DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2019.03.006

紫叶桦与裂叶桦杂交子代的种子活力及叶片性状分离

田世龙[1]，马 庆[1]，王 阳[1]，林 昕[1]，
杨蕴力[1]，葛梦妍[1]，顾宸瑞[1]，刘桂丰[1*]

（东北林业大学,林木遗传育种国家重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150040）

摘要:[目的]为了研究紫叶桦和裂叶桦叶片目标性状的显隐性以及基因型,筛选优良杂交组合,为种子园营建奠定基础。[方法]本试验以紫叶桦、裂叶桦以及白桦和欧洲白桦为杂交亲本,分别设计了不同杂交组合进行杂交制种。针对各杂交组合的种子千粒质量、种子活力以及杂种子代的生长量等进行差异显著性分析。研究各组合子代叶片目标性状的分离比例及规律,采用 X^2 法对该分离比例进行可靠性检测,进而验证亲本基因型的推测。[结果]分析表明,杂交组合间种子千粒质量、发芽率、发芽势、发芽指数及苗高、地径等性状的差异均达极显著($P<0.01$),紫叶桦的杂种种子千粒质量及活力性状的变异系数较高,达到66%～78%,其它性状及裂叶桦的杂种子代各性状变异系数为19%～47%,各性状的广义遗传力均在76%以上。综合种子千粒质量、种子活力、苗木生长以及叶片目标性状分离情况,选出 LCK×Z1、Z4×1-28 和 LY×LCK 3 个优良杂交亲本组合。根据紫叶桦的杂种子代全部呈现紫叶与绿叶 2 种类型,确定其为杂合基因型,紫叶为显性性状;又依据其子代紫叶与绿叶比例的9∶7、1∶1、1∶3、3∶5 四种类型,确认紫叶由 2 对基因控制,属于互补作用,基因型为 P_B_。根据裂叶桦的多个杂交组合中,仅与来自同一家系正常叶的半同胞个体(LCK)杂交才产生裂叶子代的现象,确定裂叶为隐性性状,该子代中裂叶与正常叶的分离比例为1∶3,推断该性状也为 2 对基因控制,属于叠加效应,裂叶桦的基因型为 ddbb。卡方检验结果支持上述基因型及表型的推测。[结论]本研究确定紫叶性状为显性、裂叶性状为隐性,紫叶桦和裂叶桦的基因型分别为 P_B_、ddbb,选出 LCK×Z1、Z4×1-28 和 LY×LCK 分别为紫叶桦和裂叶桦种子园营建时的优良杂交亲本组合。

关键词:紫叶桦;裂叶桦;杂交;种子活力;叶型及叶色遗传

中图分类号:S718.46 **文献标识码:**A **文章编号:**S722 1001-1498(2019)03-0040-09

随着经济、社会的发展,人们对园林绿化形式的要求不断提高,色彩的创意搭配越来越受到重视。一些彩叶和特型植物不断被引进及利用,其不但改善了环境,而且其独特的观赏性更丰富了园林景观和视觉效果。然而,外来植物的引进尚需一个生命周期的试验,对于草本植物经过 2～3 年的时间就可知晓是否适合引种,但对于高大乔木则需要十几年甚至数十年的试验。因此,在树木种类偏少的寒冷北方,引种成功的彩叶树及特型树种更少,凸显了创造更多适宜北方种植彩叶树的紧迫性[1-2]。

紫叶桦(*Betula pendula* 'Purple Rain')又称紫雨桦,是从欧洲白桦中选育的品种,其叶片的颜色在春、夏、秋等季节虽然略有不同,但基本呈现紫色调,加之树干洁白,具有很高的观赏价值[3-5]。裂叶桦(*Betula pendula* 'Dplecprlicp')也是来自欧洲白桦中的一个品种,它除了树干洁白的优点之外,其叶片似茶条槭(*Acer ginnala* Maxim.),呈现多裂状,观赏价值也很高[6-8]。2 个白桦品种均具有一定抗寒性,在哈尔滨均能够正常露地越冬和开花结实,有望成为东北高寒地区园林绿化的理想树种;但 2 个白桦品种在园林绿化上应用的并不多,主要问题是苗木数量少,符合园林绿化的大树更少。因此,尽快扩大

收稿日期:2017-12-19 修回日期:2019-02-19
基金项目:国家级大学生创新创业训练项目(201610225007)
* 通讯作者:刘桂丰. E-mail:liuguifeng@126.com

苗木繁殖数量,培育园林绿化急需的大树是目前工作的重点。在有关 2 个品种繁殖方法的研究中,仅有组织培养技术获得了成功,但这需要培养室和必要的设备及技术力量,投入大,对从事该方法的人员也要求较高。虽然建立种子园,利用有性繁殖一直是最节省、最见效的方法。但紫叶和裂叶性状在 2 个白桦品种的子代中是显性遗传还是隐性遗传等研究目前尚未见报道,而性状的遗传规律又直接影响林木种子园的亲本配置。对于自交不育的白桦,其隐性目标性状的呈现,只有将隐性纯合亲本或杂合亲本的不同基因型配置在一起,才能得到该性状的子代。为此,本课题组以紫叶桦和裂叶桦为杂交亲本,通过不同交配设计获得杂交子代,以期分析出紫叶性状以及裂叶性状的显隐性及基因型,并筛选出优良杂交组合,为紫叶桦和裂叶桦种子园的营建奠定基础。

1　试验材料与研究方法

1.1　试验材料及交配设计

2015 年春,以紫叶桦、裂叶桦、欧洲白桦(*Betula pendula*)及白桦(*Betula plptyphylla* Suk.)为亲本,开展了杂交试验,确定了紫叶和裂叶性状会在子代中出现。为此,2016 年 4 月进行了交配设计试验。包括:以 4 株紫叶桦(Z1、Z2、Z3、Z4)及 1 株欧洲白桦(LCK,与裂叶桦同属一个半同胞)为亲本,设置了正、反杂交试验;以 1 株开花较多的紫叶桦(Z4)为母本,以白桦、欧洲白桦、杂种白桦(1-28)以及另外的雄花序较多的紫叶桦为父本,进行了测交系杂交试验;以仅有雌花序的裂叶桦为母本,分别以紫叶桦、欧洲白桦、白桦为父本进行了单杂交试验;以 1 株裂叶桦及 1 株欧洲白桦(LCK)的自由授粉种子为对照(表 1、图 1)。

表 1　紫叶桦和裂叶桦的杂交组合及子代家系代码

Table 1　Purple birch and bifurcated cross combinations and offspring family code

交配设计 Mating designs	母本 Female	父本 Male	杂交组合 Cross combinations	交配设计 Mating design	母本 Female	父本 Male	杂交组合 Cross combinations
正反交 Reciprocal crosses	Z1	Z2	Z1 × Z2	单杂交 Simple crossing	L12	Z5	L12 × Z5
	Z2	Z1	Z2 × Z1				
	Z1	LCK	Z1 × LCK		L13	LCK	L13 × LCK
	LCK	Z1	LCK × Z1				
	Z3	Z4	Z3 × Z4		L13	白桦	L13 × 白桦
	Z4	Z3	Z4 × Z3				
测交系 Tester strain	Z4	Z1	Z4 × Z1	对照 Control	L12	未知	半同胞
	Z4	1 – 28	Z4 × 1 – 28				
	Z4	白桦	Z4 × 白桦				
	Z4	LCK	Z4 × LCK		LCK	未知	半同胞
	Z4	Z3	Z4 × Z3				

注:亲本 Zi 为紫叶桦,i 代表株号; Li 为裂叶桦,i 代表株号;LCK 为欧洲白桦,与裂叶桦同属一个半同胞;白桦来自东北林业大学校园内;1-28 为白桦与欧洲白桦的杂种。

Note: The parent Zi is *B. pendula* 'Purple Rain', i on behalf of plant number; Li is *B. pendula* 'Dplecprlicp', i in the name of plant number; LCK is *B. pendula*, and belong to the same half-sib with *B. pendula* 'Dplecprlicp'; *B. plptyphylla* Suk. is from the Northeast Forestry University campus; 1-28 is the hybrid seed generation(*B. platyphylla* × *B. pendula*).

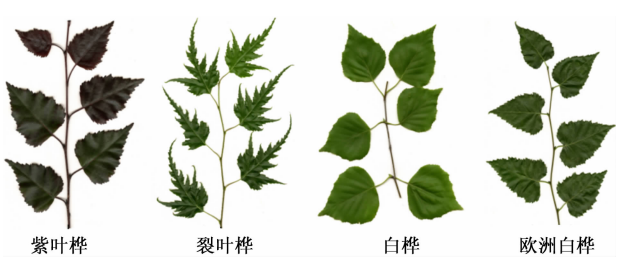


图 1　杂交亲本的枝叶

Fig. 1　Foliage of hybrid parents

1.2　研究方法

1.2.1　各杂交组合种子千粒质量及发芽性状的测定　2016 年 7 月下旬,采集各杂交组合成熟种子并测定种子千粒质量及发芽性状。种子千粒质量:分别取各杂交组合种子 800 粒,每 100 粒为 1 个重复,设置 8 个重复,每个重复分别称质量,计算种子千粒质量。种子发芽性状:将上述进行质量测定的种子分别放入铺有滤纸并加有足量蒸馏水的 8 个培养皿中,前 2 d 足量水浸泡,待种子泡胀后,吸去多余水分,并保持培养皿湿润,置于(30 ± 2)℃ 温度条件下培养,第 3 ～4 d 发现出芽时开始统计发芽率和发芽势等指标。当连续 7 d 发芽种子数的平均值不足供试种子总数的 1% 时,结束发芽实验[9]。分别求算发芽率、发芽势和发芽指数。

$$发芽率(GB) = (发芽的种子数 / 供检测的种子数) \times 100\%$$

$$发芽势(GPT) = (达到发芽高峰期的累计发芽数 / 种子总数) \times 100\%$$

$$发芽指数(GI) = \sum (Gt/Dt)$$

式中：Gt 为发芽试验终期内每日发芽数，Dt 为发芽日数，$\sum$ 为总和。

1.2.2 各杂交组合苗期叶色及叶型性状调查及分析方法 在进行上述种子千粒质量及发芽性状测定的同时，及时进行播种育苗。播种 1 个月后苗木长出 2～3 片叶时，在紫叶桦的杂种子代中可清楚分辨出绿叶和紫叶 2 种类型，在裂叶桦杂种子代中的个别杂交组合中发现有裂叶和正常叶 2 种类型，分别调查不同叶色及叶形在各杂交组合中的苗木数量，计算 2 种类型的比例，推测亲本基因型，并对其进行卡方检验。

卡方公式：

$$X^2 = \sum (O_i - E_i)^2 / E_i$$

式中：X^2 为卡方值，O_i 为实际值，E_i 为理论值。

1.2.3 各杂交组合子代苗高和地径调查 2017 年对各杂交组合苗木进行了全年观察，子代中的裂叶、紫色性状保持稳定，10 月中旬，苗木落叶进入休眠期，调查各杂交组合子代的苗高和地径。

1.3 数据处理

针对种子发芽率、发芽势等百分数首先进行反正弦数据转换。运用 Excel 进行数据处理，用 SPSSv19.0 软件进行各性状方差分析、多重比较及遗传力估算。

表型变异系数(PCV)：

$$PCV = \sigma / \bar{X} \times 100\%$$

式中：σ 为性状标准差；$\bar{X}$ 为性状平均值。

性状广义遗传力(H^2)：

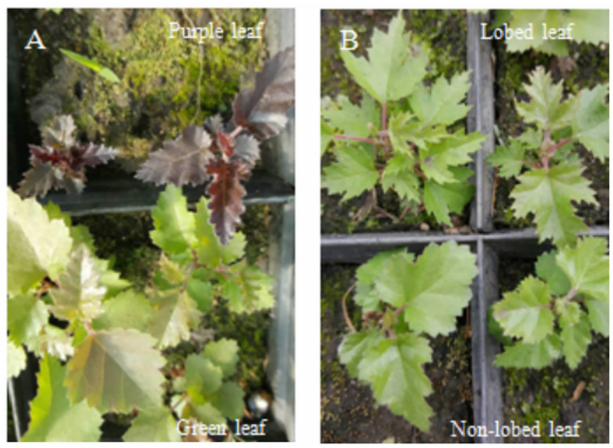
$$H^2 = 1 - 1/F$$

式中：F 为方差分析中的 F 值。

2 结果与分析

2.1 杂交子代性状表现及差异显著性分析

以紫叶桦为亲本的正反杂交、测交系杂交和以裂叶桦为母本的单杂交等各交配设计均获得了杂种苗木。所有以紫叶桦为亲本的子代苗木其叶色呈现紫色叶和绿色叶 2 种颜色，说明紫色为显性性状，绿色为隐性性状，2 种颜色的产生表明紫叶桦杂交亲本为杂合基因型(图 2)。以裂叶桦为母本的 3 个单杂交及对照中，其子代产生了 3 种苗木表型，第一种叶型、叶色全部正常；第二种叶型正常，但叶色出现了紫色和绿色，该杂交组合的父本是紫叶桦，进一步证明紫色性状为显性；第三种是叶色为正常绿色，但出现了裂叶和非裂叶 2 种叶型，该杂交组合的父本是 LCK，与裂叶桦为同一家系，说明裂叶性状为隐性，裂叶桦为隐性纯合基因型，LCK 为携带隐性基因的杂合基因型，因此，他们的子代中产生了裂叶与正常叶的子代类型。



注：(A)紫叶白桦某家系子代不同表型；(B)裂叶桦某家系子代不同表型.

Note: (A) A family of different phenotypes of the *Betula pendula* 'Purple Rain'; (B) A family of different phenotypes of the *Betula pendula* 'Dplecprlicp'.

图 2 紫叶桦以及裂叶桦的杂种子代

Fig. 2 *Betula pendula* 'Purple Rain' and *Betula pendula* 'Dplecprlicp' of hybrid offspring

分别对各交配设计的杂交组合种子特性及苗木性状进行调查及方差分析，由表 2 可见：各交配设计内杂交组合间，种子特性、苗高及地径等的差异均达极显著($P < 0.01$)。以紫叶桦为亲本的正反交及测交系的不同杂交组合间种子发芽率、发芽势及发芽指数等性状的变异均较大，变异系数大多为 66.48%～78.69%；在杂交子代中，绿色苗木变异较小，其苗高、地径的变异系数为 19.22%～28.46%，而紫叶苗木苗高、地径的变异在所有性状中处于中间水平，变异系数为 32.24%～47.06%，杂交种子及子代性状丰富的变异为进一步选择奠定了基础。遗传力分析显示：种子质量、种子发芽性状及部分苗木性状的广义遗传力大于 90%，说明这些性状均存在较强遗传能力，可依据这些性状进行优良个体的选择。

表 2　不同交配设计种子千粒质量、种子活力及苗高、地径性状的差异显著性分析和遗传参数

Table 2　Significant analysis and genetic parameters of seed weight, seed vigor and seedling height, diameter-diameter traits in different mating design seed

交配设计 Mating designs	性状 Trait		自由度 Degree of freedom	均方 MS Mean square	*F* 值 *F* value	均值 Mean value	标准差 Standard deviation	标准误 Standard error	变异系数/% Coefficient of variation /%	性状遗传力 Herit-ability
正反交 Reciprocal crosses	千粒质量/mg Thousand-seed weight/mg		5	385.59	390.68 **	15.88	6.47	0.497	40.74	0.99
	发芽率/% Germination rate/%		5	2 163.46	63.09 **	23.43	16.15	2.928	68.93	0.98
	发芽势/% Germination potential/%		5	461.00	23.60 **	10.37	8.16	2.210	78.69	0.96
	发芽指数 Germination index		5	142.80	70.63 **	5.68	4.12	0.711	72.54	0.99
	苗高/cm Height of seeding	紫叶 Purple leaf	4	642.53	7.45 **	25.52	12.01	1.201	47.06	0.87
		绿叶 Green leaf	4	866.15	7.08 **	49.32	9.48	0.876	19.22	0.86
	地径/cm Ground diameter	紫叶 Purple leaf	4	2.54	9.56 **	1.83	0.59	0.059	32.24	0.90
		绿叶 Green leaf	4	4.17	7.08 **	3.76	0.84	0.078	22.34	0.86
测交系 Tester strain	千粒质量/mg Thousand-seed weight/mg		3	151.84	154.33 **	14.91	3.95	0.496	26.49	0.99
	发芽率/% Germination rate/%		3	354.00	18.88 **	10.77	7.16	2.165	66.48	0.95
	发芽势/% Germination potential/%		3	117.34	40.20 **	5.57	3.74	0.854	67.15	0.98
	发芽指数 Germination index		3	26.01	29.20 **	2.59	1.82	0.472	70.27	0.97
	苗高/cm Height of seeding	紫叶 Purple leaf	3	1 653.32	13.39 **	30.09	13.40	1.420	44.53	0.93
		绿叶 Green leaf	3	1 238.71	16.75 **	50.05	10.00	0.857	19.98	0.94
	地径/cm Ground diameter	紫叶 Purple leaf	3	11.07	10.94 **	3.66	1.20	0.127	32.77	0.91
		绿叶 Green leaf	3	12.10	10.26 **	3.76	1.07	0.092	28.46	0.90
单交和对照 Single cross and control	千粒质量/mg Thousand-seed weight/mg		4	49.69	52.51 **	11.40	2.44	0.486	21.40	0.98
	发芽率/% Germination rate/%		4	615.96	26.92 **	19.30	9.15	2.392	47.41	0.96
	发芽势/% Germination potential/%		4	109.52	15.81 **	7.97	4.18	1.316	52.47	0.94
	发芽指数 Germination index		4	47.97	26.02 **	5.02	2.56	0.679	51.03	0.96
	苗高/cm Height of seeding		4	323.13	4.77 **	39.22	8.53	1.206	21.75	0.79
	地径/cm Ground diameter		4	3.69	4.21 **	3.37	0.97	0.137	28.82	0.76

注:紫叶桦的 1 个反交组合(Z4×Z3)的苗木大部分死亡,其苗高、地径未进行统计分析。

Note: Most of the seedlings of one reciprocal cross (Z4×Z3) of *Betula pendula* 'Purple Rain' died and their height、diameter are not analyzed statistically.

2.2　不同杂交子代种子千粒质量、种子活力及苗木性状的多重比较

在各性状达到差异显著的基础上,进一步开展多重比较分析(表 3、4)。紫叶桦杂交结果(表 3)显示:正交与反交对其子代种子千粒质量、发芽率、发芽势、发芽指数以及子代苗木性状的影响差异明显,

表3 紫叶桦杂种子代种苗性状的多重比较

Table 3 Multiple comparisons of seedling traits in *Betula pendula* 'Purple Rain' hybrid families

交配设计 Mating designs	杂交组合 Hybrid combination	千粒质量/mg Thousand-seed weight	家系 Family	发芽率/% Germination rate	发芽势/% Germination potential	发芽指数 Germination index	紫叶 Purple leaf		绿叶 Green leaf	
							苗高/cm Height of seeding	地径/cm Ground diameter	苗高/cm Height of seeding	地径/cm Ground diameter
正反交 Reciprocal crosses	Z1×Z2	10.95±0.56d	Z1×Z2	14.44±4.95c	4.50±1.42c	2.51±0.89c	34.65±8.58a	2.38±0.63a	52.22±7.98a	4.09±0.47a
	Z2×Z1	21.06±1.47b	Z2×Z1	31.06±6.85b	12.42±4.00b	7.53±1.45b	25.88±11.70bc	1.92±0.49b	52.94±9.23a	4.16±0.56a
	Z1×LCK	13.95±0.94c	Z1×LCK	43.98±10.08a	19.15±6.39a	9.69±2.48a	17.97±4.85c	1.40±0.39c	43.8±9.16b	3.13±0.84c
	LCK×Z1	27.23±1.07a	LCK×Z1	38.07±4.50a	19.16±7.02a	10.94±1.36a	30.22±15.97ab	1.97±0.51b	49.53±9.43ab	3.80±0.85ab
	Z3×Z4	8.78±0.80e	Z3×Z4	7.88±2.48d	4.12±2.30c	2.05±0.83c	33.00±12.83ab	2.05±0.86ab	47.50±5.95ab	3.48±0.94bc
	Z4×Z3	13.27±0.87c	Z4×Z3	5.13±2.54d	2.88±1.96c	1.33±0.74c	–	–	–	–
	平均	15.87±0.95		23.43±5.23	10.37±3.84	5.68±1.29	28.34±10.78	1.94±0.58	49.20±8.35	3.73±0.73
测交系 Tester strain	Z4×LCK	21.14±1.01a	Z4×LCK	16.97±4.00a	9.39±2.34a	4.38±0.90a	21.59±12.00c	2.67±0.83b	49.11±12.68b	3.89±1.12a
	Z4×1-28	13.92±1.41b	Z4×1-28	15.72±7.05b	8.26±1.84a	3.89±1.54a	39.72±13.69a	4.38±1.07a	57.28±7.43a	3.85±1.11a
	Z4×白桦	13.59±0.65b	Z4×白桦	7.13±2.23c	3.00±1.51b	1.33±0.33b	26.87±10.21bc	3.15±1.09b	46.71±6.59b	3.76±0.96a
	Z4×Z1	10.98±0.72c	Z4×Z1	3.25±2.05c	1.63±0.74b	0.78±0.52b	29.85±13.69b	4.18±1.02a	38.57±6.60c	2.68±1.10b
	平均	14.90±0.95		10.77±3.83	5.57±1.61	2.60±0.82	29.51±13.13	3.60±1.00	47.92±8.32	3.55±1.07

注:Z为紫叶桦,其后面的数字代表株号;L为裂叶桦,其后面的数字代表株号,LCK为裂叶桦的半同胞对照(欧洲白桦),其叶型正常;1-28为白桦杂种(*Betula plptyphylla* Suk.×*Betula pendula*),白桦(*Betula plptyphylla* Suk.)来自东北林业大学校园内。下同。

Note: Z is *Betula pendula* 'Purple Rain', followed by numbers on behalf of plant number; L for *Betula pendula* 'Dplecprlicp', behind the numbers in the name of plant number, LCK is the half-sibling control of *Betula pendula* 'Dplecprlicp' (Betula pendula), its leaf type normal; 1-28 is *Betula plptyphylla* Suk.'s hybrids(*Betula plptyphylla* Suk. ×*Betula pendula*), *Betula plptyphylla* Suk. (*Betula plptyphylla* Suk.) come from the Northeast Forestry University campus.

表4 裂叶桦杂种子代种苗性状的多重比较

Table 4 Multiple comparisons of seedling traits in *Betula pendula* 'Dplecprlicp' hybrid families

交配设计 Mating designs	杂交组合 Hybrid combination	千粒质量/mg Thousand-seed weight	家系 Family	发芽率/% Germination rate	发芽势/% Germination potential	发芽指数 Germination index	裂叶/紫叶 Lobed/Purple leaf		非裂叶/绿叶 Non-lobed/Green leaf	
							苗高/cm Height of seeding	地径/cm Ground diameter	苗高/cm Height of seeding	地径/cm Ground diameter
单交和对照 Single cross and control	LY×LCK	14.80±1.72a	LCK半同胞	28.16±6.34a	13.05±4.17a	8.24±2.07a	20.13±6.01/–	1.90±0.8/–	33.18±9.69c/–	2.84±1.29c/–
	LCK半同胞	13.19±0.69b	L12×Z5	26.34±6.05a	9.13±2.17b	6.08±1.49b	–/–	–/–	43.33±9.56a	3.67±0.89a
	L12×Z5	10.53±0.66c	L12半同胞	21.05±4.65b	8.63±2.00b	5.38±1.26b	–/27.80±6.30	–/3.1±0.80	–/38.59±8.00b	–/3.21±0.84bc
	L12半同胞	9.39±0.51d	LY×LCK	13.67±3.50c	5.75±2.61c	3.57±0.88c	–/–	–/–	39.56±6.23b	39.56±6.23b
	LY×白桦	9.09±0.77d	LY×白桦	7.25±1.91d	3.25±1.28c	1.82±0.57d	–/–	–/–	36.11±7.41bc	3.18±0.21bc
	平均	11.40±0.87		19.29±4.49	7.96±2.45	5.02±1.25	20.13±6.01/27.8±6.3	1.9±0.8/3.1±0.8	38.15±8.18	10.49±1.89

综合考虑正、反交杂交子代的种子千粒质量、发芽率及苗木生长量等表现,本研究确定 LCK × Z1 为紫叶桦种子园营建的优良杂交亲本,其种子千粒质量、发芽率、发芽势、发芽指数以及子代紫叶桦苗高、地径等较正反交配设计群体均值分别提高了 71.6%、62.5%、84.8%、92.6%、6.6% 和 1.5%。

以紫叶桦(Z4)为母本的 4 个测交系杂交组合的多重比较可见,以白桦杂种 1 – 28 为父本的子代家系,虽然种子千粒质量、种子发芽率较 LCK 略低,但其发芽势及子代中紫叶、绿叶苗木的高生长、地径生长量等均较高,故确认 Z4 × 1 – 28 为紫叶桦种子园营建的另外一组优良亲本。该组合的种子发芽率、发芽势、发芽指数以及子代紫叶桦苗高、地径等较测交系群体均值分别高出 46.0%、48.3%、49.6%、34.6% 和 21.7%。

由于裂叶桦仅孕育雌花序,本研究以裂叶桦为母本进行了单杂交(表 4)。在 3 个单杂交及 2 个对照子代中,均产生了正常叶子代,其中,仅有 LY × LCK 杂交组合产生了裂叶子代。因此,在裂叶桦种子园营建时,只能采用 LY × LCK 为杂交亲本。

2.3　杂交亲本基因型的确定

以紫叶桦为亲本的 11 个杂交组合,育苗后均出现了紫色叶和正常绿色叶 2 种表型(表 5),证明紫叶性状为显性,紫叶桦双亲均为杂合基因型,控制紫叶和绿叶的 2 个杂合基因在配子形成过程中产生了分离。根据子代中紫叶与绿叶的比例存在 9∶7、1∶1、1∶3 及 3∶5 类型,推测紫色性状由 2 对基因控制,属于基因互补效应。例如,在 Z1 × Z2 的杂交子代家系中,推测 Z1、Z2 的基因型为 PpBb,其杂交子代会产生 P_B_、P_bb、ppB_、ppbb 四类基因型,其理论比例为 9∶3∶3∶1,紫叶性状与绿叶性状比例为 9∶7(表 5)。以裂叶桦为母本的 3 个杂交子代中,仅与来自同一家系正常叶的半同胞个体(LCK)杂交才产生裂叶子代,表明裂叶为隐性性状,该子代群体裂叶与正常叶的个体比例为 1∶3.6,推测裂叶与正常叶基因型比例为 1∶3,裂叶性状应受 2 对基因以叠加效应控制的隐性性状,基因型为 ddbb,半同胞白桦(LCK)的基因型为 DdBb(表 5)。

表 5　杂交子代表型性状、亲本基因型推测及卡方检测

Table 5　Hybrid phenotypic traits、parental genotypes and chi-square test

交配设计 Mating designs	出苗 Emergence		表型性状 Traits				基因型 Genotype		理论 Theory	X^2 检验 Chi-square test		
	♀ × ♂	播种数量 sowing	出苗数量 Emergence	出苗率/% Emergence rate	紫叶/,/裂叶 Purple leaf/or/Lobed leaf	绿叶/,/非裂叶 Green leaf/or/Nonlobed leaf	母本基因型 Female genotype	父本基因型 Male genotype	分离比例 Eparation ratio	X^2	$X^2_{(0.05)}1$	$X^2_{(0.01)}1$
正反交 Reciprocal crosses	Z1 × Z2	154	78	50.65	39/	39/	PpBb	PpBb	9∶7	1.24	3.84	6.63
	Z2 × Z1	386	163	42.23	77/	86/	PpBb	PpBb	9∶7	5.38		
	Z1 × LCK	494	281	56.88	121/	160/	PpBb	ppBB 或 PPbb	1∶1	5.41		
	LCK × Z1	376	93	24.73	25/	68/	ppBB 或 PPbb	PpBb	1∶1	0.18		
	Z3 × Z4	55	22	40.00	12/	10/	PpBb	PpBb	9∶7	0.03		
	Z4 × Z3	87	43	49.43	23/	20/	PpBb	PpBb	9∶7	0.13		
测交系 Tester strain	Z4 × Z3	87	43	49.43	23/	20/	PpBb	PpBb	9∶7	0.13		
	Z4 × Z1	56	15	26.79	9/	6/	PpBb	PpBb	9∶7	0.09		
	Z4 × 1 – 28	265	90	33.96	40/	50/	PpBb	ppBb 或 Ppbb	3∶5	1.85		
	Z4 × 白桦	140	72	51.43	20/	52/	PpBb	ppbb	1∶3	0.30		
	Z4 × LCK	225	80	35.56	44/	36/	PpBb	ppBB 或 PPbb	1∶1	0.80		
单交和对照 Single cross and control	L12 × Z5	400	357	89.25	26/	331/	–	–	–	–		
	LY × LCK	400	209	52.25	/45	/164	ddbb	DdBb	1∶3	1.34	3.84	
	LY × 白桦	500	97	19.40								
	LCK	525	270	51.43								
	L12	500	190	38.00								

为了验证上述推测的亲本基因型,针对杂交子代实际调查的紫叶与绿叶个体数、裂叶与正常叶个体数,分别按照9∶7、1∶1、1∶3、3∶5以及1∶3的比例推测的理论数据进行了卡方检测,结果见表5。

由表5看见:以紫叶桦为亲本的11个杂交组合中,有9个组合的卡方检测符合推测,其中,Z1×Z2、Z2×Z1、Z4×Z1、Z4×Z3、Z3×Z4等5个组合符合9∶7比例, Z4×LCK和LCK×Z1等杂交组合符合1∶1的比例,Z4×白桦杂交组合符合1∶3的比例,Z4×1-28杂交组合符合3∶5的比例。以裂叶桦(LY)为母本与对照(LCK)为父本的杂种子代的卡方检测也符合1∶3的比例推测。故此说明,推测的紫叶桦、裂叶桦杂交亲本基因型正确。

在以裂叶桦(L12)为母本、紫叶桦为父本的杂种子代中,仅出现了紫叶及正常绿叶2种类型,没有裂叶表型,更没有出现期待的叶片分裂、紫色的个体。这进一步说明裂叶为隐性性状,紫叶为显性性状,在紫叶桦中没有控制裂叶性状的隐性基因。

3 讨论

植物叶色性状的遗传具有多样性,有的显性或为隐性,控制的基因有1对或2～3对。例如,籼型紫叶稻(CN-Pl)分别与正常绿叶籼稻(*Oryza sativa* subsp. indica.)、粳稻(*Oryza sativa* subsp. japonica Kato)杂交,其F1全部呈绿色,F2群体中绿叶与紫叶之比为13∶3或55∶9,符合2～3对基因的分离模式[10]。水稻核不育系8902-393S和KS-14分别与2个紫色叶水稻杂交,F1代也均为绿色,F2代绿叶与紫叶的比例为3∶1或13∶3[11]。本研究中的紫叶性状表现为隐性,但因品种不同紫叶性状也表现出显性。如有人利用紫色稻与5个其它水稻品种杂交,紫色性状在5个杂交F1代均表现不同程度的显性,F2代抽穗期叶片紫色基因的遗传遵从9(紫)∶7(绿)的2对互补基因的分离模式[12]。林木具有基因杂合度高,生长周期长、自交不育性的特点,因此,开展林木性状遗传研究不能像作物那样通过自交获得纯合基因型,大多依据F1代的性状表现推测双亲基因型。本研究就是根据杂种F1代的表型性状及比例推测紫叶桦和裂叶桦亲本基因型的。

植物叶型的遗传也同样具有多样性。有人在研究羽衣甘蓝(*Brassica oleracea* var. *acephala* f. tricolor Hort.)裂叶相关性状遗传时,发现裂叶对圆叶的遗传表现为显性或不完全显性[13-14],也有人发现裂叶对圆叶的遗传还受到微效多基因控制,即表现为数量性状遗传特点[15]。有人在研究绿豆(*Vigna radiate* Wilczek)裂叶的遗传时发现,以正常卵圆形叶品种与2个裂叶品种进行了正反交,并针对6个杂交组合进行了回交,在F2代和分离的回交组合中,卵圆形叶和裂叶能够清楚地鉴别,表明其裂叶性状呈质量遗传。如果利用裂叶型×裂叶型的F2代分离(15∶1)意味着裂叶的表现涉及到2个基因,表明2个裂叶品种具有不同的控制叶片分裂特性的显性基因[16]。本研究以裂叶桦为母本的各杂交组合子代中,仅在LY×LCK组合中产生了裂叶性状,这个杂交父本与裂叶桦同属于一个半同胞家系,推测其拥有裂叶性状的基因,在与裂叶桦杂交时,该性状在子代中得以表现,故此确定裂叶性状为隐性,同时推断控制叶片分裂与否为2对基因的叠加效应,裂叶桦的基因型为ddbb。初步确定LY×LCK为种子园营建时的杂交亲本组合。

杂交是创制植物新品种最常用且效果显著的途径,目前在生产上应用的林木及花卉新品种绝大部分是经杂交育成。在我国不同年代及不同区域分别选育出白杨派(Sect. *Leuce*)、黑杨派(Sect. *Aegeiros*)和青杨派(Sect. *Tacamahaca*)等派间及种间系列杂交品种[17-19]。在园林上广泛栽培的月季(*Rosa chinensis*)、杜鹃(*Rhododendron simsii* Planch.)、玉兰(*Magnolia denudata* Desr.)、梅(*Armeniaca mume* Sieb.)、金花茶(*Camellia nitidissima* Chi)、杂交鹅掌楸(*Liriodendron chinense*×*tulipifera*)、中山杉(*Taxodium hybrida*)、紫丁香(*Syringa oblata* Lindl.)等优良品种绝大部分也是通过杂交育成[20]。本项目发现紫叶桦的紫色性状为显性,这为营建以生产大量紫叶桦为目标的杂交种子园提供了基础理论,未来可选择花期一致、种子活力高的紫叶桦及紫叶桦与其它白桦的优良杂交组合,建立紫叶桦杂交种子园。本项目根据紫叶桦正反交及测交系杂种子代种子活力及子代中紫叶桦的苗高、地径生长性状等确定LCK×Z1和Z4×1-28为紫叶桦种子园营建的优良杂交亲本,这2个组合的杂交子代种子发芽率分别高于正反交及测交系子代均值的62.5%、84.8%和46.0%、48.3%。

4 结论

开展了紫叶桦的正反交、测交系杂交及裂叶桦的单杂交等交配设计,成功培育出杂种苗木。根据

各杂交组合子代叶片目标性状表现,确定紫叶性状为显性性状,推断由 2 对互补基因互作控制,基因型为 P_B_;裂叶性状为隐性性状,推断为 2 对基因的叠加效应,裂叶桦的基因型为 ddbb。根据各杂交组合间种子千粒质量、发芽率、发芽势、发芽指数及苗木生长性状等综合表现,结合目标性状出现与否,选出 LCK × Z1、Z4 × 1 - 28 为紫叶桦种子园营建的优良杂交亲本组合,LY × LCK 为裂叶桦种子园营建时的优良杂交亲本组合。

参考文献:

[1] 洪　丽,庞松龄. 彩叶树种的分类与园林绿化中的应用[J]. 北方园艺,2008,176(3):182 - 183.

[2] 鄂晓丹. 常见彩叶树种在北方园林绿化中的应用[J]. 北方园艺,2012,265(20):73 - 75.

[3] Lin Lin, Huaizhi Mu, Jing Jiang, *et al.* Transcriptomic analysis of purple leaf determination in birch[J]. Gene, 2013, 526(2): 251 - 258.

[4] 姜　晶,王　芳,路　芳,等. 紫雨桦花色素苷含量的时空变化及相关基因的表达特性分析[J]. 西南林业大学学报:自然科学,2017,37(2):53 - 59.

[5] 王　芳,姜　静. 不同抗生素对紫雨桦离体叶片愈伤组织诱导的影响[J]. 西南林业大学学报,2014,34(3):27 - 31.

[6] 渠　畅,边秀艳,姜　静,等. 裂叶桦和欧洲白桦叶片形态特征及相关基因表达特性比较[J]. 北京林业大学学报,2017,39(8):9 - 16.

[7] Huaizhi Mu, Lin Lin, Guifeng Liu, *et al*. Transcriptomic analysis of incised leaf-shape determination in birch[J]. Gene,2013,531(2): 263 - 269.

[8] 滕贵波. 裂叶垂枝桦嫩枝扦插育苗技术[J]. 辽宁林业科技,2017,255(4):65 - 67,78.

[9] 陈素素,张嫚嫚,于洪淼,等. 转基因白桦不同杂交组合的种子活力测定及外源基因的遗传规律分析[J]. 北京林业大学学报,2016,38(1):36 - 42.

[10] 钱　前,唐绍清,林建荣,等. 一种具有遗传特异性的紫叶稻及其在两系法杂交稻中的应用[J]. 浙江农业学报,1995,28(4):12 - 15.

[11] 任光俊,李青茂,彭兴富,等. 水稻紫色叶及两用核不育系雄性不育的遗传分析[J]. 北京农业大学学报,1993,71(S3):35 - 38.

[12] 谢国生,蔡得田,马平福,等. 水稻显性紫色基因的遗传分析[J]. 湖北农业科学,1997,333(3):3 - 5.

[13] 顾卫红,郑洪建,张　燕,等. 观赏型羽衣甘蓝新品系的选育及其主要遗传性状的传递规律初探[J]. 上海交通大学学报:农业科学版,2002,20(2):129 - 132.

[14] 张丽娜,沈向群. 羽衣甘蓝叶形性状遗传规律初探[J]. 北方园艺,2007,163(2):108 - 109.

[15] 祝朋芳,冯　馨,程明明,等. 羽衣甘蓝裂叶相关性状遗传分析[J]. 西北植物学报,2016,36(2):288 - 295.

[16] Singh V P, Yadar R C, Saharan R P,等. 绿豆裂叶的遗传[J]. 国外农学:杂粮作物,1986,23(4):50 - 51.

[17] 张志毅,李善文,何占国. 中国杨树资源与杂交育种研究现状及发展对策[J]. 河北林业科技,2006,154(S1):20 - 24.

[18] 苏晓华,丁昌俊,马常耕. 我国杨树育种的研究进展及对策[J]. 林业科学研究,2010,23(1):31 - 37.

[19] 康向阳. 新一轮毛白杨遗传改良策略的思考和实践[J]. 北京林业大学学报,2016,38(7):1 - 8.

[20] 季孔庶. 园林植物育种方法及其应用[J]. 林业科技开发,2004,86(1):70 - 73.

Segregation of Seed Vigor and Leaf Traits in Hybrid Progenies of *Betula pendula* 'Purple Rain' and *Betula pendula* 'Dplecprlicp'

TIAN Shi-long, MA Qing, WANG Yang, LIN Xin, YANG Yun-li, GE Meng-yan, GU Chen-rui, LIU Gui-feng

(State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: [**Objective**] To study the dormant and recessive leaf traits and genotypes of *Betula pendula* 'Purple Rain' and *Betula pendula* 'Dplecprlicp', to screen the elite hybrid combinations and lay a foundation for the establishment of seed orchard. [**Method**] In this study, different mating designs were used among *B. pendula* 'Purple Rain', *B. pendula* 'Dplecprlicp', *B. platyphylla* Suk. and *B. pendula*. The seed weight, seed vigor, and growth were recorded from their progenies. Chi-square test was used to test the reliability of segregating ratio and the inference of parental genotype. [**Result**] Significantly difference was found among the combinations of parental crosses ($P<0.01$) in thousand-seed weight, germination rate, germination potential, germination index, height and diameter. Coefficient of variation (CV) of thousand-seed weight and seed vigor are 66% and 78% for *B. pendula*, whereas the other traits of CV for *B. pendula* 'Dplecprlicp' are between 19%～47%. The broad sense heritability for all traits is above 76%. Based on the weight of seed, grain vigor, seedling growth and leaf target traits, it was found that LCK×Z1, Z4×1－28 and LY×LCK are the elite hybrid combinations. Because the progeny of *B. pendula* 'Purple Rain' has two leaf types, purple and green, it is believed that *B. pendula* 'Purple Rain' is heterozygous and purple is a dominant trait. Based on the four segregation ratios of green and purple (9∶7, 1∶1, 1∶3 and 3∶5), the authors confirm that two pairs of gene P_B_ are complementary. Only normal leaves of the same family of LCK half-sib produce lobed leaf progeny based on multiple cross combinations of birch. Therefore, lobed leaf is a recessive trait, and is controlled by two pairs of genes based on segregating ratio 1∶3. They belong to a additive effect. The genotype of *B. pendula* 'Dplecprlicp' is ddbb. The result of Chi-square test confirms above inferences of genotypes and phenotypes. [**Conclusion**] In this study, inheritance of recessive and dominant traits for leaf color and leaf shape was identified. The genotype of *B. pendula* 'Purple Rain' is P_B_, and *B. pendula* 'Dplecprlicp' is ddbb. LCK×Z1 and Z4×1－28 for the purple leaf and LY×LCK for the lobed leaf are chosen as the preferred combinations for each seed orchard establishment.

Keywords: *Betula pendula* 'Purple Rain'; *Betula pendula* 'Dplecprlicp'; hybridization; seed vigor; inheritance; leaf type; leaf color

(责任编辑:张 研)