

# 菊花辐射诱变种质创新研究进展

陈霞<sup>1,2</sup>, 周利斌<sup>1,2\*</sup>

(1. 中国科学院近代物理研究所生物物理室, 兰州 730000; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 辐射诱变技术是创制菊花新种质的有效途径, 可为观赏植物功能基因挖掘提供重要资源。综述了菊花辐射诱变育种的基本原理以及国内外菊花辐射诱变种质创新及变异机制研究进展, 对不同射线辐射诱发菊花的花色、花期、抗性、叶型等表型变异进行了系统总结, 着重介绍了高能重离子束在菊花种质创新及新品种选育中的应用, 同时探讨了当前菊花辐射诱变育种存在的部分问题并给出了建议。

**关键词:** 菊花; 辐射; 突变; 诱变育种; 种质创新

中图分类号: S682.110.36

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2022)06-0893-06

## Research progress on germplasm innovation of *Chrysanthemum morifolium* by radiation mutation breeding

CHEN Xia<sup>1,2</sup>, ZHOU Libin<sup>1,2</sup>

(1. Biophysics Group, Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

**Abstract:** Radiation mutation breeding is an effective method to create new *Chrysanthemum morifolium* germplasm, which can provide important resources for mining functional genes of ornamental plants. This review summarized the basic principles of radiation mutation breeding and the research progress of germplasm innovation and variation mechanism of radiation mutation in *C. morifolium*. The phenotypic variations of *C. morifolium*, such as flower color, flowering period, resistance, leaf shape, etc., induced by different types of ionizing radiations were illustrated. In addition, the application of high-energy heavy ion beams in germplasm innovation and the new variety breeding of *C. morifolium* were introduced emphatically. Meanwhile, some problems existing in radiation mutation breeding of *C. morifolium* were discussed, and some suggestions were given.

**Key words:** *Chrysanthemum morifolium*; radiation; mutagenesis; mutation breeding; germplasm innovation

菊花 (*Chrysanthemum morifolium* Ramat) 原产于中国, 距今已有 3 000 多年的栽培历史<sup>[1]</sup>, 因其花色丰富、品种多样而深受大众的喜爱<sup>[2]</sup>, 是最为流行的观赏植物和经济作物之一<sup>[3]</sup>。根据联合国粮农组织/国际原子能机构 (Food and Agriculture Organization/International Atomic Energy Agency, FAO/IAEA) 的统计数据, 应用诱变育种技术获得 731 个花卉突变体, 其中菊花突变体 285 个, 占突变体总数的 39.0%<sup>[4]</sup>。现如今, 随着人们观赏水平的提高及花卉产业的发展, 对菊花品种的需求呈现

出多样化的特点。因此, 利用辐射诱变育种技术培育更加丰富的菊花新品种, 既可以满足大众对菊花观赏品质的需求, 也为菊花花色、花形、抗性等机理研究提供重要材料基础。

菊花属于异花授粉植物, 天然异交率一般在 90% 以上, 在菊花育种中, 杂交育种是最为常规的途径<sup>[5]</sup>。但是, 杂交育种存在育种周期长、可利用的突变类型及创造的新变异类型较为有限等不足, 并且许多菊花品种因其花蕊退化, 不能通过授粉进行有性繁殖, 因此很难满足菊花育种的实际需求。

收稿日期: 2022-02-15

基金项目: 北京玲珑蒲公英科技发展有限公司项目“橡胶草种质资源评价、创新与良种繁育”, 核能开发科研项目“核辐射作物品种改良与害虫防控”和中国科学院青年创新促进会项目 (Y201974) 共同资助。

作者简介: 陈霞, 博士研究生。E-mail: chenxia0302@163.com

\* 通信作者: 周利斌, 研究员。E-mail: libinzhou@impcas.ac.cn

而辐射诱变具有诱变效率高、重复性好等特点<sup>[6-9]</sup>,在菊花育种中被广泛应用。根据 FAO/IAEA 突变品种数据库的统计,截至 2022 年,全球共有 285 个理化因素诱变获得的菊花新品种登记入库。其中使用辐射诱变方法(伽马射线、X 射线、重离子束等)

获取的品种占 94.39%,化学诱变获得占 0.35%,其余方法占 5.26%。荷兰应用诱变技术获得新品种最多,占 28.07%,其次为日本、印度、德国、中国、俄罗斯、波兰等<sup>[4]</sup>(图 1)。

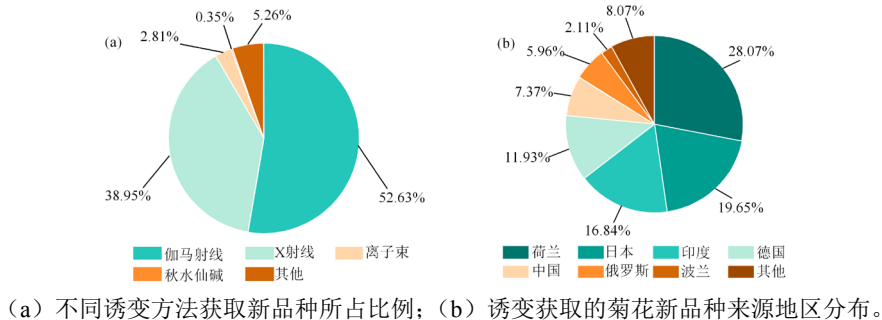


图 1 应用理化诱变技术获得的菊花新品种

Figure 1 New cultivars of *C. morifolium* obtained by physical and chemical mutagenesis

## 1 辐射诱变育种的原理

美国科学家 Stadler 最早进行植物辐射诱变育种研究,他在 1928 年首次发现了 X 射线对大麦具有诱变效应<sup>[10]</sup>。随着核技术的发展,辐射诱变育种技术得到了迅速的发展,逐渐应用于品种改良和新种质创制,取得了丰硕的成果<sup>[11]</sup>。辐射诱变技术,它是利用物理因素诱发植物产生突变,通过筛选培育,在较短时间内获得有价值的突变体,供生产研究或进行种质资源创制的一种育种方法<sup>[6,12]</sup>。辐射诱变的原理是:高能电磁波或粒子辐射处理植物样品时,与靶物质发生能量转移,形成一系列的正、负离子、激发态原子或自由基,通过物理及化学作用影响细胞 DNA 等生物分子,进而引起植物细胞内的遗传物质发生改变并导致突变产生<sup>[13]</sup>。

20 世纪 60 年代后,诱变育种方法日趋成熟,辐射诱变技术在农作物育种中逐步显示出独特的作用<sup>[14]</sup>。到 80 年代,辐射诱变育种技术在观赏植物及果树品种中得以应用<sup>[15]</sup>。 $\gamma$  射线、X 射线、中子和电子束是菊花辐射诱变育种中常采用的诱变源,近年来重离子束的应用越来越广泛。 $\gamma$  射线具有波长短、穿透力强、操作方便的特点,在辐射诱变育种中应用最为广泛<sup>[16]</sup>。中子穿透力强,具有单能谱、剂量准确,不运行时没有放射性等特点,加速器中子源产生的中子是目前国内外用于中子辐射育种的主要来源<sup>[17]</sup>。特定能量及剂量的电子束辐照植物,可导致 DNA 分子发生断裂及重组,从而诱发基因突变,产生表型变异<sup>[18-19]</sup>,是另一种有应用价值的诱变源。

重离子束作为一种相对新的辐射源,相比于其他物理诱变源,具有传能线密度(linear energy transfer,

LET)高、相对生物学效应(relative biological effectiveness, RBE)高、损伤后修复效应小等特点,这些物理学优势在生物学上表现为突变率高、突变谱广、突变体稳定遗传周期相对较短等特点<sup>[20]</sup>。因此,重离子束辐照处理植株可以在较高的存活率下获得更高的突变率,产生更加显著的生物学效应<sup>[21]</sup>。有研究表明,重离子束辐射诱发的总突变率比其他低 LET 射线(如 X、 $\gamma$  射线等)高出 10 倍左右<sup>[22]</sup>。因此,重离子束在农业育种、微生物诱变研究领域中具有独特的地位。但是,每种诱变方法都各有利弊,例如高能重离子束由地面大型粒子加速器产生,使用成本相对较高,因此实际育种工作采用何种物理诱变源需要依据具体情况进行选择。

## 2 国内外菊花辐射诱变育种成果

菊花的辐射诱变育种研究最早报道于 1966 年,荷兰科学家 Broertjes 使用 X 射线、电子束和中子对菊花扦插苗进行诱变处理,获得大量花色突变材料<sup>[23]</sup>。诱变材料的选择及适宜的辐照剂量是菊花辐射诱变育种的两个重要因素。起始材料的遗传背景对后代突变性状的表现和诱变效率有着至关重要的作用<sup>[24]</sup>。有研究表明,高度杂合或具有复杂遗传背景的多倍体花卉材料更易产生变异。其原因为:某一遗传等位基因从显性转变为隐性突变时,纯合基因发生隐性突变,在当代不会表现出突变表型;而杂合基因发生隐性突变,当代较易表现出来,并可通过无性繁殖,使其后代的变异性状得以稳定<sup>[25-26]</sup>。因异花授粉和长期无性繁殖,导致菊花品种的基因型具有高度杂合的特点<sup>[27]</sup>,正因为此,辐射诱变对菊花育种十分有效。经过组织培养获得的愈伤组织、组培苗和胚状体

是当前菊花辐射诱变育种处理的理想材料,因为它们不仅部分解决了诱变育种过程中形成的嵌合体问题,还提高了变异的保存率,缩短了育种周期<sup>[28]</sup>。近年来,国内外科研人员选用愈伤组织、枝条、根芽、插条、

组培苗、组培腋芽、花蕾外植体、叶外植体、叶柄外植体及子房等作为辐照处理对象进行菊花辐射诱变育种。现将菊花不同起始材料经辐射诱变获得的后代变异情况总结如下(表1)。

表 1 菊花不同起始材料经辐射诱变获得的变异后代

Table 1 Mutant progenies obtained from different parts of *C. morifolium* by radiation mutagenesis breeding

序号	辐射源	辐射样品	辐射剂量	变异率	变异类型	推荐剂量	参考文献
1	X 射线 γ 射线	叶外植体	5~25 Gy	/	12 个新品种	X 射线, 15 Gy γ 射线, 15~25 Gy	[29]
2	光子 电子	子房外植体	光子, 5~15 Gy 电子, 10 Gy	光子, 34.2% 电子, 36.8%	花色、花序形状变异	光子, 15 Gy 电子, 10 Gy	[30]
3	γ 射线	植株	20~40 Gy	25 Gy, 48.4%	花色、花型变异	25 Gy	[31]
4	γ 射线	组培苗	5~30 Gy	10 Gy, 8.2%	花色变异	10 Gy	[32]
5	γ 射线	扦插生根苗	2 000, 2 400 Rem	/	花色、花型、瓣型变异	2 000~2 400 Rem	[33]
6	γ 射线	植株 枝条 根芽 愈伤组织	植株, 2.5~3 krad 枝条, 0.5~3 krad 根芽, 1~4 krad 愈伤组织, 0.4~2 krad	植株, 48.1%~58.8% 枝条, 2%~35% 根芽, 6.7%~40% 愈伤组织, 11.8%~63.6%	花色、花型、瓣型变异	植株, 2~3 krad 枝条, 2~3 krad 根芽, 2~3 krad 愈伤组织, 0.8~1.6 krad	[34]
7	γ 射线	叶柄外植体	8~15 Gy	5%	花色、花型、花瓣、 花期及叶性状变异	8 Gy	[35]
8	γ 射线	愈伤组织	10~35 Gy	/	性状和染色体发生 明显变异	10~25 Gy	[36]
9	电子束	组培苗	30~70 Gy	0.2%~43.2%	花期、花色及花瓣变异	30~50 Gy	[37-38]
10	电子束	插条	30~80 Gy	31%~75%	花型、花色、瓣型变异	30~50 Gy	[39]
11	微波	花蕾外植体	5~25 s	/	花序、花型、株型变异	20 s	[28]
12	氦离子束 (100 MeV) 碳离子束 (220 MeV) 氦离子束 (350 MeV)	花瓣、叶	氦, 10~20 Gy 碳, 15 Gy	氦, 12.5%~21.1% 碳, 7.1%~26.8% 氦, 6.2%~6.4%	单色或复合色的 花色变异	氦, 10~20 Gy 碳, 15 Gy γ 射线, 250 Gy	[40]
13	碳离子束 (320 MeV)	叶外植体	1~5 Gy	腋芽数降低变异 率, 0.8% 早花变异率, 1.2%	低温下开花、腋芽 数和花期变异	1~3 Gy	[41]
14	碳离子束 (320 MeV)	叶外植体	0~40 Gy	/	/	10~15 Gy	[42]
15	碳离子束 (220 MeV) 氦离子束 (100 MeV) γ 射线	组培腋芽	碳, 1~16 Gy 氦, 5~20 Gy γ 射线, 10~200 Gy	碳, 17.4% 氦, 12.8%~2 8.8% γ 射线, 22.5%	花色变异	碳 2 Gy 氦, 10 Gy γ 射线, 80 Gy	[43]
16	碳离子束 (220 MeV) (320 MeV) 氦离子束 (100 MeV) γ 射线	叶外植体	碳, 1~5 Gy 氦离子, 2~15 Gy γ 射线, 10~40 Gy	碳(220 MeV), 4.8%~14.5% 碳(320 MeV), 2.2%~16.3% 氦, 1.1%~17% γ 射线, 3.8%~8.6%	花色变异	碳, 5 Gy 氦, 15 Gy γ 射线, 40 Gy	[44]
17	碳离子束 (320 MeV)	离体芽	1 Gy	/	腋芽减少和低温 下开花变异	/	[45]
18	碳离子束 (220 MeV)	花和叶外植体	1~8 Gy	Shiroyamate 品种, 2.4%~7.4% H13 品种, 0.4%~1.9%	花色、花型变异	2~4 Gy	[46]
19	碳离子束 (220 MeV) (320 MeV) 氦离子束 (446 MeV·u <sup>-1</sup> )	叶外植体	1~5 Gy	/	腋芽减少和低温 下开花变异	/	[47]
20	氦离子束 (446 MeV·u <sup>-1</sup> )	花和叶外植体	1~5 Gy	3.48%~7.10%	花色变异	3 Gy	[48]

### 3 辐射诱发菊花变异的特征及规律

辐射诱变育种在作物的研究报道居多,随着辐射诱变育种技术日渐成熟,目前在观赏植物、林木等获得了越来越多的新品种,并对其变异机制进行

了初步探索。辐射诱发菊花的变异率较高,温平等发现菊花经辐射诱变处理后花色、花型、花瓣发生诸多变异,例如花型变大、姿态更为优美等,观赏价值得以提高<sup>[39]</sup>。对菊花而言,较为重要的观赏性状包括花型、花色、花径及重瓣等,通过辐射诱变,

丰富了表型, 变异的类型主要以花色和瓣型变异为主<sup>[39, 49]</sup>。花色变异一旦发生, 较易稳定遗传下去, 而瓣型变异则会产生多种类型的分离。

### 3.1 常规射线(低LET辐射)诱变

关于何种颜色的菊花经物理诱变后易产生花色突变, 不同学者的研究结果不尽相同。郭安熙等从粉白色、紫色、三重色花瓣的菊花亲本中培育出若干新品种<sup>[50]</sup>。进一步的研究表明, 粉紫色(粉红)的菊花品种较易诱发花色变异, 且变异谱宽, 复色品种次之, 而纯色(如黄色、白色、绿色)的菊花品种诱发花色变异的频率极低<sup>[34, 51]</sup>。温平等的研究结果也表明黄色、白色的菊花品种, 其花不易发生变异<sup>[39]</sup>, 但王彭伟等的单细胞突变育种研究发现, 管状瓣和白色花等性状却易于发生变异, 有利于培育出菊花新品种, 采用平瓣及黄色的菊花品种则相对不易发生变异<sup>[35]</sup>。

辐射诱变可以改变菊花的花期以及对低温的抗性, 所获的新品种可适应不同地域、不同市场的需求。四川省原子核应用技术研究所将杂交育种与诱变相结合, 历时9年选育出20余个从4—10月开花的早花菊花<sup>[52]</sup>。傅玉兰等用辐射诱变技术选育出8个冬菊新品种, 其自然花期在11月中下旬至1月上旬, 在-2~5℃的低温条件下多数仍能够正常生长和开花, 且切花的花质优良, 这为冬季用花尤其是元旦、春节用花提供更多的品种资源<sup>[33]</sup>。北京林业大学用辐射诱变技术选育出的菊花新品种, 不仅能够四季开花, 还能耐受-35℃的低温<sup>[53]</sup>。

菊花叶型变异谱广, 但它随着生长发育过程, 就整个植株而言, 不少叶形逐渐恢复正常, 不能遗传至后代<sup>[54]</sup>。同时, 对菊花而言, 不育性状也非常重要。Kazama等研究显示, 不育性状一方面可使观赏植物花期延长、花朵数量增加, 另一方面雄性不育植株不会通过花粉将其基因传递到环境中去<sup>[55]</sup>。

### 3.2 重离子束(高LET辐射)诱变

美女樱(*Verbena hybrida*)经重离子束辐射诱变成功分离得到了不育变异植株“Temari Bright Pink”, 它是世界上第一个通过重离子束辐射诱变获得不育变异植株, 于2002年进入市场<sup>[56]</sup>。查阅菊花辐射诱变育种相关的文献, 尚未见到有菊花不育性状相关的报道, 因此, 在今后的菊花辐射诱变育种中不育性状也是重点关注的一个方向。

重离子束辐射诱变菊花研究, 由日本辐射育种研究所(Institute of Radiation Breeding)于1997年率先报道, 使用日本量子科学技术研究开发机构(National Institutes for Quantum Science and Tech-

nology, QST)高崎应用量子研究所(Takasaki Advanced Radiation Research Institute, TARRI)的高崎先进辐射应用离子加速器(Takasaki Ion Accelerators for Advanced Radiation Application, TIARA)提供的氦离子束、碳离子束、氮离子束对菊花的花瓣及叶片进行辐射处理, 对其进行组织诱导, 获得单色或复合色突变的花色变异材料<sup>[40]</sup>。2002年, 鹿儿岛县农业发展研究所(Kagoshima Prefectural Institute for Agricultural Development, KPIAD)使用TIARA加速器的碳离子束辐射诱变叶片, 经培养筛选, 从13 077个M<sub>1</sub>植株中分离到66个人眼可识别的突变材料, 包括早花、晚花、腋芽数量降低、低温条件下可开花等<sup>[41]</sup>。2007年京都府农业林业和渔业技术中心(Kyoto Prefectural Agriculture, Forestry and Fisheries Technology Center, KPAFFTC)使用TIARA的碳离子束对紫红色品种H13的叶片进行诱变, 获得朱红色、白色/红色和其他花色突变体, 以及花簇形态呈T型的突变材料<sup>[45]</sup>。2009年, 爱知县农业研究中心(Aichi Agricultural Research Center)使用TIARA加速器提供的碳离子束对白色菊花“白牡丹”离体芽进行诱变, 获得大量突变株系<sup>[42]</sup>。2010年, Matsumura使用TIARA的碳离子束对65个白色菊花品种“Shiroyamate”以及紫红色品种“H13”的离体舌状花进行诱变, 通过组织培养, 对1 484个再生植株(Shiroyamate)以及3 892个再生植株(H13)筛选, 获得了Shiroyamate的黄色花突变体、H13的各种花色突变体(暗红色、浅粉色、粉色、粉色喷射状)及重瓣突变体<sup>[46]</sup>。2013年, KPIAD使用TIARA加速器提供的碳离子束获得了腋芽数量降低, 低温条件下能正常开花的菊花新品种“新神”和“新神2号”(起始材料为“神马”)<sup>[47]</sup>。2014年, 麒麟有限公司(Kirin Company, Ltd.)使用QST国立放射线综合研究所(National Institute of Radiological Sciences, NIRS)的千叶重离子医用加速器(heavy ion medical accelerator in Chiba, HIMAC)提供的氦离子束诱变菊花的侧生花蕾, 获得大量花色、花型发生变异的突变体<sup>[48]</sup>。

## 4 菊花辐射诱变育种存在的问题及建议

作物育种中常关注的种子或果实的产量、品质等农艺性状, 然而菊花等园艺植物的辐射诱变育种目标是获得观赏期更长、绚丽多彩、千姿百态、抗性强的新品种。随着花卉市场的发展及民众观赏需求的转变, 常规的杂交育种方法已无法完全满足市场对菊花新品种的需求, 引入更为高效的物理诱变

源或采用复合技术进行种质创新至关重要。纵观国内外菊花育种研究现状, 虽然辐射诱变育种取得了一定的成绩, 但目前仍然滞后于农作物诱变育种。针对当前存在的问题, 应当继续发挥物理诱变育种的创新优势, 并与现代育种技术相结合, 广泛深入地开展研究。

#### 4.1 多组学联合分析促进菊花诱变机理研究

当前菊花的辐射生物学效应研究主要侧重于辐照后发芽率、成活率、生长量、目标性状和变异情况分析等, 探讨适宜的照射剂量及辐射敏感性, 菊花辐照后分子水平的诱变机理研究较少, 而这些研究在农作物上的相关报道较多, 应将分子生物学技术, 尤其是目前发展迅速的基因组、转录组、代谢组等“组学”技术与辐射诱变技术相结合, 从而进一步了解菊花辐射变异的分子机理。全基因组测序可以获取菊花突变体乃至突变群体的基因组全貌, 对于揭示菊花诱变特征和进行突变体功能研究都极具必要性。转录组学从 RNA 水平研究基因的表达情况, 是研究菊花表型和功能的一个重要手段, 而代谢组学是继基因组学、转录组学等发展的新兴“组学”, 它可对菊花体内所有代谢物进行定量分析, 是寻找菊花代谢物与突变的相对关系的研究方式。近年来, 突变体的研究开始由性状层面深入到分子层面, 由单一组学的应用逐步倾向于多组学联合分析。基于多组学分析策略可进一步为菊花辐射诱变育种机理的揭示提供了新的契机。

#### 4.2 诱变源的多元化选择(诱变源的合理选择)

目前国内外菊花辐射诱变育种使用的诱变源以低 LET 射线为主( $\gamma$ 射线、X射线、电子束等), 快中子等为诱变源报道相对较少, 国内几乎没有关于菊花的重离子束诱变育种系统报道。反观日本, 从 20 世纪 90 年代起开始应用重离子束诱变技术获得了大量的菊花新品种或新材料。随着我国经济的发展和百姓生活水平的提高, 民众对观赏植物的需求日益上升, 尤其是对花卉“新”、“奇”、“特”的需求越来越旺盛, 选用菊花这一经典观赏植物进行高能重离子束诱变的实践, 一方面可以创新菊花种质资源, 获取新品种, 另一方面还可将该技术逐步拓展应用到其他观赏植物以丰富其种质资源。因此, 菊花辐射诱变源的选择不仅要聚焦在不同 LET 射线上, 而且还要利用其不同的诱变特性将不同类型的辐射源进行合理的组合, 应用于菊花辐射诱变进而获得菊花新品种。

#### 4.3 辐射结合经典生物学方法进行菊花种质创新

作物上常使用干种子的辐射诱变间接利用的育

种方法进行种质创制及新品种培育, 如“辐射诱变 + 杂交选育”、“辐射诱变 + 远缘杂交”、“辐射诱变 + 杂种优势利用”等。菊花主要以枝条扦插、组培等无性繁殖方法进行繁殖, 应当充分利用这一优势, 发挥高能重离子束高效诱发突变的优势, 以及无性繁殖可以在较短时间内稳定突变性状的特点, 推进高能重离子束诱变菊花工作, 创新菊花种质的同时缩短诱变育种周期。

## 5 结论

辐射诱变因其独特的物理学及生物学优势已成为国内外菊花育种的重要方法之一, 创制种质资源的同时获得了不少新品种或新品系, 为丰富菊花品种遗传多样性提供有力支撑。未来, 引入更加高效的物理诱变源, 如高能重离子束, 并将无性繁殖技术与辐射诱变相结合, 辅以高通量筛选及分子育种技术, 将从重离子束辐射诱变体细胞突变的角度给观赏植物诱变开辟更为广阔的应用前景。该方法能够使高能重离子束辐射诱变的突变率高、突变谱广的特点发挥其优势, 同时可应用无性繁殖技术对突变性状进行分离纯化稳定, 进一步缩短育种周期, 在不久的将来必定能够选育出更加优质丰富的菊花新品种及变异材料。

## 参考文献:

- [1] 林亿墩, 卢广志. 我国的菊花[J]. 生物学通报, 1956(12): 36-41, 2.
- [2] 朱明涛, 贾丽. 菊花育种技术研究进展[J]. 玉林师范学院学报, 2011, 32(2): 84-87.
- [3] TEIXEIRA DA SILVA J A, SHINOYAMA H, AIDA R, et al. Chrysanthemum biotechnology: Quo vadis? [J]. Crit Rev Plant Sci, 2013, 32(1): 21-52.
- [4] <https://mvd.iaea.org/sites/mvd/SitePages/Home.aspx>.
- [5] 叶沁, 宁惠娟. 菊花辐射育种研究[J]. 花木盆景(花卉园艺), 2014(11): 30-32.
- [6] KHITKA B, PHANCHAISRI B, SUTIPATANASOONBOON A, et al. Low-energy heavy-ion-beam-induced mutation of novel high-yielding drought-tolerant Thai Jasmine rice[J]. Nucl Instrum Methods Phys Res Sect B: Beam Interact Mater Atoms, 2021, 492: 34-42.
- [7] TECHARANG J, YU L D, TIPAWAN U, et al. Ion beam genetic-technology for modification of rice phenotypes[J]. Surf Coat Technol, 2018, 355: 207-214.
- [8] ICHIDA H, MORITA R, SHIRAKAWA Y, et al. Targeted exome sequencing of unselected heavy-ion beam-irradiated populations reveals less-biased mutation characteristics in the rice genome[J]. Plant J, 2019, 98(2): 301-314.
- [9] DU Y, LUO S W, LI X, et al. Identification of substitutions and small insertion-deletions induced by carbon-ion beam irradiation in *Arabidopsis thaliana*[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1851.
- [10] STADLER L J. Mutations in barley induced by X-rays and radium[J]. Science, 1928, 68(1756): 186-187.
- [11] 杨兆民, 张璐. 辐射诱变技术在农业育种中的应用与探析[J]. 基因组学与应用生物学, 2011, 30(1): 87-91.

- [12] OKASA A M, RIADI M, TORIYAMA K, et al. Mutation breeding for improvement of aromatic rice mutant by using ion beam irradiation[J]. IOP Conf Ser: Earth Environ Sci, 2020, 486(1): 012091.
- [13] 黄桂丹.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$  射线辐射育种研究进展[J]. 林业与环境科学, 2016, 32(2): 107-111.
- [14] 杨再强, 王立新. 观赏植物辐射诱变育种研究进展[J]. 四川林业科技, 2006, 27(3): 19-23.
- [15] 陈子元. 从辐射育种的发展来展望航天育种的前景[J]. 核农学报, 2002, 16(5): 261-263.
- [16] 安欣, 李杨军. 辐射诱变应用于植物育种中的技术综述[J]. 种子科技, 2019, 37(2): 47-48.
- [17] 杨震, 彭选明, 彭伟正. 作物诱变育种研究进展[J]. 激光生物学报, 2016, 25(4): 302-308.
- [18] 徐向忱, 周锡候, 李国珍, 等. 电子束对大麦诱变效应的研究[J]. 核农学报, 1983(4): 44-50.
- [19] 郭宝江, 伍育源, 阮继红. 5MeV 电子辐射对水稻诱变效应的研究[J]. 遗传学报, 1982, 9(6): 461-467.
- [20] WANG X, LIU C K, TU B J, et al. Effects of carbon ion beam irradiation on phenotypic variations and biochemical parameters in early generations of soybean plants[J]. Agriculture, 2021, 11(2): 98.
- [21] OLADOSU Y, RAFII M Y, ABDULLAH N, et al. Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review[J]. Biotechnol Biotechnol Equip, 2016, 30(1): 1-16.
- [22] DU Y, LUO S W, YU L X, et al. Strategies for identification of mutations induced by carbon-ion beam irradiation in *Arabidopsis thaliana* by whole genome re-sequencing[J]. Mutat Res Mol Mech Mutagen, 2018, 807: 21-30.
- [23] BROERTJES C. Mutation breeding of chrysanthemums[J]. Euphytica, 1966, 15(2): 156-162.
- [24] 高健, 卢惠萍. 花卉辐射诱变育种研究进展(综述)[J]. 安徽农业大学学报, 2000, 27(3): 228-230.
- [25] 许肇梅, 谷德祥, 赵光, 等.  $\gamma$  射线诱变成郑州春色等月季新品种[J]. 核农学通报, 1992, 13(1): 17-19.
- [26] 胡颖, 马锦毅, 尹道川, 等. 秋菊新品种的辐射选育[J]. 江苏农业科学, 1989, 17(2): 35-36.
- [27] 陈云志, 金白谋, 吴淑芳, 等. 菊花品种间杂交若干性状在 F1 代的表现[J]. 园艺学报, 1991, 18(3): 258-262.
- [28] 向太和. 菊花组织培养植株再生及其后代的变异[J]. 杭州师范学院学报(自然科学版), 2006, 5(1): 42-45.
- [29] JERZY M, ZALEWSKA M. Polish cultivars of *Dendranthema grandiflora* Tzevelev and *Gerbera jamesonii* Bolus bred in vitro by induced mutations[J]. Mutat Breed Newslett, 1996, 42: 19.
- [30] MILER N, JEDRZEJCZYK I, JAKUBOWSKI S, et al. Ovaries of *Chrysanthemum* irradiated with high-energy photons and high-energy electrons can regenerate plants with novel traits[J]. Agronomy, 2021, 11(6): 1111.
- [31] GOO D H, YAE B W, SONG H S, et al. Color change in *Chrysanthemum* flower by gamma ray irradiation[J]. Hortic Environ Biote, 2003, 44(6): 1006-1009.
- [32] 王晶, 刘录祥, 赵世荣, 等.  $^{60}\text{Co}$ - $\gamma$  射线对菊花组培苗的诱变效应[J]. 农业生物技术学报, 2006, 14(2): 241-244, 304.
- [33] 傅玉兰, 郑路. 冬菊新品种选育[J]. 安徽农业大学学报, 1994, 21(1): 59-62.
- [34] 郭安熙, 范家霖, 杨保安, 等. 菊花花色辐射诱变研究[J]. 核农学报, 1997, 11(2): 65-73.
- [35] 王彭伟, 李鸿渐, 张效平. 切花菊单细胞突变育种研究[J]. 园艺学报, 1996, 23(3): 285-288.
- [36] 洪亚辉, 朱兆海, 黄璜, 等. 菊花组织培养与辐射诱变的研究[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2003, 29(6): 457-461.
- [37] 林祖军, 孙纪霞, 连福惠, 等. 电子束在花卉诱变育种上的应用[J]. 核农学报, 2002, 16(6): 351-354.
- [38] 林祖军, 孙纪霞, 崔广琴, 等. 电子束辐射菊花组培苗诱变育种研究[J]. 山东农业科学, 2000, 32(5): 10-11.
- [39] 温平, 赵资智, 朱永亮, 等. 菊花电子束辐射诱变育种的研究[J]. 核农学通报, 1992, 13(3): 113-115.
- [40] NAGATOMI S, TANAKA A, KATO A, et al. Mutation induction through ion beam irradiations in rice and *Chrysanthemum*[C]//JAERI-Review, TIARA Annual Report 1997, Ibaraki-ken: Japan Atomic Energy Research Institute, 1998: 41-43.
- [41] UENO K, NAGAYOSHI S, HASE Y, et al. Effects of ion beam irradiation on the mutation induction from *Chrysanthemum* leaf disc culture[C]//JAERI-Review, TIARA Annual Report 2002, Ibaraki-ken: Japan Atomic Energy Research Institute, 2003: 52-54.
- [42] FURUTANI N, MATSUMURA A, HASE Y, et al. Dose response and mutation induction by ion beam irradiation in *Chrysanthemum*[C]//JAEA-Review, JAEA Takasaki Annual Report 2007, Ibaraki-ken: Japan Atomic Energy Agency, 2008: 69.
- [43] YAMAGUCHI H, SHIMIZU A, HASE Y, et al. Mutation induction with ion beam irradiation of lateral buds of chrysanthemum and analysis of chimeric structure of induced mutants[J]. Euphytica, 2009, 165(1): 97-103.
- [44] YAMAGUCHI H, SHIMIZU A, HASE Y, et al. Effects of ion beam irradiation on mutation induction and nuclear DNA content in chrysanthemum[J]. Breed Sci, 2010, 60(4): 398-404.
- [45] ASAMI I, TSUJI T, HASEGAWA T, et al. Producing new gene resources in *Chrysanthemum* using ion-beam irradiation[C]//JAEA-Review, JAEA Takasaki Annual Report 2009, Ibaraki-ken: Japan Atomic Energy Agency, 2009: 68.
- [46] MATSUMURA A, NOMIZU T, FURUTANI N, et al. Ray florets color and shape mutants induced by  $^{12}\text{C}^{5+}$  ion beam irradiation in chrysanthemum[J]. Sci Hortic, 2010, 123(4): 558-561.
- [47] UENO K I, NAGAYOSHI S, IMAKIIRE S, et al. Breeding of new *Chrysanthemum* cultivar 'Aladdin 2' through stepwise improvements of cv. 'Jimba' using ion beam re-irradiation[J]. Engeigaku Kenkyuu, 2013, 12(3): 245-254.
- [48] OKAMURA M, HASE Y, FURUSAWA Y, et al. Tissue-dependent somaclonal mutation frequencies and spectra enhanced by ion beam irradiation in *Chrysanthemum*[J]. Euphytica, 2015, 202(3): 333-343.
- [49] 赵月芬, 李斌麒. 菊花辐射效应及利用组织培养加速突变体稳定的研究[J]. 核农学通报, 1990, 11(5): 207-209.
- [50] 郭安熙, 杨保安, 范家霖, 等. 金光四射等六个菊花新品种的辐射选育[J]. 核农学通报, 1991, 12(2): 73-75.
- [51] 齐孟文, 王化国. 我国花卉辐射育种的进展与剖析[J]. 核农学通报, 1997, 18(6): 39-41.
- [52] 景士西. 园艺植物育种学总论[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [53] 刘小莉, 刘飞虎. 花卉育种技术研究进展(综述)[J]. 亚热带植物科学, 2003, 32(2): 64-68, 76.
- [54] 李辛雷, 陈发棣. 菊花种质资源与遗传改良研究进展[J]. 植物学通报, 2004, 39(4): 392-401.
- [55] KAZAMA Y, SAITO H, MIYAGAI M, et al. Effect of heavy ion-beam irradiation on plant growth and mutation induction in *Nicotiana tabacum*[J]. Plant Biotechnol, 2008, 25(1): 105-111.
- [56] KANAYA T, SAITO H, HAYASHI Y, et al. Heavy-ion beam-induced sterile mutants of verbena (*Verbena* × *hybrida*) with an improved flowering habit[J]. Plant Biotechnol, 2008, 25(1): 91-96.