

矮化蟠桃的育种实践与连锁遗传分析

牛 良 王志强 刘淑娥 宋银花 宗学普

(中国农业科学院郑州果树研究所, 河南郑州 450009)

摘 要: 利用乔化异质型蟠桃 ($Dw dw Ss$) 与矮化型圆桃 ($dw dw ss$) 或乔化异质型圆桃 ($Dw dw ss$) 进行有性杂交, 培育杂种实生苗, 对子代相关性状的分离情况进行了分析。结果显示, 乔化对矮化为一对等位基因, 且乔化对矮化为完全显性, 蟠桃与圆桃为一对等位基因, 蟠桃对圆桃为完全显性。在乔化异质型蟠桃 ($Dw dw Ss$) 与矮化型圆桃 ($dw dw ss$) 的正反交后代中, 没有出现矮化型蟠桃和乔化型圆桃, 乔化蟠桃与矮化圆桃的比例为 1:1; 在乔化异质型蟠桃 ($Dw dw Ss$) 与乔化异质型圆桃 ($Dw dw ss$) 的杂交后代中, 也同样没有出现矮化型蟠桃, 乔化蟠桃、乔化圆桃与矮化圆桃的分离比例为 2:1:1, 据此得出以下推论, 果实扁平性状与树体乔化性状完全连锁, 树体矮化性状与果实非扁平性状完全连锁, 即矮化突变与扁平果形突变分别发生在不同的同源染色体上, 两者之间没有发生过交换, 不产生 dwS 配子。

关键词: 蟠桃; 矮化; 育种; 连锁; 遗传

中图分类号: S 662.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2006) 05-0953-04

Linkage Analysis between Genes for Dwarf Tree and Round Fruit Shape in Peach (*Prunus persica* L.)

Niu Liang, Wang Zhiqiang, Liu Shu'e, Song Yinhua, and Zong Xuepu

(Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou, Henan 450009, China)

Abstract: Using 83 seedlings of 4 crosses between genotypes of $Dw dw Ss$ and $dw dw ss$, 18 seedlings of 1 cross between genotypes of $Dw dw ss$ and $Dw dw Ss$, we analyzed the segregation of the two peach traits based on the progenies. The results showed dwarf growth habit and flat fruit shape are qualitative inheritance. Dwarf growth habit is a recessive character while flat fruit shape is dominant. In progenies of the cross combinations of $Dw dw Ss \times dw dw ss$ or $dw dw ss \times Dw dw Ss$, there were no dwarf flat peach and non-dwarf round peach observed. The segregation ratio of Dw_Ss and $dw dw ss$ was 1:1. The two pairs of allelic gene were isolated with Mendelian ratio independently. We also failed getting dwarf flat peach in the cross combination of $Dw dw Ss \times Dw dw ss$, in progenies of which the segregation ratio of Dw_Ss Dw_ss $dw dw ss$ was 2:1:1. Based on above results, we supposed that dwarf tree (dw) was completely linked with round peach fruit (s), while flat peach fruit (S) was linked with non-dwarf tree (Dw). The dwarf gene and the gene controlled the flat fruit shape was located in different homologous chromosomes and there was no crossover happened. As a result, there was no dwS gamete produced.

Key words: Flat peach; Dwarf; Breeding; Complete linkage; Inherent

桃原产中国。蟠桃和矮化桃为普通桃的两个变种, 蟠桃的果形扁平形性状早在 1939 年即已由 Lesley^[1]命名, 并确定为显性遗传。姜全等^[2]通过对大量蟠桃 \times 蟠桃组合的分析后提出了蟠桃纯合致死的观点, 并指出所有蟠桃均为杂合体 Ss , 圆桃则为隐性纯合体 ss 。1945 年 Lammerts^[3]报道, 桃树的矮化性状为隐性遗传, 基因型为 $dw dw$ 。

桃树的矮化树体和扁平果形都具有很高的观赏性, 但迄今为止尚未见有关矮化蟠桃的记载及相关文献报道。1997 年宗学普等^[4]曾报道选育出桃特异种质——油蟠桃 NF9260, 此后, 作者利用该资

收稿日期: 2005-11-13; 修回日期: 2006-03-13

基金项目: 国家 '863' 计划项目 (2001AA241143); 国家科技攻关项目 (2002BA515B10)

源，开始了矮化油蟠桃育种的尝试。本文对这几年的育种实践进行总结，并对其中存在的问题进行了分析。

1 材料与方法

试验材料为 2002 年通过人工杂交所获得的杂种后代群体。杂交育种采用常规方法，于 3 月份始花初期采集父本花药，阴干或台灯下烘干，收集于授粉器小瓶中，保持干燥，于母本大蕾期至始花期去雄，并授以父本花粉，同时对花枝进行套袋，10~14 d 后解袋。果实于九成熟时采收，收集种子，经低温处理后破壳，催芽播种。杂种苗按组合集中定植于本所桃育种圃中，双行，株距 0.5 m，大行距 4 m，小行距 0.5 m，常规方法栽培管理，不施用任何植物生长调节物质。试验所用亲本及相关性状见表 1。

由于矮化性状与果形扁平性状均为质量性状，其鉴定相对简单，以目测为主，矮化性状的确定以节间、树体高度为主要指标。

表 1 试验有关亲本基本情况
Table 1 Characters and resources of the parents used

亲本 Parents	树体 Growth type	果形 Fruit shape	基因型 Genotype	来源 Resource
NF9260	乔化 Standard	蟠桃 Flat	<i>Dw dw Ss</i>	中国农科院郑州果树所 Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS
96-5-4	乔化 Standard	圆桃 Round	<i>Dw dw ss</i>	中国农科院郑州果树所, 杂种单株 Hybrid seedling from Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS
92-2-45	矮化 Dwarf	圆桃 Round	<i>dw dw ss</i>	中国农科院郑州果树所, 杂种单株 Hybrid seedling from Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS
99-33-32	乔化 Standard	蟠桃 Flat	<i>Dw dw Ss</i>	中国农科院郑州果树所 NF9260 × 92-2-45 杂种后代 Hybrid of NF9260 × 92-2-45 from Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS
97矮 1-11 Dw1-11	矮化 Dwarf	圆桃 Round	<i>dw dw ss</i>	中国农科院郑州果树所, 杂种单株 Hybrid seedling from Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS
曙光 Shuguang	乔化 Standard	圆桃 Round	<i>Dw dw ss</i>	中国农科院郑州果树所 Variety from Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS
白寿星/粉寿星 White Dwarf/Pink Dwarf	矮化 Dwarf	圆桃 Round	<i>dw dw ss</i>	嫁接实生单株 Budded seedling selection

2 结果与分析

2.1 乔化蟠桃 × 矮化圆桃或矮化圆桃 × 乔化蟠桃组合的分离分析

由表 2 杂种后代分离情况可知，NF9260 与矮化型杂交，后代均出现了矮化单株，因此可以肯定 NF9260 含有矮化基因；同理，99-33-32 也含有矮化基因。此外，据前人的研究结果，桃果实圆形对扁平形受一对等位基因控制，且扁平形对圆形为显性，蟠桃扁平形 *SS* 纯合致死^[2]，所有蟠桃均为杂合体，基因型为 *Ss*，而所有圆桃则为隐性纯合 *ss*。由此推断 NF9260、99-33-32 的基因型为 *Dw dw Ss*，97矮 1-11、白寿星、粉寿星、92-2-45 的基因型均为 *dw dw ss*。

表 2 乔化蟠桃 × 矮化圆桃或矮化圆桃 × 乔化蟠桃组合的分离分析
Table 2 Segregation of *Dw dw Ss* × *dw dw ss* or *dw dw ss* × *Dw dw Ss*

组合 Cross combination	总苗数 Total	乔化蟠桃 <i>Dw dw Ss</i>	乔化圆桃 <i>Dw dw ss</i>	矮化蟠桃 <i>dw dw Ss</i>	矮化圆桃 <i>dw dw ss</i>	χ^2 _c
NF9260 × 97矮 1-11 NF9260 × Dw1-11	51	25	0	0	26	0.0196
白寿星 × 99-33-32 White Dwarf × 99-33-32	19	9	0	0	10	0.0526
粉寿星 × 99-33-32 Pink Dwarf × 99-33-32	9	5	0	0	4	0.1111
92-2-45 × NF9260	4	2	0	0	2	0
合计 Total	83	41	0	0	42	0.0120

按两对独立基因的自由分离分析,矮化、蟠桃两个位点均为异质结合的单株与双位点均为隐性的单株杂交,不论正交或反交,后代均应出现4种类型,即乔化蟠桃、乔化圆桃、矮化蟠桃、矮化圆桃,且分离比例为1:1:1:1。但本试验中,4种类型分离比例为1:0:0:1,表现型只出现了亲本类型,不符合非等位基因的独立分配规律。此外,在表中所列4个组合中,蟠桃对圆桃,乔化对矮化的分离比例都接近1:1,卡方检验表明两对等位基因均符合孟德尔分离规律。据此,我们推测乔化与蟠桃(扁平果形)为一对连锁性状,且由于后代中没有出现交换类型,即交换值为0,表现为完全连锁。

2.2 乔化蟠桃 × 乔化圆桃或乔化圆桃 × 乔化蟠桃组合的分离分析

该组合群体为18个,乔化/矮化、蟠桃/圆桃两对相对性状的分离比例分别符合3:1和1:1的孟德尔比例,但后代中没有出现矮化蟠桃单株,按乔化与蟠桃连锁、矮化与圆桃连锁分析,乔化蟠桃、乔化圆桃与矮化圆桃的理论分离比例为2:1:1,卡方检验得 $\chi^2_c = 0.2222$,远小于 $\chi^2_{0.05,3} = 7.815$,符合2:1:1的理论分离比例,从另一方面验证了乔化与蟠桃、矮化与圆桃的连锁(表3)。

表3 乔化圆桃 (Dw dw ss) × 乔化蟠桃 (Dw dw Ss) 组合的分离分析

Table 3 Segregation of Dw dw ss × Dw dw Ss

组合 Cross combination	总苗数 Total	乔化蟠桃 Dw ₋ Ss	乔化圆桃 Dw ₋ ss	矮化蟠桃 dw dw Ss	矮化圆桃 dw dw ss	χ^2_c
96-5-4 × 99-33-32	18	10	4	0	4	0.2222

2.3 矮化突变与果形扁平突变的突变位点分析

众所周知,矮化桃与蟠桃分别为桃的两个突变体,由上述结果可知这两对性状为连锁性状,在染色体上,就只存在两种情况,其一是这两个突变位点在同一染色体上,其二就是分别位于同源的不同染色体上。由于在两对非等位基因结合的所有4种表现型中,只有矮化蟠桃没有出现,因此,我们推测,桃的矮化突变与果实扁平突变分别发生在不同的同源染色体上(图1),在减数分裂中,只产生Dw₋s、dw₋s、DwS 3种类型的配子,没有dwS配子。

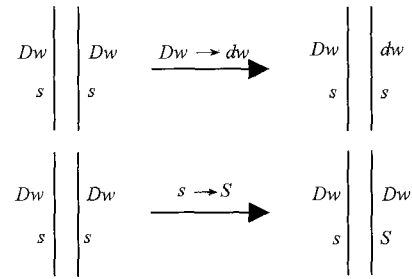


图1 矮化与果形扁平位点突变示意图

Fig. 1 Mutating of dwarf and flat fruit shape of peach

3 讨论

桃的染色体数为 $2n=16$,相对较少,且受寡基因控制的简单遗传性状较多,目前已知的就达20多对^[5,6],且多为重要的经济性状,这在果树,甚至在众多植物中都是不多见的。从染色体数看,在理论上,每9个遗传位点中有2个必定会出现连锁,但有关桃的连锁遗传的报道却比较少见,目前可查的仅有蔷薇花与木栓质三角、蟠桃与甜味、矮化与窄叶等少数几对连锁性状,而有报道的其它部分简单遗传性状则多表现为独立遗传^[5],对于这种现象,唯一可能的解释就是有关其连锁遗传的研究较少而缺乏足够的证据。

寿星桃与蟠桃是公认的桃的两个变种。作者通过研究认为果形扁平与树体矮化基因分别位于不同的同源染色体上(图1),对于这两个位点,只有一种类型的染色体不包含突变,即带有乔化性状位点和果实圆形性状位点的染色体,从进化角度上,该染色体应该是一条较为原始的染色体,即在这两个位点上没有发生突变。

表型水平上的性状和DNA水平上的基因之间的关系,存在几种不同的对应关系,即“一因一效”、“一因多效”和“一效多因”。在表型上的多性状也可能是同一基因的表达产物在不同代谢水平所起的多重效应引起的,性状的完全连锁除染色体上的物理连锁外,就是“一因多效”引起的“多

效”，即多性状。因为在基因水平上的同源性，这些性状多少都有些联系，如桃树叶片黄绿色者，其果肉黄色，花的萼筒内壁也为黄色。矮化与果实圆形位点连锁、乔化与蟠桃位点连锁的内在联系尚无迹可寻，因此二者之间可能为染色体上的物理连锁。Bailey等^[7,8]通过研究确立了粘核和肉质基因位点的连锁，但由于没有发现预期的离核、不溶质类型而不能肯定最后的结果，但如果离核与溶质，或粘核与不溶质是“一因多效”的话，将在表型性状上表现为完全连锁，很显然是不会出现离核、不溶质类型的。最新的基于形态学和分子生物学的研究结果显示，离核性状和溶质性状是由单一位点控制，该位点包含着至少一个内切多聚半乳糖醛酸酶基因^[9]，为离核与溶质的“一因多效”提供了新证据。虽然目前已有半离核不溶质类型^[10]的报道，但很可能是由于还有一些因素影响离核性状的表达。

蟠桃起源于中国。杨新国等^[11]认为其起源可能是多元的，即由硬肉桃、北方蜜桃和南方水蜜桃共同进化来的，南北方蟠桃间可能没有直接的起源关系，其理论依据是对48份不同类型桃种质的RAPD分析。汪祖华等^[12,13]在孢粉学、同工酶方面的分析也得出了同样的结果。据此推算，南北方蟠桃起源于不同的突变体，但目前尚没有任何证据表明南北方蟠桃出自于同一位点的突变，在理论上也存在出自不同位点的可能性。

此外，本文只是育种实践的总结性结论，杂交组合设计对于遗传分析尚不十分合理，杂种群体数量也嫌不足，尚有待进一步的工作。

参考文献：

- 1 Lesley J W. A genetic study of saucer fruit shape and other characters in the peach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1939, 37: 218 ~ 222
- 2 姜全, 郭继英, 郑书旗, 赵剑波. 蟠桃果形遗传分析. *果树科学*, 2000, 17 (增刊): 1 ~ 4
Jiang Q, Guo J Y, Zheng S Q, Zhao J B. A genetic analysis on fruit shape of peach. *Journal of Fruit Science*, 2000, 17 (Suppl): 1 ~ 4 (in Chinese)
- 3 Lammerts W E. The breeding of ornamental edible peaches for mild climates. I. Inheritance of tree and flower characters. *Amer. Jour. Bot.*, 1945, 32: 53 ~ 61
- 4 宗学普, 张贵荣, 王志强, 刘淑娥. 桃特种质——油蟠桃‘NF9260’. *果树科学*, 1997, 14 (4): 277
Zong X P, Zhang G R, Wang Z Q, Liu S E. Flat nectarine ‘NF9260’: a special peach germplasm. *Journal of Fruit Science*, 1997, 14 (4): 277 (in Chinese)
- 5 Monet R. Peach genetics: past, present and future. *Acta Horticulturae*, 1989, 254: 49 ~ 57
- 6 Monet R, Guye A, Roy M, Dachary N. Peach mendelian genetics: a short review and new results. *Agronomie*, 1996, 16: 321 ~ 329
- 7 Bailey J S, French A P. The inheritance of certain characters in the peach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1933, 29: 127 ~ 130
- 8 Bailey J S, French A P. The inheritance of certain fruit and foliage characters in the peach. *Mass. Agr. Exp. Sta. Bul.*, 1949, 452
- 9 Peace C P, Crisosto C H, Gradziel T M. Endopolygalacturonase: a candidate gene for *Freestone* and melting flesh in peach. *Molecular Breeding*, 2005, 16: 21 ~ 31
- 10 Beckman T G, Sherman W B. The nonmelting semi-freestone peach. *Fruit Varieties Journal*, 1996, 50 (3): 189 ~ 193
- 11 杨新国, 张开春, 秦岭, 王永熙. 桃种质亲缘演化关系的 RAPD 分析. *果树学报*, 2001, 18 (5): 276 ~ 279
Yang X G, Zhang K C, Qin L, Wang Y X. RAPD analysis of germplasm resources on peach. *Journal of Fruit Science*, 2001, 18 (5): 276 ~ 279 (in Chinese)
- 12 汪祖华, 周建涛. 桃种质的起源演化关系研究——花粉形态分析. *园艺学报*, 1990, 17 (3): 161 ~ 168
Wang Z H, Zhou J T. Pollen morphology of peach germplasm. *Acta Horticulturae Sinica*, 1990, 17 (3): 161 ~ 168 (in Chinese)
- 13 汪祖华, 陆振翔, 陆秀华. 桃品种的演化及分类研究——同工酶分析. *园艺学报*, 1990, 17 (4): 241 ~ 247
Wang Z H, Lu Z X, Lu X H. Study on the evolution and classification of peach varieties through isozyme analysis. *Acta Horticulturae Sinica*, 1990, 17 (4): 241 ~ 247 (in Chinese)