

doi:10.11937/bfyy.20170558

多季花有髯鸢尾育种研究

范诸平, 高亦珂, 阮丽丽, 李丛丛, 刘蓉, 张启翔

(北京林业大学 园林学院, 北京 100083)

摘要:多季花有髯鸢尾能在春季和秋季连续开花,花期延续至11月,丰富了秋季植物的色彩和景观,观赏价值高于普通有髯鸢尾。依据不同的花芽分化方式,可将其分为直接多次开花型、秋季循环多次开花型、生长季延长多次开花型和随时多次开花型4种类型。自19世纪末期出现多季花有髯鸢尾以来,截至2012年,在美国多季花鸢尾协会登录的品种已达到2200个。目前育成的多季花品种,花瓣宽大,颜色丰富,多季开花特性稳定。未来可以结合作图群体建立、分子标记、遗传连锁图谱等分子方法辅助育种,缩短育种周期,减少育种的盲目性,培育出更多抗性强、观赏价值高、多季花特征稳定的有髯鸢尾。

关键词:多季开花;有髯鸢尾;育种

中图分类号:S 682.1⁺9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)21-0163-08

多季花是指自然条件下,植物一年四季或三季开花不断或再次开花,是由花芽分化方式决定的。例如茉莉花、倒挂金钟,其花芽一年内分化多次,因此可以一年多次开花^[1]。但鸢尾、萱草、牡丹等宿根花卉在长期的栽培繁育过程中,偶然出现了一些可以多次开花的突变体,经过不同种、品种之间多代的杂交和选育,形成了多次开花的品种。不同于茉莉、倒挂金钟等植物,这些宿根花卉的多次开花是人工杂交和选育的结果,而不是该种植物的本身属性,培育可以在自然条件下多季开花的植物对于提高露地植物的观赏性具有重要的意义^[2]。

有髯鸢尾(Bearded *Iris*)属鸢尾科鸢尾属宿

根花卉,由于垂瓣中肋具有髯毛状附属物而得名。这一品种群以黄褐鸢尾(*Iris variegata*)和香根鸢尾(*Iris pallida*)的杂交后代为主^[3-4]。中国北方有髯鸢尾的花期在4月末至5月末,是春季植物景观的重要组成部分。而多季花有髯鸢尾不仅可以在4月末至5月开花,还可以在花期过后再次开花,有些品种可以连续不断地开花。国内的多季花有髯鸢尾品种均引自国外,主要品种有‘Immortality’‘White and Yellow’‘Halston’‘Blessed Again’等^[5]。

1 多季花有髯鸢尾育种历程

多季花有髯鸢尾的生长进程快于一季花有髯鸢尾。一季花鸢尾在夏季进入休眠期,而多季花鸢尾夏季持续生长,当根状茎成熟后,可以诱导开花。有髯鸢尾的每个无性小株只能开一次花,花后小株死亡。一次开花的有髯鸢尾在夏季进入休眠,秋季进行花芽分化,必须经过冬季低温春化作用,达到一定量的营养积累,才能在翌年春天进一步诱导成花。而多季花有髯鸢尾春季花后可紧接着进行花芽分化,不需要休眠和低温诱导,直接在当年秋季成花^[6-7]。

第一作者简介:范诸平(1993-),女,硕士研究生,研究方向为花卉种质资源创新。E-mail: fanzpiris0830@bjfu.edu.cn.

责任作者:高亦珂(1966-),女,博士,教授,博士生导师,现主要从事分子育种与花卉种植资源创新等研究工作。E-mail: gaoyk@bjfu.edu.cn.

基金项目:国家863高技术研究发展计划资助项目(2013AA102706)。

收稿日期:2017-04-14

20世纪50年代以前,有髯鸢尾的花瓣较小,且多季花的性状不稳定,因此这一时期的育种主要致力于多次开花性状的稳定和花瓣的增大。20世纪80年代之后,才培育出了‘Again and Again’‘IMMORTALITY’等二次花遗传特性稳定、大花的品种^[8-9]。目前,有髯鸢尾主要的育种目标集中在更长的花期(单次花期长或可以稳定多次开花)、更丰富的花色(纯红色或二色花)和抗根茎软腐病的能力3个方面。其中最重要的是稳定多次开花,这一育种目标的达到,能够提高有髯鸢尾的观赏价值,是目前有髯鸢尾育种的热点。

1.1 有髯鸢尾性状和倍性的改良

英国和法国是现代有髯鸢尾育种工作的先驱。18世纪中叶以来,很多不同原产地的鸢尾属植物引种栽培在一起,形成了一系列天然杂交品种。19世纪30—40年代,法国出现了专门出售鸢尾的苗圃^[10-11]。法国人LEMON率先开展了有髯鸢尾的育种工作,于1840年发布了100余个二倍体品种^[9]。1900年前后,悦花鸢尾(*Iris amoena*)与黄褐鸢尾(*Iris variegata*)的杂交丰富了有髯鸢尾的颜色;天然四倍体中东鸢尾(*Iris mesopotamica*)和特洛伊鸢尾(*Iris trojana*)的引入增加了有髯鸢尾的花茎高度;塞浦路斯鸢尾(*Iris cypriana*)、克什米尔鸢尾(*Iris kashmeriana*)、阿马斯鸢尾(*Iris amas*)与已育成品种之间的杂交改良了有髯鸢尾花的观赏性状和生长特性^[12]。通过持续地杂交选育,1940年以后培育的大部分有髯鸢尾品种都是四倍体。

1.2 多季花有髯鸢尾的出现与育种

在有髯鸢尾杂交育种的过程中,19世纪末期,出现了一些可在9月末至10月再次开花的有髯鸢尾突变体。美国的育种人例如SASS兄弟、BROWN最先对这些多季花有髯鸢尾突变体进行了系统的杂交育种研究,尽管进行了大量的杂交工作,但是这一时期杂交后代的花瓣普遍比一季花鸢尾小,并没有受到广泛关注。

1.2.1 SASS兄弟的研究(美国内布拉斯加州)

20世纪20—30年代,美国内布拉斯加州的SASS兄弟(SASS H和SASS J)将多次开花的矮

生型佳美鸢尾(*Iris chamaeiris*)与高生型有髯鸢尾杂交,获得了具有44条染色体的不育种间杂种‘Midwest’,这是最早得到广泛商业推广的多季花品种。这一品种抗性强、观赏价值高、花量大。SASS J将具有44条染色体的‘Crimson King’、具有46条染色体的‘Autumn King’、具有40条染色体的‘Lt. De Chavagnac’和‘Jean Siret’作为亲本,育出了大量的多次开花品种^[13]。

在这一时期,育种者虽然知道育种中面临的不育难题,但是缺乏染色体的有关知识,对2个杂种中间体杂交却不能产生种子不能做出合理的解释^[14-15]。由于频繁出现不育问题,大部分育种者放弃了对SASS兄弟所育品种的杂交。

1.2.2 BROWN的研究(美国马萨诸塞州)

20世纪30年代中期,美国马萨诸塞州的BROWN将自己育成的多季花二倍体与四倍体‘Autumn King’杂交,获得了可育且抗性强的后代。当这一后代与‘Autumn Elf’回交时,产生了四倍体后代,用此后代与‘Ambrosia’杂交,产生了‘September Sparkler’,其是BROWN培育的大量寒冷气候条件下多季花品系的关键亲本。

BROWN所培育的多季花鸢尾分枝多、花量大、抗病性强、多次开花性状稳定。不足是花茎弯曲、花瓣颜色杂乱,且花瓣比普通有髯鸢尾小^[16]。

1.3 多季花有髯鸢尾的花型改善

20世纪50年代开始,多季花鸢尾在多次开花特性上稳定以后,SMITH、ZURBRIGG、INNERST等学者通过不断的杂交育种,提高了多季花有髯鸢尾观赏性,多季花新品种开始接连获得鸢尾品种评比的大奖。1967年美国成立了多季花鸢尾协会(Reblooming Iris Society,简称RIS),多季花有髯鸢尾的育种受到了更大范围的重视,加速了多季花有髯鸢尾的育种进程和商业化进程。20世纪70年代末,在美国多季花鸢尾协会登记注册的鸢尾约有500余种。截至2012年,在美国多季花鸢尾协会登录的多季花品种已达到2200余种。

1.3.1 SMITH的研究(美国印第安纳州)

1950年前后,美国印第安纳州的SMITH在SASS兄弟时期多季花育种的基础上,找到了一些优秀的可育亲本二次花品种。其中‘South-

land'是当时应用范围比较广的亲本,它可以产生高度可育的后代,但是这些后代的花瓣较小,花柄颜色较深,观赏价值不高,被逐渐淘汰。SMITH 对几百个已经育成的品种进行了杂交试验,发现其中 5 个品种: 'Polar King' 'Autumn Flame' 'Pink Lace' 'Martie Everest' 'Gibson Girl' 是可育的四倍体^[17]。

1.3.2 ZURBRIGG 的研究(美国弗吉尼亚州)

SMITH 的学生 ZURBRIGG 在伊利诺伊大学获得硕士学位之后,留在弗吉尼亚州的雷德福学院任教。任教期间,ZURBRIGG 进行了一系列寒冷气候条件下的多季花鸢尾的杂交工作,共培育了 180 多个多季花有髯鸢尾品种。例如,将 'Henry Shaw' 和 'Replicata' 杂交,育成了 'Grand Baroque',其继承了父本 'Replicata' 的优良表型,旗瓣和垂瓣具有微微皱褶的黄色边缘,在雷德福地区得到了极大的推广。

不仅在高生品种中培育了大量的多季花有髯鸢尾品种,在矮生有髯鸢尾中,多次开花也得到了突破。1989 年,ZURBRIGG 培育的多季花品种 'Baby Blessed' 获得了美国鸢尾协会授予的 "Cook-Douglas" 大奖,这是矮生型鸢尾获得的最高荣誉,也是多季花育种的重要转折点,标志着多季花的花型与单次花达到了相同的观赏特性。

ZURBRIGG 对于多季花鸢尾育种最大的贡献是培育了 'Immortality' 这一优良品种,该品种在 1990 年获得了美国鸢尾协会授予的 "Award of Merit",进一步说明多季花有髯鸢尾逐渐得到公众的认同。ZURBRIGG 主要利用 SMITH 和 SCHREINER 培育的 'Replicata' 'Double Majesty' 'Purple Duet' 'Amethhyst Flame' 'Rococo' 等品种,经过 5 代杂交,以 'I Do' × 'English Cottage' 为亲本,选育出 'Immortality'。'I Do' 作为 'Immortality' 的母本,在花型上有了明显的改善,白色的旗瓣上有浅绿色和浅蓝色的纹路,且其后代 'Immortality' 的旗瓣、垂瓣、髯毛均为白色,花期为 5 月中旬,10 月可再次开花,再次开花性状稳定^[18]。

1.3.3 INNERST 的研究

INNERST 将美国东部的 'Renown' 和西部的 'Anxious' 进行正反交,分别育出了 'Again and

Again' 和 'Over and Over'。这 2 个品种生长速度快,且具有稳定地多次开花的能力^[19]。

INNERST 还成功地培育了多次开花的 'Lunar Whitewash'。这一品种花瓣纯白色、花型优美,来源于 'Bonus Mama' 和 'Twice Delightful' 的同胞杂交,含有暖季型多次开花品种以及 'I Do' 的遗传背景,可以在早秋稳定地再次开花。

1.3.4 LOCKATELL 的研究

2005 年 LOCKATELL 将 'Wild Petticoats' 和 'Renown' 进行杂交,产生了多次开花的后代。认为如果有髯鸢尾可以挺过夏季的高温,当 10 月初当夜间温度低于 15℃ 时,可能会诱导秋季的再次开花。适宜的湿度也是保证多季花量的重要前提^[20]。

2 有髯鸢尾多季开花的原因

有关多季花有髯鸢尾的成因,一直没有明确的定论,以下是几种比较流行的关于其成因的假说。

2.1 多季花有髯鸢尾的遗传背景

多季花可能不是由单一基因控制的特性。推测多季花可能是由于隐性纯合基因使得某些显性基因不再表达,而这些显性基因恰好控制花芽分化需要春化作用。当这些显性基因不再表达后,花芽分化不再需要低温诱导,从而能够在秋季继续花芽分化,产生多季花。多次开花可能受一系列基因控制,这些基因往往具有剂量效应,决定多季花再次开花的稳定性和开花的数量^[21-23]。

2.2 多季花有髯鸢尾的激素调控

脱落酸是一种促使叶片脱落的激素,可以促进植物的芽进入休眠状态。脱落酸及其受体蛋白的水平受到环境条件的影响,如果多季花植株内的脱落酸含量较多,那么它将比一季花品种提早进入休眠,也能提前解除休眠,营养生长周期缩短,生命周期加快,从而能够实现在一个生长季多次开花。此外,当叶片脱落时,叶片中产生的某种物质可能是促进多季花花萼发育的诱导因子^[24-26]。

2.3 多季花有髯鸢尾的营养条件

由于多季花有髯鸢尾生长速度快于一季花,

因此,早春时节和春季花后给予有髯鸢尾充足的水分和肥料,可以满足其再次进行花芽分化的营养要求,加快生长速度,从而能够在秋季再次进行花芽分化,产生多季花。如果提供的养分不够,很难达到多次开花^[27]。

2.4 多季花有髯鸢尾的营养生长期长度

SASS 兄弟、ZURBRIGG 等育种专家主要进行了寒冷气候条件下的多季花的育种工作,培育的品种大多起源于 Alpine 这一矮生类群。这一类群因起源于阿尔卑斯山脉而得名,含有多次开花的遗传背景,在长期严酷的山地环境下,这一类群逐渐进化形成了适应特征。其中一个适应特征是 Alpine 类群的生长点位于地下,以抵御高山的严寒低温。另一个适应特征是由于生长环境温度较低,生长季较短,因此该类群在冬季之前即形成花芽,翌年雪融化和土壤消融之后可以立即开花,这一适应特征极大地缩短了有髯鸢尾的营养生长期,使其在较短的生长季内可以快速完成营养生长阶段,进而进入开花阶段^[28-29]。

3 多季花有髯鸢尾的分类

CHAPMAN 是加拿大的鸢尾育种者,依据诱导有髯鸢尾多次开花的不同机理,将加拿大安大略湖地区的多季花有髯鸢尾分为以下 4 种不同的类型^[30]。

3.1 直接多次开花型(Direct Rebloomers, DR)

直接多次开花型的花芽诱导和花芽分化均不需要低温,可直接从花芽进入开花阶段。因此,DR 型的花芽分化较早,春季开花比其它类型提前 1 周,且开花时间不依赖于日照长度。该类型在夏季能够再次开花,并且是夏季再次开花的鸢尾中最早的类群。推测这一性状可能是由一个隐性基因和至少一个显性基因控制的。

DR 型的典型代表有‘Immortality’(TB)、“Queen Dorothy”(TB)、“Low Ho Silver”(IB)、“Masterwork”(TB)、“Pure as Gold”(TB)等。

3.2 秋季循环多次开花型(Fall Cyclic Rebloomers, FC)

秋季循环多次开花型的花芽诱导和分化不需要低温作用,期间只有很短的时间间隔。FC 型

可以在春季开花,早秋再次开花。FC 型的多次开花性状是由显性性状控制的。

FC 型的基因来源于无叶鸢尾(*Iris aphylla*)。短日照条件会诱导无叶鸢尾叶片凋落和休眠。如果没有春化作用和长日照信号,无叶鸢尾会一直处于休眠状态。然而,春化作用并不是控制无叶鸢尾开花的信号。当无叶鸢尾与需要春化作用诱导开花的鸢尾进行杂交时,产生的杂交后代不需要春化作用即可开花,这种杂交后代即 FC 型。FC 型由于继承了来自无叶鸢尾可以加深花瓣颜色的基因,因此花瓣颜色较深。

FC 型的成花机理较为复杂,目前尚不清楚。在加拿大安大略湖地区,FC 型在春季开花的顺序与其他地区恰好相反,即高生型有髯鸢尾(TB)先开花,紧接着是中生型有髯鸢尾(IB)、矮生型有髯鸢尾(SDB)、迷你矮生型有髯鸢尾(MDB)。因此,FC 型的成花可能与光照长度有关,或者存在另外一种成花诱导机制,或者是 2 种机制的共同作用。

FC 型在早秋开花,DR 型在夏季开花,因而有时难以分辨晚花的 DR 型和早花的 FC 型。DR 型开花之后,紧接着在温度的作用下会诱导花芽分化,再次开花。如果花后连续 6 d 的温度是 15~21 °C,并能在几周内再次开花,即为 DR 型,否则即为 FC 型。由于很多 FC 型携带 DR 型的基因,因此 DR 型和 FC 型杂交会产生 FC 型的杂交后代,也会产生 DR 型。但是 DR 型和 FC 型产生的杂交后代花型偏小。此外,FC 型与 WR 型杂交可以产生 FC 型,且正反交后代的表型差别不大。

FC 型的典型代表是‘Rosalie Figge’(TB)、“Cantina”(TB)、“Little Showoff”(SDB)、“Northward Ho”(TB)、“Blessed Again”(IB)、“Autumn Embers”(SDB)、“Touch of Spring”(TB)等。

3.3 生长季延长多次开花型(Extended Season Rebloomers, ES)

生长季延长多次开花型亲本生长于地中海气候,该气候冬季非常温和,所以生长季较长。花芽形成到开花之间停滞很长时间,花芽形成 5~6 个月以后才能开花。有时秋季形成的花芽会一直保

存到下一个生长季,在早春季节开花。ES 型的多次开花特性是由显性性状控制的。

这一类群在生长季较短的气候条件下,若秋天没有进行花芽分化,早春则不开花。当栽培在生长季较长的气候区中,秋季会诱导开花,但此时植物体内的生物钟仍适应于地中海时间,植物体内的生物钟认为在地中海温和的冬季之后应该是春季,所以会在早春季节开花。因此,在不同地区,生物钟诱导开花和休眠的机制也有所不同。生长在不同纬度的植物会有各自不同的开花、休眠和解除休眠时间来适应当地的季节。当迁移到不同的纬度时,环境信号不再与体内程序匹配,便会有一些错误的结果。

将 DR 型和 ES 型杂交可以提高花朵的观赏性,通过回交可以使 DR 型的基因得以重现。ES 型几乎没有促进 DR 型多次开花的基因潜力,但是 ES 型的一些次要多次开花性状(如开花所需成熟叶片数量少、生长速度快)会对增加多次开花的潜力有所帮助。FC 型和 ES 型杂交可以改善花型,但是它们的基因组中没有促进多次开花的基因。另外,由于 FC 型和 ES 型的基因组差别较大,故其后代的耐寒性稍差。通过精心挑选耐寒性强的亲本、对幼苗不断地进行抗寒锻炼,会提高杂交后代的耐寒性。

ES 型的典型代表有‘Honky Tonk Blues’(TB)、“Lullaby of Spring”(TB)等。

3.4 随时多次开花型(Whenever Rebloomers, WR)

随时多次开花型只在矮生型有髯鸢尾(SDB)中存在。只要任何一个无性小株成熟即可开花。春季花后几乎可以立即再次开花,当生长环境适宜、无性小株较多时,可以连续开花 5 个月。WR 型为日中性。

WR 型可以随时再次开花是由于生长速度非常快,可以一年产生多代。不仅如此,还由于开花时所需的成熟叶片数较少,因而可以较快地由营养生长阶段进入生殖生长阶段。其它类型的 SDB 生长速度也很快,但是开花时所需的成熟叶片数较多,所以不具有多次开花的能力。

‘Forever Blue’是最早的 WR 型,CHAPMAN 将其与所有的 DR 型进行杂交,试图得到

多次开花能力更强的有髯鸢尾。遗憾的是杂交后代并没有获得多次开花的能力,原因可能是 WR 型和 DR 型的基因不兼容,抑制了多次开花基因的表达。

WR 型的典型代表是‘Forever Blue’(SDB)、“Blueberry Tart”(SDB)、“Autumn Jester”(SDB)、“Wizard of Hope”(SDB)等。

4 多季花有髯鸢尾的栽培

由于多季花有髯鸢尾的生长速度比普通有髯鸢尾快,因此其需要的养分、水分、阳光和栽培条件也更加苛刻。任何阻滞新陈代谢的因子,不管比其所需的量多还是少,都会阻止或延迟再次开花,因此给予多季花有髯鸢尾的各项生长条件必须恰如其分。

4.1 土壤环境

多季花有髯鸢尾的生长速度快,根系也更加扩展,对于营养物质的需求更大,因此应将其种植的株行距适当扩大。最佳的土壤基质是等比例的沙土和壤土,或加入适量锯屑、刨花、果壳等,既可以保证土壤的疏松透气,又可以控制杂草的生长。一些种植者发现一些不能降解的杂草抑制剂会在土壤中富集,影响多次开花的效果。因此,对于多季花有髯鸢尾,要谨慎使用除草剂。

由于多季花有髯鸢尾根状茎的数量多于同龄一季花鸢尾,在栽植时应起高垄,以利于水分的蒸发和扩散。雨季来临时要及时排水,防止开花结束的地下根状茎感染软腐病。土壤湿度过大,还会导致病菌的扩散和传染^[31-32]。

4.2 施肥

施肥时,控制氮磷钾的比例为 1:4:4 时最佳,既不至于烧苗,也不至于休眠。多季花有髯鸢尾每年需要施肥 2 次,春季开花前和花后各一次。春季花前施肥可以保证开花期间充足的营养供应,春季花后施肥可以为秋季的再次开花储存营养^[33]。

4.3 移栽

多季花有髯鸢尾在夏季没有休眠过程,春季花后会继续进行花芽的形成和分化。因此,移栽多季花有髯鸢尾要针对其花芽诱导和分化的时间

特点,合理选择时间,一旦在移栽时对花芽造成伤害,会严重影响秋季的再次开花量。

移栽时间一般为春季萌动前和花后的夏季。春季萌动前花芽发育已经完成,移栽不会影响其形成过程。夏季开花后秋季再次开花的花芽也已经分化形成,而且夏季移栽有利于土壤疏松透气,可有效防止夏季根茎软腐病的发病^[34-35]。

5 未来多季花有髯鸢尾育种

多季花有髯鸢尾分子水平的育种仍处于起步阶段。在未来的育种中,可以通过对多季花鸢尾杂交后代的多次开花性状进行变异分析,结合亲本的多态性检测,选出综合变异程度较高的杂交组合,构建多季花鸢尾遗传连锁图谱的作图群体,开发一系列与二次开花有关的分子标记。

分子标记通过检测生物个体在基因或基因型上所产生的变异来反映生物个体之间的差异。TANG等^[36]首次在鸢尾属植物中进行了分子标记的相关研究,利用EST和EST-SSR标记扩增出了德国鸢尾(*Iris germanica*)42.5%的等位基因,同时描述了SSR标记的丰度和其它特征,以及一些自然种和园艺栽培种的跨物种效用和多态性。在今后的多季花有髯鸢尾育种中,利用分子标记的高多态性,结合聚类分析、相关分析等数量遗传分析手段,可以评价不同品种的异质性,进而从分子层面更加准确地划分杂交优势群,提高杂交的针对性。另外,分子标记是共显性标记,如果目标基因与某个分子标记紧密连锁,可以通过对分子标记基因型的检测,获知目标基因的基因型,实现了在育种中对有关功能基因和数量性状位点(QTL)的遗传动态跟踪,从而实现分子辅助育种^[37-42]。

随着后基因组时代的到来,转录组测序迅速发展并广泛应用于植物育种中。目前转录组测序技术已应用于百合(*Lilium brownii*)^[43]、红掌(*Anthurium andreanum*)^[44]、莲(*Nelumbo nucifera*)、慈姑(*Sagittaria trifolia*)^[45]、乌柏(*Sapium sebiferum*)^[46]、石蒜属(*Lycoris*)^[47]的研究中。对鸢尾进行转录组测序,可以获取并鉴定其组织表达的基因序列,基于这些组织转录组测序资料,进一步比对数据库中的已知序列,可以挖掘

多季花鸢尾基因组中的新基因并预测其功能,对今后的育种具有较大的指导意义。

能够多次开花的有髯鸢尾大大延长了观赏时间,为秋季花园带来了别样景观,具有广阔的应用前景,是未来有髯鸢尾育种的一个重要方向。应该将传统的杂交育种与分子辅助育种手段相结合,推进多季花有髯鸢尾的育种进程,并将其尽快纳入我国有髯鸢尾的育种体系,从而促进多季花有髯鸢尾育种事业的发展。

参考文献

- [1] 王荣,成仿云. 多季开花植物的研究及其育种概况[J]. 北方园艺,2007(9):138-141.
- [2] ADKINS J A, DIRR M A. Remontant flowering potential of ten *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) ser. cultivars[J]. Hort-Science, 2003, 38(7):1337-1340.
- [3] GOLDBLATT P, MANNING J C. The iris family: Natural history and classification[M]. Portland: Timber Press, 2008.
- [4] ZHANG D, WANG L, ZHUO L H. Embryology of *Iris mandshurica* Maxim. (Iridaceae) and its systematic relationships[J]. Plant Systematics and Evolution, 2011, 293:43-52.
- [5] 杨占辉,高亦珂,张启翔. 两季花有髯鸢尾杂交育种研究[J]. 西北农业学报, 2013, 22(2):164-169.
- [6] FRANCO A. Rebloomer definition[EB/OL]. [http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development of Rebloomer Irises definition](http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development%20of%20Reblooming%20Irises%20definition). (2015-12-01)[2017-02-20].
- [7] ZHENG Y, MENG T F, BI X Y. Investigation and evaluation of wild *Iris* resources in Liaoning Province, China[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2016(6):1-12.
- [8] WANG Y J, SHI X P, ZHONG Z C. The relative importance of sexual reproduction and clonal propagation in rhizomatous herb *Iris japonica* Thunb. from two habitats of Jinyun Mountain, Southwest China[J]. Russian Journal of Ecology, 2013, 44(3):199-206.
- [9] THORNE R F. Classification and geography of flowering plants[J]. The Botanical Review, 1992, 58:225-348.
- [10] NICHOLAS M. The tall bearded iris[M]. London: The Camelot Press Limited, 1956:15-20.
- [11] CAVE N L. The iris[M]. London: Bowering Press, 1959:25-94.
- [12] 尹新彦, 储博彦, 李金霞, 等. 鸢尾属植物育种研究进展[J]. 北方园艺, 2016(8):193-196.
- [13] HIRE T. Jacob Sass-His work with *Iris*[EB/OL]. <http://www.historiciris.org/articles/notable-sass-jacob.html>, 2015. (2015-10-01)[2017-02-20].
- [14] KRON P, STEWART S, BACK A. Self-compatibility, au-

- tonomous self-pollination, and insect-mediated pollination in the clonal species *Iris versicolor* [J]. Canadian Journal of Botany, 1993, 71: 1503-1509.
- [15] GIUSEPPE P, FRANCESCA B, ANNA M P. Who helps whom? Pollination strategy of *Iris tuberosa* and its relationship with a sexually deceptive orchid[J]. Journal of Plant Research, 2016, 129(6): 1051-1059.
- [16] FRANCO A. Development of reblooming irises[EB/OL]. [http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development of Rebloom-
ing Irises](http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development%20of%20Reblooming%20Irises). (2016-08-28)[2017-02-20].
- [17] FRANCO A. History and development[EB/OL]. [http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development of Rebloom-
ing Irises History](http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development%20of%20Reblooming%20Irises%20History). (2015-12-01)[2017-02-20].
- [18] MAHAN C. Reblooming Irises[J]. ProQuest Agriculture Journals, 1992, 36(5): 8-10.
- [19] LOCKATELL M. Rebloom's past is its future[J]. AIS Bulletin, 2013(4): 33-35.
- [20] CERASELA P, SIMONA L, ALEXANDRU L, et al. Genetic characterization of micropropagated *Iris germanica* varieties as assessed by RAPD and ISSR markers[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2013, 241: S121-S122.
- [21] SHEN Y G, WANG Z L, GUAN K Y. Karyotypical studies on thirteen *Iris* plants from China[J]. Acta Phytotaxon Sinica, 2007, 45(5): 601-618.
- [22] KLISARIC N B, AVRAMOV S, MILJKOVIC D, et al. Ontogeny of flower parts on naturally growing *Iris pumila* clones: Implications for population differentiation and phenotypic plasticity studies[J]. Russian Journal of Genetics, 2012, 48(4): 468-472.
- [23] YABUYA T, KIKUGAWA H, AIKO I, et al. Cytological studies of hybrids between aneuploidy and eudiploid Japanese garden iris (*Iris ensata* Thunb.) [J]. Cytologia, 1992, 57(2): 253-257.
- [24] Reblooming Iris Society. Culture[EB/OL]. <http://www.rebloomingiris.com/Culture/>. (2015-09-04)[2017-02-20].
- [25] 郝格格, 孙忠富, 张录强, 等. 脱落酸在植物逆境胁迫研究中的进展[J]. 中国农学通报, 2009, 25(18): 212-215.
- [26] 石海燕, 郭靖, 周颖, 等. 赤霉素和脱落酸在植物生长发育中相互关系的研究进展[J]. 华中师范大学研究生学报, 2007, 14(1): 138-142.
- [27] 曾群, 赵仲华, 赵淑清. 植物开花时间调控的信号途径[J]. 遗传, 2016, 28(8): 1031-1036.
- [28] NORRIS K. A Guide to bearded irises: Cultivating the rainbow for beginners and enthusiasts[M]. Oregon: Timber Press, 2012.
- [29] The American Iris Society. The World of Irises[M]. Utah: The Publisherps Press, 1978.
- [30] CHAPMAN C. Selecting parents for rebloom[J]. The RIS Recorder, 2012, 73: 17-25.
- [31] LAMOTE V, ROLDAN R I, COART E, et al. A study of genetic variation in *Iris pseudacorus* population using amplified fragment length polymorphisms (AFLPs) [J]. Aquatic Botany, 2002, 73: 19-31.
- [32] FRANCO A. Horticultural practices [EB/OL]. [http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development of Rebloom-
ing Irises Hort](http://wiki.irises.org/bin/view/Hist/Development%20of%20Reblooming%20Irises%20Hort). (2015-12-01)[2017-02-20].
- [33] 董然, 赵坚洁. 鸢尾属花卉研究进展与应用开发[J]. 北方园艺, 2006(2): 86-89.
- [34] VULETA A, JOVANOVIĆ S M, TUCIĆ B. How do plants cope with oxidative stress in nature? A study on the dwarf bearded iris (*Iris pumila*) [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37: 1711.
- [35] 郭晋燕, 张金政, 孙国峰, 等. 根茎鸢尾园艺学研究进展[J]. 园艺学报, 2006, 33(5): 1149-1156.
- [36] TANG S, OKASHAH R A, CORDONNIER P M, et al. EST and EST-SSR marker resources for *Iris* [J]. BMC Plant Biology, 2009(9): 72.
- [37] CHUNG M Y, LOPEZ-PUJOL J, LEE Y M. Clonal and genetic structure of *Iris odaesanensis* and *Iris rossii* (Iridaceae): Insights of the Baekdudaegan Mountains as a glacial refugium for boreal and temperate plants[J]. Plant Systematics and Evolution, 2015, 301(5): 1397-1409.
- [38] WROBLEWSKA A D A, BRZOSKO E, CZARNECKA B, et al. High levels of genetic diversity in population of *Iris aphylla* L. (Iridaceae), an endangered species in Poland [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2003, 142: 65-72.
- [39] OYANT H S, CRESPER L, RAJAPAKSE S, et al. Genetic linkage maps of rose constructed with new microsatellite markers and locating QTL controlling flowering traits[J]. Tree Genetics & Genomes, 2008(4): 11-23.
- [40] AGARWAL M, SHRIVASTAVA N, PADH H. Advances in molecular marker technique and their applications in plant sciences[J]. Plant Cell Report, 2008, 27: 617-631.
- [41] HOSSEINI M H, LEUS L, DE R J, et al. Construction of a genetic linkage map with SSR, AFLP and morphological markers to locate QTLs controlling pathotype-specific powdery mildew resistance in diploid roses[J]. Euphytica, 2012, 184(3): 413-427.
- [42] 黄映萍. DNA 分子标记研究进展[J]. 中山大学研究生学刊, 2010, 31(2): 27-36.
- [43] 杜方. 百合不同器官转录组分析及 SSR 标记开发应用[D]. 杭州: 浙江大学, 2014.
- [44] 彭佳佳. 红掌转录组测序及花青素生物合成途径差异表达基因的分析[D]. 银川: 宁夏大学, 2015.
- [45] 游永宁. 四种水生蔬菜的转录组学研究及 EST-SSR 标记的开发[D]. 武汉: 武汉大学, 2015.

[46] 吴影. 乌柏花芽转录组测序分析及花发育调控机制研究[D]. 合肥:中国科学技术大学,2015.

[47] 袁菊红. 中国石蒜属(*Lycoris* Herb.)种间亲缘关系与居群分子标记研究[D]. 南京:南京农业大学,2007.

Breeding of Reblooming Bearded *Iris*

FAN Zhuping, GAO Yike, RUAN Lili, LI Congcong, LIU Rong, ZHANG Qixiang
(College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: The reblooming bearded *Iris*s refer to those bloom during spring and autumn until November. They could enrich the color and landscape of autumn, the ornamental values of which are much higher than the ordinary bearded *Iris*s. According to different differentiation modes of floral buds, the reblooming bearded *Iris*s could be divided into 4 categories, namely direct rebloomers, fall cyclic rebloomers, extended season rebloomers and whenever rebloomers. Since the emergence of reblooming bearded *Iris* at the end of nineteenth century, the number of cultivars registered on the Reblooming Iris Society of America had reached 2 200 by the year 2012. The current cultivars have wide petals, rich colors, and stable reblooming features. In the future, the breeding of *Iris*s can be combined with the mapping populations construction, molecular markers and genetic linkage mapping to minimize the breeding period and blindness, thus generating more bearded *Iris*s with strong resistance, high ornamental values and reblooming stability.

Keywords: reblooming; bearded *Iris*; breeding

欢迎订阅 2018 年《中国蔬菜》

《中国蔬菜》由农业部主管,中国农业科学院蔬菜花卉研究所主办,1981年创刊,旗下有一刊两网两平台:《中国蔬菜》杂志、“中国蔬菜学术网”(www.cnveg.org)、“蔬菜中国资讯网”(www.cnveg.com.cn)、中国蔬菜微信公众平台(微信号:zgsc9550)和视频直播平台。《中国蔬菜》属全国中文核心期刊、中国科技核心期刊,2003年获国家期刊奖,2013年为“中国百强科技期刊”。

《中国蔬菜》始终关注蔬菜行业发展,深度报道行业热点、焦点问题,重点刊登蔬菜科学研究论文和科技信息,详细介绍蔬菜丰产丰收经验,及时推荐蔬菜新优品种,定期分析蔬菜价格走势,并通过网站和微信平台开展视频直播,全媒体、全方位为广大读者、作者提供优质服务。

《中国蔬菜》月刊,全年12期,每期订价8元,全年96元。全国各地邮局(所)均可订阅,邮发代号:82-131,也可汇款至编辑部订阅。

汇款地址:北京市海淀区中关村南大街12号

收款人:《中国蔬菜》编辑部

邮 编:100081

电 话:010-82109550

E-mail:zgsc@caas.cn

网 址:www.cnveg.org www.cnveg.com.cn