and chimerism in

chrysanthemum. *Euphytica* **89**, 159-164.

Wolff K, van Rijn PJ (1993). Rapid detection of genetic variability in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora* Tzvelev) using random primers. *Heredity* **71**, 335-341.

Wolff K, van Rijn PJ, Hofstra H (1994). RFLP analysis in chrysanthemum probe and primer development. *Theor Appl Genet* **88**, 472-478.

Wolff K, Zietkiewicz Z, Hofstra H (1995). Identification of chrysanthemum cultivars and stability of DNA fingerprint patterns. *Theor Appl Genet* **91**, 439-447.

Zheng ZL, Yang ZB, Jang JC, Metzger JD (2001). Modification of plant architecture in chrysanthemum through the ectopic expression of a tobacco phytochrome *B1* gene. *J Am Soc Hortic Sci* **126**, 19-26.

Research Advance on Germplasm Resources of *Chrysanthemum × morifolium*

Lijun Zhang^{1, 2}, Silan Dai^{1, 2*}

¹College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

²Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China

Abstract *Chrysanthemum × morifolium* Ramat., an exotic flower, originated in China, has spread throughout the world. During 1 600 years' cultivation history, rich cultural connotation and horticulture cultivation techniques for this plant have emerged. Chrysanthemum is a miracle in the horticulture breeding history because it has almost 30 000 varieties. In the past 50 years, work on wild relatives and cultivation groups of chrysanthemum has involved study of morphology, cytotaxonomy, isozymes, DNA fingerprints, numerical taxonomy and cladistics. Despite much data on breeding of chrysanthemum, the quantity and quality of its resources are still inadequate as compared with its large number of cultivars. Especially, little study of traditional varieties restricts the development of industrialization of Chinese chrysanthemum. The collection, preservation, study and evaluation of chrysanthemum germplasm are important and involve much effort. Analysis of biological characteristics and genetic stability of ornamental characters, combined with modern biology techniques, is important to develop and use chrysanthemum variety resources.

Key words *Chrysanthemum × morifolium*, development potential, genetic analysis, germplasm resources

Zhang LJ, Dai SL (2009). Research advance on germplasm resources of *Chrysanthemum × morifolium*. *Chin Bull Bot* **44**, 526-535.

* Author for correspondence. E-mail: silandai@gmail.com