

茄子果形遗传研究

乔 军, 刘富中, 陈钰辉, 连 勇*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘 要: 以果形差异显著的 3 个茄子高代自交系 106 (扁圆)、114 (短筒) 和 111 (长筒) 为试验材料, 用人工和计算机图像测定相结合获得果形指数和三角果形指数, 通过 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 世代联合分析, 研究茄子果形性状遗传规律。结果表明: 组合 I (106×114) 和组合 II (114×111) 果形分离群体的果形指数以及组合 I 分离群体的三角果形指数均呈单峰偏态分布, 说明茄子果形属于数量性状, 存在主基因效应; 茄子果形性状符合 D-2 遗传模型, 即符合一对加性主基因 + 加性-显性多基因模型; 主基因遗传力以 F_2 代最高, 多基因遗传力以 B_2 代最高。茄子果形性状遗传总体表现出多基因遗传特征, 果形选择效率在 F_2 代中最高。

关键词: 茄子; 果形; 遗传; 数量性状

中图分类号: S 641.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 11-2121-10

Study on Inheritance of Eggplant Fruit Shape

QIAO Jun, LIU Fu-zhong, CHEN Yu-hui, and LIAN Yong*

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: In this study, three self-crossed eggplant lines that vary significantly in fruit shape 106 (Oblate), 114 (Short barrel) and 111 (Long tube) were used as materials. Artificial measurement and computer photograph analysis were used to obtain fruit shape index and fruit shape triangle index. The inheritance of fruit shape was investigated by a joint segregation analysis of P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 and F_2 generations. The results showed that fruit shape index in F_2 segregation population of two hybrid crosses (106×114 , 114×111) and fruit shape triangle index in F_2 segregation population of hybrid cross I fit single peak skewed distribution. The results proved that fruit shape trait is quantitative trait and it was controlled by main genes. The inheritance of eggplant fruit shape fit one additive major gene + additive-dominant polygene model (D-2 model). The highest major gene heritability was in F_2 population and the highest polygene heritability was in B_2 population. In summary, eggplant fruit shape trait was controlled by polygenes, the highest fruit shape selection efficiency was in F_2 .

Key words: eggplant; fruit shape; inheritance; quantitative trait

消费者对茄子 (*Solanum melongena* L.) 品种外观品质的要求存在极强的区域性 (张伟春和何明, 1998; 连勇 等, 2006), 选育符合销售区域消费者喜爱的商品果形是茄子育种的基本目标之一。

收稿日期: 2011 - 07 - 29; **修回日期:** 2011 - 10 - 18

基金项目: 国家科技支撑计划项目 (2009BADB8B01); 科技部国际科技合作项目 (2010DFA32350); 农业部园艺作物遗传改良重点开放实验室资助项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: lianyong@mail.caas.net.cn)

茄子果形指数性状具有较高的遗传力和较大的遗传变异系数(张仲宝和张真, 1991; 井立军 等, 1998)。黄锐明等(2006a, 2006b)分别对茄子果长和果径进行了遗传效应的初步研究, 认为果长和果径性状遗传均符合加性—显性遗传模型, 以加性效应为主。由于茄子果形性状复杂且不规则, 寻找客观反映果实形状特征的果形测定方法一直都是比较棘手的难题, 因此, 关于茄子果形遗传及果形性状的遗传模型研究至今少见报道。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2009—2010 年在中国农业科学院蔬菜花卉研究所廊坊试验基地进行。试验材料为果形差异显著的 3 个茄子高代自交系 106 (扁圆)、114 (短筒) 和 111 (长筒), 其平均果形指数分别为 0.854、3.468 和 5.009 (图 1)。2009 年春季在大棚选配亲本杂交获得 F_1 , 秋季在温室将 F_1 自交获得 F_2 , F_1 分别与两亲本回交获得 B_1 ($F_1 \times P_1$) 和 B_2 ($F_1 \times P_2$) 种子, 配制成 2 个组合 (组合 I 为 106×114 , 组合 II 为 114×111) 的 6 个世代遗传群体, 即 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 ($F_1 \times P_1$)、 B_2 ($F_1 \times P_2$) 和 F_2 。2010 年 6 个世代遗传群体同时定值于春露地, 不分离世代 P_1 、 P_2 、 F_1 各种 2 行 (26 株), 分离世代 B_1 、 B_2 各种 5 行 (65 株), F_2 种 18 行 (234 株), 株行距为 $60 \text{ cm} \times 70 \text{ cm}$, 高畦地膜覆盖, 常规栽培管理。根据茄子种质资源描述规范(李锡香和朱德蔚, 2006), 每株采收发育正常的对茄商品成熟果进行果形指数测算。

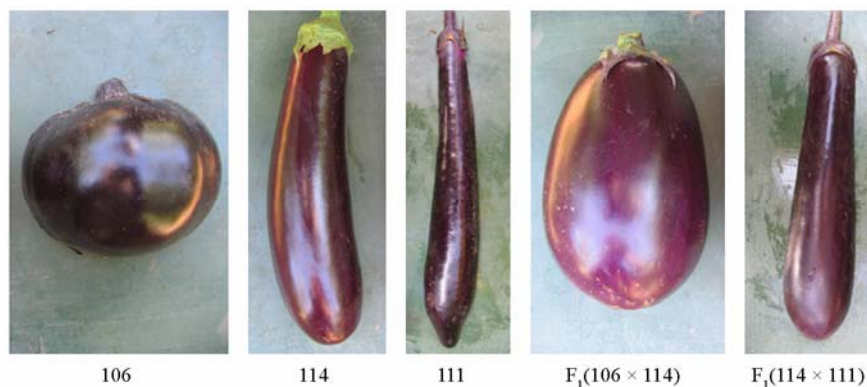


图 1 两个杂交组合的亲本及 F_1

Fig. 1 Parent and F_1 progenies of two hybrid crosses

1.2 果形指数测定

人工测定: 以果柄基部到果顶为纵径, 果实最大横切面宽度为横径, 利用标长 0.5 m、精确度 0.01 mm 的工业电子游标卡尺进行测量, 弯曲果实纵径数据采用布线法测量线绳长度获得。测量每株对茄果实, 计算果形指数, 果形指数 = 果实纵径/果实横径, 取平均值进行遗传分析。

计算机图像测定: 对果实进行深色背景纵剖拍照, 300 dpi JPEG 格式存储。照片导入 Tomato Analyzer 计算机软件分析系统 (Brewer et al., 2006), 获得果形指数和三角果形指数, 取平均值进行遗传分析。三角果形指数 (Triangle) 是 Tomato Analyzer 分析软件中定义的一个果实形状描述指数, 是指果实下部横径 (距底端 10% 纵径距离处果实横径) 与上部横径 (距顶端 10% 纵径距离处果实横径) 的比值 (Brewer et al., 2006)。

组合 I 的 6 个世代群体果形指数和三角果形指数通过 Tomato Analyzer 软件分析获得; 组合 II 因 6

个世代群体中部分果形有弯曲，不适合 Tomato Analyzer 软件分析，通过人工测量计算获得果形指数。

1.3 果形类型描述

根据茄子种质资源描述规范（李锡香和朱德蔚，2006），按果形指数区间对应果形类型描述试验中出现的果形类型。本试验中涉及到的茄子果形类型及对应果形指数区间见表 1。

表 1 茄子果形分类标准
Table 1 Eggplant fruit shape classification standard

果形类型 Fruit shape type	果形指数区间 Fruit shape index interval	果形类型 Fruit shape type	果形指数区间 Fruit shape index interval
扁圆 Oblate	$H/D \leq 0.9$	长卵 Long oval	$2.0 < H/D \leq 3.5$
圆球 Ball	$0.9 < H/D \leq 1.1$	短筒 Short barrel	$2.0 < H/D \leq 6.5$, 果长 Fruit length ≤ 20 cm
高圆 High round	$1.1 < H/D \leq 2.0$	长筒 Long barrel	$2.0 < H/D \leq 6.5$, 果长 Fruit length > 20 cm
卵圆 Oval	$1.1 < H/D \leq 2.0$	长条 Strip	$6.5 < H/D \leq 10.0$, 果长 Fruit length > 20 cm

1.4 统计分析方法

试验数据采用盖钧益等（2003）多世代联合的数量性状分离分析方法Ⅱ—— P_1 、 F_1 、 P_2 、 B_1 、 B_2 和 F_2 联合分析方法进行处理分析。包括一对主基因（A），两对主基因（B），多基因（C），一对主基因 + 多基因（D）和两对主基因 + 多基因（E）共 5 类 24 个遗传模型。通过极大似然估计法和 IECM 算法对混合分布中的有关成分分布参数作出估计，根据 AIC 准则和适合检验选择最优模型，通过最小二乘法估计相应一阶和二阶遗传参数。统计分析选用南京农业大学章元明教授的多世代分离模型软件（<http://jpkc.Njau.edu.cn/swtj/show.asp?classid=35&articleid=44&classtype=26>）。

2 结果与分析

2.1 亲本及杂交后代的果形分布

2.1.1 P_1 、 P_2 和 F_1 果形分布

组合 I 中，扁圆果形母本 106 与短筒果形父本 114 杂交， F_1 果形为卵圆形；组合 II 中，短筒果形母本 114 与长筒果形父本 111 杂交， F_1 果形为短筒形（图 1，表 2）。

2 个组合亲本间果形指数和三角果形指数差异显著， F_1 果形指数平均值均介于亲本之间并倾向低值亲本，组合 I 的 F_1 三角果形指数平均值表现超亲。说明供试 2 个杂交组合均适合进行 6 世代遗传分析。

表 2 亲本及 F_1 代果形（三角果形）指数平均值
Table 2 Average fruit shape (triangle) index in parents and F_1

组合 Cross	亲本 Parent	果形指数平均值 Average of fruit shape index			三角果形指数平均值 Average of fruit shape triangle index		
		P_1	F_1	P_2	P_1	F_1	P_2
I	106 × 114	0.854	1.440	3.468	0.784	1.242	1.010
II	114 × 111	3.468	4.118	5.009	-	-	-

2.1.2 F_2 果形分布

图 2 和图 3 为 2 个组合 F_2 群体果形的代表类型。组合 I 的 F_2 分离世代果形指数在 0.886 ~ 2.519 之间，有亲本类型的扁圆和短筒形，还有圆球、高圆、卵圆及长卵圆等过渡类型，没有出现超亲类型；组合 II 的 F_2 分离世代果形指数在 1.4945 ~ 7.1635 之间，不但有亲本类型的短筒、长筒形及其过渡类型，还出现了卵圆、长卵和长条等超亲类型果形。目测结果说明茄子果形可能是数量遗传性状。



图 2 杂交组合 I 部分 F_2 分离群体果形表现

A: 扁圆; B: 圆球; C: 高圆; D: 卵圆; E: 长卵; F: 短筒。

Fig. 2 Fruit shape of F_2 population in cross I

A: Oblate; B: Ball; C: High round; D: Oval; E: Long oval; F: Short barrel.



图 3 杂交组合 II 部分 F_2 分离群体果形表现

A: 卵圆; B: 长卵; C: 短筒; D: 长筒; E: 长条。

Fig. 3 Fruit shape of F_2 population in cross II

A: Oval; B: Long oval; C: Short barrel; D: Long tube; E: Strip.

统计分析结果显示，组合 I、组合 II 的 F₂ 果形分离群体的果形指数（图 4，A，C）和组合 I 三角果形指数（图 4，B）均呈单峰偏态分布，说明茄子果形属于数量性状，存在主基因的影响。F₂ 果形分离群体分布曲线缺乏规律性，不完全符合经典的数量性状遗传，可能还有多基因和环境等因素的多重影响。说明茄子果形遗传可能受主基因和多基因共同影响。

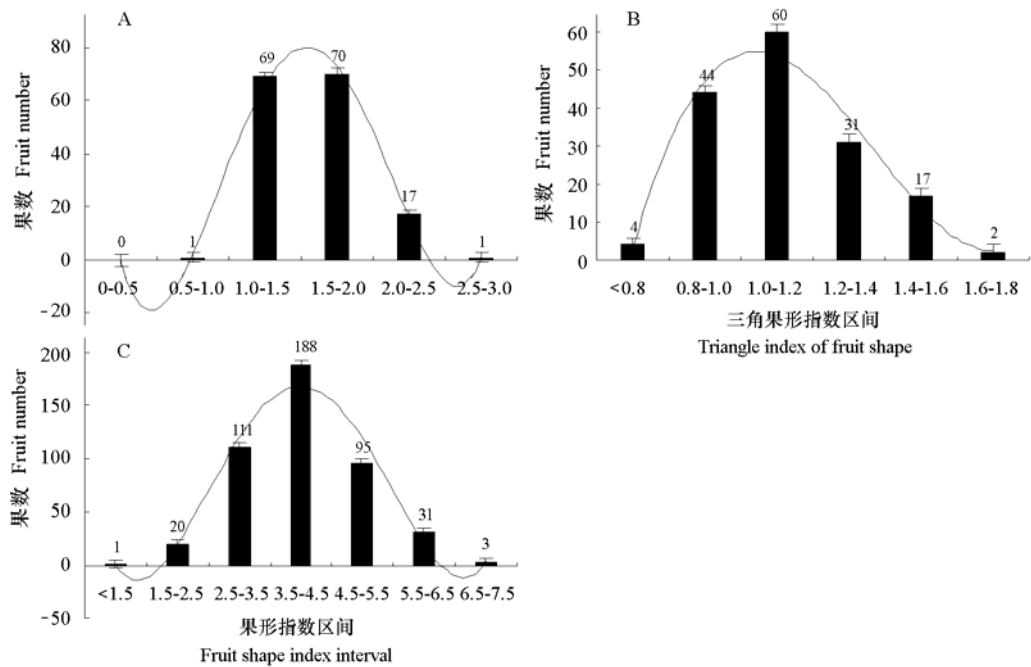


图 4 杂交组合 I 的 F₂ 果形指数 (A) 和三角果形指数 (B) 以及杂交组合 II 的 F₂ 果形指数 (C) 分布图
Fig. 4 Distribution map of fruit shape index (A) and triangle index of fruit shape (B) in F₂ population of cross I and fruit shape index (C) in F₂ population of cross II

2.2 最优遗传模型的选择与检验

以 6 个世代群体的果形指数及三角果形指数测定值为基础，应用 6 世代分离分析软件计算 23 个遗传模型的 AIC 值（表 3）。根据 6 世代联合分析原则，选择 AIC 值较小的 3 个遗传模型进行适合性检验，从中选出参数达到显著差异数量最少的模型作为最优模型。表 3 所列为供试 2 个组合果形指数和组合 I 的三角果形指数遗传模型 AIC 值。

表 3 杂交组合 I 和 II 各遗传模型的 AIC 值比较
Table 3 AIC value of different models in cross I and cross II

组合 I Cross I			组合 II Cross II		
模型 Model	果形指数 Fruit shape index	三角果形指数 Triangle index of fruit shape	果形指数 Fruit shape index	模型 Model	果形指数 Fruit shape index
A-1	447.229	- 346.410	1 978.001	D-0	70.326
A-2	501.310	- 345.317	1 987.460	D-1	78.088
A-3	573.335	- 283.936	1 987.887	D-2	76.089
A-4	840.165	- 275.115	2 040.548	D-3	80.253
B-1	144.343	- 385.910	1 955.422	D-4	91.041
B-2	165.422	- 349.179	1 950.209	E-0	78.004
B-3	489.166	- 339.078	2 109.582	E-1	82.318
B-4	385.421	- 353.736	2 004.114	E-2	85.192
B-5	360.152	- 303.461	1 984.007	E-3	88.279
B-6	358.158	- 305.483	1 999.686	E-4	110.278
C-0	58.203	- 388.768	1 947.471	E-5	81.204
C-1	88.564	- 362.118	1 953.658		

由表 3 可以看出, 组合 I 中果形指数 AIC 值相对较小的 3 个遗传模型是 C-0、D-0 和 D-2 模型。表 4 为这 3 个遗传模型适合性检验结果, C-0、D-0 模型分别有 8 个和 7 个统计量达到显著水平, D-2 模型有 15 个达到显著水平。D-0 模型有 7 个适合性检验统计量与分离群体的分布不一致, 在 3 个模型中偏差最少, D-0 遗传模型应该是最优模型。

表 4 杂交组合 I 模型果形指数的适合性检验
Table 4 Compatibility test of fruit shape index model in cross I

模型 Model	群体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
C-0	P ₁	0 (0.9981)	1.442 (0.2298)	23.163 (0.0000) **	0.9472 (< 0.05) *	0.3714 (< 0.05) *
	P ₂	0.002 (0.9691)	0.656 (0.4178)	11.500 (0.0007) **	0.3341 (> 0.05)	0.1658 (< 0.05) *
	F ₁	0.023 (0.8794)	1.197 (0.2739)	14.355 (0.0002) **	0.3157 (> 0.05)	0.1735 (< 0.05) *
	B ₁	0.397 (0.5285)	0.317 (0.5736)	0.036 (0.8489)	0.1790 (> 0.05)	0.1047 (< 0.05) *
	B ₂	0.206 (0.6501)	0.086 (0.7699)	0.345 (0.5572)	0.0973 (> 0.05)	0.0672 (> 0.05)
	F ₂	0.451 (0.5016)	0.258 (0.6115)	0.325 (0.5684)	0.1770 (> 0.05)	0.0704 (> 0.05)
D-0	P ₁	0 (0.9968)	1.341 (0.2468)	21.602 (0.0000) **	0.8222 (< 0.05) *	0.3490 (< 0.05) *
	P ₂	0.003 (0.9571)	0.289 (0.5910)	5.561 (0.0184) *	0.1805 (> 0.05)	0.1313 (> 0.05)
	F ₁	0.041 (0.8392)	2.209 (0.1372)	26.615 (0.0000) **	0.5184 (< 0.05) *	0.2138 (> 0.05)
	B ₁	0.088 (0.7669)	1.309 (0.2526)	11.753 (0.0006) **	0.4065 (> 0.05)	0.1405 (> 0.05)
	B ₂	1.021 (0.3123)	0.978 (0.3228)	0.002 (0.9667)	0.1759 (> 0.05)	0.0789 (> 0.05)
	F ₂	0.024 (0.8768)	0 (0.9939)	0.324 (0.5690)	0.0493 (> 0.05)	0.0448 (> 0.05)
D-2	P ₁	8.563 (0.0034) **	4.629 (0.0314) *	7.438 (0.0064) **	1.6316 (< 0.05) *	0.5114 (< 0.05) *
	P ₂	4.572 (0.0325) *	2.573 (0.1087)	3.478 (0.0622)	0.6460 (< 0.05) *	0.2399 (< 0.05) *
	F ₁	0.150 (0.6981)	2.693 (0.1008)	25.622 (0.0000) **	0.5126 (< 0.05) *	0.2111 (> 0.05)
	B ₁	9.093 (0.0026) **	12.207 (0.0005) **	5.274 (0.0217) *	1.3420 (< 0.05) *	0.2287 (< 0.05) *
	B ₂	2.899 (0.0886)	2.633 (0.1046)	0.011 (0.9179)	0.3659 (> 0.05)	0.1056 (> 0.05)
	F ₂	0.022 (0.8810)	0 (0.9887)	0.274 (0.6008)	0.0482 (> 0.05)	0.0442 (> 0.05)

注: U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量; ${}_nW^2$ 为 Smirnov 检验统计量; D_n 为 Kolmogorov 检验统计量。* 表示 0.05 水平上差异显著; ** 表示 0.01 水平上差异显著。

Note: U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 are statistic of uniformity test; ${}_nW^2$ is statistic of Smirnov test; D_n is statistic of Kolmogorov test. * indicates different significance at $P < 0.05$ level. ** indicates the different significance at $P < 0.01$ level.

表 5 杂交组合 I 模型三角果形指数的适合性检验
Table 5 Compatibility test of triangle index of fruit shape model in cross I

模型 Model	群体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
D-1	P ₁	0.080 (0.7773)	0.010 (0.9191)	0.475 (0.4907)	0.0819 (> 0.05)	0.1514 (> 0.05)
	P ₂	0 (0.9871)	0.092 (0.7617)	1.324 (0.2499)	0.0631 (> 0.05)	0.0787 (> 0.05)
	F ₁	0.132 (0.7161)	0 (0.9866)	1.800 (0.1797)	0.1238 (> 0.05)	0.1427 (> 0.05)
	B ₁	0.398 (0.5280)	0.363 (0.5469)	0.001 (0.9726)	0.1194 (> 0.05)	0.1030 (> 0.05)
	B ₂	0.115 (0.7343)	0.406 (0.5242)	1.521 (0.2175)	0.0687 (> 0.05)	0.0639 (> 0.05)
	F ₂	0.115 (0.7340)	0.163 (0.6863)	0.090 (0.7647)	0.0373 (> 0.05)	0.0437 (> 0.05)
D-2	P ₁	0.080 (0.7773)	0.010 (0.9192)	0.475 (0.4905)	0.0819 (> 0.05)	0.1515 (> 0.05)
	P ₂	0 (0.9871)	0.092 (0.7617)	1.323 (0.2501)	0.0631 (> 0.05)	0.0787 (> 0.05)
	F ₁	0.132 (0.7161)	0 (0.9867)	1.801 (0.1796)	0.1239 (> 0.05)	0.1427 (> 0.05)
	B ₁	0.398 (0.5280)	0.363 (0.5470)	0.001 (0.9720)	0.1194 (> 0.05)	0.1030 (> 0.05)
	B ₂	0.115 (0.7343)	0.406 (0.5242)	1.521 (0.2175)	0.0687 (> 0.05)	0.0639 (> 0.05)
	F ₂	0.115 (0.7340)	0.163 (0.6863)	0.090 (0.7647)	0.0373 (> 0.05)	0.0437 (> 0.05)
D-3	P ₁	0.081 (0.7765)	0.010 (0.9221)	0.502 (0.4786)	0.0823 (> 0.05)	0.1521 (> 0.05)
	P ₂	0 (0.9854)	0.089 (0.7652)	1.264 (0.2610)	0.0619 (> 0.05)	0.0787 (> 0.05)
	F ₁	0.131 (0.7174)	0 (0.9917)	1.850 (0.1737)	0.1250 (> 0.05)	0.1431 (> 0.05)
	B ₁	0.399 (0.5276)	0.351 (0.5536)	0.006 (0.9387)	0.1195 (> 0.05)	0.1035 (> 0.05)
	B ₂	0.115 (0.7348)	0.405 (0.5247)	1.519 (0.2178)	0.0686 (> 0.05)	0.0639 (> 0.05)
	F ₂	0.115 (0.7342)	0.163 (0.6866)	0.089 (0.7650)	0.0373 (> 0.05)	0.0437 (> 0.05)

注: U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量; ${}_nW^2$ 为 Smirnov 检验统计量; D_n 为 Kolmogorov 检验统计量。

Note: U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 are statistic of uniformity test; ${}_nW^2$ is statistic of Smirnov test; D_n is statistic of Kolmogorov test.

三角果形指数是果形研究的重要参考指标,由表 3 可以看出,组合 I 中三角果形指数 AIC 值相对较小的 3 个模型依次是 D-1、D-2 和 D-3,最优模型应从中选出。这 3 个模型适合性检验结果(表 5)显示:3 个模型的适合性检验统计量均没有一个达到显著水平,说明模型与分离群体分布吻合度非常好,达到 100%,有利于得到准确的遗传分析结果。根据 AIC 值最小准则,D-2 模型为最优遗传模型。

表 6 为组合 II 果形指数 AIC 值相对较小 3 个模型 D-1、D-2 和 D-3 的适合性统计分析结果,3 个模型适合性统计量没有一个达到显著。根据 AIC 值最小准则,D-2 模型为最优遗传模型。

表 6 杂交组合 II 模型的适合性检验
Table 6 Compatibility test of genetic model in cross II

模型 Model	群体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
D-1	P ₁	0.015 (0.9010)	0.000 (0.9940)	0.204 (0.6515)	0.0606 (> 0.05)	0.1171 (> 0.05)
	P ₂	0.094 (0.7594)	0.017 (0.8957)	2.927 (0.0871)	0.1045 (> 0.05)	0.0960 (> 0.05)
	F ₁	0.053 (0.8172)	0.283 (0.5949)	1.518 (0.2180)	0.0707 (> 0.05)	0.1455 (> 0.05)
	B ₁	0.630 (0.4275)	0.602 (0.4378)	0.001 (0.9760)	0.1103 (> 0.05)	0.0572 (> 0.05)
	B ₂	0.091 (0.7629)	0.120 (0.7288)	0.048 (0.8271)	0.0363 (> 0.05)	0.0441 (> 0.05)
	F ₂	0.094 (0.7592)	0.223 (0.6370)	0.491 (0.4834)	0.0424 (> 0.05)	0.0241 (> 0.05)
D-2	P ₁	0.015 (0.9010)	0.000 (0.9940)	0.204 (0.6515)	0.0606 (> 0.05)	0.1171 (> 0.05)
	P ₂	0.094 (0.7594)	0.017 (0.8956)	2.927 (0.0871)	0.1045 (> 0.05)	0.0960 (> 0.05)
	F ₁	0.053 (0.8172)	0.283 (0.5949)	1.518 (0.2180)	0.0707 (> 0.05)	0.1455 (> 0.05)
	B ₁	0.630 (0.4275)	0.602 (0.4378)	0.001 (0.9760)	0.1103 (> 0.05)	0.0572 (> 0.05)
	B ₂	0.091 (0.7629)	0.120 (0.7288)	0.048 (0.8272)	0.0363 (> 0.05)	0.0441 (> 0.05)
	F ₂	0.094 (0.7595)	0.222 (0.6371)	0.491 (0.4833)	0.0424 (> 0.05)	0.0240 (> 0.05)
D-3	P ₁	0.016 (0.9005)	0.000 (0.9935)	0.204 (0.6515)	0.0606 (> 0.05)	0.1170 (> 0.05)
	P ₂	0.094 (0.7592)	0.017 (0.8958)	2.927 (0.0871)	0.1046 (> 0.05)	0.0960 (> 0.05)
	F ₁	0.053 (0.8175)	0.282 (0.5951)	1.517 (0.2180)	0.0707 (> 0.05)	0.1455 (> 0.05)
	B ₁	0.629 (0.4277)	0.601 (0.4383)	0.001 (0.9773)	0.1102 (> 0.05)	0.0571 (> 0.05)
	B ₂	0.090 (0.7638)	0.119 (0.7298)	0.047 (0.8278)	0.0362 (> 0.05)	0.0440 (> 0.05)
	F ₂	0.094 (0.7591)	0.223 (0.6369)	0.491 (0.4835)	0.0424 (> 0.05)	0.0241 (> 0.05)

注: U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量; ${}_nW^2$ 为Smirnov检验统计量; D_n 为Kolmogorov检验统计量。

Note: U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 are statistic of uniformity test; ${}_nW^2$ is statistic of Smirnov test; D_n is statistic of Kolmogorov test.

试验结果分析表明:组合 I 果形指数最优遗传模型为 D-0 模型,组合 I 三角果形指数和组合 II 果形指数最优遗传模型为 D-2 模型。D-0 遗传模型在组合 I (扁圆 × 短筒)中有 7 个适合性检验统计量与分离群体的分布不一致,D-2 遗传模型与组合 I 三角果形指数和组合 II (短筒 × 长筒)果形指数遗传模型吻合度 100%,说明茄子果形性状符合 D-2 遗传模型,即符合一对加性主基因 + 加性—显性多基因模型。

2.3 最适模型的遗传参数估计

上述统计分析结果表明,茄子果形性状遗传最适模型为 D-2 模型。由表 7 可以看出,只有一对主基因控制组合 I 三角果形指数遗传,且完全是加性遗传,加性效应值为 -0.131304。多基因加性效应、显性效应及显性度分别为 -0.113696、0.032926 和 -0.289595,表现出负向不完全显性;主基因遗传率以 F₂ 最高 (52.70%);多基因遗传率以 B₂ 最高 (46.93%),其次是 F₂ 为 19.96%。

组合 II 果形指数遗传(表 8)与组合 I 三角果形指数遗传一样,是一对主基因控制的加性遗传,加性效应值为 -0.530313。多基因加性效应、显性效应及显性度分别为 -0.078668、-0.263466 和 3.349087,表现出正向超显性;主基因遗传率以 F₂ 最高 (36.53%),多基因遗传率 B₂ 最高达 66.25%,其次 B₁ 为 58.61%,F₂ 为 42.15%。

分析结果表明：茄子果形性状遗传总体表现出明显的多基因遗传特征，果形选择效率在 F₂ 中最高。果形主要受加性基因控制，在育种工作中要重视亲本果形的选择，便于充分利用基因的累加效应。

表 7 组合 I 的 6 世代联合分析的三角果形指数的遗传参数估计 (D-2 模型)

Table 7 Estimated genetic parameters of triangle index of fruit shape using joint analysis of six generations in cross I

一阶遗传参数 First order genetic parameter	估计值 Estimates	二阶遗传参数 Second order genetic parameter	估计值 Estimates		
			B ₁	B ₂	F ₂
<i>m</i>	1.045233	δ_p^2	0.012372	0.023833	0.044250
<i>d</i>	- 0.131304	δ^2	0.012097	0.012097	0.012097
[<i>d</i>]	- 0.113696	δ_{mg}^2	0.000275	0.000551	0.023322
[<i>h</i>]	0.032926	δ_{pg}^2	0	0.011185	0.008831
		$h_{mg}^{2/\%}$	2.22	2.31	52.70
		$h_{pg}^{2/\%}$	0	46.93	19.96

注：*m*：群体均值；*d*：主基因的加性效应；[*d*]：多基因的加性效应；[*h*]：多基因的显性效应； δ_p^2 ：表型方差； δ^2 ：误差方差； δ_{mg}^2 ：主基因方差； δ_{pg}^2 ：多基因方差； h_{mg}^2 ：主基因遗传率； h_{pg}^2 ：多基因遗传率。

Note: *m*: Mean of graduation; *d*: Major gene additive effect; [*d*]: Polygene additive; [*h*]: Polygene dominant effect; δ_p^2 : Phenotypic variance; δ^2 : Error variance; δ_{mg}^2 : Main gene variance; δ_{pg}^2 : Multigenes variance; h_{mg}^2 : Major gene heritability; h_{pg}^2 : Polygene heritability

表 8 组合 II 的 6 世代联合分析的果形指数的遗传参数估计 (D-2 模型)

Table 8 Estimated genetic parameters of fruit shape index by joint analysis of six generations in cross II

一阶遗传参数 First order genetic parameter	估计值 Estimates	二阶遗传参数 Second order genetic parameter	估计值 Estimates		
			B ₁	B ₂	F ₂
<i>m</i>	4.281290	δ_p^2	0.517591	0.635661	0.917386
<i>d</i>	- 0.530313	δ^2	0.195531	0.195531	0.195531
[<i>d</i>]	- 0.078668	δ_{mg}^2	0.018678	0.019034	0.335141
[<i>h</i>]	- 0.263466	δ_{pg}^2	0.303382	0.421096	0.386714
		$h_{mg}^{2/\%}$	3.61	2.99	36.53
		$h_{pg}^{2/\%}$	58.61	66.25	42.15

注：*m*：群体均值；*d*：主基因的加性效应；[*d*]：多基因的加性效应；[*h*]：多基因的显性效应； δ_p^2 ：表型方差； δ^2 ：误差方差； δ_{mg}^2 ：主基因方差； δ_{pg}^2 ：多基因方差； h_{mg}^2 ：主基因遗传率； h_{pg}^2 ：多基因遗传率。

Note: *m*: Mean of graduation; *d*: Major gene additive effect; [*d*]: Polygene additive; [*h*]: Polygene dominant effect; δ_p^2 : Phenotypic variance; δ^2 : Error variance; δ_{mg}^2 : Main gene variance; δ_{pg}^2 : Multigenes variance; h_{mg}^2 : Major gene heritability; h_{pg}^2 : Polygene heritability.

3 讨论

自从 Khambanonda (1950) 提出采用果实纵径与横径的比值作为果形指数进行果形遗传分析以来，果形指数已被大量应用于园艺作物果形性状遗传相关研究（乔军 等，2011）。然而果形指数描述果形性状不能完全反应一些果形的真实特征。近年来为了更加客观反映果实形状特征，对果形指数测定方法进行改进，发展了一些附加的测量指标（White & Bailey, 1995; van der Knaap & Tanksley, 2003; Frary et al., 2004）。Brewer 等（2006）建立的番茄果形分析软件 Tamoto Analyzer，通过果实纵剖照片采集，导入到果形软件中，实现自动勾勒果实轮廓线，并显示果形指数、三角果形指数等相关参数，丰富了果形表达方式，缺点是对发生弯曲的果实不能测定。三角果形指数（Triangle）是 Brewer 等（2006）开发的 Tomato Analyzer 计算机分析软件中定义的一个果实形状描述指数，是指距果实底端 10% 纵径距离处果实横径与距顶端 10% 纵径距离处果实横径的比值，指数 > 1 说明果实顶部宽度大于果实底部宽度（类似倒三角），指数 < 1 说明果实顶部宽度小于果实底部宽度，它可以区分具有相同果形指数但果实上下不均匀的情况，例如高圆与卵圆形茄子果形指

数相近, 三角果形指数差异明显。本试验中供试材料组合 I 的 F_2 群体出现大量高圆、卵圆及长卵形等过渡类型, 仅采用果形指数描述不能很好地区分许多类型。因此, 在分析果形指数遗传的基础上, 对供试材料组合 I 的三角果形指数进行了遗传分析比较, 以期更客观地反映茄子果形性状遗传的规律。

果形性状遗传相关研究表明, 瓜、果蔬菜果形是数量遗传性状, 适用于盖均镒等 (2003) 提出的主基因与多基因联合分析方法 (李秀秀 等, 2002; 李建友 等, 2005; 徐锦华 等, 2007; 高军 等, 2007; 成颖 等, 2008; 张树根 等, 2008; Fernández-Silva et al., 2009)。本试验统计分析结果显示 2 个供试茄子组合果形指数和组合 I 三角果形指数均呈单峰偏态分布, 果形属于数量性状, 存在主基因的影响, 说明主基因与多基因联合分析方法适用于茄子果形性状遗传分析研究。

关于茄子果形性状遗传研究的相关报道很少, 黄锐明等 (2006a, 2006b) 以两个长果形茄子自交系为材料, 分别对果长和果实横径遗传效应进行研究, 结果表明, 茄子果长和果径均属于数量遗传, 符合加性—显性遗传模型, 以加性效应为主。本试验中选用 3 个果形指数差异显著的茄子高代自交系为亲本, 构建了扁圆 \times 短筒组合 (组合 I) 和短筒 \times 长筒组合 (组合 II) 两个杂交组合, 应用多世代联合的数量性状分离分析方法 II, 对 6 个世代的果形指数和三角果形指数进行联合分析, 期望能够更客观地揭示茄子果形性状遗传规律。研究结果表明: 虽然两个组合果形指数遗传模型略有差异, 基本符合主基因—多基因复合遗传。鉴于组合 I 果形指数在 D-0 遗传模型 30 个统计量中有 7 个达到显著, 而组合 II 果形指数和组合 I 三角果形指数在 D-2 遗传模型 30 个统计量中没有一个达到显著, 模型吻合度达到 100%, 茄子果形性状遗传应该是符合 D-2 遗传模型, 受一对加性主基因 + 加性—显性多基因控制。遗传效应分析说明, 茄子果形性状遗传总体表现出明显的多基因遗传特征, 属于主基因—多基因混合遗传, 其遗传效应符合加性—显性—上位性遗传模型, 以加性效应为主。主基因遗传率在 F_2 较高, 多基因遗传率在 B_2 较高。主基因遗传率较高, 在 F_2 分离世代选择效率也较高, 为避免果形主基因丢失, 适合早世代选种。多基因遗传率在回交世代中较高, 表示要想获得多基因控制的目标性状最适合采用回交育种手段。

果形是一对加性主基因控制的数量遗传性状, 遗传率较高, 在实际育种工作中, 要重视亲本果形的选择。同时应注意环境影响对果形基因的表达有累加作用, 在后期选种时应该综合考虑果形表现。

References

- Brewer M T, Lang L, Fujimura K, Dujmovic N, Gray S, van der Knaap E. 2006. Development of a controlled vocabulary and software application to analyze fruit shape variation in tomato and other plant species. *Plant Physiology*, 141 (1): 15 – 25.
- Cheng Ying, Li Hai-tao, Lü Shu-wen. 2008. Genetic analysis of fruit shape index using mixed major gene plus polygenes inheritance model in var. *cerasiforme*. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 23 (6): 164 – 167. (in Chinese)
- 成 颖, 李海涛, 吕书文. 2008. 樱桃番茄果形主基因—多基因混合遗传分析. *华北农学报*, 23 (6): 164 – 167.
- Fernández-Silva I, Moreno E, Eduardo I, Arús P, Álvarez J, Monforte A. 2009. On the genetic control of heterosis for fruit shape in melon (*Cucumis melo* L.). *Journal of Heredity*, 100 (2): 229 – 235.
- Frery A, Fulton T M, Zamir D, Tanksley S D. 2004. Advanced backcross QTL analysis of a *Lycopersicon esculentum* \times *L. pennellii* cross and identification of possible orthologs in the Solanaceae. *Theoretical and Applied Genetics*, 108 (3): 485 – 496.
- Gai Jun-yi, Zhang Yuan-ming, Wang Jian-kang. 2003. Genetic system of quantitative traits in plants. Beijing: Science Press: 224 – 260. (in Chinese)
- 盖均镒, 章元明, 王健康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社: 224 – 260.
- Gao Jun, Xu Hai, Su Xiao-jun, Yuan Xi-han. 2007. Analysis on genetic rule of fruit length in luffa. *Jiangsu Agricultural Sciences*, (5): 123 – 125. (in Chinese)

- 高 军, 徐 海, 苏小俊, 袁希汉. 2007. 普通丝瓜果长遗传规律分析. 江苏农业科学, (5): 123 - 125.
- Huang Rui-ming, Xie Xiao-kai, Lu Yong-fen, Lu Hai-qiang, Liu Jiang-hai. 2006a. Preliminary study on the genetic effect of the fruit length in eggplant. *Guang Dong Agricultural Sciences*, (7): 25 - 26. (in Chinese)
- 黄锐明, 谢晓凯, 卢永奋, 卢海强, 柳江海. 2006a. 茄子果长遗传效应的初步研究. 广东农业科学, (7): 25 - 26.
- Huang Rui-ming, Chen Guo-liang, Xie Xiao-kai, Lu Yong-fen, Lu Hai-qiang. 2006b. Preliminary study on the genetic effect of the fruit width in eggplant. *Journal of Changjiang Vegetables*, (9): 45 - 46. (in Chinese)
- 黄锐明, 陈国良, 谢晓凯, 卢永奋, 卢海强. 2006b. 茄子果径遗传效应初探. 长江蔬菜, (9): 45 - 46.
- Jing Li-jun, Cui Hong-wen, Zhang Bing-kui. 1998. Study on the genetic law of quality characters in eggplant. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 7 (1): 45 - 48. (in Chinese)
- 井立军, 崔鸿文, 张秉奎. 1998. 茄子品质性状遗传研究. 西北农业学报, 7 (1): 45 - 48.
- Khambanonda I. 1950. Quantitative inheritance of fruit size in red pepper (*Capsicum frutescens* L.). *Genetics*, 35 (3): 322 - 343.
- Lian Yong, Liu Fu-zhong, Chen Yu-hui. 2006. Chinese eggplant cultivars (*Solanum melongena* L.) distribution and germplasm resources research advancement. *China Vegetables*, (suppliment): 9 - 14. (in Chinese)
- 连 勇, 刘富中, 陈钰辉. 2006. 我国茄子地方品种类型分布及种质资源研究进展. 中国蔬菜, (增刊): 9 - 14.
- Li Jian-you, Fan Zhi-cheng, Liu Yan-mei, Zhang Shu-dong, Hou Fa-qiang. 2005. Genetic analysis on five fruit characters of summer squash. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (1): 118 - 120. (in Chinese)
- 李建友, 樊治成, 刘艳梅, 张曙东, 侯法强. 2005. 西葫芦果实性状的遗传分析. 园艺学报, 32 (1): 118 - 120.
- Li Xiu-xiu, Lü Jing-gang, Xue Yi-liu, Jing Li-jun, Masahiro Kato. 2002. Preliminary research on heredity of muskmelon fruit shapes. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 17 (3): 80 - 83. (in Chinese)
- 李秀秀, 吕敬刚, 薛毅柳, 井立军, 加藤正弘. 2002. 甜瓜果形遗传的初步研究. 华北农学报, 17 (3): 80 - 83.
- Li Xi-xiang, Zhu De-wei. 2006. Descriptors and data standard for eggplant (*Solanum melongena* L.). Beijing: China Agricultural Press: 17 - 18. (in Chinese)
- 李锡香, 朱德蔚. 2006. 茄子种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社: 17 - 18.
- Qiao Jun, Liu Fu-zhong, Chen Yu-hui, Lian Yong. 2011. Research progress on inheritance of fruit shape in horticultural crops. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (7): 1385 - 1396. (in Chinese)
- 乔 军, 刘富中, 陈钰辉, 连 勇. 2011. 园艺作物果形遗传研究进展. 园艺学报, 38 (7): 1385 - 1396.
- van der Knaap E, Tanksley S D. 2003. The making of a bell pepper-shaped tomato fruit: Identification of loci controlling fruit morphology in Yellow Stuffer tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 107 (1): 139 - 147.
- White, Bailey. 1995. Digital Imaging: A useful technique for analysing fruit shape in pears. *Fruit varieties Journal*, 49 (4): 224 - 226.
- Xu Jin-hua, Yang Xing-ping, Jiang Jiao, Gao Chang-zhou, Wan Yun-long, Yao Huai-lian. 2007. Analysis of combining ability of main characters of muskmelon fruit. *China Vegetables*, (1): 15 - 17. (in Chinese)
- 徐锦华, 羊杏平, 江 蛟, 高长洲, 万云龙, 姚怀莲. 2007. 网纹甜瓜果实主要性状的配合力分析. 中国蔬菜, (1): 15 - 17.
- Zhang Shu-gen, Jiang Zhong-ren, Xing Yong-ping, Li Chun-ling. 2008. Genetic analysis of fruit traits based on a double haploid population from a hybrid of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (4): 515 - 520. (in Chinese)
- 张树根, 蒋钟仁, 邢永萍, 李春玲. 2008. 一个辣椒杂交种的加倍单倍体 (DH) 群体果实性状的遗传分析. 园艺学报, 35 (4): 515 - 520.
- Zhang Wei-chun, He Ming. 1998. Combining ability analysis of eggplant fruit characteristics. *Liaoning Agricultural Sciences*, (4): 45 - 46. (in Chinese)
- 张伟春, 何 明. 1998. 茄子果实性状配合力分析. 辽宁农业科学, (4): 45 - 46.
- Zhang Zhong-bao, Zhang Zhen. 1991. Genetic study on quantitative traits of eggplant. *Acta Horticulturae Sinica*, 18 (3): 251 - 257. (in Chinese)
- 张仲保, 张 真. 1991. 茄子数量性状遗传研究. 园艺学报, 18 (3): 251 - 257.