

茄子果形性状的主基因 + 多基因混合模型遗传分析

乐素菊¹, 汪文毅², 邵光金², 汪国平²

(1 仲恺农业工程学院 生命科学学院, 广东 广州 510225; 2 华南农业大学 园艺学院, 广东 广州 510642)

摘要:以椭圆形茄‘湖南小圆茄’和南方紫长茄‘海南紫茄’为亲本建立4世代联合群体(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2),采用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型对果形性状进行分析.结果表明:果长、果径、果形指数性状的最优模型分别为E_1(2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因)、E_4(2对等加性主基因+加性-显性多基因)、E_6(2对等显性主基因+加性-显性多基因).3个性状的主基因遗传率分别为89.0%、58.8%、78.4%,多基因遗传率分别为2.7%、4.7%、8.3%.因此,育种中既要重视利用主基因,也要考虑多基因对性状的影响;对果长、果形指数的选择可以在育种早期进行.

关键词:茄子; 果形性状; 遗传分析

中图分类号:S641.1

文献标志码:A

文章编号:1001-411X(2011)03-0027-05

Analysis on Mixed Major Gene and Polygene Inheritance of Fruit Morphological Traits in Eggplant

YUE Su-ju¹, WANG Wen-yi², SHAO Guang-jin², WANG Guo-ping²

(1 College of Life Sciences, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China;

2 College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: A joint analysis of four generations (P_1 , P_2 , F_1 and F_2) from a cross between the landrace ‘Hunan Xiaoyuanqie’ with elliptic small fruits and the landrace ‘Hainan Ziqie’ with club-shaped fruits were performed using the mode of major gene and polygene mixed inheritance of quantitative traits. The result showed that the best genetic models for fruit length, fruit diameter and fruit shape index (length/diameter ratio) were E_1 (the model for mixed two-major-gene with additive-dominant-epistatic effect plus polygene with additive-dominant effect), E_4 (the model for mixed two-major-gene with equal additive effect plus polygene with additive-dominant effect) and E_6 (the model for mixed two-major-gene with equal dominant effect plus polygene with additive-dominant effect) respectively. The heritabilities of major genes for above three traits were 89.0%, 58.8% and 78.4% respectively and their heritabilities of polygenes were 2.7%, 4.7% and 8.3% respectively. These results suggest that the breeding for fruit morphology should pay attention to both major genes and polygenes and the selection for fruit length and fruit shape could be carried out at the early stage of breeding procedure.

Key words: eggplant; fruit morphological traits; genetic analysis

栽培茄子 *Solanum melongena* L. 是世界上重要蔬菜之一,我国栽培面积较大.根据最近研究,栽培茄子的祖先为非洲野生种 *S. incanum* L.,该野生种传到印度及中国东南部后驯化成栽培种^[1].茄子早

收稿日期:2010-12-20

作者简介:乐素菊(1970—),女,副教授,硕士;通信作者:汪国平(1967—),男,副教授,博士,E-mail:gpwang@scau.edu.cn

基金项目:科技部国际合作项目(2010DFA32190);广东省科技厅国际合作项目(2009B050100001);广州市科技支撑计划项目(2010Z1-E381)

在4—5世纪就传入中国南方,至今已有1500多年,经我国长期的栽培和选育,培育出适应各地特定消费市场的不同栽培类型:东北、华南、华东地区以长茄为主,华北、西北以圆茄为主,江浙一带以线茄为主,可见茄子的果形性状在育种中一直备受关注.茄子果形性状遗传国内外已经有一些报道.人们很早就认识到茄子果实形状是数量性状,Choudhuri^[2]报道瘦长形对圆形为部分显性;Prabhu等^[3,4]用栽培种与野生种 *S. viarum* 的回交及重组自交系群体分析了果长及果周长的遗传力;Gotoh^[5]研究表明果形指数(长/宽)具有负显性特性.张仲保等^[6]和井立军等^[7]对果长、果径、果形指数的遗传率进行了分析;黄锐明等^[8,9]用6个世代的平均数分析了果长、果径的遗传效应.以上对茄子果形性状的分析都采用经典数量遗传学方法,只能估测1组基因的总效应,不能解析单个基因座的遗传效应.

近年来,盖钧镒等^[10]提出一般情况下数量性状由效应大小不等的多对基因控制,效应大者表现为可个别检测的主基因,效应小者表现为难以在试验条件下个别检测的微效基因,因此形成了植物数量性状的主基因+多基因混合遗传模型分析方法,并编写了相应的计算机程序.该方法已经在多种蔬菜作物的主要经济性状遗传分析中应用.本试验采用主基因+多基因混合遗传模型对茄子果形性状进行遗传分析,以期对育种提供指导.

1 材料与方 法

1.1 材 料

母本为椭圆形茄‘湖南小圆茄’(P₁)、父本为南方紫长茄‘海南紫茄’(P₂),均为多代自交纯系,通过杂交、自交获得F₁、F₂.

1.2 方 法

1.2.1 田间试验及果形性状调查方法 2008年8—12月在华南农业大学教学科研基地进行田间试

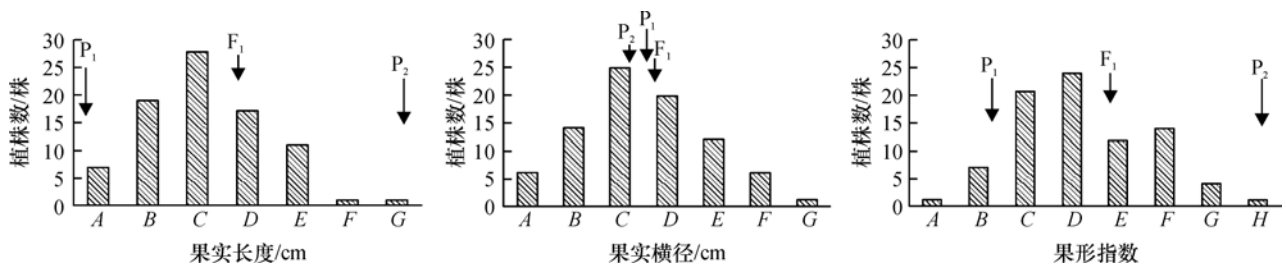
验,种植‘海南紫茄’15株、‘湖南小圆茄’20株、F₁20株、F₂88株.田间管理同正常大田茄子生产.商品果期采收果实,每株选择发育正常的果实2~4个,按如下步骤测量:1)单个测量果实长度,以同株2~4个果实的平均值作为该植株的果实长度;2)先将单个果实从中部横切,“十”字形2次测量横切面直径,以2次的平均值计算该果实横径;以同株2~4个果实的平均值作为该植株的果实横径;3)计算每个果实的果形指数(长度/横径),再将同株2~4个果实的果形指数值平均,作为该植株的果形指数值.

1.2.2 果形性状的遗传分析 采用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型^[10]进行遗传特性分析,通过极大似然法(Maximum likelihood method)和IECM算法(Iterated expectation and conditional maximization)对混合分布中的有关成分分布参数做出估计;然后利用AIC(Akaike's information criterion)准则选择AIC值较小的几个模型进行适合性测验;选择最优模型对一阶参数及二阶参数进行估计.分析软件由南京农业大学国家大豆改良中心提供.

2 结果与分析

2.1 F₂ 群体果形性状的频数分布

茄子果实长度、横径及果形指数均表现为数量性状特性,在F₂群体中表现为连续不间断分布,F₂的果形性状的频数分布见图1,从图1可以看出:2个亲本的果长差异较大,F₁的果实长度(15.82 cm)接近中亲值(15.79 cm),F₂呈单峰偏态分布,很少出现正向或负向超亲个体;2个亲本的果实横径比较接近,F₁的横径略大于大值亲本,表现出一定的杂种优势,F₂的横径呈单峰偏态分布,变异幅度较大,出现较多的正向或负向超亲个体;复合性状果形指数在2亲本间差异较大,F₁略偏向小值亲本,表型为短棒形,F₂呈双峰分布,F₂出现一定数量的负向超亲个体,但很少有正向超亲个体.



箭头所指为2个亲本及F₁各性状的平均值;果实长度中A、B、C、D、E、F、G分别代表9~11、11~13、13~15、15~17、17~19、19~21、21~23 cm;果实横径中A、B、C、D、E、F、G分别代表3.5~4.0、4.0~4.5、4.5~5.0、5.0~5.5、5.5~6.0、6.0~6.5、6.5~7.0 cm;果形指数中A、B、C、D、E、F、G、H分别代表1.0~1.5、1.5~2.0、2.0~2.5、2.5~3.0、3.0~3.5、3.5~4.0、4.0~4.5、4.5~5.0.

图1 茄子F₂群体果实长度、横径及果形指数的频数分布图

Fig. 1 Frequency distribution of fruit length, fruit diameter and fruit-shape index in eggplant F₂ generation

2.2 果形性状的遗传模型测验

对 P_1 、 F_1 、 P_2 、 F_2 4 个世代进行联合分离分析,所得的极大似然函数值及 AIC 值见表 1。由表 1 可知:对于果长性状, E_1 、 D_0 及 C_0 等 3 个模型具有较低且相近的 AIC 值;对于果实横径性状, E_3 、 E_4 、及 E_6 等 3 个模型具有较低且相近的 AIC 值;而对于果形指数, E_2 、 E_4 及 E_6 等 3 个模型具有较低且相近的 AIC 值。对 3 个性状的以上各 3 个备选遗传模型进一步进行适合性检验(表 2),结果表明:果长、果径性状 3 个模型的所有参数都未达到显著差异;果形指数性状的 3 个模型各有 1 个参数差异显著。对果长、果径、果形指数性状 3 个模型的似然比进行检验,模型间都没有达到显著水平,说明以上遗传模型都具有可能性;但根据 AIC 值最低为最优模型的原则,对果长、果径、果形指数性状分别选择 E_1 (2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因)、 E_4 (2 对等加性主基因+加性-显性多基因)、

E_6 (2 对等显性主基因+加性-显性多基因) 模型进行遗传参数的估计。

2.3 最适遗传模型的遗传参数估计

各果形性状的最适遗传模型的遗传参数估计情况见表 3。从表 3 可知,控制果长的 2 对基因间,有一对的加性效应较强,另一对的加性效应较弱,大主基因表现为负向效应;大主基因和次大主基因的显性效应值均为负值(即果短为部分显性);但 2 个基因间的加性×加性互作、显性×显性互作都表现为正向效应。多基因的加性效应为负值,即使果实变短,但多基因的显性效应为正值,使果实变长。控制果径的 2 对基因加性效应相等,但多基因也控制较大的遗传分量,接近 2 对主基因的效应,而且多基因还存在一定的正向显性效应。控制综合性状果形指数的主基因及多基因的加性效应均为负值,但多基因的显性效应为正值。

表 1 茄子果长、果径、果形指数不同遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值

Tab.1 AIC and maximum likelihood values of fruit length, fruit diameter and fruit-shape index under various genetic models

模型	果长		果径		果形指数	
	极大似然值	AIC 值	极大似然值	AIC 值	极大似然值	AIC 值
A_1	-299.742	611.483	-112.586	237.171	-110.133	232.265
A_2	-301.723	613.447	-113.240	236.479	-113.859	237.718
A_3	-334.044	678.088	-113.777	237.554	-139.103	288.206
A_4	-333.955	677.911	-114.746	239.492	-147.125	304.250
B_1	-255.801	533.602	-106.257	234.514	-88.697	199.394
B_2	-260.832	535.664	-106.616	227.233	-89.838	193.677
B_3	-262.004	534.008	-108.279	226.558	-93.366	196.732
B_4	-264.948	537.896	-113.416	234.833	-93.365	194.730
B_5	-325.232	660.464	-107.681	225.362	-132.639	275.278
B_6	-325.232	658.464	-112.979	233.958	-132.640	273.280
C_0	-245.705	509.410	-107.834	227.669	-90.156	192.312
C_1	-257.046	524.092	-107.966	225.932	-93.107	196.215
D_0	-246.145	508.290	-106.174	228.347	-87.308	190.616
D_1	-256.215	526.430	-106.321	226.642	-90.667	195.334
D_2	-256.585	525.171	-106.899	225.798	-93.102	198.203
D_3	-257.048	526.097	-107.970	227.939	-93.109	198.219
D_4	-257.049	526.097	-107.232	226.463	-93.109	198.219
E_0	-244.760	513.520	-105.871	235.742	-85.808	195.616
E_1	-247.415	506.830	-105.930	229.860	-86.362	190.723
E_2	-254.364	518.727	-106.322	222.643	-89.415	188.830
E_3	-256.292	518.585	-106.899	219.799	-92.673	191.346
E_4	-256.380	516.760	-107.646	219.291	-91.565	187.129
E_5	-263.024	532.049	-108.432	222.865	-97.748	201.496
E_6	-257.045	518.090	-107.970	219.941	-90.520	185.040

表2 茄子果长、果径、果形指数遗传模型的适合性检验¹⁾

Tab.2 Tests of goodness-of-fit for optimal inheritance model of fruit length, fruit diameter and fruit-shape index in eggplant

性状	模型	世代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
果长	E_1	P ₁	0.240(0.624)	0.107(0.743)	0.346(0.556)	0.1277(>0.05)	0.2127(>0.05)
		F ₁	0.020(0.887)	0.027(0.869)	0.012(0.914)	0.0456(>0.05)	0.1423(>0.05)
		P ₂	0.033(0.856)	0.017(0.895)	1.520(0.218)	0.1285(>0.05)	0.2385(>0.05)
		F ₂	0.000(0.998)	0.001(0.976)	0.013(0.908)	0.0300(>0.05)	0.0720(>0.05)
	D_0	P ₁	0.257(0.612)	0.117(0.733)	0.356(0.551)	0.1298(>0.05)	0.2141(>0.05)
		F ₁	0.011(0.917)	0.016(0.899)	0.011(0.918)	0.0446(>0.05)	0.1389(>0.05)
		P ₂	0.025(0.875)	0.025(0.874)	1.540(0.215)	0.1274(>0.05)	0.2359(>0.05)
		F ₂	0.001(0.974)	0.000(0.985)	0.041(0.840)	0.0339(>0.05)	0.0765(>0.05)
	C_0	P ₁	0.257(0.612)	0.117(0.733)	0.356(0.551)	0.1298(>0.05)	0.2141(>0.05)
		F ₁	0.011(0.917)	0.016(0.899)	0.011(0.918)	0.0446(>0.05)	0.1389(>0.05)
		P ₂	0.025(0.875)	0.025(0.874)	1.540(0.215)	0.1274(>0.05)	0.2359(>0.05)
		F ₂	0.032(0.858)	0.013(0.910)	0.058(0.810)	0.0601(>0.05)	0.0748(>0.05)
果径	E_3	P ₁	0.077(0.782)	0.309(0.578)	1.322(0.250)	0.0893(>0.05)	0.2000(>0.05)
		F ₁	0.078(0.781)	0.058(0.810)	0.014(0.907)	0.0606(>0.05)	0.1461(>0.05)
		P ₂	0.020(0.886)	0.144(0.704)	0.930(0.335)	0.0620(>0.05)	0.2022(>0.05)
		F ₂	0.089(0.765)	0.124(0.725)	0.063(0.802)	0.1002(>0.05)	0.1095(>0.05)
	E_4	P ₁	0.068(0.794)	0.220(0.639)	0.753(0.386)	0.0774(>0.05)	0.1890(>0.05)
		F ₁	0.064(0.800)	0.026(0.872)	0.113(0.737)	0.0602(>0.05)	0.1501(>0.05)
		P ₂	0.017(0.896)	0.096(0.757)	0.535(0.465)	0.0529(>0.05)	0.1910(>0.05)
		F ₂	0.076(0.783)	0.070(0.791)	0.000(0.992)	0.0967(>0.05)	0.1067(>0.05)
	E_6	P ₁	0.071(0.789)	0.210(0.647)	0.633(0.426)	0.0752(>0.05)	0.1868(>0.05)
		F ₁	0.075(0.784)	0.028(0.866)	0.152(0.697)	0.0618(>0.05)	0.1506(>0.05)
		P ₂	0.020(0.888)	0.093(0.760)	0.452(0.501)	0.0513(>0.05)	0.1895(>0.05)
		F ₂	0.286(0.593)	0.218(0.641)	0.042(0.837)	0.1250(>0.05)	0.1190(>0.05)
果形指数	E_2	P ₁	0.004(0.952)	0.076(0.783)	1.780(0.182)	0.0676(>0.05)	0.1750(>0.05)
		F ₁	0.232(0.630)	0.103(0.749)	0.340(0.560)	0.0413(>0.05)	0.1214(>0.05)
		P ₂	0.011(0.915)	0.702(0.402)	8.629(0.003)*	0.2370(>0.05)	0.2769(>0.05)
		F ₂	0.036(0.849)	0.037(0.848)	0.001(0.974)	0.0253(>0.05)	0.0499(>0.05)
	E_4	P ₁	0.007(0.934)	0.058(0.809)	1.662(0.197)	0.0647(>0.05)	0.1738(>0.05)
		F ₁	0.286(0.593)	0.148(0.700)	0.283(0.595)	0.0446(>0.05)	0.1241(>0.05)
		P ₂	0.015(0.902)	0.753(0.385)	8.965(0.003)*	0.2428(>0.05)	0.2768(>0.05)
		F ₂	0.120(0.730)	0.182(0.670)	0.135(0.713)	0.0741(>0.05)	0.0903(>0.05)
	E_6	P ₁	0.014(0.907)	0.051(0.822)	1.830(0.176)	0.0686(>0.05)	0.1786(>0.05)
		F ₁	0.356(0.551)	0.185(0.667)	0.347(0.556)	0.0520(>0.05)	0.1317(>0.05)
		P ₂	0.022(0.881)	0.761(0.383)	8.463(0.004)*	0.2350(>0.05)	0.2709(>0.05)
		F ₂	0.324(0.569)	0.306(0.580)	0.000(0.995)	0.0605(>0.05)	0.0779(>0.05)

1) U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验, 括号内为理论分布值, * 表示在 0.05 水平上差异显著; ${}_nW^2$: Smirnov 检验; D_n : Kolmogorov 检验.

从表3可知, 试验中果长的环境方差较小, 只占表型方差的 8.4%, 但果径的环境方差较大, 占表型方差的 36.5%, 因而果长的遗传率较高, 达 91.7%,

果径的遗传率较低, 只有 63.5%, 综合性状果形指数居于两者之间. 将 3 个性状的遗传率分解后, 都表现为主基因的遗传率远远大于多基因的遗传率.

表3 茄子果长、果径、果形指数最适遗传模型的遗传参数估计¹⁾

Tab.3 Estimates of genetic parameters for the most optimal inheritance model of fruit length, fruit diameter and fruit-shape index in eggplant

一阶参数	估计值			二阶参数	估计值		
	果长 (E_1)	果径 (E_4)	果形指数 (E_6)		果长 (E_1)	果径 (E_4)	果形指数 (E_6)
m	14.739	5.011	3.171	σ_p^2	6.431	0.422	0.493
d		0.498	-0.507	σ_{mg}^2	5.722	0.248	0.386
d_a	-2.341			σ_{pe}^2	0.171	0.020	0.041
d_b	0.142			σ_e^2	0.538	0.154	0.066
h_a	-2.789			$h_{mg}^2/\%$	89.0	58.8	78.4
h_b	-1.969			$h_{pe}^2/\%$	2.7	4.7	8.3
i	1.044			$h^2/\%$	91.7	63.5	86.7
j_{ab}	-1.067						
j_{ba}	-0.879						
l	3.398						
$[d]$	-4.339	0.876	-0.365				
$[h]$	2.439	0.144	0.869				

1) m : 双亲平均值; d : 主基因加性效应值; d_a 、 d_b : 各基因座加性效应值; h_a 、 h_b : 各基因座显性效应值; i : 加性×加性互作效应值; j_{ab} : 加性×显性互作效应值; j_{ba} : 显性×加性互作效应值; l : 显性×显性互作效应值; $[d]$: 多基因加性效应值; $[h]$: 多基因显性效应值; σ_p^2 : 表型方差; σ_{mg}^2 : 主基因方差; σ_{pe}^2 : 多基因方差; σ_e^2 : 环境方差; h_{mg}^2 : 主基因遗传率; h_{pe}^2 : 多基因遗传率; h^2 : 主基因+多基因遗传率。

3 讨论

以往对茄子果形性状的遗传分析只能估测基因的总体效应,不能解析单个基因座的遗传效应,主基因-多基因混合遗传模型实现了生统遗传学和孟德尔遗传学的统一.黄锐明等^[8-9]研究结果表明,茄子果长、果径都表现为加性-显性遗传特点,本研究进一步证明果长、果径除由2对主基因控制外,还有多基因的作用,控制果长的2对主基因效应有大有小,主基因、多基因都表现出加性、显性效应;控制果径的2对主基因主要表现为加性效应,而且是等效的,显性效应主要由其他微效基因产生.可见,主基因-多基因模型能更全面、深入地分析数量性状的遗传特点.本研究中果长、果径的多基因加性、显性效应值比较大,说明可能还存在一些效应值相对较大的基因,最近朱捷^[11]将主基因-多基因混合遗传模型拓展到3对主基因,应用拓展的模型分析,可能将第3个主基因分离出来.

果形性状是果长与果径性状拟合的结果,所得到的遗传模型与果长及果径不同,但在遗传率分解上表现与两者相似.分析 F_2 群体果长与果径的相关系数为0.20,两者间没有显著的相关性,这与前人对

果长与果径相关关系的研究结果^[12-13]类似.果长及果径相关系数小且不显著,说明2个性状独立进行遗传分析是合适的,所分析的果长与果径各自2个主基因间效应重叠的可能性小.

试验环境影响性状的表现,果长的环境方差比果径小得多,表现在遗传率上,从大到小依次为果长>果形指数>果径,这与井立军等^[7]的报道相同,说明育种中可在较早世代对茄子果长进行选择.从 F_1 果长接近中亲值可知,要选择长果形品种,2个亲本的果形要长,这对南方长茄品种的选育非常重要.

参考文献:

- [1] DAUNAY M C, LESTER R N, GEBHARDT C H, et al. Genetic resources of eggplant (*Solanum melongena* L.) and allied species: A new challenge for molecular geneticists and eggplant breeders [M]//VAN DEN BERG R G, BARENSE G W, MARIANI C. Solanaceae: V. Nijmegen: Nijmegen University Press, 2001: 251-274.
- [2] CHOUDHURI H C. Genetical studies in West African eggplant [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 1977, 37: 26-33.
- [3] PRABHU M, NATARAJAN S, PUGALENDHI L. Variability and heritability studies in F_5 and F_6 progenies of brinjal (*Solanum melongena*) [J]. American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture, 2009, 3(3): 306-309.
- [4] PRABHU M, NATARAJAN S, PUGALENDHI L. Genetic parameters in eggplant (*Solanum melongena*) backcross progenies [J]. American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture, 2009, 3(3): 275-279.
- [5] GOTOH K. Genetic studies on eggplant (*Solanum melongena* L.): I: Regression analysis of quantitative gene action [J]. Genetica, 1953, 26(1): 445-452.
- [6] 张仲保, 张真, 白秦安, 等. 茄子数量性状遗传研究[J]. 园艺学报, 1991, 18(3): 251-257.
- [7] 井立军, 崔鸿文, 张秉奎. 茄子品质性状遗传研究[J]. 西北农业学报, 1998, 7(1): 45-48.
- [8] 黄锐明, 陈国良, 谢晓凯, 等. 茄子果径遗传效应初探[J]. 长江蔬菜, 2006, (9): 45-46.
- [9] 黄锐明, 谢晓凯, 卢永奋, 等. 茄子果长遗传效应的初步研究[J]. 广东农业科学, 2006(7): 25-26.
- [10] 盖钧镛, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科技出版社, 2003: 96-168.
- [11] 朱捷. 植物数量性状遗传分离分析法的拓展[D]. 哈尔滨: 东北林业大学林学院, 2009.
- [12] 张继宁, 袁文业, 郭仰东. 茄子主要农艺性状的相关与通径分析[J]. 中国农学通报, 2007, 23(5): 290-292.
- [13] 王利英, 石瑶, 刘文明, 等. 茄子果实主要性状与果脐因素的相关和通径分析[J]. 天津农业科学, 2008, 14(5): 11-13.