

全雌黄瓜单性结实性的遗传分析

闫立英^{1,2}, 娄丽娜¹, 娄群峰¹, 陈劲枫^{1*}

(¹南京农业大学园艺学院, 作物遗传与种质资源创新国家重点实验室, 南京 210095; ²河北科技师范学院园艺园林系, 河北昌黎 066600)

摘 要: 采用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型对黄瓜强单性结实雌性系 ‘6401’ 与非单性结实自交系 ‘6429’、‘6426’ 杂交组合多世代群体的单性结实性进行联合分析, 结果表明: 全雌黄瓜单性结实性在不同遗传背景下遗传表现基本一致, 单性结实性遗传均表现为不完全隐性基因遗传, 符合 E-1-1 模型, 受两对加性—显性—上位性主基因 + 加性—显性多基因控制。两组合第 1 主基因显性效应、主基因显性 × 显性互作效应以及多基因效应较大。‘6401 × 6429’ 组合的 B₁、B₂、F₂ 群体 (主基因 + 多基因) 遗传率分别为 51.36%、72.31% 和 76.78%; ‘6401 × 6426’ 组合的 B₁、B₂、F₂ 群体 (主基因 + 多基因) 遗传率分别为 20.50%、75.39% 和 74.58%。强单性结实全雌黄瓜品种选育以双亲均为强单性结实为宜。

关键词: 黄瓜; 全雌; 单性结实性; 遗传

中图分类号: S 642.2 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2008) 10-1441-06

Inheritance of Parthenocarp in Gynoecious Cucumber

YAN Li-ying^{1,2}, LOU Li-na¹, LOU Qun-feng¹, and CHEN Jin-feng^{1*}

(¹State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm, College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Department of Horticulture and Gardening, Hebei Normal University of Science & Technology, Changli, Hebei 066600, China)

Abstract: Using the model of the major gene plus polygene of quantitative traits, a joint analysis of multi-generations from crossing a highly parthenocarpic gynoecious lines ‘6401’ with two non-parthenocarpic inbred lines ‘6429’ and ‘6426’ was carried out to investigate the inheritance of the parthenocarp in cucumber. Results showed that the inheritance of parthenocarp in gynoecious cucumbers with different genetic backgrounds was fitted into the same genetic model. Inheritance of parthenocarp is expressed as incompletely recessive, fit the E-1-1 model, and controlled by two additive-dominant-epistatic major genes and additive-dominant polygenes. Dominant effect of the first major gene and dominant × dominant interaction between the two major genes as well as polygene effects were higher in those two cross combinations. The heritabilities of B₁, B₂, F₂ from cross ‘6401 × 6429’ were 51.36%, 72.31% and 76.78%, respectively, while the heritabilities of B₁, B₂, F₂ from ‘6401 × 6426’ were 20.50%, 75.39% and 74.58% respectively. These results indicated that breeding of gynoecious cucumber with highly parthenocarp should choose parents that both are highly parthenocarp.

Key words: cucumber; gynoecious; parthenocarp; inheritance

收稿日期: 2008 - 03 - 31; 修回日期: 2008 - 07 - 18

基金项目: 国家高技术研究发展计划专项项目 (2006AA10Z150, 2006AA100108, 2006AA10Z108); 国家支撑计划项目 (2006BAD13B06, 2006BAD01A7-5-11); 教育部 ‘111’ 计划项目 (B08025); 江苏省自然科学基金项目 (BK2006139); 江苏省高新技术研究计划项目 (BG2007301)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: jfchen@njau.edu.cn)

单性结实性是保护地黄瓜品种选育中重要的目标性状。国内外有关黄瓜单性结实性的遗传研究,因材料、种植环境、评价标准以及试验设计的不同,所得结果不同。以美国鲜食型黄瓜为材料的早期研究认为单性结实性由一对隐性基因控制 (Hawthorn & Wellington, 1930); 后来对欧洲加工型黄瓜的研究得出相同结论 (Meshcherov & Juldashaeva, 1974)。而美国加工型黄瓜单性结实性表现为一对不完全显性基因遗传 (Pike & Peterson, 1969)。20 世纪 70 年代以来, 许多研究表明, 无论是欧洲加工型黄瓜 (Kvasnikov et al, 1970)、欧洲温室型黄瓜 (de Ponti & Garretsen, 1976; 曹砮生 等, 1997) 还是美国加工型黄瓜 (El-Shawaf & Baker, 1981a, 1981b; Sun et al, 2006), 单性结实性均表现为数量性状遗传特点。上述研究结果均是采用经典遗传学方法, 虽能估计基因总体效应, 但不能区分主基因、多基因效应。

本试验中以欧洲温室型黄瓜强单性结实雌性系和非单性结实自交系为试材, 采用数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型 (盖钧镒 等, 2003) 对单性结实性进行遗传分析, 为全雌性的强单性结实黄瓜品种选育以及种质资源创新提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以欧洲温室型黄瓜强单性结实的雌性系 ‘6401’ 为母本, 分别与非单性结实的自交系 ‘6429’ (6401 \times 6429, 简称组合)、‘6426’ (6401 \times 6426, 简称组合) 构建了两个 6 世代联合群体 (P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2)。所用材料均来自于南京农业大学园艺学院作物遗传与种质创新国家重点实验室。

1.2 试验方法

2007 年春季, 将 2 个群体的各世代植株定植于河北科技师范学院园艺试验站日光温室进行单性结实性鉴定。

采用双高垄地膜覆盖栽培, 大行距 80 cm, 小行距 50 cm, 株距 25 cm。组合 各世代群体样本容量分别为 38 (P_1)、47 (P_2)、32 (F_1)、134 (B_1)、133 (B_2)、170 (F_2), 组合 各世代群体样本容量分 37 (P_1)、43 (P_2)、36 (F_1)、143 (B_1)、138 (B_2)、225 (F_2)。

生长期间, 每天下午逐株对次日将开的雌花进行束花隔离, 次日上午挂牌标记雌花节位及开花日期, 花后 8~10 d 调查坐果情况, 统计单株单性结实坐果率 (正常瓜数 / 标记雌花数 $\times 100\%$)。

1.3 统计分析

对各世代单株单性结实坐果率进行反正弦转换, 采用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型进行多世代联合分析, 通过极大似然法 (maximum likelihood method, 指选择使事件发生概率最大的可能情况的参数估计方法) 和 IECM 算法 (iterated expectation and conditional maximization, IECM) 对混合分布中的有关成分分布参数进行估计; 然后, 利用 AIC 准则 (akaike's information criterion, AIC, 衡量模型拟合数据优良性的一种标准) 选择 AIC 值最小或较小 (相差不是很大, 一般 10 左右) 的一个或几个备选模型, 再通过一组适合性测验 (U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 和 D_n) 选择统计量达到显著水平个数最少的模型作为最优模型; 并估计主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。主基因遗传率:

$$h_{mg}^2 = \frac{\sigma_{mg}^2}{\sigma_p^2}, \text{ 多基因遗传率: } h_{pg}^2 = \frac{\sigma_{pg}^2}{\sigma_p^2}.$$

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 两组合 6 个世代单性结实性的次数分布

由表 1 看出: 两组合 F_1 单性结实性均趋向于非单性结实, 说明单性结实性表现为不完全隐性基

因遗传。组合 中 F_2 表现三峰，而 B_1 、 B_2 表现为单峰曲线，组合 中 F_2 、 B_1 与组合 相似而 B_2 表现为双峰曲线。说明两个组合的 F_2 为多个分布的混合分布。

表 1 两组合 6个世代单性结实性的次数分布
Table 1 Frequency distribution of parthenocarp in six generations from the two crosses

组合 Cross	世代 Generation	总株数 Total	单性结实坐果率的次数分布 / % The frequency distribution of the parthenocarpic fruit percent									
			0	10	20	30	40	50	60	70	80	90
	P_1	38							4	3	13	18
	P_2	47	46	1								
	F_1	32	5	9	11	5	1	1				
	F_2	170	17	18	25	20	33	21	14	6	5	11
	B_1	134			4	4	7	20	22	25	26	26
	B_2	133	76	18	12	10	7	6	1	1	1	1
	P_1	37							4	7	13	13
	P_2	43	40	1	1	1						
	F_1	36	15	9	7	5						
	F_2	225	39	29	32	43	35	21	12	6	3	5
	B_1	143	0	4	13	16	25	34	25	20	5	1
	B_2	138	31	14	39	25	11	8	5	1	0	4

: ‘6401’ × ‘6429’; : ‘6401’ × ‘6426’

2.2 主基因 +多基因遗传模型确定

用植物数量性状主基因 +多基因混合遗传模型的多世代联合分析方法对两组合的 6个世代群体单性结实性进行分析，获得 1对主基因（A），2对主基因（B），多基因（C），1对主基因 +多基因（D）和 2对主基因 +多基因（E）等 5类 24种遗传模型的极大似然函数值（Max likelihood value）和 AIC值。

根据 AIC准则，在备选遗传模型（表 2）中，组合 中 E-1-3模型（2对加性主基因 +加性—显性多基因）的 AIC值最小，与之接近的为 E-1-1模型（2对加性—显性—上位性主基因 +加性—显性多基因模型），且二者极大似然值相近，二者之一可能为组合 的最优模型。组合 中 E-1-1模型的 AIC值和极大似然值均最小，而次之的 D-2模型（1对加性主基因 +加性—显性多基因）与 E-1-1模型的 AIC值相差较大（55.82），因此 E-1-1模型为组合 的最优模型。

表 2 两组合单性结实性不同遗传模型的 AIC值
Table 2 The values of different genetic models of parthenocarp in the two crosses

组合 Cross	模型 Model	极大似然值 Max likelihood value	AIC值 AIC value
	E-1-3	- 2 263. 02	4 544. 03
	E-1-1	- 2 262. 60	4 555. 20
	E-1-1	- 2 501. 87	5 033. 73
	D-2	- 2 536. 77	5 089. 55

: ‘6401’ × ‘6429’; : ‘6401’ × ‘6426’

对以上备选模型的选优是在一组（ U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 和 D_n ）适合性检验中，选择统计量达到显著水平个数最少的模型作为最优模型（表 3）。

在 6个世代 30个统计量中，组合 的 E-1-1模型达到显著水平的统计量为 8个，E-1-3模型的为 11个，因此，E-1-1模型为组合 最优模型；组合 的最优模型 E-1-1模型达到显著水平的统计量为 14个。两组合均符合 E-1-1模型，即单性结实性表现为 2对加性—显性—上位性主基因 +加性—显性多基因遗传。

表 3 两组合 E-1-1 遗传模型的适合性检验

Table 3 Test for goodness-of-fit about E-1-1 genetic model of parthenocarp in the two crosses

组合 Cross	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
	P ₁	0.438 (0.5079)	0.003 (0.9562)	5.498* (0.0190)	0.2423* (<0.05)	0.1705 (>0.05)
	F ₁	0.003 (0.9546)	0.000 (0.9952)	0.039 (0.8444)	0.0411 (>0.05)	0.0930 (>0.05)
	P ₂	0.018 (0.8919)	1.399 (0.2369)	17.682* (0.0000)	2.0778* (<0.05)	0.4076* (<0.05)
	B ₁	0.463 (0.4964)	0.267 (0.6055)	0.323 (0.5697)	0.0694 (>0.05)	0.0649 (>0.05)
	B ₂	2.432 (0.1189)	2.468 (0.1162)	0.060 (0.8070)	0.6605* (<0.05)	0.2126* (<0.05)
	F ₂	0.039 (0.8430)	0.370 (0.5432)	2.773 (0.0959)	0.2038* (<0.05)	0.0778 (>0.05)
	P ₁	0.486 (0.4859)	0.086 (0.7693)	2.327 (0.1271)	0.1994 (>0.05)	0.1642 (>0.05)
	F ₁	1.135 (0.2867)	0.328 (0.5668)	3.367 (0.0665)	0.1878 (>0.05)	0.1699 (>0.05)
	P ₂	7.445* (0.0064)	12.494* (0.0004)	12.749* (0.0004)	3.5775* (<0.05)	0.5964* (<0.05)
	B ₁	0.688 (0.4067)	0.727 (0.3937)	0.039 (0.8430)	0.0994 (>0.05)	0.0673 (>0.05)
	B ₂	0.932 (0.3344)	5.815* (0.0159)	34.891* (0.0000)	1.3216* (<0.05)	0.1965* (<0.05)
	F ₂	6.080* (0.0137)	9.085* (0.0026)	6.283* (0.0122)	0.8023* (<0.05)	0.1135* (<0.05)

注: *在 0.05 水平上差异显著; : '6401' × '6429'; : '6401' × '6426'; U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 : 均匀性检验; nW^2 : Snimov 检验; D_n : Kolmogorov 检验。

Note: * significance at 0.05; : '6401' × '6429'; : '6401' × '6426'; U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 : Uniformity test; nW^2 : Snimov test; D_n : Kolmogorov test

2.3 遗传参数的估计

两组合 E-1-1 模型的一阶遗传参数列于表 4。

组合 的两主基因的加性效应相等, 为 - 5.72, 第 1 主基因的正向显性效应值较大 (17.48), 第 1 主基因的显性度远大于第 2 主基因。在上位性作用中, 两主基因的显性 × 显性互作、加性 × 显性互作效应较大。多基因的正向加性效应值为 47.26, 远大于多基因显性效应。说明组合 中控制黄瓜单性结实性遗传的主要是第 1 主基因的显性效应、两主基因的显性 × 显性互作、加性 × 显性互作效应以及多基因加性效应; 组合 两主基因的加性效应相等, 为 7.50。两主基因的显性效应值均为正向且较大, 第 1 主基因的显性度大于第 2 主基因。在上位性作用中, 两主基因的显性 × 显性互作、显性 × 加性互作效应较大。多基因加性效应 (18.08)、显性效应值 (- 29.39) 均较大。说明组合 中控制黄瓜单性结实性遗传的主要是两主基因的显性效应、显性 × 显性互作和显性 × 加性互作效应以及多基因加性—显性效应。

表 4 两组合单性结实性一阶遗传参数估计值 (E-1-1 模型)

Table 4 Estimates of 1st order parameters of parthenocarp in the two crosses (E-1-1 model)

一阶参数 1st order parameter	组合 Cross	组合 Cross
m (世代平均数, Generation means)	40.37	28.56
d_a (第 1 主基因加性效应 Additive effects of the first major gene)	- 5.72	7.50
d_b (第 2 主基因加性效应 Additive effects of the second major gene)	- 5.72	7.50
h_a (第 1 主基因显性效应 Dominant effect of the first major gene)	17.48	42.38
h_b (第 2 主基因显性效应 Dominant effect of the second major gene)	4.74	25.51
h_a/d_a (第 1 主基因显性度 Dominance degree of the first major gene)	- 3.06	5.65
h_b/d_b (第 2 主基因显性度 Dominance degree of the second major gene)	- 0.83	3.40
i (两主基因加性 × 加性互作 Additive × additive interaction between two major genes)	- 2.24	8.48
j_{ab} (两主基因加性 × 显性互作 Additive × dominant interaction between two major genes)	13.93	- 10.78
j_{ba} (两主基因显性 × 加性互作 Dominant × additive interaction between two major genes)	- 8.56	- 27.66
l (两主基因显性 × 显性互作 Dominant × dominant interaction between two major genes)	- 25.75	- 44.64
$[d]$ (多基因加性效应 Additive effect of polygene)	47.26	18.08
$[h]$ (多基因显性效应 Dominant effect of polygene)	- 10.56	- 29.39

: '6401' × '6429'; : '6401' × '6426'.

两组合 E-1-1 模型的二阶遗传参数列于表 5。

组合 中 B_1 、 B_2 、 F_2 主基因的遗传率分别为 51.14%、59.60%、41.31%，相应多基因的遗传力分别为 0.22%、12.71%、35.47%，而主基因 + 多基因的遗传率分别为 51.36%、72.31%、76.78%。

组合 中 B_1 、 B_2 、 F_2 主基因的遗传率分别为 0.57%、75.39%、71.39%，多基因的遗传率分别为 19.93%、0%、3.19%，主基因 + 多基因的遗传率分别为 20.50%、75.39%、74.58%。

表 5 两组合单性结实性二阶遗传参数估计值 (E-1-1 模型)

Table 5 Estimates of 2nd order parameters of parthenocarpy in the two crosses (E-1-1 model)

二阶参数 2nd order parameter	组合 Cross			组合 Cross		
	B_1	B_2	F_2	B_1	B_2	F_2
σ_p^2	172.64	302.88	361.64	106.80	344.95	334.00
σ_{mg}^2	88.28	180.39	149.39	0.61	260.04	238.43
σ_{pg}^2	0.38	38.51	128.27	21.29	0.00	10.66
σ_e^2	83.98	83.98	83.98	84.91	84.91	84.91
$h_{mg}^2 / \%$	51.14	59.60	41.31	0.57	75.39	71.39
$h_{pg}^2 / \%$	0.22	12.71	35.47	19.93	0.00	3.19
$h^2 / \%$	51.36	72.31	76.78	20.50	75.39	74.58

注： σ_p^2 ：表型方差； σ_{mg}^2 ：主基因方差； σ_{pg}^2 ：多基因方差； σ_e^2 ：环境方差； h_{mg}^2 ：主基因遗传率； h_{pg}^2 ：多基因遗传率； h^2 ：主基因 + 多基因遗传率；组合：‘6401’ × ‘6429’；组合：‘6401’ × ‘6426’。

Note： σ_p^2 ：Phenotypic variance； σ_{mg}^2 ：Major gene variance； σ_{pg}^2 ：Polygene variance； σ_e^2 ：Environmental variance； h_{mg}^2 ：Heritability of major gene； h_{pg}^2 ：Heritability of polygene； h^2 ：Heritability of major gene plus polygene；Cross：‘6401’ × ‘6429’；Cross：‘6401’ × ‘6426’。

3 讨论

采用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型进行多世代联合分析方法，可以区分主基因效应和多基因效应。

本试验中首次区分了全雌性黄瓜单性结实性的主基因效应和多基因效应，使对黄瓜单性结实性的遗传规律有了更深入的理解。依据本研究结果，全雌黄瓜单性结实性表现为不完全隐性遗传，其遗传主要是第 1 主基因的显性效应、两主基因的显性 × 显性互作以及多基因加性—显性效应控制，通过优势杂交育种、选择选配强单性结实的双亲，有望选育出优良的强单性结实全雌黄瓜品种；两组合 F_2 世代分离出的单性结实坐果率 70% 的强单性结实的单株较少（组合 和组合 分别 21.2%、11.6%），有性杂交育种杂交后代中要想获得强单性结实且经济性状优良的单株，最好双亲均为强单性结实材料，而双亲强单性结实与非单性结实配组时，需要较大的 F_2 群体。两组合各世代主基因遗传力不高，较高世代选择为宜。

前人采用经典遗传学方法研究黄瓜单性结实性，只能估算总体基因效应与基因对数，但不能区分并估算主基因、多基因效应。

本研究中采用数量性状主基因 + 多基因混合遗传体系对全雌黄瓜单性结实性进行了遗传分析，筛选出最优遗传模型（E-1-1 模型），明确了全雌黄瓜单性结实受两对加性—显性—上位性主基因和加性—显性多基因控制，估算了主基因、多基因遗传参数，丰富了遗传信息。本研究得出的同一单性结实材料在不同遗传背景下单性结实性符合相同的遗传模型，与 Sun 等（2006）研究结果不同，这可能是所用遗传材料、分析方法不同所致。而单性结实性均为不完全隐性基因遗传，与 Kvasnikov 等（1970）、El-Shawaf 和 Baker（1981a, 1981b）的研究结果一致。全雌黄瓜单性结实表现为主基因 + 多基因控制的数量性状，受环境影响较大，有待于进行异地、异季条件下单性结实性的遗传研究，为全雌型强单性结实黄瓜品种的选育提供更多的理论参考。

References

- Cao Bei-sheng, Chen Xue-hao, Xu Qiang, Gu Chun-shan. 1997. The genetic effects of parthenocarpic generations of cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 24 (1): 53 - 56. (in Chinese)
- 曹磊生, 陈学好, 徐 强, 顾春山. 1997. 黄瓜单性结实性世代遗传效应的初步研究. *园艺学报*, 24 (1): 53 - 56
- de Ponti O M B, Garretsen F. 1976. Inheritance of parthenocarp in pickling cucumbers (*Cucumis sativus* L.) and linkage with other characters. *Euphytica*, 25: 633 - 642.
- El-Shawaf I I S, Baker L R. 1981a. Inheritance of parthenocarpic yield in gynoecious pickling cucumber for once-over mechanical harvest by diallel analysis of six gynoecious lines. *J Amer Soc Hort Sci*, 106: 359 - 364.
- El-Shawaf I I S, Baker L R. 1981b. Combining ability and genetic variances of G \times H F₁ hybrids for parthenocarpic yield in gynoecious pickling cucumber for once-over mechanical harvest. *J Amer Soc Hort Sci*, 106: 365 - 370.
- Gai Jun-yi, Zhang Yuan-ming, Wang Jian-kang. 2003. Genetic system of quantitative traits in plants. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 盖钧铭, 章元明, 王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科技出版社.
- Hawthorn L R, Wellington R. 1930. Geneva, a greenhouse cucumber that develops fruit without pollination. NY (Geneva). *Agr Exp Stat Bull*, 580: 1 - 11.
- Kvasnikov B V, Rogova N T, Tarakonova S I, Ignatova I. 1970. Methods of breeding vegetable crops under the covered ground. *Trudy po-Prikladnoi Botanike-Genetiki i Seleksii*, 42: 45 - 57.
- Meshcheryov E T, Juldashaeva L W. 1974. Parthenocarp in cucumber. *Proc Appl Bot Plant Breed*, 51: 204 - 213.
- Pike L M, Peterson C E. 1969. Inheritance of parthenocarp in the cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Euphytica*, 18: 101 - 105.
- Sun Z Y, Lower R L, Staub J E. 2006. Analysis of generation means and components of variance for parthenocarp in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Breeding*, 125: 277 - 280.

《园艺学报》最新被引频次和影响因子

据中国科学技术信息研究所 2008 年 10 月统计,《园艺学报》总被引频次为 4213, 影响因子为 1.323, 他引率 0.917, 引用期刊数 405。

欢迎订阅 《园艺学报》

《园艺学报》是中国园艺学会主办的学术期刊,创刊于 1962 年,刊载有关果树、蔬菜、观赏植物、茶及药用植物等方面的学术论文、研究简报、专题文献综述、问题与讨论、新技术新品种以及园艺研究动态与信息,适合园艺科研人员、大专院校师生及农业技术推广部门专业技术人员阅读参考。

《园艺学报》是中国科技核心期刊,被中国科学引文数据库 Chinese Science Citation Database 等多家重要数据库收录,2005 年荣获第三届全国期刊奖,2006—2008 年连续 3 年获中国科协精品科技期刊工程项目 (B 类) 资助。

《园艺学报》为月刊,每月 25 日出版。每期定价 15.00 元,全年 180.00 元。国内外公开发行,全国各地邮局办理订阅,国内邮发代号 82 - 471,国外发行由中国国际图书贸易总公司承办,代号 M448。漏订者可直接寄款至本编辑部订购。

编辑部地址:北京市海淀区中关村南大街 12 号 中国农业科学院蔬菜花卉研究所 《园艺学报》编辑部

邮政编码:100081; 电话:(010) 82109523

E-mail: yuanyixuebao@126.com; 网址: <http://www.ahs.ac.cn>