北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

欧洲白桦裂叶与紫叶性状聚合：新种质创制及优异家系筛选

张杰 李芳蕊 段少卿 丰洁 李晶楠 刘桂丰 姜静 李慧玉

Combining dissected-leaf and purple-leaf traits in *Betula pendula*: development of new germplasm and selection of elite families

Zhang Jie, Li Fangrui, Duan Shaoqing, Feng Jie, Li Jingnan, Liu Guifeng, Jiang Jing, Li Huiyu

引用本文:
张杰, 李芳蕊, 段少卿, 丰洁, 李晶楠, 刘桂丰, 姜静, 李慧玉. 欧洲白桦裂叶与紫叶性状聚合：新种质创制及优异家系筛选[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(6):142–151. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260204
Zhang Jie, Li Fangrui, Duan Shaoqing, Feng Jie, Li Jingnan, Liu Guifeng, Jiang Jing, Li Huiyu. Combining dissected–leaf and purple–leaf traits in *Betula pendula*: development of new germplasm and selection of elite families[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6):142–151. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260204

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260204

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

长白落叶松家系多性状综合评价

Comprehensive multi–trait evaluation of *Larix olgensis* progeny families

北京林业大学学报, 2025, 47(11): 85–95. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250308

紫雨桦杂交子代苗期生长及叶色性状的变异

Variation of growth and leaf color traits of *Betula pendula* ‘Purple Rain’ hybrid offsprings at seedling stage

北京林业大学学报, 2022, 44(9): 62–71. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210133

青海云杉半同胞家系子代测定与亲本评价

Half–sib progeny test and evaluation of parents of *Picea crassifolia*

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 17–24. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200370

红松优树无性系及其子代的生长评价与选择研究

Growth evaluation and selection study of elite clones and its offspring families in *Pinus koraiensis*

北京林业大学学报, 2021, 43(10): 38–46. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210080

基于BLUP–GGE双标图的白桦子代多地点速生性及稳定性分析

Analysis of fast–growing and stability characteristics of *Betula platyphylla* progeny at multiple locations based on BLUP–GGE biplot

北京林业大学学报, 2024, 46(10): 53–62. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240010

火炬松2代半同胞家系多地点生长变异及选择

Multiple site growth variation and selection of half–sib families in the 2nd generation of *Pinus taeda*

北京林业大学学报, 2025, 47(8): 42–54. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240417

DOI:10.12171/j.1000−1522.20260204

欧洲白桦裂叶与紫叶性状聚合:新种质创制及优异家系筛选

张 杰[1,2] 李芳蕊[1] 段少卿[3] 丰 洁[4] 李晶楠[4] 刘桂丰[1] 姜 静[1] 李慧玉[1]
(1. 东北林业大学林学院,黑龙江 哈尔滨 150040; 2. 东北林业大学未来技术学院,黑龙江 哈尔滨 150040; 3. 土默特左旗台阁牧镇政府,内蒙古 呼和浩特 010110; 4. 通辽市林业和草原科学研究所,内蒙古 通辽 028000)

摘要:【目的】桦树是我国北方重要的观赏兼用材树种,但目前缺乏兼具裂叶与紫叶性状的新种质,制约了观赏兼用型品种的培育。本研究旨在创制裂叶紫叶桦树新种质,揭示裂叶与紫叶性状在回交后代中的分离特征及其与生长性状的关系。**【方法】**以裂叶绿叶品种'Dalecarlica'为母本、正常叶紫叶品种'Purple Rain'为父本杂交获得 F_1,再从 F_1 正常叶紫叶群体中筛选优良单株与母本回交,构建 BC_1 分离群体。对后代进行叶形、叶色鉴定及生长测定。利用卡方检验和连锁分析检测性状偏分离与连锁关系;通过 Logistic 生长模型解析紫叶性状与生长的动态权衡;估算家系遗传力,并采用隶属函数与熵权法进行多性状综合评价筛选优异种质。**【结果】**(1)BC_1 群体中成功获得裂叶紫叶目标表型,频率为 26.01%。66.67% 的家系表型分离显著偏离孟德尔 1∶1∶1∶1 比例($P < 0.05$),其中 2 个家系绿叶表型完全缺失。连锁分析显示,f3、f4、f7、f10 家系叶形与叶色基因间存在显著连锁信号,交换值 37.11%～44.73%,平均 42.16%,表现为弱连锁。(2) 紫叶性状与株高生长呈负相关趋势,推测花青素积累与生长间存在资源分配权衡。紫叶性状(花青素含量指数)家系遗传力高达 97.91%～98.97%;各表型类群的株高遗传力为 74.31%～90.47%,具备高效定向选育潜力。(3)通过多性状综合评价,从回交群体中筛选出速生型、高观赏型及生长–观赏平衡型 3 类优异种质。**【结论】**回交育种可实现桦树裂叶与紫叶性状的有效聚合。BC_1 群体中两性状存在偏分离与弱连锁特征,且紫叶性状与生长间呈动态权衡。本研究建立的基于遗传分离、生长表现和观赏性状的综合评价体系,可为观赏–用材兼用型桦树新品种选育提供种质材料和评价依据。

关键词: 欧洲白桦;观赏–用材兼用树种;回交育种;表型分离;家系遗传力;家系选择;紫叶性状;多性状综合评价
中图分类号: S722.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000−1522(2026)06−0142−10
引文格式: 张杰,李芳蕊,段少卿,等. 欧洲白桦裂叶与紫叶性状聚合:新种质创制及优异家系筛选 [J]. 北京林业大学学报,2026,48(6):142−151. Zhang Jie, Li Fangrui, Duan Shaoqing, et al. Combining dissected-leaf and purple-leaf traits in *Betula pendula*: development of new germplasm and selection of elite families[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6): 142−151.

Combining dissected-leaf and purple-leaf traits in *Betula pendula*: development of new germplasm and selection of elite families

Zhang Jie[1,2] Li Fangrui[1] Duan Shaoqing[3] Feng Jie[4] Li Jingnan[4]
Liu Guifeng[1] Jiang Jing[1] Li Huiyu[1]
(1. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China;
2. School of Future Technology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China;
3. Taigemu Town Government, Tumed Left Banner, Hohhot 010110, Inner Mongolia, China;
4. Tongliao Institute of Forestry and Grassland, Tongliao 028000, Inner Mongolia, China)

收稿日期: 2026−04−28 **修回日期:** 2026−05−12
基金项目: 国家重点研发计划(2021YFD2200304)。

第一作者: 张杰,博士。主要研究方向:林木遗传育种。Email:2476578812@qq.com 地址:150000 黑龙江省哈尔滨市南岗区东北林业大学林科楼。
责任作者: 李慧玉,教授。主要研究方向:林木遗传育种。Email:lihuiyu2017@126.com 地址:同上。

本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

Abstract: ［**Objective**］Birch is an important ornamental and timber tree species in northern China. However, new germplasm combining dissected-leaf and purple-leaf traits is currently lacking, which restricts the breeding of ornamental-timber dual-purpose cultivars. This study aimed to create new dissected-leaf purple birch germplasm and to reveal the segregation patterns of dissected-leaf and purple-leaf traits in backcross progenies, as well as their relationships with growth traits. ［**Method**］The F_1 population was obtained by crossing the dissected-leaf green cultivar ‘Dalecarlica’ (*Betula pendula* ‘Dalecarlica’) as the female parent with the normal-leaf purple cultivar ‘Purple Rain’ (*Betula pendula* ‘Purple Rain’) as the male parent. Superior individuals with normal-leaf purple traits were then selected from the F_1 population and backcrossed with the female parent to establish the BC_1 segregating population. The progenies were evaluated for leaf shape, leaf color, and growth traits. Chi-square tests and linkage analyses were performed to detect segregation distortion and genetic linkage. The dynamic trade-off between purple-leaf traits and growth was analyzed using a Logistic growth model. Family heritability was estimated, and multi-trait comprehensive evaluation of superior germplasm was conducted using membership functions combined with the entropy weight method. ［**Result**］(1) The target phenotype combining dissected leaves and purple leaves was successfully obtained in the BC_1 population, with a frequency of 26.01%. Phenotypic segregation in 66.67% of the families deviated significantly from the expected Mendelian ratio of 1:1:1:1 ($P < 0.05$), and the green-leaf phenotype was completely absent in two families. Linkage analysis showed significant linkage signals between the leaf-shape and leaf-color genes in families f3, f4, f7, and f10, with recombination frequencies ranging from 37.11% to 44.73% and an average of 42.16%, indicating weak linkage. (2) The purple-leaf trait showed a negative correlation trend with plant height growth, suggesting a possible resource allocation trade-off between anthocyanin accumulation and growth. The family heritability of the purple-leaf trait, represented by anthocyanin content index, was as high as 97.91%–98.97%, while the heritability of plant height among different phenotypic groups ranged from 74.31% to 90.47%, indicating strong potential for efficient directional breeding. (3) Through multi-trait comprehensive evaluation, three types of superior germplasm were selected from the backcross population, namely fast-growing, highly ornamental, and growth-ornamental balanced types. ［**Conclusion**］Backcross breeding can effectively combine the dissected-leaf and purple-leaf traits in birch. In the BC_1 population, the two traits exhibited segregation distortion and weak linkage, and a dynamic trade-off was observed between the purple-leaf trait and growth. The comprehensive evaluation system established in this study, based on genetic segregation, growth performance, and ornamental traits, provides germplasm resources and an evaluation framework for the breeding of new birch cultivars with both ornamental and timber value.

Key words: *Betula pendula*; ornamental–timber dual-purpose tree species; backcross breeding; phenotypic segregation; family heritability; family selection; purple leaf trait; multi-trait comprehensive evaluation

欧洲白桦（*Betula pendula*）因其速生性强、生境适应性广且具有丰富的叶形与叶色变异，是林木遗传改良与园林绿化的重要树种[1−2]。近年来，全球观赏植物市场需求持续增长，而兼具裂叶与紫叶性状的桦树新种质仍较缺乏，因此创制兼具特殊叶形与特色叶色的桦树新品种成为当前观赏种质创新的重要方向[3−4]。

现有欧洲白桦栽培品种中，裂叶桦（*B. pendula* ‘Dalecarlica’）叶片边缘深度掌状分裂，可显著提升园林景观的纹理层次感与视觉丰富度，是现代园林设计的优选素材。已有研究明确，其裂叶表型受生长素极性运输基因 *BpPIN*1 调控，DNA 甲基化修饰与 *Aux/IAA* 家族基因表达共同参与叶形变异的调控[5−7]。紫叶桦（*B. pendula* ‘Purple Rain’）可通过叶肉花青素富集呈现稳定紫红色，填补了桦木属暖色调叶色品种的空白，其呈色机制与花青素合成通路关键基因（*ANS*、*UFGT* 等）的上调表达相关，且 *BpMYB*113 转录因子启动子的 CHH 甲基化修饰可通过调控下游代谢途径影响花青素积累[3,8−9]。

目前自然界尚未发现同时具备裂叶与紫叶性状的桦树种质，两大优良观赏性状的聚合存在两大核心障碍：一是生殖隔离，多年观测显示，裂叶桦与紫雨桦盛花期存在显著物候差异，自然条件下难以完成杂交授粉[10]；二是遗传互斥，分子证据表明，紫叶

性状受显性基因 *P* 控制(‘Purple Rain’基因型为 *BB Pp*)，不携带裂叶所需的隐性纯合等位基因 *bb*；而裂叶性状需隐性纯合 *bb* 方可表达(‘Dalecarlica’基因型为 *bb pp*)，不携带显性 *P* 等位基因[5,8–10]。二者杂交获得的 F_1 代基因型为 *Bb Pp*，仅能表达紫叶表型，裂叶性状因杂合状态无法显现，从遗传机制上限制了双性状的聚合。

为突破上述技术瓶颈，实现裂叶与紫叶优良观赏性状的定向聚合，本研究设计了 3 阶段育种方案：一是通过花期调控与人工控制授粉，以‘Dalecarlica’为母本、‘Purple Rain’为父本杂交创制 F_1 群体；二是选择 F_1 代中紫叶性状稳定表达的单株为父本，与母本‘Dalecarlica’回交构建 BC_1 分离群体；三是基于生长与观赏性状综合评价，在 BC_1 群体中定向筛选 4 种表型类型的桦树优异家系，以期为桦树观赏新品种培育提供核心种质与技术支撑。

1 材料与方法

1.1 材料与试验地概况

杂交亲本裂叶桦与紫叶桦定植于东北林业大学白桦良种基地棚式种子园(45°43′N，126°38′E)。该区域年均气温 5.6 ℃，年均降水量 569.1 mm，无霜期 168 d。

F_1 代植株定植于东北林业大学帽儿山实验林场 3 号苗圃(45°17′N，127°31′E)，年均气温 2.4 ℃，年均降水量约 700 mm，无霜期 120 d，土壤类型为暗棕壤。

BC_1 家系种子育苗及表型调查在东北林业大学白桦良种基地塑料棚内进行。

1.2 回交 BC_1 群体构建

2015 年，以裂叶绿叶品种‘Dalecarlica’(基因型 *bb pp*)为母本、正常叶紫叶品种‘Purple Rain’(基因型 *BB Pp*)为父本进行人工杂交，获得 F_1 代群体。其中，紫叶单株基因型为 *Bb Pp*，绿叶单株基因型为 *Bb pp*。

2023 年 4 月，从 F_1 代紫叶群体(正常叶紫叶，基因型 *Bb Pp*)中依据株高、主干通直度及雄花序数量进行单株选择。选优标准：株高大于 F_1 紫叶群体均值(5.0 m)；主干通直度采用 4 分制评定，要求 ≥ 4 分(通直无弯曲)；雄花序数量 ≥ 100 个/株，以保证充足花粉量用于回交授粉。依据上述标准，共筛选出 12 个优良单株(ZP1 ~ ZP12)作为回交父本，其株高分别为 ZP1(5.8 m)、ZP2(6.2 m)、ZP3(6.0 m)、ZP4(5.8 m)、ZP5(5.3 m)、ZP6(5.5 m)、ZP7(5.3 m)、ZP8(5.5 m)、ZP9(6.0 m)、ZP10(6.2 m)、ZP11(6.1 m)、ZP12(5.5 m)。所有入选单株的雄花序数量均大于 100 个/株，主干通直度均为 4 分(最优)，F_1 紫叶群体株高均值为 5.0 m。回交群体构建流程如图 1 所示。

1.3 表型调查与连锁分析方法

2023 年 7 月，待 12 个 BC_1 家系(编号 f1 ~ f12)种子成熟后，每个家系取 400 粒种子，播种于 40 cm × 40 cm 的 25 孔育苗盘中，育苗基质按 $V_{草炭土}$∶$V_{黑土}$∶$V_{珍珠岩}$ = 2∶2∶1 配制。待幼苗展叶 3 ~ 4 片时，分别调查叶色与叶形。4 种表型(裂叶紫叶 LZ、裂叶绿叶 L、正常叶紫叶 Z、正常叶绿叶 Bp)的理论分离比例为 1∶1∶1∶1，采用卡方检验验证实际观测值与理论比例的符合度(df = 3，$\chi^2 < 7.815$ 为符合)。

为进一步确定叶形(*B/b*)与叶色(*P/p*)基因间的连锁关系，计算连锁卡方值(χ^2_L)及交换值(V_{RF})。

$$\chi^2_L = \frac{(P-R)^2}{S} \tag{1}$$

$$V_{RF} = \frac{R}{S} \times 100\% \tag{2}$$

式中：*P* 为亲本型个体总数(正常叶紫叶 + 裂叶绿叶)，*R* 为重组型个体总数(正常叶绿叶 + 裂叶紫叶)，*S* 为家系总株数。当 $\chi^2_L > 3.841$ ($P < 0.05$) 时，判定两对基因为连锁遗传。交换值 V_{RF} 转化为图距单位 cM。

1.4 光合色素与叶色参数测定

2024 年 5 月，从 4 种表型桦树中分别选取生长一致的健康苗木，移栽口径 19 cm、高 18 cm 的花盆

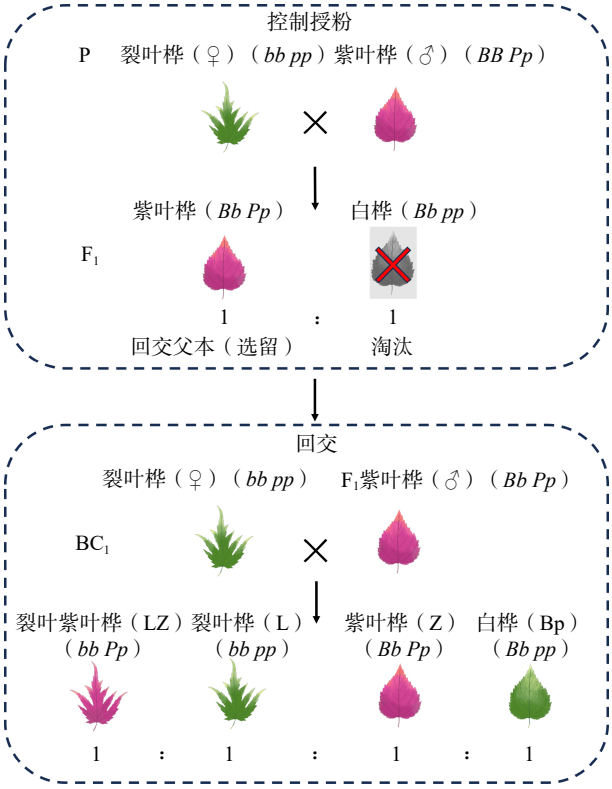


图 1 裂叶桦与紫叶桦杂交及回交示意图

Fig. 1 Schematic representation of the hybridization and backcrossing process between *Betula pendula* ‘Dalecarlica’ and *B. pendula* ‘Purple Rain’

中，每个家系移栽 50 株，置于塑料大棚内进行常规水肥管理。

2024 年 7 月，每个家系随机选取 30 株，每 10 株为 1 次生物学重复，共 3 次重复。采用 ACM-200 plus 型花青素仪测定花青素含量指数（ACI），采用 SPAD-502 型叶绿素仪测定叶绿素相对含量（SPAD 值）。

1.5　生长性状调查

2024 年 6 月至 9 月，每 15 天测定株高 1 次，每家系每次随机测定 10 株，3 次重复，共计 30 株/家系。9 月末测定地径（距地面 1 cm 处）及叶面积（每家家系 30 片叶，ImageJ 软件测定）。

1.6　统计分析

数据处理使用 Microsoft Excel 完成，统计分析在 IBM SPSS Statistics 22 中进行。对叶绿素相对含量（SPAD）、ACI、亮度值、株高、地径和叶面积等生长性状进行单因素方差分析（One-way ANOVA）及多重比较（Duncan 法），所用随机区组家系模型[11]为

$$y_{ijk} = \mu + B_i + F_j + BF_{ij} + e_{ijk} \tag{3}$$

式中：μ 为总体均值，B_i 为区组效应，F_j 为家系的随机效应，BF_{ij} 为区组与家系的交互作用，e_{ijk} 为随机误差。

遗传变异参数计算公式[11−12] 为

$$G_{CV} = \frac{\sqrt{\sigma_g^2}}{\overline{X}} \tag{4}$$

$$H^2 = \frac{\sigma_F^2}{\sigma_F^2 + \sigma_{FB}^2/B + \sigma_e^2/NB} \tag{5}$$

式中：$\sqrt{\sigma_g^2}$ 是性状的遗传标准差，$\overline{X}$ 是性状均值，H^2 为家系遗传力，σ_F^2 为家系的方差分量，σ_{FB}^2 为家系与区组相互作用的方差分量，σ_e^2 为误差的方差分量，B 为区组数，N 为重复数。

为使生长参数具备物候学可比性，本研究以当年 1 月 1 日作为 Logistic 生长模型的时间原点，实际株高观测自 6 月 1 日（第 153 天）开始，至 10 月 1 日（第 275 天）结束，共历时 122 d，涵盖了桦树全年的主要高生长活跃期，利用四参数拟合 Logistic 方程[13]。

$$H(t) = \frac{A}{1 + e^{-r(a-rt)}} \tag{6}$$

式中：$H(t)$是 t 时刻的株高，A 为理论株高的最大生长量，r 为内禀生长率，a 为生长拐点对应的株高。

采用隶属函数法将性状指标值转换为隶属函数值[14]。

$$R(X_i) = \frac{X_i - X_{min}}{X_{max} - X_{min}} \tag{7}$$

式中：$R(X_i)$为第 i 个家系某性状的隶属函数值，X_i 为该家系该性状的测定值，X_{min}、X_{max} 分别为该性状在所有参试家系中的最小值、最大值。

采用熵权法计算指标权重，对于第 j 个指标，信息熵 e_j 定义为[14]

$$e_j = -\frac{1}{\ln m}\sum_{i=1}^{m}(P_{ij}\ln P_{ij}) \tag{8}$$

$$a_j = \frac{1 - e_j}{\sum_{j=1}^{n}(1 - e_j)} \tag{9}$$

式中：m 为参评家系数，n 为评价性状数，i 为家系编号，P_{ij} 为第 i 家系在第 j 性状上的标准化占比，a_j 为第 j 性状的权重。

2　结果与分析

2.1　杂交子代叶形及叶色的分离

以 12 株 F_1 代正常叶紫叶单株（基因型 *Bb Pp*，编号 ZP1 ~ ZP12）为父本，裂叶绿叶母本‘Dalecarlica’（基因型 *bb pp*）回交，构建 BC_1 分离群体。表型调查结果显示，BC_1 群体除出现与回交亲本一致的裂叶绿叶（*bb pp*）、正常叶紫叶（*Bb Pp*）表型外，还产生了裂叶紫叶（*bb Pp*）、正常叶绿叶（*Bb pp*）两种性状重组类型，成功实现了裂叶与紫叶观赏性状的基因重组，目标裂叶紫叶表型在 BC_1 群体中的总体出现频率为 26.01%。

对 12 个回交家系的表型分离数据进行卡方检验，结果见表 1。f1、f5、f10、f12 家系的表型分离比例符合 1∶1∶1∶1 孟德尔理论比例（$\chi^2 < 7.815$，$P > 0.05$）；其余 8 个家系（f2、f3、f4、f6、f7、f8、f9、f11）的表型分离比例显著偏离理论预期（$\chi^2 > 7.815$，$P < 0.05$），占参试家系总数的 66.67%。其中 f9、f11 家系未检测到绿叶表型个体（*Bb pp* 与 *bb pp*），仅存在紫叶表型单株，出现极端偏分离现象。BC_1 回交群体中 4 种表型 2 年生植株的整体形态如图 2 所示。

为进一步探究偏分离的原因，对各家系进行了连锁卡方检验 χ_L^2 与交换值分析。结果显示，在排除极端偏分离家系后，多个家系表现出显著的连锁信号。其中，f3、f4、f7、f10 家系的连锁卡方值分别为 25.77、5.26、8.24 和 4.32，均达到显著水平（$P < 0.05$），表明叶形基因（*B/b*）与叶色基因（*P/p*）之间并非完全独立遗传，而是存在弱连锁关系。通过重组率计算发现，显著连锁家系的平均交换值为 42.16%（变动范围为 37.11% ~ 44.73%），据此推测两基因位点间的遗传图距约为 42.16 cM。该图距接近 50 cM，表明

表 1 参试回交家系叶形与叶色性状分离及连锁分析

Tab. 1 Segregation and linkage analysis of leaf shape and color traits in backcross families

家系	样本数/株	正常叶		裂叶		卡方值(χ^2)	是否符合1∶1∶1∶1	交换值/%	χ^2_L df=1
		绿色(*Bb pp*)	紫色(*Bb Pp*)	绿色(*bb pp*)	紫色(*bb Pp*)				
f1	357	92	100	86	79	2.675	是	47.90	0.63
f2	398	100	90	122	86	7.829	否	46.73	1.70
f3	388	52	110	134	92	36.990	否	37.11	25.77
f4	402	108	103	121	70	14.060	否	44.28	5.26
f5	299	85	75	73	66	2.472	是	50.50	0.03
f6	386	139	82	80	85	25.088	否	58.03	9.96
f7	367	63	120	91	93	17.730	否	42.51	8.24
f8	245	65	82	47	51	12.290	否	47.35	0.69
f9	353	0	189	0	164	356.541	否		
f10	389	87	104	111	87	4.573	是	44.73	4.32
f11	395	0	220	0	175	405.253	否		
f12	334	90	84	86	74	1.665	是	49.10	0.11

注：$\chi^2_{0.05}(3)=7.815$；$\chi^2_{L,0.05}(1)=3.841$。$\chi^2_{0.05}(3)<7.815$表示符合1∶1∶1∶1孟德尔理论分离比例；$\chi^2_{L,0.05}>3.841$表示基因间存在显著连锁。f9、f11由于缺失重组型个体且表现为极端偏分离，不参与交换值及连锁卡方值计算。f6家系连锁卡方值虽达到显著水平，但其交换值超过50%，不符合重组率理论范围，因此未纳入平均交换值及遗传图距估算。

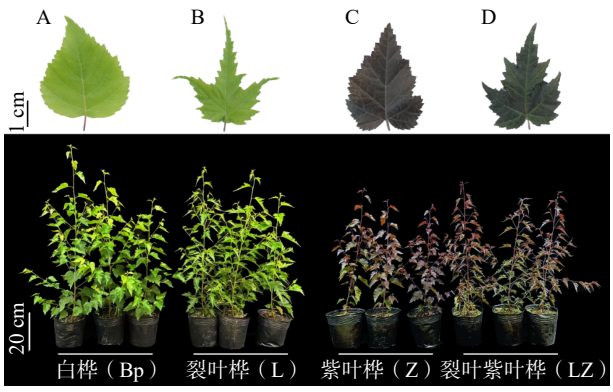


图 2 欧洲白桦 BC_1 回交群体 4 种表型的 2 年生植株

Fig. 2 Two-year-old plants of four phenotypes from the BC_1 backcross population of *B. pendula*

连锁强度较弱，偏分离的主要诱因可能并非紧密连锁，而是部分家系（如 f9、f11）中存在的配子选择或合子致死效应。

2.2 BC_1 群体 4 种表型桦树性状的遗传变异

为明确 BC_1 回交群体不同表型的遗传差异与性状遗传稳定性，将 4 种表型（正常叶绿叶 Bp、裂叶绿叶 L、正常叶紫叶 Z、裂叶紫叶 LZ）作为 4 个独立的“类群”，分别对其内部家系间的株高、地径、叶面积、SPAD 值及 ACI 进行方差分析与多重比较，系统解析其遗传参数特征（表 2）。

方差分析表明，除 Bp 的叶面积在家系间差异不显著（$P=0.178$）外，其余 3 种表型（L、Z、LZ）的所有测定性状，以及 Bp 表型的株高、地径、SPAD 值均在家系间呈极显著差异（$P<0.01$），这说明相同表型的不同家系间存在丰富的遗传变异，具备家系选择的遗传基础。

家系遗传力分析显示，株高性状在 4 种表型中均表现出较高的家系遗传力（74.31%～90.47%），受遗传主效控制，家系选择效率高，其中 L 最高（90.47%）。叶面积的家系遗传力在不同表型间差异较大，L、LZ 较高（分别为 82.97%、80.63%），Z 次之（77.99%），Bp 最低（19.51%），与该性状家系间差异不显著的结果一致。SPAD 值的家系遗传力为 59.09%～73.95%，其中 Z 相对最低，说明该表型的叶绿素含量受环境影响较大。ACI 在 Z 与 LZ 中均表现出极高的家系遗传力（分别为 98.97%、97.91%），表明紫叶性状受强遗传控制，遗传稳定性高。

遗传变异系数可反映性状可遗传变异的幅度。株高的遗传变异系数为 7.42%～12.99%，地径为 4.78%～9.94%；叶面积的遗传变异系数在不同表型间差异最大（2.51%～30.21%），其中 L 最高（30.21%），遗传变异最为丰富；SPAD 值的遗传变异系数整体偏低（1.78%～3.88%）；ACI 的遗传变异系数随表型不同差异明显，Z 达 34.56%，LZ 为 23.85%。

2.3 各家系苗高 Logistic 生长模型构建及生长参数比较

以当年 1 月 1 日为第 1 天构建 Logistic 生长模型。拟合结果显示所有家系模型拟合度均较高

表 2　不同表型主要性状的方差分析及遗传参数

Tab. 2　Variance analysis and genetic parameters of main traits in different phenotypes

桦树类型	性状	*F*值	*P*值	家系遗传力/%	均值	遗传变异系数/%
正常叶绿叶（Bp）	株高/cm	8.602	< 0.000	76.24	148.40 ± 28.13	7.42
	地径/mm	33.596	< 0.000	91.74	11.58 ± 1.69	9.71
	叶面积/cm^2	1.422	0.178	19.51	43.44 ± 12.18	2.51
	SPAD值	4.135	< 0.000	73.95	22.85 ± 3.02	3.88
裂叶绿叶（L）	株高/cm	13.121	< 0.000	90.47	135.29 ± 34.51	12.99
	地径/mm	17.428	< 0.000	83.35	11.24 ± 2.14	9.94
	叶面积/cm^2	6.476	< 0.000	82.97	24.37 ± 9.10	30.21
	SPAD值	3.279	0.001	66.37	24.86 ± 3.84	3.83
正常叶紫叶（Z）	株高/cm	13.756	< 0.000	80.75	115.47 ± 23.95	9.89
	地径/mm	5.432	< 0.000	64.82	9.57 ± 1.64	5.16
	叶面积/cm^2	5.565	< 0.000	77.99	33.48 ± 8.94	9.08
	SPAD值	2.534	0.004	59.09	32.17 ± 2.68	1.78
	ACI	101.961	< 0.000	98.97	12.18 ± 4.83	34.56
裂叶紫叶（LZ）	株高/cm	6.582	< 0.000	74.31	93.76 ± 22.62	8.49
	地径/mm	4.071	< 0.000	54.14	8.39 ± 1.65	4.78
	叶面积/cm^2	5.588	< 0.000	80.63	17.52 ± 5.49	10.93
	SPAD值	3.838	< 0.000	72.61	32.76 ± 3.76	3.27
	ACI	49.967	< 0.000	97.91	10.50 ± 3.21	23.85

注：SPAD值代表叶绿素相对含量，ACI为花青素含量指数；*F*值、*P*值为方差分析结果。

（$R^2 = 0.983$，$P < 0.01$），这表明该模型能有效描述桦树苗高生长动态。不同表型优势家系的生长参数见表 3。

在 Bp 家系中，Bp2 表现最优，其理论最大株高（173.92 cm）与速生期平均日增长（3.08 cm/d）均居同类家系首位，速生点时间最早（第 175.33 天）。L 家系中，L2 与 L4 生长优势明显，其中 L2 的速生期平均日增长最快（2.80 cm/d），L4 的理论最大株高最高（157.39 cm）。Z 家系中，Z2 理论最大株高（139.64 cm）与速生期平均日增长（2.09 cm/d）均显著高于其他 Z 类家系。LZ 家系中，LZ4 生长潜力最佳（理论最大株高 111.18 cm，速生期平均日增长 1.66 cm/d）。

2.4　综合评价及优异家系的选择

采用熵权法结合隶属函数法对参试家系进行多性状综合评价。根据育种目标差异，将家系划分为绿叶类群（Bp、L）与紫叶类群（Z、LZ）分别进行评价。绿叶类群以生长量为核心育种目标，筛选标准为综合得分 ≥ 0.85；紫叶类群兼顾生长与观赏性状，筛选标准为综合得分 ≥ 0.60。各表型家系的综合得分及筛选结果见表 4。

绿叶类群中，Bp2 与 L2 共 2 个家系入选，生长性状表现突出，可作为速生型种质。紫叶类群中，Z2、LZ2 与 LZ4 共 3 个家系入选，其中 LZ2 为生长–观赏平衡型种质，Z2 与 LZ4 为生长优势型种质。此外，Z7 与 LZ7 虽综合得分较低，但其 ACI 分别达 22.64 和 16.23，显著高于同类群体均值，可作为高观赏型种质用于景观树种选育。

3　讨　　论

3.1　叶形与叶色性状分离比偏离的机制解析

本研究通过 12 个正常叶紫叶（*Bb Pp*）父本与裂叶绿叶（*bb pp*）母本回交，成功获得裂叶紫叶（*bb Pp*）目标表型，出现频率为 26.01%，证实回交育种策略可有效突破两性状的遗传互斥。根据孟德尔独立遗传定律，双杂合子与隐性纯合子回交，4 种表型理论比应为 1∶1∶1∶1[15]。然而，66.67% 的家系分离比显著偏离理论预期，其中 f9、f11 家系绿叶表型完全缺失，表明存在非孟德尔遗传调控。

导致分离比偏离的可能因素包括配子体选择[16]、基因组结构变异[17−19]及表观遗传修饰等[17−18,20]。本研究连锁卡方检验显示，在排除极端偏分离家系及交换值超过理论范围的家系后，f3、f4、f7 及 f10 家系存在显著连锁倾向（$P < 0.05$），交换值分布在 37.11% ~ 44.73% 之间，平均遗传图距约 42.16 cM。该图距已接近 50 cM，说明叶形基因（*B/b*）与叶色基因（*P/p*）之间只有弱连锁关系。这种弱连锁本身只会

表 3 各家系株高的 Logistic 模型及速生期参数

Tab. 3 Logistic growth models and fast-growth period parameters of plant height for each family

桦树类型	家系	苗高理论最大生长量（A）/cm	速生点时间（t_0）	R^2	速生期参数				
					速生期开始时间（t_1）	速生期结束时间（t_2）	生长量（ΔH）/cm	平均日增长（ADG）/（cm·d^{-1}）	速生期生物量比率（RRA）
正常叶绿叶（Bp）	Bp1	153.20bc	181.33abc	0.990 8	164.33abcd	198.67ab	87.70ab	2.56bc	0.57ab
	Bp2	173.92a	175.33c	0.988 7	160.00d	191.00a	92.19a	3.08a	0.52b
	Bp3	129.77d	182.33abc	0.987 2	163.67cd	201.00ab	76.06b	2.04d	0.58a
	Bp4	165.47ab	184.33ab	0.983 8	166.67abc	201.67a	95.87a	2.74ab	0.57ab
	Bp5	133.97cd	178.33bc	0.984 0	160.33d	195.67ab	77.20b	2.19cd	0.58ab
	Bp6	151.07bc	181.67abc	0.987 9	164.00bcd	199.33ab	87.70ab	2.48bc	0.58ab
	Bp7	147.80bcd	184.00ab	0.989 7	165.67abcd	202.33a	85.95ab	2.35bcd	0.58ab
	Bp8	144.90cd	188.00a	0.993 4	170.00a	206.00a	85.23ab	2.37bcd	0.58ab
	Bp10	146.43bcd	187.33a	0.994 3	169.67ab	204.67a	85.49ab	2.43bcd	0.58ab
	Bp12	142.40cd	182.00abc	0.984 4	163.00cd	201.00ab	82.71ab	2.18cd	0.58ab
裂叶绿叶（L）	L1	124.79d	181.67ab	0.991 2	164.33ab	199.00ab	72.53c	2.09cd	0.58a
	L2	154.96ab	178.00ab	0.985 2	162.00ab	193.67ab	88.43a	2.80a	0.58ab
	L3	119.40d	179.00ab	0.984 1	161.33b	196.67ab	69.30c	1.96de	0.58a
	L4	157.39a	181.00ab	0.990 5	164.33ab	198.00ab	89.44a	2.68a	0.58ab
	L5	136.20cd	181.67ab	0.985 7	163.33ab	200.33a	78.14abc	2.11cd	0.57ab
	L6	148.30abc	183.00a	0.985 9	163.67ab	202.33a	86.37ab	2.23bc	0.58ab
	L7	155.03ab	183.33a	0.989 4	164.33ab	201.67a	90.15a	2.42b	0.58ab
	L8	137.07bcd	185.00a	0.992 1	167.00a	202.67a	80.01abc	2.24bc	0.58ab
	L10	97.83e	175.00b	0.992 0	161.00b	189.33b	52.61d	1.82e	0.52b
	L12	127.57d	181.67ab	0.985 9	162.33ab	201.00a	74.29bc	1.92de	0.58ab
正常叶紫叶（Z）	Z1	106.67c	184.67a	0.991 9	166.33a	202.67ab	61.97cd	1.71de	0.58a
	Z2	139.64a	186.67a	0.987 2	166.33a	205.67a	81.97a	2.09a	0.58a
	Z3	113.93bc	186.67a	0.993 4	168.33a	205.00a	66.35bcd	1.81abcde	0.58a
	Z4	123.79abc	184.33a	0.990 0	166.33a	202.33ab	73.75abc	2.04ab	0.58a
	Z5	131.00ab	184.33a	0.989 0	165.33a	203.33ab	76.15ab	2.01abc	0.58a
	Z6	106.90c	176.67b	0.985 5	159.00b	194.00b	57.52d	1.66de	0.51b
	Z7	86.70d	160.67c	0.993 0	152.00c	170.67c	34.95e	1.95abcd	0.36c
	Z8	108.27c	183.00a	0.990 0	163.67a	202.67ab	63.06cd	1.62e	0.58a
	Z9	116.77bc	184.67a	0.991 8	166.33a	203.00ab	67.73bcd	1.85abcde	0.57a
	Z10	117.83bc	187.00a	0.989 3	167.33a	207.00a	68.90bcd	1.73cde	0.58a
	Z11	116.17bc	185.33a	0.991 8	166.33a	204.33ab	68.20bcd	1.79bcde	0.58a
	Z12	118.23bc	185.67a	0.988 9	166.00a	205.00a	69.40bcd	1.78bcde	0.58a
裂叶紫叶（LZ）	LZ1	80.01e	179.00a	0.993 0	163.33a	195.33b	42.47de	1.34b	0.51a
	LZ2	103.21ab	186.00a	0.990 8	167.00a	204.33ab	60.12ab	1.61ab	0.58a
	LZ3	95.47bcd	184.00a	0.993 3	166.33a	202.00ab	55.38abc	1.55ab	0.58a
	LZ4	111.18a	187.00a	0.991 0	167.00a	206.33a	65.43a	1.66a	0.58a
	LZ5	100.67abc	184.67a	0.991 5	165.67a	204.00ab	59.00ab	1.54ab	0.58a
	LZ6	94.00bcde	164.67b	0.992 9	152.00b	178.00c	42.81de	1.65a	0.40b
	LZ7	83.83de	161.33b	0.993 4	152.00b	172.00c	34.64e	1.79a	0.37b
	LZ8	85.93cde	185.67a	0.993 7	167.00a	204.00ab	50.12bcd	1.35b	0.58a
	LZ9	95.23bcde	182.33a	0.993 2	167.00a	204.00ab	50.12bcd	1.35b	0.58a
	LZ10	97.50abcd	185.33a	0.992 6	166.00a	201.67ab	55.20abc	1.54ab	0.58a
	LZ11	80.20e	183.33a	0.995 0	166.00a	203.67ab	56.67abc	1.50ab	0.58a
	LZ12	98.20abcd	180.33a	0.993 7	166.00a	200.67ab	46.47cd	1.35b	0.58a

注：同列数据后不同字母表示经Duncan’s法检验在0.05水平差异显著。

表 4　基于综合得分筛选的不同表型优异家系

Tab. 4　Phenotypically superior families selected based on comprehensive scores

桦树类型	家系	综合得分	排名	主要特点
正常叶绿叶（Bp）	Bp2	0.894	1	速生（株高173.92 cm，日增3.08 cm/d）
裂叶绿叶（L）	L2	0.901	1	速生（株高154.96 cm，日增2.80 cm/d）
正常叶紫叶（Z）	Z2	0.602	1	生长优势（株高139.64 cm，ACI 9.72）
裂叶紫叶（LZ）	LZ2	0.719	1	生长–观赏平衡型
	LZ4	0.675	2	生长优势（株高111.18 cm）

注：采用熵权法结合隶属函数法进行多性状综合评价。绿叶类群（Bp、L）以生长量为核心育种目标，紫叶类群（Z、LZ）兼顾生长与观赏性状。综合得分基于各性状隶属函数值与熵权权重加权计算得出。

引起轻微的分离比偏差，无法导致实验中观察到的极端偏分离（如绿叶表型完全缺失）。因此，偏分离的主要诱因应为配子选择、合子致死或表观遗传修饰等因素。

DNA 甲基化是调控基因表达的核心表观机制[21−24]。前期研究表明，欧洲白桦 *BpMYB*113 启动子区 CHH 高甲基化抑制其表达，导致绿叶表型；去甲基化则激活表达，驱动花青素积累[8]，该模式在萝卜（*Raphanus sativus*）中亦有验证[25]。本研究中，f3、f7、f8、f9、f11 父本家系紫叶占比显著偏高，其中 ZP9、ZP11 父本的紫叶传递效率达 100%。据此推测，ZP9、ZP11 中隐性 *p* 等位基因启动子区发生自发去甲基化，形成功能获得型表观等位基因，从而模拟显性 *P* 等位基因的功能激活花青素合成。若此机制成立，父本仅能产生携带功能型花青素合成激活等位基因的有效配子（*B P* 和 *b P*），与母本 *b p* 配子结合后，子代仅能产生 *Bb Pp*（正常叶紫叶）和 *bb Pp*（裂叶紫叶），无法形成 *pp* 型绿叶个体。

目前的表型分离比（绿叶完全缺失）与上述表观遗传修饰的预期一致，但具体的分子机制（如 *BpMYB*113 启动子区的 CHH 甲基化状态）尚需进一步验证。后续可通过全基因组甲基化测序（WGBS）或甲基化特异性 PCR（MSP）对极端偏分离家系父本的 *BpMYB*113 启动子区甲基化水平进行直接检测，以评估上述假说的合理性。

关于 *BpMYB*113 与叶绿素合成的关系：前期组学分析未发现其直接调控叶绿素合成基因[8]。但马铃薯中 *StMYB*113 可激活叶绿素合成基因 *StUROD*[26]，提示 *MYB*113 功能存在物种分化。为明确本研究中紫叶与绿叶类群的叶绿素差异，独立样本 *T* 检验显示：紫叶类群（Z + LZ）SPAD 值（32.46 ± 1.10）极显著高于绿叶类群（Bp + L）（23.85 ± 1.53）（$P < 0.01$）。该结果与花青素抑制光合作用的预期不符。结合文献，推测可能原因包括：（1）光屏蔽效应触发叶绿素上调以维持光合能力（间接反馈）；（2）紫叶类群生长速率较低，碳资源更多分配于色素，但基础光合色素未被抑制；（3）不能排除 *BpMYB*113 在桦树中亦存在类似正向调控的可能，但尚缺直接证据。综上，*BpMYB*113 对桦树叶色调控以花青素途径为主，与叶绿素代谢可能以间接权衡为主，但紫叶类群 SPAD 显著升高提示存在未被揭示的调控联系。未来可通过 ChIP-qPCR、酵母单杂交或双荧光素酶报告系统[26]进一步验证。

3.2　生长与观赏性状的权衡关系

花青素的生物合成需消耗大量苯丙氨酸前体、ATP 与 NADPH，与植株营养生长竞争碳同化产物，存在典型的“生长–防御（色素积累）”资源分配权衡效应，这一规律在苯丙氨酸代谢通路研究中已被广泛证实[27−29]。本研究结果显示，紫叶类群的生长性状与花青素积累呈显著负相关（速生期生长量与 ACI：$r = −0.513$，$P < 0.05$）：生长优势家系 Z2 株高（139.64 cm）与速生期生长量（81.97 cm）均显著高于类群均值，但其 ACI（9.72）低于类群均值（12.18）；而观赏优势家系 Z7、LZ7 的 ACI 分别达 22.64 和 16.23，显著高于类群均值，但其株高、速生期生长量均显著偏低。上述结果证实了欧洲白桦紫叶性状与营养生长间存在明显的资源分配冲突。

结合遗传参数分析结果，裂叶表型的叶面积具有极高的遗传变异系数（30.21%），具备极大的选择潜力；紫叶性状（ACI）的家系遗传力高达 98.97%（Z）和 97.91%（LZ），表明其受强遗传控制，选择响应快。因此，后续育种中可通过筛选叶面积适中、光合效率高的裂叶紫叶家系，优化植株碳源分配，缓解生长与色素积累的资源冲突，实现观赏性状与生长性状的协同改良。在实际育种应用中，需根据应用场景权衡目标性状：纯景观工程用品种选育，可优先选择高 ACI 的观赏型家系（如 Z7、LZ7）；用材–观赏兼用型品种选育，则需重点筛选生长与色素积累平衡的家系（如 LZ2）。

3.3　育种策略优化与应用前景

本研究建立的“人工杂交创制 F_1→回交构建 BC_1 分离群体→多性状综合评价定向筛选”育种策

略，成功实现了欧洲白桦裂叶与紫叶优良观赏性状的遗传聚合，BC_1 群体中目标裂叶紫叶表型出现频率达 26.01%。通过隶属函数法结合熵权法的多性状综合评价体系，本研究从 4 种表型中筛选出 5 个优异家系：绿叶类群中，入选速生型家系 2 个（Bp2、L2）；紫叶类群中，入选生长优势型家系 2 个（Z2、LZ4）、生长–观赏平衡型家系 1 个（LZ2）。此外，Z7 与 LZ7 虽综合得分未达筛选标准，但其 ACI 显著高于类群均值，具备突出的观赏价值，可作为高观赏型种质用于景观树种开发。

本研究筛选出的 3 类优异种质（速生型、高观赏型、生长–观赏平衡型）可针对不同园林应用场景开展定向选育。需要注意的是，高花青素观赏型家系存在速生期缩短、年生长量偏低的问题，推测其对寒温带生境的适应性可能偏弱。后续需开展跨气候区多点测定试验，结合光合生理指标系统评价不同家系的生态适应性，为新品种的区域化推广与良种审定提供科学依据。

4 结　　论

本研究以裂叶绿叶和正常叶紫叶欧洲白桦为亲本，通过回交育种实现了裂叶与紫叶性状的聚合，揭示了目标性状的遗传分离特征及与生长的权衡关系，并筛选出多类型优异种质。主要结论有以下 3 点。

（1）回交 BC_1 群体中成功获得裂叶紫叶目标表型，出现频率为 26.01%，证实回交策略可实现裂叶与紫叶性状的遗传聚合。

（2）66.67% 的家系表型分离比显著偏离孟德尔 1∶1∶1∶1 理论比例（$P < 0.05$），其中 f9、f11 家系完全缺失绿叶表型；叶形与叶色基因间存在弱连锁（平均交换值 42.16%）。

（3）紫叶性状与株高生长存在资源分配权衡：生长优势型家系 Z2（株高 139.64 cm，花青素含量指数 ACI 为 9.72）与高观赏型家系 Z7、LZ7（ACI 为 22.64、16.23，株高显著偏低）形成对比。通过多性状综合评价，筛选出速生型（Bp2、L2、Z2、LZ4）、高观赏型（Z7、LZ7）和生长–观赏平衡型（LZ2）3 类优异种质，为欧洲白桦观赏–用材兼用型新品种选育提供核心材料。

参 考 文 献

[1] Kou J, Yan D, Qin B, et al. Physiological response mechanism of European birch (*Betula pendula* Roth) to PEG-induced drought stress and hydration [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1226456.

[2] Lev-Yadun S, Keasar T. Prerequisites for evolution: variation and selection in yellow autumn birch leaves [J]. New Phytologist, 2012, 195(2): 282−284.

[3] Santamour F S Jr, McArdle A J. Checklists of cultivars in *Betula* (birch) [J]. Arboriculture & Urban Forestry, 1989, 15(7): 170−176.

[4] International Association of Horticultural Producers. Production and markets: the future of ornamentals [R/OL]. International Association of Horticultural Producers, 2019. [2026−04−11]. https://aiph.org/wp-content/uploads/2020/11/GIIC_AIPH-IVP-Production_Markets_Report2-2019.pdf.

[5] Qu C, Bian X, Han R, et al. Expression of *BpPIN* is associated with IAA levels and the formation of lobed leaves in *Betula pendula* ‘Dalecartica’ [J]. Journal of Forestry Research, 2020, 31(1): 87−97.

[6] Zhang X, Gu C, Jiang J, et al. Heritable epigenetic modification of *BpIAA*9 causes the reversion mutation of leaf shapes in *Betula pendula* ‘Dalecarlica’ [J]. Forests, 2024, 15(1): 95.

[7] Bian X, Qu C, Zhang M, et al. Transcriptome analysis provides new insights into leaf shape variation in birch [J]. Trees, 2019, 33(5): 1265−1281.

[8] Gu C, Xu H, Yuan Q, et al. Epigenetic regulation of anthocyanin biosynthesis in *Betula pendula* ‘Purple Rain’ [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(22): 12030.

[9] Lin L, Mu H, Jiang J, et al. Transcriptomic analysis of purple leaf determination in birch [J]. Gene, 2013, 526(2): 251−258.

[10] 田世龙, 马庆, 王阳, 等. 紫叶桦与裂叶桦杂交子代的种子活力及叶片性状分离 [J]. 林业科学研究, 2019, 32(3): 40−48.
Tian S L, Ma Q, Wang Y, et al. Segregation of seed vigor and leaf traits in hybrid progenies of *Betula pendula* ‘Purple Rain’ and *Betula pendula* ‘Dplecprlicp’ [J]. Forest Research, 2019, 32(3): 40−48.

[11] Wu H X, Matheson A C. Genotype by environment interactions in an Australia-wide *Radiata* pine diallel mating experiment: implications for regionalized breeding [J]. Forest Science, 2005, 51(1): 29−40.

[12] Cornelius J. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1994, 24(2): 372−379.

[13] Verhulst P F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement [J]. Correspondance Mathématique et Physique, 1838, 10: 113−121.

[14] 刘东熙, 胡鑫, 张黄琛, 等. 基于熵权法赋权的广东典型红树林区域修复成效评价及差异分析 [J/OL]. 热带海洋学报, 2025 (2025−12−31). https://link.cnki.net/urlid/44.1500.P.20251229.2034.006.
Liu D X, Hu X, Zhang H C, et al. Evaluation and variation analysis of restoration effectiveness in representative mangrove areas in Guangdong Province based on entropy weight model[J/OL]. Journal of Tropical Oceanography, 2025 (2025−12−31). https://link.cnki.net/urlid/44.1500.P.20251229.2034.006.

[15] Morgan B T H. The Mechanism of Mendelian Heredity[M]. New York: Henry Holt and company, 1923: 21−26.

[16] Xu X, Li L, Dong X, et al. Gametophytic and zygotic selection leads to segregation distortion through *in vivo* induction of a maternal haploid in maize [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(4): 1083−1096.

[17] Fernandes J B, Naish M, Lian Q, et al. Structural variation and DNA methylation shape the centromere-proximal meiotic crossover landscape in *Arabidopsis* [J]. Genome Biology, 2024, 25(1): 30.

[18] Gorringe N, Topp S, Burns R, et al. Natural variation modifies centromere-proximal meiotic crossover frequency and segregation distortion in *Arabidopsis thaliana*[J]. Genetics, 2025: iyaf264.

[19] Kirungu J N, Magwanga R O, Shiraku M L, et al. Genetic map construction and functional characterization of genes within the segregation distortion regions (SDRs) in the F2: 3 populations derived from wild cotton species of the D genome [J]. Journal of Cotton Research, 2020, 3(1): 32.

[20] Liu N, Lyu X, Zhang X, et al. Reference genome sequence and population genomic analysis of peas provide insights into the genetic basis of Mendelian and other agronomic traits [J]. Nature Genetics, 2024, 56(9): 1964−1974.

[21] Kumar S, Mohapatra T. Dynamics of DNA methylation and its functions in plant growth and development [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 596236.

[22] Lucibelli F, Valoroso M C, Aceto S. Plant DNA methylation: An epigenetic mark in development, environmental interactions, and evolution [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(15): 8299.

[23] Zhang H, Lang Z, Zhu J K. Dynamics and function of DNA methylation in plants [J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2018, 19(8): 489−506.

[24] Ali S, Tang Y. Noncoding RNA-mediated regulation of DNA methylation: insights into plant epigenetic mechanisms [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2025, 44(2): 373−388.

[25] Wang Q, Wang Y, Sun H, et al. Transposon-induced methylation of the *RsMYB*1 promoter disturbs anthocyanin accumulation in red-fleshed radish [J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(9): 2537−2550.

[26] 赵喜娟, 刘圣宣, 刘腾飞, 等. 转录组分析揭示光诱导转录因子 *StMYB*113 调控马铃薯块茎表皮叶绿素合成 [J]. 作物学报, 2023, 49(7): 1860−1870.
Zhao X J, Liu S X, Liu T F, et al. Transcriptome analysis reveals the regulatory role of the transcription factor *StMYB*113 in light-induced chlorophyll synthesis of potato *Tuber* epidermis [J]. Acta Agronomica Sinica, 2023, 49(7): 1860−1870.

[27] Pascual M B, El-Azaz J, de la Torre F N, et al. Biosynthesis and metabolic fate of phenylalanine in conifers [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1030.

[28] Qian Y, Lynch J H, Guo L, et al. Completion of the cytosolic post-chorismate phenylalanine biosynthetic pathway in plants [J]. Nature Communications, 2019, 10: 15.

[29] Li Q, Liu Z, Jiang Z, et al. Phenylalanine metabolism-dependent lignification confers rhizobacterium-induced plant resistance [J]. Plant Physiology, 2025, 197(2): kiaf016.

（责任编辑　吴　娟　赵田芸
责任编委　康向阳）