

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

张树根, 蒋钟仁, 邢永萍, 李春玲*

(北京市海淀区植物组织培养技术实验室, 北京 100091)

摘要: 以一个牛角椒组合 ('97403' × '97410' 杂交而成) 作为供体, 通过花药培养技术构建了 103 个加倍单倍体 (DH) 系组成的 DH 群体, 再以此 DH 群体为试验材料, 对该群体果实性状进行遗传分析。结果表明: 果实横径、果肉厚、果形指数、单果质量、果实纵径等 5 个性状的遗传力分别是 82.3%、80.8%、80.5%、75.7%、70.9%, 最少基因对数分别为 20.6、8.4、6.1、33.9、10.0。估算各性状的偏度和峰度系数, 分析影响各性状的基因作用方式, 结果表明: 影响单果质量和果实横径的多基因间存在互补作用, 控制果肉厚的多基因间可能存在互补, 果实纵径、果形指数各自的基因间无互作关系。

关键词: 辣椒; 加倍单倍体; 果实性状; 遗传分析

中图分类号: S 641.3 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2008) 04-0515-06

Genetic Analysis of Fruit Traits Based on a Double Haploid Population from a Hybrid of Pepper (*Capsicum annuum* L.)

ZHANG Shu-gen, JIANG Zhong-ren, XING Yong-ping, and LI Chun-ling*

(Haidian Plant Tissue Culture Technology Laboratory, Beijing 100091, China)

Abstract: Genetic analysis of five fruit traits had been done based on a doubled haploid population of *Capsicum annuum* L., obtained through anther culture from a cross between line '97403' and line '97410' and consisted of 103 lines. It was shown that the five fruit traits, i.e. transverse diameter of fruit, thickness of flesh, index of fruit shape, mass per fruit, vertical diameter of fruit, had the heritability of 82.3%, 80.8%, 80.5%, 75.7% and 70.9%, respectively, while the least number of genes controlling those characteristics was 20.6, 8.4, 6.1, 33.9 and 10.0, respectively. Based upon estimated coefficients of skewness (g_1) and kurtosis (g_2) of those traits, complementary gene interaction, it was shown that between the two traits such as mass per fruit and transverse diameter of fruit, and it was possible that the genes controlling the trait of thickness of flesh had the complementary interaction too. However, the gene interaction was found absent in the two traits of vertical diameter of fruit and index of fruit shape.

Key words: *Capsicum annuum* L.; doubled haploid; fruit trait; genetic analysis

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 的果实性状均是由微效多基因控制的数量性状。通常依据 F_2 、 F_3 、 BC_1 、 BC_2 等分离群体的性状表现推论其有关性状的遗传规律, 以一级或者二级统计量为多, 而关于控制性状的主要基因对数及基因间的互作关系研究较少。由于分离群体的限制, 辣椒果实纵径、果实横径、果形指数等重要数量性状的研究并不深入。

DH 群体即加倍单倍体 (doubled haploid) 可通过花药培养等途径得到, 其特点是群体中的每一个系都是完全同质纯合, 所含信息量小, 无遗传变异, 是数量性状位点分析的良好群体。

收稿日期: 2007 - 12 - 24; 修回日期: 2008 - 02 - 18

基金项目: 北京市科技新星项目 (2005B27); 北京市海淀区科技计划项目 (K200508)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: hptctl@public3.bta.net.cn)

由于 DH 群体的建立需要成熟的花药培养或小孢子培养的单倍体育种技术, 因而较难获得一定规模的 DH 群体。Choo 和 Reinbergs (1982a) 提出利用 DH 群体数据估测三级 (偏度) 和四级 (峰度) 统计量, 并检测基因互作及其方式。目前国内外利用 DH 群体研究辣椒数量性状遗传规律的相关报道还较少。

本试验以一个牛角椒杂交组合作为供体, 利用辣椒花药培养单倍体技术构建了一个由 103 个 DH 系组成的 DH 群体, 分析单果质量等 5 个果实性状的遗传力、最少基因对数和基因间的互作方式, 从而探讨在辣椒育种过程中一些性状的遗传规律, 为辣椒育种实践提供一定的指导。

1 材料与方法

1.1 DH 群体的构建

所用杂交组合, 由花药培养 DH 系 '97403' 和花药培养品种 '97410' 杂交配制而成, 均由北京市海淀区植物组织培养技术实验室提供。'97403' 是由杂交种 '湘研 5 号' 进行花药培养获得的 DH 系, 果形为细羊角形; '97410' 为本实验室育成的 '海花 3 号', 果形为长方灯笼形。杂交组合果实为短粗牛角形。

2002 年对该杂交组合进行花药培养; 2003 年获得 103 个 DH 单株 (即 DH-R₀代), 经过对每个单株的单花人工辅助自交授粉, 分别获得 103 个 DH 单株的自交种子; 2004 年播种获得了 103 个花培二代 (即 DH-R₁)。

1.2 材料的种植和性状测定

2004 年在塑料大棚种植 103 个 DH 系 (即 DH-R₁) 及供体亲本, 株距 35 cm, 行距 50 cm, 采用小高畦加铺地膜的种植方式, 单株定植。

每份材料随机选取 5 个对椒部位的果实逐一测定单果质量、果实纵径、果实横径、果肉厚和果形指数 (果实纵径/果实横径)。

1.3 性状遗传力和基因对数的分析

由于 DH 系各基因位点均为纯合, 其遗传方差等于加性方差, 其遗传力的计算公式为:

$$h_N^2 (\%) = V_A / (V_A + V_E) \times 100.$$

式中 V_A 为加性方差, V_E 为环境方差; $(V_A + V_E)$ 为总方差, 即 DH 系的表型方差。

基因对数按 Choo 和 Reinbergs (1982b) 提出的公式计算:

$$k = (L_1 - \mu)^2 / V_A.$$

式中 k 为控制某性状的最少基因对数, L_1 为 DH 群体中某性状的极端值, μ 为 DH 群体某性状的平均值, V_A 为加性方差。

1.4 偏度系数 (g_1) 和峰度系数 (g_2) 的估算

根据 Choo 和 Reinbergs (1982a) 提出的模型及公式计算 K_2 (方差)、 K_3 (偏度)、 K_4 (峰度) 的估算值。3 个统计量的估算如下:

$$k_2 = \frac{1}{(n-1)} \sum_{j=1}^n (Y_j - \bar{y})^2;$$

$$k_3 = \frac{1}{(n-1)(n-2)} \sum_{j=1}^n (Y_j - \bar{y})^3;$$

$$k_4 = \frac{1}{(n-1)(n-2)(n-3)} \left\{ (n+1) \sum_{j=1}^n (Y_j - \bar{y})^4 - \frac{3(n-1)}{n} \left[\sum_{j=1}^n (Y_j - \bar{y})^2 \right]^2 \right\}.$$

式中 k_2 、 k_3 、 k_4 分别为 K_2 、 K_3 、 K_4 的样本估计值; n 为样本容量, 即 DH 群体的株系数; Y_j 为第 j 个 DH 系的观测值; \bar{y} 为样本平均值。

计算偏度系数 $g_1 = k_3 k_2^{-3/2}$ 和峰度系数 $g_2 = k_4 k_2^{-2}$ ，并对它们各自的抽样误差来进行 K_3 (偏度) 和 K_4 (峰度) 的显著性 t 测验。

2 结果与分析

2.1 供体亲本及其 DH 群体的性状表现

母本 '97403' 表现为中晚熟，植株长势中等，单果质量、果实纵径、果实横径、果肉厚和果形指数的变异系数分别是 4.70%、4.68%、7.81%、4.98% 和 9.10%。

父本 '97410' 果实为长方灯笼形，植株长势较弱，早熟性明显，坐果较集中，单果质量、果实纵径、果实横径、果肉厚和果形指数的变异系数分别是 5.90%、6.85%、2.21%、2.55% 和 8.96%。这说明双亲系内各果实性状是整齐一致的。

经 t 测验母本与父本的上述 5 个果实性状之间差异均达到了极显著水平 (表 1)。

由表 1 可以看出，DH 群体各果实性状的平均值均介于双亲之间，最大值、最小值组成的性状分离区间均大于双亲的果实性状表现值所组成的区间，在 DH 群体内各性状的变异系数最低达到 16.09%，最大达到 28.72%，表现出明显的超亲分离。

表 1 供体亲本和 DH 群体各研究性状的平均值和标准差及 DH 群体的变异系数

Table 1 Means and standard deviation of characters from parents and DH population and coefficient of variation of DH population

性状 Character	'97403' $\bar{x} \pm s$	'97410' $\bar{x} \pm s$	t 值 t value	DH 群体 DH population	变异系数 / % Coefficient of variation
单果质量 / g Mass per fruit	29.73 \pm 1.40	75.10 \pm 4.43	39.03 **	49.68 \pm 14.26	28.72
果实纵径 / cm Vertical diameter of fruit	11.65 \pm 0.54	8.00 \pm 0.55	18.90 **	10.97 \pm 1.77	16.09
果实横径 / cm Transverse diameter of fruit	2.43 \pm 0.19	5.85 \pm 0.13	59.79 **	3.98 \pm 0.71	17.95
果肉厚 / cm Thickness of flesh	0.25 \pm 0.01	0.32 \pm 0.01	18.00 **	0.29 \pm 0.06	20.76
果形指数 Index of fruit shape	4.83 \pm 0.44	1.39 \pm 0.13	33.33 **	2.84 \pm 0.74	26.12

** 1% 水平差异显著。

** Means significant difference at 1% level

2.2 决定各性状遗传的遗传力和基因对数

根据所构建的 DH 群体分析 5 个果实性状的遗传力，结果 (表 2) 表明，果实横径、果肉厚和果形指数的遗传力较高，分别达到 82.3%、80.8% 和 80.5%；而单果质量和果实纵径遗传力偏低，分别是 75.7% 和 70.9%。

表 2 果实性状的遗传力、控制性状的最少基因对数、偏度系数及峰度系数的估算

Table 2 Estimation of heritability (h_N^2), number of genetic factors involved in the characters, coefficients of skewness (g_1) and kurtosis (g_2) for the fruit traits

性状 Character	加性方差 Additive variance V_A	总方差 Total variance $V_A + V_E$	遗传力 / % Heritability	平均值 Means μ	极端值 Extreme value L_1	最少基因对数 Least number of genes k	偏度系数 Skewness g_1	峰度系数 Kurtosis g_2
单果质量 Mass per fruit	161.2000	212.8800	75.7	49.68	123.25	33.9	1.724 **	6.194 **
果实纵径 Vertical diameter	2.5300	3.5700	70.9	10.97	16.00	10.0	0.327	0.594
果实横径 Transverse diameter	0.4400	0.5400	82.3	3.98	7.00	20.6	1.080 **	2.347 **
果肉厚 Thickness of flesh	0.0034	0.0042	80.8	0.29	0.46	8.4	0.829 **	0.139
果形指数 Index of fruit shape	0.5100	0.6300	80.5	2.84	4.60	6.1	0.293	-0.448

** 1% 水平差异显著。

** Means significant difference at 1% level

遗传力越高, 性状表现值受环境因素影响越小, 根据表现特征或早世代便可进行优选; 反之, 遗传力越低, 性状表现值受环境影响越大, 则需充分考虑环境对性状的影响因素, 并在高世代进行选择。这说明, 对于辣椒果实性状的选择, 可根据果实横径、果肉厚和果形指数进行选择, 且根据果形指数进行选择特别有效, 因为果形指数是果实纵径与果实横径的比值, 并且充分体现了育种选择的实际要求。

按照 Choo和 Reinbergs (1982b) 提出的公式估算决定 DH群体数量性状的最少基因对数, 结果(表 2)表明: 控制果实单果质量和果实横径的最少基因对数较多, 分别达到 33.9和 20.6, 控制果实纵径和果肉厚两个性状的最少基因对数分别为 10.0和 8.4, 而控制果形指数的最少基因对数则最少, 仅为 6.1。

2.3 遗传参数的估计及基因的互作分析

Choo和 Reinbergs (1982a) 提出了对 DH群体的偏度系数 g_1 和峰度系数 g_2 的估计, 若 g_1 与零无显著差异, g_2 与零无显著差异, 表明基因间无互作; 若 g_1 极显著大于零, g_2 极显著大于零, 表明基因间存在互补作用; 若 g_1 极显著大于零, g_2 大于零, 但无显著差异, 表明基因间可能存在互补作用; 若 g_1 大于零, 但无显著差异, g_2 极显著大于零, 表明基因间存在互补作用; 若 g_1 显著小于零, g_2 极显著大于零, 表明基因间存在重叠作用; 若 g_1 显著小于零, g_2 显著小于零, 表明基因间无互作; 若 g_1 显著大于零, g_2 小于零, 但不显著, 表明基因间可能存在互补作用。

表 2中的偏度系数和峰度系数分析结果表明: 在该 DH群体中, 单果质量和果实横径的 g_1 和 g_2 都极显著大于零, 表明控制这两个性状的基因间存在互补作用。由于果肉厚这一性状的 g_1 值显著大于零, g_2 值大于零但不显著, 则估算基因间可能存在互补。而果实纵径、果形指数的 g_1 值和 g_2 值都与零无显著差异, 表明这两个性状的基因间无互作关系。

3 讨论

DH群体与遗传分析常用的 F_2 、 F_3 、 BC_1 、 BC_2 等分离群体相比, 在遗传分析上具有以下优越性:

- (1) 消除常规方法(自交、回交法)早代杂合位点的掩盖作用;
- (2) 没有显性效应和与显性有关的上位性效应;
- (3) 大大提高各种纯合基因型出现的频率, 缩小试验规模;
- (4) 为永久性群体, 可有效减少环境误差, 提高试验分析的准确性。

因此, 构建 DH群体用于遗传分析已受到了植物遗传学家们的高度重视, 相应的遗传分析理论已建立(Choo et al, 1979; Choo和 Reinbergs, 1982a, 1982b)。目前在大麦(Choo & Reinbergs, 1982b)、甘蓝型油菜(余凤群等, 1998)、水稻(张能义和薛庆中, 1997; 陈升位等, 2002; 喻婷等, 2003)、烟草(朱惠琴等, 2004)、小麦(李俊周等, 2005)、结球甘蓝(缪体云等, 2008)等作物中已广泛应用 DH群体分析形态性状、生理性状及分子标记性状的遗传。

分析数量性状的遗传力和基因数对制定育种选择规划、试验规模等具有重要的指导作用, 而偏度系数和峰度系数的估算结果亦能为育种选择奠定重要的理论基础。

Choo等(1979)认为, 如果基因间存在互作, 为了使互作基因间有重组的机会, 在育种选择的早期阶段不宜太严格, 特别是具重叠作用的性状, 其选择强度亦小于具互补作用的性状。

从本研究结果来看, 单果质量和果实横径的遗传力较低, 控制性状的基因对数较多, 且基因间存在互补作用, 因此在育种的早期不宜作严格的选择, 应在高代进行选择。邹学校(1982)、王志源(1985)、周群初(1990)等认为这两个性状的广义遗传力较高, 而狭义遗传力较低, 表明其受环境影响小, 加之主要由基因加性效应所控制, 因而可在杂种的早期世代采用系谱法及混合选择法进行选

择。对于果肉厚这一性状，王得元和巩振辉（1993）研究认为果肉厚的广义遗传力和狭义遗传力分别是 89.90%和 77.31%，且遗传变异中，加性效应起着主要作用。本研究结果表明，由于其遗传力较低，控制性状的基因对数相对较多，且基因间可能存在互补，在育种早期也不宜作严格的选择。

本研究中果形指数、果实纵径各自的基因间无互作关系，遗传力高，控制性状的最少基因对数相比较少，可在育种的早期作较严格的选择。这与邹学校等（1982）、周群初（1990）、王得元和巩振辉（1993）的研究结果一致。且王得元和巩振辉（1993）研究认为，果实纵径主要受基因加性效应控制，果形指数的遗传力较高，且稳定遗传，由少数几个基因控制。

本研究利用 DH 群体进行遗传分析所得到的结果只是针对“羊角型 \times 灯笼甜椒型”杂交而成的短粗牛角类型形成的 DH 群体，在辣椒育种中，不同的品种类型可能存在不同的遗传方式，因此，应进一步丰富 DH 群体的类型，对辣椒不同品种类型的主要植物学性状进行数量遗传分析，探讨不同品种类型控制各性状的基因间互作关系，为制定育种策略提供一定的理论依据。

虽然通过遗传分析初步计算出了遗传力和基因对数，并估测出了各性状的偏度系数和峰度系数，但由于只是利用统计学原理获得的结果，无法使数量基因与具体的遗传物质联系起来，因而不能鉴别各数量基因在染色体上的具体位置，也不能度量单个数量基因的效应及与其它基因的关系，对各性状基因位点对性状的遗传贡献率、各基因位点如何按一定的时空秩序有选择性的表达等问题有必要进行更深入的研究。

References

- Chen Sheng-wei, Yang De, Zhang Xue-mei, Zhang Qiong-xian, Gu Qiong-yao, Jing Ke-ju. 2002. The genetic analyses of four quantitative traits about double haploid population of Dian type japonic hybridization rice. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 17 (11): 28 - 32. (in Chinese)
- 陈升位, 杨德, 张雪梅, 张琼仙, 辜琼瑶, 敬科举. 2002. 滇型杂交粳稻 DH 群体四个数量性状的遗传分析. *云南农业大学学报*, 17 (11): 28 - 32.
- Choo TM, Christie B R, Reinbergs E. 1979. Doubled haploids for estimating genetic variances and a scheme for population improvement in self-pollinating crops. *Theor Appl Genet*, 54: 267 - 271.
- Choo TM, Reinbergs E. 1982a. Analyses of skewness and kurtosis for detecting gene interaction in a doubled haploid population. *Crop Sci*, 22: 231 - 235.
- Choo TM, Reinbergs E. 1982b. Estimation of the number of genes in doubled haploid population of barley (*Hordeum vulgare*). *Can J Genet Cytol*, 24: 337 - 341.
- Jiang Weiming. 1987. The relation of yield characters of sweetpepper. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, (3): 19 - 20. (in Chinese)
- 蒋伟明. 1987. 甜椒产量性状间的关系. *山西农业科学*, (3): 19 - 20.
- Li Jun-zhou, Liu Yan-yang, He Ning, Cui Dang-qun. 2005. Genetics analysis of several quantitative traits of doubled haploid population in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 25 (3): 16 - 19. (in Chinese)
- 李俊周, 刘艳阳, 何宁, 崔党群. 2005. 小麦 DH 群体数量性状的遗传分析. *麦类作物学报*, 25 (3): 16 - 19.
- Miao Ti-yun, Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Lin-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Yuan Su-xia, Sun Pei-tian. 2008. Genetic analysis of the main agronomic traits of DH population in *B. brassica oleracea* var. *capitata*. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (1): 59 - 64. (in Chinese)
- 缪体云, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄木, 张扬勇, 袁素霞, 孙培田. 2008. 一个结球甘蓝 DH 群体主要农艺性状的遗传效应分析. *园艺学报*, 35 (1): 59 - 64.
- Wang De-yuan, Gong Zhen-hui. 1993. Studies on genetic parameters of main early-matural characters in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Shaanxi Agricultural Sciences*, (5): 17 - 19.
- 王得元, 巩振辉. 1993. 辣椒主要早熟性状的遗传参数的研究. *陕西农业科学*, (5): 17 - 19.
- Wang Zhi-yuan. 1985. Primary studies on genetic parameters of main characters of sweet-pepper. *Journal of Beijing Agricultural University*, 11 (1): 53 - 58. (in Chinese)
- 王志源. 1985. 甜椒主要性状遗传参数的初步研究. *北京农业大学学报*, 11 (1): 53 - 58.
- Yu Feng-qun, Jin Ming-yuan, Xiao Cai-sheng, Wang Lei. 1998. Genetic analyses of several quantitative traits of doubled haploid population in

Brassica napus L. *Scientia Agricultura Sinica*, 31 (3): 44 - 48. (in Chinese)

余凤群, 金明源, 肖才升, 王 蕾. 1998. 甘蓝型油菜 DH群体几个数量性状的遗传分析. *中国农业科学*, 31 (3): 44 - 48.

Yu Ting, Zhang Ling, Hu Zhong-li, Song Wen-zhen, Liu Shao-jia, Zhang Zhi-hong, Zhu Ying-guo. 2003. Genetic analysis of floral characters in a DH population derived from an indica/japonica cross of rice. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 21 (6): 459 - 463. (in Chinese)

喻 婷, 张 玲, 胡中立, 宋文贞, 刘少佳, 章志宏, 朱英国. 2003. 水稻籼粳交 DH群体花器性状的遗传分析. *武汉植物学研究*, 21 (6): 459 - 463.

Zhang Neng-yi, Xue Qing-zhong. 1997. Genetic analysis of some quantitative traits with doubled haploid population in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 23 (1): 123 - 126. (in Chinese)

张能义, 薛庆中. 1997. 水稻 DH群体数量性状的遗传分析. *作物学报*, 23 (1): 123 - 126.

Zhou Qun-chu. 1990. Studies on genetic parameters of main characters of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Hunan Agricultural Sciences*, (3): 18 - 21. (in Chinese)

周群初. 1990. 辣椒主要性状遗传研究. *湖南农业科学*, (3): 18 - 21.

Zhu Hui-qin, Zhang Xian-yin, Xue Qing-zhong. 2004. Genetic analysis of agronomic traits of two doubled haploid populations in tobacco. *Journal of Zhejiang University: Agric Life Sci*, 30 (5): 477 - 481. (in Chinese)

朱惠琴, 张宪银, 薛庆中. 2004. 烟草两个 DH群体农艺性状的遗传分析. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 30 (5): 477 - 481.

Zou Xue-xiao, Liu Jian-hua, Zhang Ji-ren. 1982. Studies on genetic correlation variations of multiple quantitative characters in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Hunan Agricultural College*, 18 (Supplement): 735 - 742. (in Chinese)

邹学校, 刘建华, 张继仁. 1982. 辣椒多个数量性状遗传相关变异的研究. *湖南农学院学报*, 18 (增刊): 735 - 742.

图书推荐

《蔬菜学》

本书由方智远院士主编, 江苏科学技术出版社出版发行。全书共分 7 大章, 33 个小节, 44 万字, 552 页, 本书系统地记叙了中国蔬菜学发展的历史轨迹、学术成就; 比较全面地论述了蔬菜作物种质资源、遗传育种、栽培技术、病虫害防治以及贮藏加工等各个专业的性质、研究内容; 简述了 21 世纪中国蔬菜学的发展趋势。本书兼理论性与实践性、政策性与操作性于一体, 有利于读者更加深入地了解蔬菜学, 研究蔬菜学, 是从事蔬菜科研、教学及生产实践有关人员的良好参考书籍。定价: 47 元 (含邮费)。

《中国蔬菜品种志》

本书由中国农业科学院蔬菜花卉研究所主编, 已于 2002 年 9 月出版发行。全书分上、下卷, 1~6 章为上卷, 包括根菜类、白菜类、芥菜类、甘蓝类、绿叶菜类及葱蒜类, 计 2 263 个品种, 1 347 页; 7~12 章为下卷, 包括瓜类、茄果类、豆类、薯芋类、水生蔬菜类和多年生蔬菜类, 计 2 550 个品种, 1 177 页。入志的品种中, 地方品种占 90% 以上, 少量在全国栽培时间较长、种植面积较大的一代杂种也选入其中。本书较全面系统而又有重点地反映了中国丰富的蔬菜品种资源概貌、研究成果及育种水平, 可供蔬菜科研、教学、生产及种子公司、农业行政单位的人员参考。本书出版后受到读者普遍好评, 现尚有少量存书, 特以优惠价格 490 元 (上、下卷) 提供给读者 (原价 980 元)。

购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街 12 号中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部, 邮编 100081。