

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2017.50723

蒲文江, 满玉萍, 雷瑞, 王冬良, 李作洲, 王彦昌. 猕猴桃观花品种‘江山娇’与中华猕猴桃回交后代的性别分离与开花性状变异[J]. 植物科学学报, 2017, 35(5): 723-734

Pu WJ, Man YP, Lei R, Wang DL, Li ZZ, Wang YC. Variation in sex ratio and flowering traits in backcross hybrid populations between ornamental ‘Jiangshanjiao’ and a male *Actinidia chinensis* Planch[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(5): 723-734

猕猴桃观花品种‘江山娇’与中华猕猴桃回交后代的性别分离与开花性状变异

蒲文江¹, 满玉萍², 雷瑞², 王冬良^{1*}, 李作洲², 王彦昌^{2*}

(1. 安徽农业大学, 合肥 230036; 2. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074)

摘要:以猕猴桃种间杂种品种‘江山娇’(*Actinidia chinensis* Planch × *A. eriantha* Benth)与中华猕猴桃(*A. chinensis* Planch)雄株杂交得到的杂交后代群体为实验材料,于2012、2013和2016年分别对该群体的雌雄性别比及其开花性状进行了调查。结果表明,杂交群体的雌雄性别比例小于1:1,即雄株偏多。杂交后代的花瓣颜色以红色为基础,但红色的分布区域、深浅及类型出现明显分离。聚类分析显示,这些杂交后代可通过花瓣CMYK色卡取值分为4个类群,其中猩红色与紫罗兰红色2个变异类型与观察表型完全一致。杂交后代群体的始花期、开花天数、花朵大小、开花量及单花花瓣数等性状均出现广泛分离,且因不同年份而出现变化。群体中杂交个体进入始花期的平均时间跨度为14 d,群体的始花期进入高峰时个体平均比例仅占群体的25.5%。2016年群体开花时间最长,最多有47.4%的个体开放10~13 d;2013年杂交群体的开放时间最短,有55.2%的后代开花3~5 d。本研究筛选出一批花瓣数多、花朵较大或单花序花朵较多的优良单株,并在后代群体中共发现21个含不同花数的花序组合类型。

关键词:猕猴桃;种间杂交;性别比;花色;开花性状;变异

中图分类号: Q944.58

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)05-723-12

Variation in sex ratio and flowering traits in backcross hybrid populations between ornamental ‘Jiangshanjiao’ and male *Actinidia chinensis* Planch

Pu Wen-Jiang¹, Man Yu-Ping², Lei Rui², Wang Dong-Liang^{1*}, Li Zuo-Zhou², Wang Yan-Chang^{2*}

(1. Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2. Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

Abstract: A population of interspecific ‘Jiangshanjiao’ (*Actinidia chinensis* Planch × *A. eriantha* Benth) and male *A. chinensis* Planch hybrids was used in this study. Sex ratio and flowering traits were investigated in the spring of 2012, 2013, and 2016, respectively. The sex ratio of female to male progeny was lower than 1:1, which means there are more male than female plants in the hybrid population. The basic petal color of the progeny was red, but a subtle segregation of color distribution, color depth, and red color types were observed in the population. Clustering analysis using extracted parameters with CMYK mode showed four sub-clusters, among which two groups of hybrids were consistent with scarlet and violet petal phenotypes, respectively. The early flowering season, flowering duration, flower diameter,

收稿日期: 2017-03-20, 退修日期: 2017-04-05。

基金项目: 国家自然科学基金项目(3067143, 31171945, 31501745)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (3067143, 31171945, 31501745)。

作者简介: 蒲文江(1991-), 男, 硕士研究生, 主要从事园林植物应用研究(E-mail: puwenjiang_yuanlin@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondences. E-mail: 27061609@qq.com; kiwifruit@wbpcas.cn)。

flower number, and petal number per flower were found to have wide variations, and changed with investigation year. The average time span between the first and the last early flowering season of the hybrids was 14 d. Average proportion of the hybrids in the early flowering season reached a maximum of 25.5% in the population. Flowering duration of the population in 2016 was the longest, with 47.4% of hybrids blooming for 10–13 d, but was the shortest in 2013, with 55.2% of hybrids blooming for 3–5 d. A few progenies had larger flowers and more petals per flower or more flowers per inflorescence. There were 21 combination types of petal-flower-inflorescence number in the hybrid population.

Key words: *Actinidia*; Interspecific cross; Sex ratio; Flower color; Flowering trait; Variation

猕猴桃属 (*Actinidia*) 隶属于猕猴桃科, 为多年生落叶藤本植物, 该属有 54 种 21 变种, 共约 75 个分类单元, 我国是猕猴桃主要起源地和分布中心, 猕猴桃种质资源极为丰富^[1]。因猕猴桃果实高含维生素 C 而享有“水果之王”、“Vc 之王”的美誉, 对猕猴桃属植物研究最多的是果实性状方面, 而对猕猴桃属植物花的观赏性则研究较少。中国科学院武汉植物园的研究人员通过种间杂交, 探索猕猴桃观赏育种的途径, 已获得了一批猕猴桃红色花材料^[2,3]。

猕猴桃属植物的开花性状具有很高的遗传多样性, 不仅表现在花器官的各部分形态、颜色差异较大, 开花时间、开花期长短等都存在明显变异, 是选育观赏型品种的优良资源库^[1]。在猕猴桃属中, 有开粉红色花的粉毛猕猴桃 (*A. farinose* C. F. Liang)、簇花猕猴桃 (*A. fasciculoides* C. F. Liang) 和条叶猕猴桃 (*A. fortunei* Fin. et Gagn); 也有开白花的中华猕猴桃 (*A. chinensis* Planch)、梅叶猕猴桃 (*A. macrosperma* C. F. Liang var. *mu-moides* C. F. Liang) 和两广猕猴桃 (*A. liangguangensis* C. F. Liang); 还有开黄色或红色花的黄毛猕猴桃 (*A. fulvicoma* Hance)、毛花猕猴桃 (*A. eriantha* Benth)^[1,4]。范培格等^[5]对美味猕猴桃 ‘Hayward’ 与毛花猕猴桃种间杂交后代的花色、倍性及果实品质分离进行了初步研究; 王圣梅等^[6,7]对毛花猕猴桃 × 中华猕猴桃杂交后代果实及花色变异进行了连续调查和总结; Zhang 等^[3]通过六倍体美味猕猴桃与一个种间杂种雄株 (红色花) 进行不同倍性杂交并获得了多个红花单株及少量白色花单株; Fraser 等^[8]第一次系统地解析了毛花猕猴桃与中华猕猴桃杂交后代花色遗传规律, 提出毛花猕猴桃红色花与中华猕猴桃的白色花是单

基因 *MYB110a* 控制的, 符合孟德尔遗传规律。但目前对杂交后代更多开花性状的遗传特点缺乏报道。‘江山娇’是以中华猕猴桃品系‘武植 3 号’(花冠为白色) 为母本, 以毛花猕猴桃 (花瓣桃红色) 为父本, 从 F₁ 代群体中选育出的雌性观赏新品种。‘江山娇’叶片背面及一、二年生枝条具有白色绒毛, 花瓣 6~8 瓣, 花大, 果实扁圆形, 平均果重 25 g, 果肉翠绿色, 维生素 C 含量高, 在武汉地区始花期约在每年 5 月上旬, 终花期约在每年 5 月中下旬^[9]。为了进一步探索毛花猕猴桃与中华猕猴桃种间杂交后代花色的遗传规律, 并探究杂交后代群体观赏性状的遗传变异, 我们以‘江山娇’作母本, 以中华猕猴桃雄株为父本进行回交, 得到一批后代个体, 通过研究该杂交后代的观赏性状, 分析杂交群体出现不同红色类型的变异规律, 以期解析猕猴桃花色遗传机理及观赏猕猴桃的杂交育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验的猕猴桃杂交工作始于 2006 年, 在中国科学院武汉植物园猕猴桃园进行。为获得一批优质的种间杂交种质资源、研究猕猴桃红色花的遗传分离特征, 实验中所选用的父本为开白花的二倍体中华猕猴桃, 母本为开红色花的猕猴桃品种‘江山娇’(表 1)。于 2008 年 4 月将杂交苗移出温室, 同年 9 月, 将其以 0.5 m × 0.3 m 的行间距密植于中国科学院武汉植物园猕猴桃园。

1.2 实验方法

本研究选取猕猴桃 3 个年份中所有开花的单株作为调查样本。由于在调查中发现杂交后代群体在 2012–2016 年间, 开花单株数量出现了较大波动;

表 1 杂交实验选用的猕猴桃材料相关性状
Table 1 Characters of parents in the present experiment

亲本 Parents		性别 Sex	倍性 Ploidy	花期 Flower time	花色 Flower color	花朵直径(mm) Flower diameter	每花序花数 No. of flowers per inflorescence	每花花瓣数量 No. of petals
‘江山娇’	‘Jiangshanjiao’	雌	二倍体	5 月 8 日 - 5 月 19 日	玫瑰红色	44~46	3~6	6~8
中华猕猴桃	<i>Actinidia chinensis</i>	雄	二倍体	4 月 12 日 - 4 月 22 日	白色	26~29	1~3	5~6

其中，2014 和 2015 年因气候或管理问题等因素导致杂交后代的开花单株数量出现异常。因此，最终选择 2012、2013 和 2016 年这 3 个年份开花的 173、277 和 171 个杂交后代开花单株进行实验。以始花期（单株 10% 花朵开放）、盛花期（单株 60% 花朵开放）、终花期（单株 90% 的花朵凋谢）、单株开花天数（单株的始花期至终花期所持续的时间）、性别、花瓣颜色、花朵大小、每花花瓣数量、每花序花量等开花性状的调查数据进行杂交后代群体的性别分离与开花性状变异分析^[10,11]。单株的性别以猕猴桃典型的雌花、雄花形态为准，雄花记作 *m* (male)，雌花记作 *f* (female)。花瓣颜色和花朵大小均在单花花瓣完全展平时调查；花瓣颜色的记录按照花瓣红色的多少与深浅分为 6 个级别并赋值如下：纯白色花记为 0；花瓣基本为白色，仅基部有很少的红色花记为 1；花瓣颜色基本为红色、白色各占一半（边缘为白色，基部为浅红色）记为 2；花瓣颜色基本为红色、白色各占一半（边缘为白色，基部为深红色）记为 3；花瓣基本为全红，但边缘有很浅的白色，且比母本‘江山娇’红色稍浅记为 4；花瓣上无白色表现，且与‘江山娇’的花色（玫瑰红）表现类似记为 5^[3]。花朵大小运用分辨率为 0.01 mm 的电子游标卡尺进行测量，每个开花单株随机测量 5 个花朵。以在后代开花单株上随机观测 5 朵花的花瓣数作为单株花瓣数值；在单株上随机观测 5 个花序花数作为后代开花单株的每花序花数值。

由于部分后代单株在调查的 3 个年份中并未在每个年份中都能开花，也有部分后代单株在 2014–2015 年间死亡，仅有 42 个单株在 2012、2013 和 2016 年都有开花记录。在进行数据分析过程中，对杂交后代群体的单株开花天数、花朵大小、每花花瓣数量和每花序花量进行方差分析时，选用这 3 年均开花记录的 42 个相同单株的调查数据对进行分析，在其它的分析中均以 2012、2013 和 2016 年分别记录的 173、277 和 171 个杂交后代开花单

株数据进行。

1.3 数据分析

采用 Excel 2010 软件对数据进行统计，采用 SPSS 17.0 对杂交后代观赏性状进行统计分析。对花瓣红色类型进行分类时，参考李欣等^[12]的方法，选取花瓣的中部，切割花瓣边缘到花瓣基部的位置，切割宽度为画布中的 1.5 cm，长度为花瓣在画布中的实际长度；然后分别用 Adobe PhotoShop CS6 软件中的 CMYK 模式读取每个花瓣对应的边缘、中部和基部 3 个位置的 C（青色）、M（品红色）、Y（黄色）、K（黑色）数值，然后参考劳尔（RAL）色卡将对应的 CMYK 值所代表的颜色读出，采用 SPSS 17.0 程序对其进行距离聚类分析。

2 结果与分析

2.1 杂交后代群体的花期及开花天数变异

通过调查统计分析发现，在 2012 年和 2013 年，杂交后代不同个体进入始花期的时间分别相差 10 d 和 12 d。2016 年杂交后代不同个体进入始花期的时间介于 2012 年和 2013 年之间，但群体内个体始花期的时间跨度达到 20 d。对比杂交后代个体 3 个年份进入始花期的时间可知，群体内不同个体进入始花期的时间跨度平均为 14 d（图 1）。

不同年份相比，2013 年杂交群体进入始花期最早，2012 年进入始花期最晚，二者相差了 11 d。3 个年份杂交群体进入始花期的高峰时间分别在当年的 4 月 27 日、4 月 15 日及 4 月 20 日。始花期进入高峰时，个体比例分别总占群体的 29.7%、24.1%及 22.7%（图 1）。

通过对比分析杂交后代个体的开花天数可以得出，2012 年杂交个体的开花天数最少的为 3 d，最多为 11 d，均与 2013 年相同。而 2016 年，杂交后代群体的开花天数分布范围为 3~16 d。杂交后代有 58% 的个体在 2012 年开花持续时间为 5~

7 d, 有 55.2% 的后代个体在 2013 年的开花持续时间为 3~5 d; 但在 2016 年, 有 47.4% 的后代个体开花持续时间为 10~13 d (图 2)。

从 3 个年份均有开花记录的 42 个单株中, 选取部分单株的开花期进行对比分析可以得出, 杂交后代单株的始花期、盛花期和终花期在所调查的

3 个年份中均不相同 (表 2)。
通过对 3 个年份均有开花性状记录的 42 个单株的开花天数进行方差分析发现, 单株间和年份间均存在极显著差异 (表 3)。

2.2 杂交后代的雌雄性别分析

将 2012、2013 和 2016 年 3 个年份的雄株:

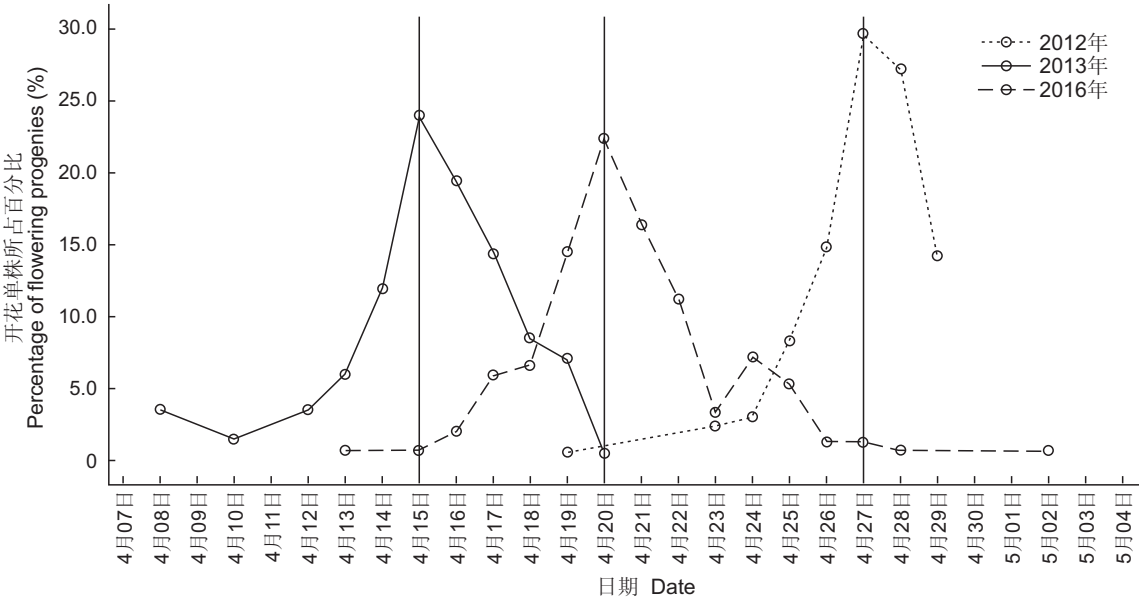


图 1 不同年份杂交后代的始花期分布
Fig. 1 Distribution of beginning date of flowering of the progeny in three different years

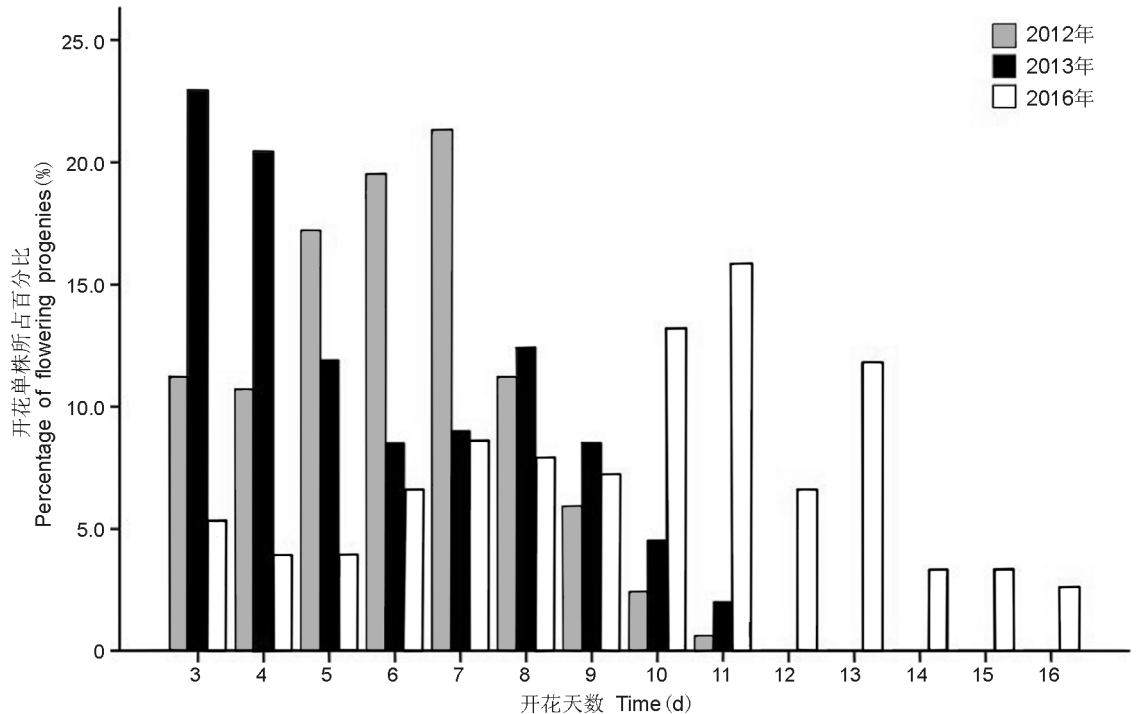


图 2 不同年份杂交后代单株的开花天数
Fig. 2 Flowering duration days of progeny in different years

雌株的实际观测值分别与假设比值 1：1、1：1.1、1：1.2、1：1.3、1：1.4、1：1.5、1：1.6、1：1.7、1：1.8、1：1.9 和 1：2 进行卡方检验，结果表明，在 2012 年，雄株：雌株达到 1：1.3；2013 年达到 1：1.1(表 4)，但 2016 年杂交群体的比例符合 1：1。

此外，在 2016 年调查的 171 个开花单株中，出现了 2 株雌雄同株的单株(ZZ90 和 ZZ116)，即

在同一个开花单株上分别出现了雌(或两性花)、雄两种花朵(图 3)。其中，一个单株仅有 2 朵雄花，而其余均为雌花(或两性花)；另一个单株仅有 1 朵雄花，其余均为雌花(或两性花)。

2.3 杂交后代的花瓣颜色变异

‘江山娇’×中华猕猴桃雄株杂交后代群体的花色以红色为主。不同年份间杂交群体中各等级花色的个体所占比例变化较大。2012 年群体中有

表 2 三个年份都开花植株(部分)的始花期、盛花期和终花期分布表
Table 2 Initial time of flowering, full-bloom stage, and final flowering of the flowering plants in the three study years (partial)

编号 Note		‘ZZ80’	‘ZZ82’	‘ZZ86’	‘ZZ142’	‘ZZ143’
性别 Sex		雌	雄	雌	雄	雄
2012 年	始花期 Initial time of flowering	4 月 25 日	4 月 25 日	4 月 25 日	4 月 25 日	4 月 25 日
	盛花期 Full-bloom stage	4 月 26 日	4 月 26 日	4 月 26 日	4 月 26 日	4 月 26 日
	终花期 Final flowering	4 月 3 日	5 月 4 日	4 月 3 日	5 月 3 日	4 月 29 日
2013 年	始花期 Initial time of flowering	4 月 13 日	4 月 16 日	4 月 14 日	4 月 14 日	4 月 14 日
	盛花期 Full-bloom stage	4 月 15 日	4 月 18 日	4 月 15 日	4 月 16 日	4 月 16 日
	终花期 Final flowering	4 月 23 日	4 月 23 日	4 月 18 日	4 月 23 日	4 月 18 日
2016 年	始花期 Initial time of flowering	4 月 17 日	4 月 19 日	4 月 19 日	4 月 18 日	4 月 18 日
	盛花期 Full-bloom stage	4 月 20 日	4 月 25 日	4 月 24 日	4 月 25 日	4 月 23 日
	终花期 Final flowering	4 月 26 日	5 月 3 日	4 月 28 日	5 月 3 日	4 月 30 日

表 3 杂交后代开花天数方差分析
Table 3 Variance analysis of flowering duration days

差异源 Source of variation	df	SS	s ²	F	F _{0.05}	F _{0.01}
杂交个体间(A) Among progenies	2	362.349	181.175	41.694 **	3.110	4.88
年份间(B) Among years	41	408.135	9.955	2.29 **	1.540	1.85
误差 Error	82	356.317	4.345			
总变异 Total variation	125	1126.802				

注：df 为自由度；SS 为离均差平方和；s² 为样本方差；F 为 F 检验值。* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。下同。
Notes: df is degrees of freedom; SS is the sum of the square; s² is sample variance; F is the value of F-test. * and ** indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. Same below.

表 4 杂交后代性别的分离比
Table 4 Segregation of sex ratio in the population

性状 Character	年份 Year	N	实际观测值 Actual number		假设理论比值 Theoretical ratio (m:f)	X ²	df	F	
			m	f				0.01	0.05
性别 Sex	2012	173	109	64	1:1	11.705 **	1	6.63	3.84
					1:1.1	7.830 **			
					1:1.2	4.994 *			
					1:1.3	2.960			
	2013	277	161	116	1:1	7.310 **			
					1:1.1	3.661			
	2016	171	93	78	1:1	1.316			

注：N 为各年份调查的开花植株数；m 为雄花观测值；f 为雌花观测值；X² 为卡方值。
Notes: N is the number of flowering plants investigated for each year; m and f represent male and female, respectively; X² is the chi-square test.

38.2%的开花个体表现 3 级花色，即花瓣颜色基本为红色、白色各占一半，边缘为白色，基部为深红色；2013 年和 2016 年该群体中占比例最大的花色均是 4 级，即花瓣基本为全红，但边缘有很浅的白色，且比母本‘江山娇’的红色稍浅，分别占群体的 48%和 45.4%(图 4、图 5)。在 2012 年、2013 年的观测中，发现该群体中有一株纯白色花(0 级)

个体，而 2016 年的观测中，这株开纯白色花的植株已经死亡。

虽然此杂交群体后代花瓣颜色总体为红色，但后代群体的花瓣红色类型更加丰富，除了具有母本的红色类型外，还具有其它种类，在花瓣上由边缘到基部不同位置颜色深浅不同。通过软件对 2016 年杂交后代开花单株的花瓣着色部位色块的



图 3 杂种后代中的雌(或两性花)、雄花同株个体
Fig. 3 Monoecious (female or bisexual and male flower) progeny

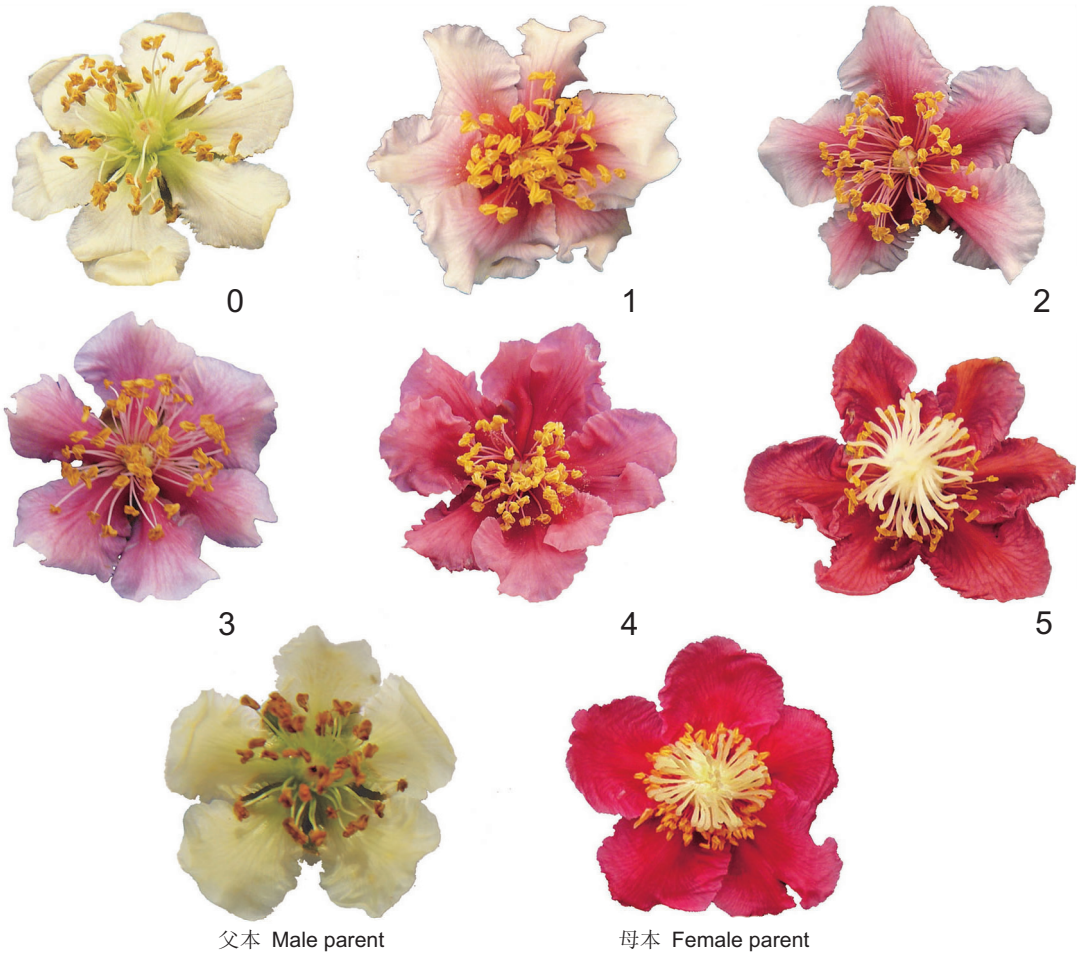


图 4 杂交后代花朵颜色等级标准及父本、母本花色
Fig. 4 Petal color ranks for progeny and parents

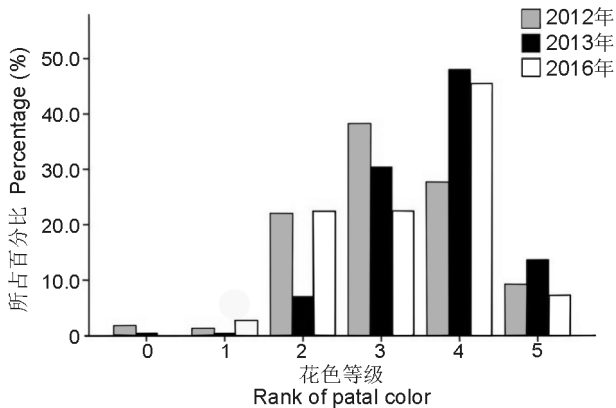


图5 杂交后代花瓣颜色分级分布
Fig. 5 Percentage of progeny according to petal color rank

CMYK 值进行检测并进行聚类比较分析，得到 4 个类群(I ~ IV)(图 6)。结合表型观测，在开花群体中，部分开花单株的花色可分为猩红色(A)、粉红色(B)、紫罗兰红色(C)、深红色(D)4 个类型(图 6)，其中 A 与 D 属于花瓣颜色表型的两个极端群体，此外，仍有较多单株的花瓣颜色属于中间色或混合色，很难归并到上述极端类型。

2.4 杂交后代花朵直径、花瓣数及每花序花朵数变异

在 2012 和 2013 年的调查中，有 24.5% 和 19.0% 的杂交后代单株的花朵直径在 2.8~3.0 cm 范围内。2016 年，杂交后代群体有 18.2% 的开花单株花朵直径在 3.4~3.6 cm (图 7)。对所有开花个体的调查发现，3 个年份杂交群体的花朵直径平均值分别为 2.8、3.0 和 3.4 cm，可见 2016 年杂交群体的花朵直径远比其他两个年份大。

杂交群体单花花瓣数也存在广泛分离，分离范围为 4~9 瓣。同一后代个体上出现有不同花瓣数的花朵组合，因此不同个体花瓣数的分布范围也不同。通过 3 年的调查统计，在本杂交后代群体中，共有不同花瓣数组合类型 21 个(图 8)。花瓣数为 5 瓣的后代个体分别占 3 年开花单株总数的 30.7%、37.7% 和 47.4%。花瓣数为 5 瓣和 6 瓣混合类型的后代单株分别占开花单株总数的 28.9%、41.9% 和 33.6%。

对 3 年均有开花性状记录的 42 个开花单株的花朵直径、花瓣数、每花序花数进行方差分析发现，这些单株的花朵直径、花瓣数、每花序花数在 3 个年份间及不同个体间各均存在极显著差异($P <$

0.01)(表 5)。

根据多重比较结果，在这 3 年共有的 42 个开花单株中，‘ZZ12’在各年份均表现出较大的花朵直径和较多的花瓣数，花朵平均直径为 3.97 cm，有 7 个花瓣。‘ZZ22’则表现出较小的花朵直径和较少的花瓣数，花朵平均直径 3.6 cm，平均花瓣数为 5 个。‘ZZ40’表现出相对较多的花瓣数和每花序花数，平均花瓣数 7 个，平均每花序有 4 朵花。

杂交群体中出现多种具有不同花数的花序组合，不同单株的每花序花数的组合也存在差异，每花序花数分离范围为 1~6 朵，共出现 21 个花序组合类型。在 3 年的调查中，在同一后代个体上单花序出现 1、2 及 3 朵花的组合类型比例均最高，在 3 年中，该组合类型分别占当年个体总量的 22.5%、35.7% 和 52%(表 6)。

3 讨论

本研究通过种间杂交群体不同年份开花性状及雌雄单株比例的变异研究，发现中华猕猴桃与毛花猕猴桃的种间杂种‘江山娇’再与中华猕猴桃雄株杂交所得群体的雌雄性别比例并不是稳定的 1:1，存在雄株略偏多的趋势。所获杂交群体的花瓣颜色以红色为基础，存在猩红色与紫罗兰红色两个明显不同的变异类型。后代的始花期、开花天数、花朵大小及开花量等性状均出现了广泛的分离，同时因不同年份而出现变化。

有研究表明，不论倍性高低，猕猴桃种内或种间杂交后代雌雄比为 1:1 或接近 1:1，猕猴桃属植物属于染色体 XX/XY 型性别决定模式^[13-15]。本研究中杂交后代的雌雄比在 2012、2013 年的比例偏离 1:1，但在 2016 年符合 1:1。考虑到 2016 年该群体的雄株死亡较多，我们认为该杂交后代雄株显著多于雌株，雌雄比略小于 1:1。Testolin 等^[13]通过多组中华猕猴桃种内杂交后代分析认为，总体上，随着杂交后代开花单株数量增加，雌雄比逐渐接近 1:1，但仍有一部分杂交组合后代雄株数量显著多于雌株。对他们发表的“美味猕猴桃杂交后代性别比例随开花单株数量增加的变化图”作进一步分析，估算得到雌雄比(y)与开花单株占单株总数的百分率(x)之间的回归方程为： $y = 0.828x + 0.110 (R^2 = 0.762)$ ，当全部单株开花即

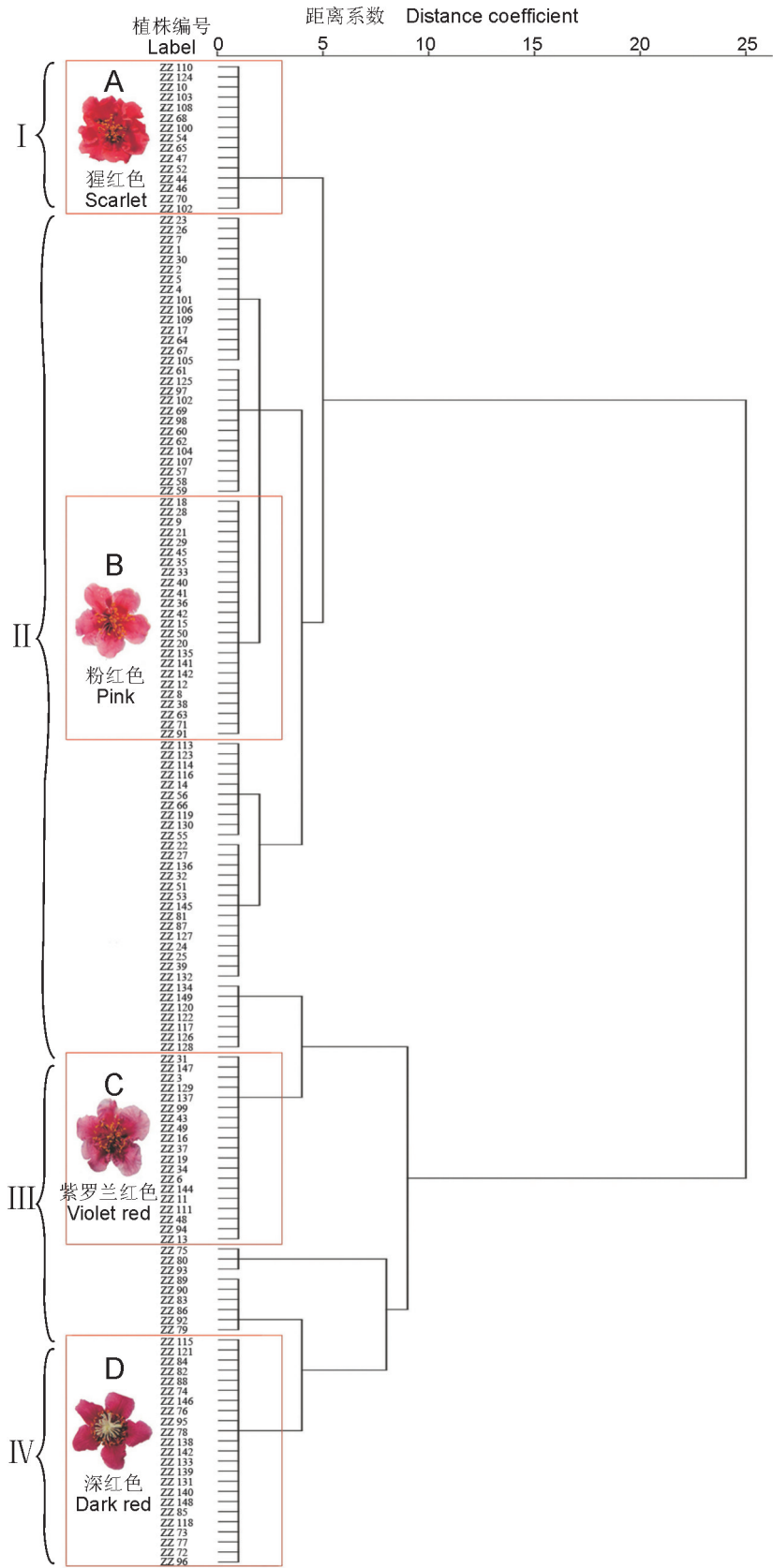


图 6 根据 CMYK 系统对杂交后代花朵颜色的聚类分析

Fig. 6 UPGM clustering of progeny based on petal color evaluated using the CMYK system

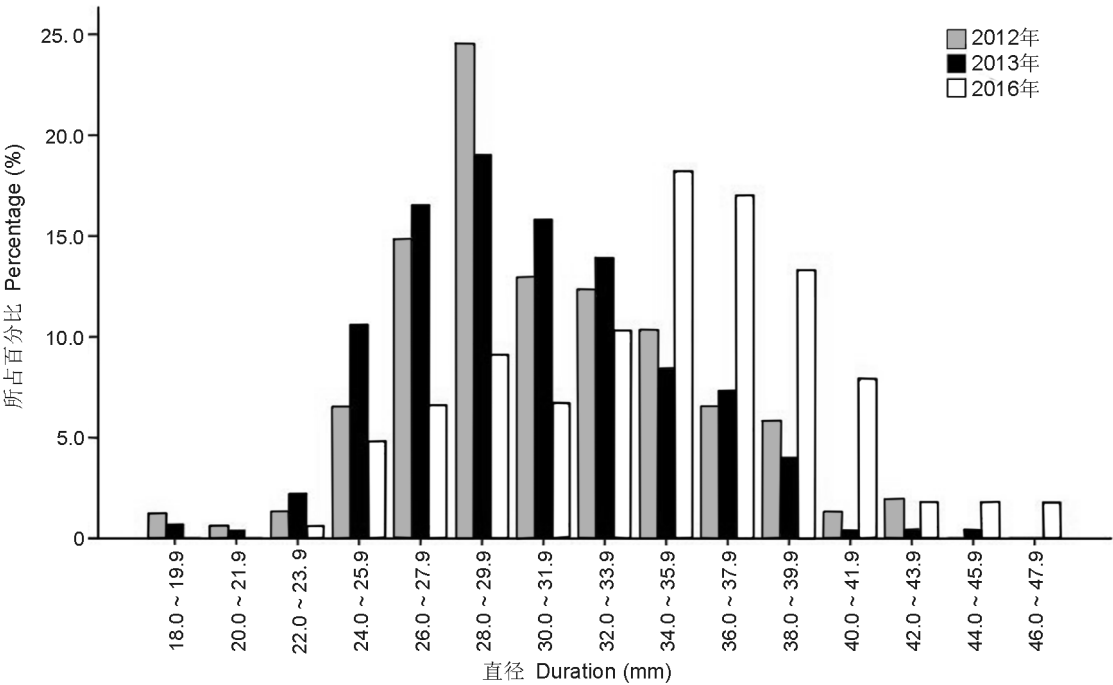


图 7 杂交后代花朵直径所占比例
Fig. 7 Distribution of progeny according to flower diameter

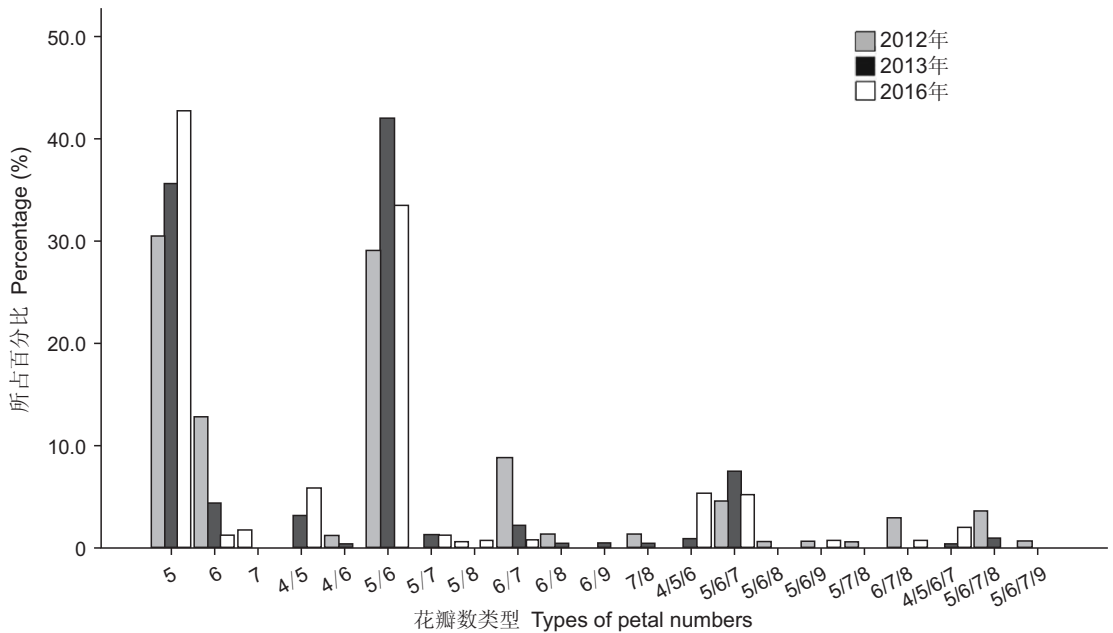


图 8 杂交后代开花单株花瓣数各组合类型的百分率
Fig. 8 Percentage of different combination types of petal numbers for each inflorescence

$x = 100\%$ 时,雌雄比最高达到 0.938,雄株仍比雌株多。Harvey 等^[14]开展了中华猕猴桃种内二倍体杂交后代的雌雄比分析,发现绝大部分家系的雌雄比符合 1 : 1。可见,猕猴桃杂交群体雌雄比例并不是稳定地表现 1 : 1,一些实验数据总是显示出

雄株偏好。通过图谱定位策略,与猕猴桃雄株连锁的一簇标记被定位于第 25 号染色体端粒区,该区域具有较强烈的重组抑制特点,从而保证了猕猴桃雌雄性别的稳定遗传^[16,17]。但另一方面,猕猴桃不同物种及不同倍性之间的第 25 号染色体(Y 染色

表 5 杂交后代花朵直径、单花花瓣数及每花序花朵数的方差分析
Table 5 Variance analysis of flower diameter, petal number of flower, and flower number per inflorescence

差异源 Source of variation		df	SS	s ²	F
花朵直径 Flower diameter	杂交个体间 (A) Among progenies	2	2962.570	1481.285	276.450 **
	年份间 (B) Among years	41	7513.331	183.252	35.448 **
	A × B	82	5172.786	63.083	12.252 **
	误差 Error	504	3257.258	6.463	
	总变异 Total variation	629	18905.945		
花朵花瓣数 Petal number of flower	杂交个体间 (A) Among progenies	2	20.822	10.411	37.587 **
	年份间 (B) Among years	41	77.398	1.888	6.815 **
	A × B	82	75.844	0.925	3.339 **
	误差 Error	504	139.600	0.277	
	总变异 Total variation	629	313.665		
每花序花数 Flower number per inflorescence	杂交个体间 (A) Among progenies	2	26.670	13.335	19.268 **
	年份间 (B) Among years	41	224.141	5.467	7.899 **
	A × B	82	151.863	1.852	2.676 **
	误差 Error	504	348.800	0.692	
	总变异 Total variation	629	751.475		

体)的性别决定区虽具有较高的保守性,但并非完全保守,少量不完全保守的性别决定位点的重组可能是导致雄株偏好的遗传基础^[18]。

在猕猴桃中,很早就发现了结果雄株,即同一单株上出现部分两性花和部分雄花,这类变异是由于一些单株开始为雄花,后部分变为两性花,且随着不同年份出现变化^[19]。本研究出现的2个单株‘ZZ90’和‘ZZ116’则是以雌花为主,出现极少量雄花现象,但表现是否稳定,还需进一步观察。但除雌雄异株之外的性别变异几率很低,且表型极不稳定,其变异的遗传机理尚不清楚。































































在 Fraser 等^[8]的研究中,虽然通过分析明确了中华猕猴桃的花瓣白色及毛花猕猴桃的花瓣红色是由花青素代谢的核心调节因子 *MYB110a* 决定的,但从杂交群体中也发现与本研究类似的红色花瓣颜色深浅变异的现象。通过聚类分析,形成了与观察表型一致的结果,尤其是猩红色与深红色两个极端群体,很可能分别与飞燕草素(Delphinidin)及矢车菊素(Cyanidin)的含量差异有关。总之,中华猕猴桃与毛花猕猴桃的花色遗传可能受到两套基因的调控,一套为主基因 *MYB110a*,符合孟德尔遗传特点,另一套可能是花青素合成途径的结构基因,参与调控下游不同类型的花青素合成量及其相对比例,由此导致本研究的杂交






群体花瓣以红色为主,但出现紫罗兰红色和猩红色等细微变异。

在本研究中,种间杂交后代的开花天数、花朵大小、花瓣数量、每花序花数等性状均出现了广泛的分离,这些性状一般属于数量性状,需要进一步开展遗传定位研究。基于初步鉴定结果,后代单株‘ZZ12’的花朵直径大,花瓣数多;‘ZZ40’的开花天数长、花瓣数多,每花序花数多,与其母本相比更具有观赏价值,是较好的育种材料,但需要通过杂交进一步改良,提高其花朵大小,开花期等观赏性性状。

植物的开花期是它们生活史中的一个重要的特征,不同的季节和不同经纬度地区的日照长短影响着植物的开花时间^[20,21]。温度等气候因素对猕猴桃花期也有重要影响^[22,23]。在本研究中,始花期的开始时间和单株开花持续时间在调查的3年中均出现了不同,2016年的盛花期持续时间明显比其他2年更长。同一遗传群体在不同年份的开花性状表型出现明显差异,一般是环境因素差异导致。为验证这一推测,我们调查了2012–2016年杂交群体种植园区的气候数据,分析表明2016年春季种植园区的气温明显低于2012和2013年,2016年杂交后代群体在进入始花期时,实验基地的强降雨导致该地区气温持续降低,从而也影响了花瓣展开速度。

表 6 杂交后代每花序花数类型
Table 6 Combination of inflorescence types based on flower number in the population

组合类型 Combination types	2012 年百分比 Percentage (%)	2013 年百分比 Percentage (%)	2016 年百分比 Percentage (%)
	12.7	24.2	21.1
	1.2	0.9	0
	12.7	3.5	0
 	12.1	15.9	10.5
 	12.1	4	5.3
 	14.5	7.9	3.3
 	0.6	0	0
 	1.2	0.9	0
 	1.2	0.4	0
  	22.5	35.7	52
  	1.2	0	0.7
  	1.2	1.3	0
  	1.2	0.4	0
  	3.5	1.8	0
   	0.6	0	1.3
   	1.2	0	0
   	0	1.8	0
   	0.6	0.4	0.7
    	0	0.4	3.9
    	0	0.4	0
     	0	0	1.3

注：  、  、  、  、  代表每花序花数。
Note:  ,  ,  ,  ,  and  represent number of flowers per inflorescence.

参考文献：

[1] Li JQ, Li XW, Soejarto DD. Actinidiaceae [M] // Wu ZY, Raven PH, Hong DY, eds. Flora of China. Vol 12. Beijing: Science Press; Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2007: 334–360.

[2] 王圣梅, 姜正旺, 钟彩虹, 张忠慧, 龚俊杰, 等. 观赏猕猴桃新品种——超红 [J]. 园艺学报, 2009, 36 (5) : 773.

Wang SM, Jiang ZW, Zhong CH, Zhang ZH, Gong JJ, et al. A new ornamental kiwifruit cultivar ‘Chaohong’ [J].

- Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36 (5): 773.
- [3] Zhang L, Li ZZ, Wang YC, Jiang ZW, Wang SM, Huang HW. Vitamin C, flower color and ploidy variation of hybrids from a ploidy-unbalanced *Actinidia* interspecific cross and SSR characterization [J]. *Euphytica*, 2010, 175: 133–143.
- [4] 黄宏文. 猕猴桃属分类资源驯化栽培[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 63–119.
- [5] 范培格, 安和祥, 蔡达荣, 母锡金. 美味猕猴桃海沃德与毛花猕猴桃种间杂交及优株的选育[J]. 果树学报, 2004, 21 (3): 208–211.
- Fan PG, An HX, Cai DR, Mu XJ. Interspecific hybridization between species of *Actinidia* L. and breeding of superior selection [J]. *Journal of Fruit Science*, 2004, 21 (3): 208–211.
- [6] 王圣梅, 武显维, 黄仁煌, 熊治庭, 柯善强. 猕猴桃种间杂交结果初报[J]. 武汉植物学研究, 1989, 7(4): 399–402.
- Wang SM, Wu XW, Huang RH, Xiong ZT, Ke SQ. Preliminary report on fluctuation of interspecific crosses of Chinese gooseberry [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1989, 7(4): 399–402.
- [7] 王圣梅, 姜正旺. 毛花 × 中华育成猕猴桃远缘杂种[J]. 福建果树, 1997(2): 47–50.
- Wang SM, Jiang ZW. Interspecific hybrid bred from *Actinidia eriantha* × *Actinidia chinensis* [J]. *Fujian Fruits*, 1997(2): 47–50.
- [8] Fraser LG, Seal AG, Montefiori M, McGhie TK, Tsang GK, et al. An R2R3 MYB transcription factor determines red petal colour in an *Actinidia* (kiwifruit) hybrid population [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14(1): 28.
- [9] 黄宏文. 中国猕猴桃种质资源[M]. 北京: 中国林业出版社, 2013: 156.
- [10] 陆时万, 吴国芳. 植物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1991: 205–209.
- [11] 张往祥, 魏宏亮, 江志华, 曹福亮, 汤庚国. 观赏海棠品种群的花期物候特征研究[J]. 园艺学报, 2014, 41(4): 713–725.
- Zhang WX, Wei HL, Jiang ZH, Cao FL, Tang GG. Studies on flowering phenological characteristics of ornamental crabapple cultivar group [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(4): 713–725.
- [12] 李欣, 沈向, 张鲜鲜, 赵静. 观赏海棠叶、果、花色彩的数字化描述[J]. 园艺学报, 2010, 37(11): 1811–1817.
- Li X, Shen X, Zhang XX, Zhao J. Digital description of the ornamental crabapple's leaf, fruit and flower color [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(11): 1811–1817.
- [13] Testolin R, Cipriani G, Costa G. Estimate of variance components and heritability of characters in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) [J]. *Acta Hort*, 1995, 403: 182–188.
- [14] Harvey CF, Gill GP, Fraser LG, McNeillage MA. Sex determination in *Actinidia*. 1. Sex-linked markers and progeny sex ratio in diploid *A. chinensis* [J]. *Sex Plant Reprod*, 1997, 10: 149–154.
- [15] Fraser LG, Tsang GK, Datson PM, De Silva HN, Harvey CF, et al. A gene-rich linkage map in the dioecious species *Actinidia chinensis* (kiwifruit) reveals putative X/Y sex-determining chromosomes [J]. *BMC Genomics*, 2009, 10 (1): 102–117.
- [16] Zhang Q, Liu CY, Liu YF, VanBuren R, Yao XH, et al. High density interspecific genetic maps of kiwifruit and the identification of sex specific markers [J]. *DNA Res*, 2015, 22(5): 367–375.
- [17] Scaglione D, Fornasiero A, Pinto C, Cattonaro F, Spadotto A, et al. A RAD-based linkage map of kiwifruit (*Actinidia chinensis* Pl.) as a tool to improve the genome assembly and to scan the genomic region of the gender determinant for the marker-assisted breeding [J]. *Tree Genet Genomes*, 2015, 11(6): 1–10.
- [18] Liu CY, Zhang Q, Yao XH, Zhong CH, Yan CL, Huang HW. Characterization of genome-wide simple sequence repeats and application in interspecific genetic map integration in kiwifruit [J]. *Tree Genet Genomes*, 2016, 12 (1): 1–9.
- [19] McNeillage MA. Cytogenetics, dioecism and quantitative variation in *Actinidia* [D]. New Zealand: University of Auckland, 1988.
- [20] Sandring S, Riihimäki MA, Savolainen O, Ågren J. Selection on flowering time and floral display in an alpine and a lowland population of *Arabidopsis lyrata* [J]. *J Evolution Biol*, 2007, 20(2): 558–567.
- [21] Devaux C, Lande R. Incipient allochronic speciation due to non-selective assortative mating by flowering time, mutation and genetic drift [J]. *P Roy Soc B-Biol Sci*, 2008, 275(1652): 2723–2732.
- [22] McPherson HG, Hallt AJ, Stanley CJ. The influence of current temperature on the time from bud break to flowering in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) [J]. *J Hort Sci Biotech*, 1992, 67(4): 509–519.
- [23] Salinger MJ, Kenny GJ, Morley BMJ. Climate and kiwifruit cv. Hayward 1. Influences on development and growth [J]. *New Zeal J Crop Hort*, 1993, 21(3): 235–245.