

茄子叶色性状的主基因+多基因遗传模型分析

王倩¹, 崔庭源², 孙国胜³, 马志虎³, 张长青^{1*}

(1. 金陵科技学院园艺园林学院, 江苏 南京 210038; 2. 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081;
3. 江苏丘陵地区镇江农业科学研究所, 江苏 句容 212400)

摘要:研究了茄子叶色性状与基因间互作关系的遗传模型, 为茄子高光效育种提供理论依据。利用 P_1 、 P_2 、 F_1 、 BC_1 、 BC_2 和 F_2 六个世代, 采用植物数量性状分离分析方法对茄子叶色农艺性状进行遗传模型分析, 通过运行 R 语言 SEA 软件包得出数据, 基于赤池信息量准则 (Akaike's information criterion, AIC 准则) 对比数据, 并选择 AIC 值最小的或较小的作为备选模型。最后通过适合性测验 $U1^2$ 、 $U2^2$ 、 $U3^2$ (均匀性检验), nW^2 (Smirnov 检验) 及 D_n (Kolmogorov 检验) 从备选模型中选择最优的遗传模型。结果显示茄子叶色性状受两对加性主基因和加性-显性多基因控制, 为茄子叶色改良和育种、叶色关键基因的定位和克隆控制等奠定了理论基础。

关键词: 茄子; 叶色; AIC 值; 遗传模型

中图分类号: S641.1; S603

文献标识码: A

文章编号: 1672-755X(2020)02-0088-05

Genetic Analysis of Leaf Color in Eggplant with Major Gene Plus Polygene Model

WANG Qian¹, CUI Ting-yuan², SUN Guo-sheng³, MA Zhi-hu³, ZHANG Chang-qing^{1*}

(1. Jinling Institute of Technology, Nanjing 210038, China; 2. Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;
3. Zhenjiang Institute of Agricultural Sciences in Hilly Area of Jiangsu, Jurong 212400, China)

Abstract: In order to improve the plant breeding technology with high photosynthetic efficiency, we clarified the genetic model and the mode of gene action of leaf color traits in eggplant (*Solanum melongena* L.). Six generations (P_1 , P_2 , F_1 , BC_1 , BC_2 and F_2) were analyzed by genetic analysis of leaf color in eggplant, using analytic methods of plant quantitative traits. Data were obtained by running the R language SEA software package, and AIC (Akaike's information criterion) values were selected according to AIC criteria. We chose the minimum value or smaller value as the alternative model. Finally, the optimal genetic model was selected by suitability tests $U1^2$, $U2^2$, $U3^2$ (homogeneity test), nW^2 (Smirnov test) and D_n (Kolmogorov test). The results showed that the leaf color trait of eggplant were controlled by the two additive main genes and polygene with additive-dominance. This conclusion provides a theoretical basis for the breeding of improving the leaf color traits and mapping or cloning the key genes.

Key words: eggplant; leaf color; AIC value; genetic model

植物种质资源的多样性, 是人类赖以生存和农业可持续发展的物质基础, 更是实施各种育种途径的重要材料。通过对种质资源主要性状的调查和评价, 可以有效鉴别特异种质及确定核心亲本。与此同时, 植

收稿日期: 2020-03-06

基金项目: 江苏省自然科学基金 (BK20130093); 江苏特粮特经产业技术体系建设项目 (JATS[2019]019)

作者简介: 王倩 (1984—), 女, 河北邢台人, 讲师, 博士, 主要从事园艺作物遗传育种与生物信息学研究。

通信作者: 张长青 (1974—), 男, 山西运城人, 教授, 博士, 主要从事莓果类作物生物信息学研究。

物种质资源的研究对提高遗传育种效率也有着十分重要的意义^[1]。虽然国内有着较为丰富的茄子种质资源,但却存在着特异抗逆、抗病种质资源匮乏、育种亲本遗传基础较为狭窄等突出问题^[2],这些问题制约着茄子生产的可持续发展,同时也阻碍了我国茄子遗传研究与新品种选育进程。

长期以来,国内外育种者一直重视茄子的果色、株形、果实品质等主要性状^[3],对叶片农艺性状关注较少。叶片作为重要的光合作用场所,研究其叶型、叶色和叶面积等性状遗传规律,对设施栽培条件下茄子提高光合效率、培育耐弱光品种等具有积极推动作用。作物的大多数农艺性状是由多个基因控制的,包括株型、发育、生理和抗逆性等。作物叶色是叶绿体中各种色素的综合表现^[4],正常叶片中叶绿素占优势,通常表现为绿色。有报道白菜中叶绿素含量的遗传方式属于数量遗传,受到多个基因控制^[5]。叶片中的叶绿素决定植物对光质的捕获、吸收、传递和能量转换,进而调控着其光合作用速率。因此本次试验拟通过测定叶绿素含量对茄子叶色农艺性状进行遗传分析,确定其遗传模型,以期为茄子高光效育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以茄子六世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 BC_1 、 BC_2 和 F_2)为研究对象,种子由江苏省丘陵地区镇江农业科学研究所提供,2019 年 3 月播种到金陵科技学院园艺实验站玻璃温室中,采用泥炭基质(泥炭:蛭石:珍珠岩=3:1:1),穴盘育苗方法,待长至约 10 cm 高时采用营养钵育苗,移栽到花盆中,常规管理。

1.2 叶绿素含量的测定

测定六个世代苗期茄子的叶片性状数据, P_1 、 P_2 、 F_1 各随机选取 24 株进行调查, BC_1 、 BC_2 、 F_2 各随机选取 96 株进行调查,用 CCM-300 叶绿素仪(OPTI-SCIENCES,USA)测定同一叶位的叶片叶绿素相对含量,设 3 次重复,取平均值。CCM-300 叶绿素仪有 2 个发射光源,分别是 660 nm 的红光和 940 nm 的红外光。该仪器通过红光对叶片的吸收和辐射来测量叶绿素^[6];使用红外光的发射和接收以消除叶片厚度的影响,利用公式换算出叶绿素的相对含量(CCI 值),单位 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

1.3 数据处理

采用曹锡文等^[7]的 Windows 版本软件包 SEA 在 R 语言环境下进行数据分析。软件通过采用主基因+多基因的多世代联合分析方法^[8],进而对六个世代的叶绿素含量进行遗传分析。并利用极大似然法和 IECM(iterated expectation and conditional maximization)估计混合分布中有关成分的分布参数,然后再根据 AIC(Akaike's information criterion)准则选择 AIC 值最小或较小的 3 个模型作为备选模型。最后通过适合性测验 $U1^2$ 、 $U2^2$ 、 $U3^2$ (均匀性检验), nW^2 (Smirnov 检验)及 D_n (Kolmogorov 检验)等选择最优遗传模型。根据模型代码的遗传模型和含义确定其是否受主基因加多基因控制,确定最终遗传模型。

2 结果与分析

2.1 六世代叶绿素含量的次数分布

由表 1 结果可以看出,亲本 P_1 、 P_2 的叶绿素含量有明显差异,而 F_1 群体叶绿素含量介于亲本 P_1 、 P_2 之间。从茄子叶片的叶绿素含量次数分布情况来看,分离世代的次数分布不同,因而具有显著的环境互作效应,而叶绿素含量在各分离世代中则表现为多峰分布(图 1—图 3),因此具有主基因+多基因的遗传特征,可继续进行下一步的遗传分析。

表 1 六个世代群体叶绿素含量的基本参数

群体	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$				
	最小值	最大值	极差	均值	标准差 SD
P_1	27	173	146	91.25	44.91
P_2	53	154	101	109.60	28.63
F_1	27	167	140	102.15	36.82
BC_1	27	217	190	127.30	48.48
BC_2	21	167	146	88.75	48.21
F_2	15	192	177	100.80	43.09

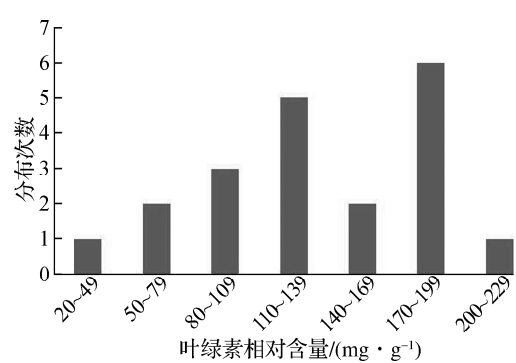


图 1 BC₁ 群体的叶绿素含量次数分布

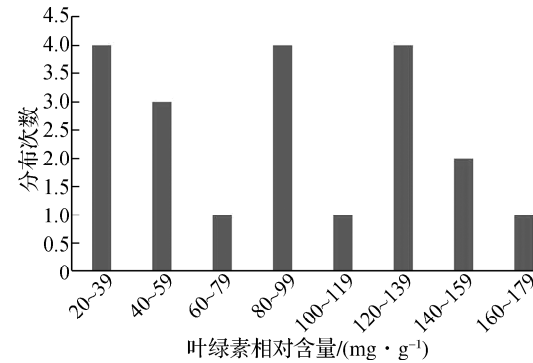


图 2 BC₂ 群体的叶绿素含量次数分布

2.2 遗传模型的选择及模型适合性检验

利用植物数量遗传性状中主基因+多基因混合遗传模型的多世代联合分析方法,对叶绿素含量性状进行六世代联合分析,计算 24 种模型的极大对数似然值和 AIC 值(表 2)。根据 AIC 值最小原则,选择 AIC 值最小的三种模型作为备选模型^[9],依次为 MX2-A-AD(AIC 值 1 243.230)、2MG-A(AIC 值 1 244.517)和 2MG-AD(AIC 值 1 247.888)模型;再对备选模型进行适合性检验,并根据结果从备选模型中选择统计量达到显著水平个数最少的模型作为最适遗传模型(表 3)。

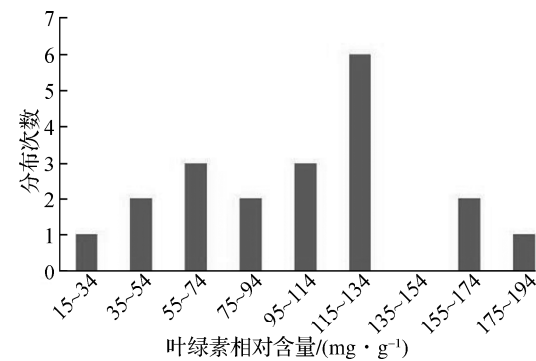


图 3 F₂ 群体的叶绿素含量次数分布

表 2 各遗传模型的极大对数似然值和 AIC 值

模 型	极大对数似然值	AIC 值	模 型	极大对数似然值	AIC 值
1MG-AD	-621.941 2	1 251.882	MX1-AD-ADI	-614.870 5	1 253.741
1MG-A	-622.015 4	1 250.031	MX1-AD-AD	-619.213 4	1 256.427
1MG-EAD	-621.997 2	1 249.994	MX1-A-AD	-619.144 3	1 254.289
1MG-NCD	-622.076 1	1 250.152	MX1-EAD-AD	-619.167 3	1 254.335
2MG-ADI	-614.956 6	1 249.913	MX1-NCD-AD	-619.15 4	1 254.308
2MG-AD	-617.944 2	1 247.888	MX2-ADI-ADI	-613.885 4	1 263.771
2MG-A	-618.258 7	1 244.517	MX2-ADI-AD	-614.384 6	1 258.769
2MG-EA	-622.015 6	1 250.031	MX2-AD-AD	-619.156 4	1 260.313
2MG-CD	-621.204 4	1 250.409	MX2-A-AD	-614.615 3	1 243.230
2MG-EAD	-621.998 7	1 249.997	MX2-EA-AD	-618.614 9	1 253.230
PG-ADI	-614.870 6	1 249.741	MX2-CD-AD	-619.140 8	1 256.282
PG-AD	-619.628 5	1 253.257	MX2-EAD-AD	-619.151 2	1 254.303

通过适合性测验 $U1^2$ 、 $U2^2$ 、 $U3^2$ (均匀性检验), nW^2 (Smirnov 检验)及 D_n (Kolmogorov 检验)选择最优遗传模型。

进行显著性检验,从而选择最显著的一个备选模型为最适模型。若在显著性检验中,没有 $P<0.05$ 的模型,说明差距不显著,则选择 AIC 最小的模型为最适模型^[10]。由表 4 可见在显著性检验中,并没有出现 $P<0.05$ 的情况,无显著区别,因此选择 3 个备选模型中 AIC 最小(AIC 值为 1 243.230)的一个为最适遗传模型,从而得出结论:茄子的叶色性状遗传方式为 MX2-A-AD 模型。根据模型代码的含义可得,茄子叶色性状受两个加性主基因+加性-显性多基因控制。

表 3 备选模型的适合性检验

模型	世代	$U1^2$	$U2^2$	$U3^2$	nW^2	D_n
2MG-A	P ₁	0.951 3	0.629 1	0.365 9	0.120 8	0.156 7
	P ₂	0.648 0	0.645 6	0.009 3	0.139 5	0.216 1
	F ₁	0.167 3	0.163 6	0.001 1	0.047 5	0.132 1
	BC ₁	2.324 4	2.802 7	0.626 8	0.262 4	0.241 7
	BC ₂	0.816 9	0.387 3	1.022 3	0.142 0	0.191 1
	F ₂	0.026 1	0.184 4	1.192 2	0.082 5	0.155 3
2MG-AD	P ₁	0.651 9	0.412 3	0.312 1	0.092 2	0.147 4
	P ₂	1.140 9	1.186 4	0.048 4	0.192 1	0.240 4
	F ₁	0.008 8	0.008 8	0.000 2	0.036 7	0.114 1
	BC ₁	2.088 6	2.380 5	0.329 9	0.237 9	0.230 5
	BC ₂	0.745 5	0.290 6	1.410 1	0.144 5	0.195 2
	F ₂	0.002 8	0.122 4	1.423 4	0.085 3	0.151 6
MX2-A-AD	P ₁	0.055 0	0.013 3	0.199 6	0.033 5	0.113 0
	P ₂	0.029 5	0.019 2	0.012 2	0.068 7	0.159 0
	F ₁	0.004 5	0.004 6	0.000 1	0.036 6	0.116 5
	BC ₁	0.175 8	0.168 1	0.000 3	0.061 3	0.157 0
	BC ₂	0.008 8	0.081 2	0.602 0	0.073 1	0.148 5
	F ₂	0.009 2	0.046 7	0.243 0	0.063 6	0.131 1

注: $U1^2$, $U2^2$, $U3^2$ 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 4 备选模型的显著性检验

模型	世代	$P(U1^2)$	$P(U2^2)$	$P(U3^2)$	$P(nW^2)$	$P(D_n)$
2MG-A	P ₁	0.329 4	0.427 7	0.545 3	0.497 9	0.653 6
	P ₂	0.420 8	0.421 7	0.923 3	0.426 0	0.267 1
	F ₁	0.682 5	0.685 8	0.973 0	0.891 2	0.831 9
	BC ₁	0.127 4	0.094 1	0.428 5	0.179 5	0.163 5
	BC ₂	0.366 1	0.533 7	0.312 0	0.417 2	0.407 3
	F ₂	0.871 6	0.667 6	0.274 9	0.689 1	0.664 4
2MG-AD	P ₁	0.419 4	0.520 8	0.576 4	0.636 8	0.724 1
	P ₂	0.285 5	0.276 1	0.825 9	0.284 8	0.167 7
	F ₁	0.925 3	0.925 1	0.989 5	0.949 5	0.930 8
	BC ₁	0.148 4	0.122 9	0.565 7	0.209 5	0.203 9
	BC ₂	0.387 9	0.589 8	0.235 0	0.408 8	0.381 7
	F ₂	0.957 5	0.726 4	0.232 8	0.673 7	0.692 4
MX2-A-AD	P ₁	0.814 5	0.908 1	0.655 0	0.963 4	0.935 4
	P ₂	0.863 7	0.889 8	0.912 0	0.765 9	0.636 3
	F ₁	0.946 6	0.946 2	0.991 5	0.949 7	0.920 2
	BC ₁	0.675 0	0.681 8	0.987 2	0.808 7	0.651 5
	BC ₂	0.925 1	0.775 6	0.437 8	0.740 8	0.715 4
	F ₂	0.923 5	0.828 8	0.622 0	0.795 0	0.838 2

3 结论与讨论

目前,国际上测定叶片叶绿素含量一般有两种方式。第一种是利用乙醇或丙酮提取后使用分光光度仪法测定。该方法虽然结果较为准确和可靠,但测定时需要破坏性取样,不利于对作物的动态研究,且不宜于大规模测定。另一种方法是利用叶绿素仪测定相对叶色值,国际上主要采用 SPDA-502 叶绿素仪(日本)和 CCM 系列叶绿素仪(美国)。有研究表明,使用 CCM 叶绿素仪测定结果中,单位面积叶绿素 a 的决定系数是 0.972 8、叶绿素 b 的决定系数为 0.858 6,总叶绿素决定系数为 0.977 4,可以证明叶绿

素含量与CCI值呈显著的正相关,测量结果真实可靠^[11]。因此本试验中采用CCM-300叶绿素仪对六个世代植株进行快速且无损伤的叶绿素含量测定,获得有效数据。

我们以叶色差异显著的两个茄子自交系为父母本,构建了包含 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 BC_1 和 BC_2 共六个世代的遗传分析群体,将植物数量性状遗传的主基因+多基因的混合分离分析体系应用到叶色的多世代联合分析。结果表明茄子叶色性状受两个加性主基因+加性-显性多基因控制,这与结球甘蓝叶色遗传^[12]和油菜花色遗传^[13]等研究较为一致,与不结球白菜叶绿素含量遗传模型^[5]和茶树叶色遗传模型^[14]研究结果有所不同,说明适合不同作物或者不同亲本的叶色性状遗传模型不尽相同。

我们推断茄子的叶色性状遗传方式为MX2-A-AD模型,即受两个加性主基因和加性-显性多基因控制,说明茄子叶色育种可以在早期世代对叶片颜色性状进行定向选择或轮回选择。但因不同材料中控制叶色的遗传方式存在差异,同时多基因效应也一定程度上受外界环境的影响,所以我们选用设施保护地栽培管理以减少环境误差。本试验利用主基因+多基因混合遗传体系进行农艺性状研究,研究结果对茄子自交系的选择和优良品种的培育具有促进意义。数量遗传学研究过程易受群体规模、亲本材料特征的明显度以及外界环境变化等影响,需通过多年多点试验重复验证,才能更好地利用重要数量性状的基因加性效应和显性效应,且借助分子标记辅助育种等技术手段,达到进一步提高茄子杂种优势利用效率的目的。

致 谢:

非常感谢华中农业大学章元明教授对我们的帮助。章教授无私惠赠运行软件和软件使用说明,使我们得以顺利完成数据分析处理工作。

参考文献:

- [1] 贾利,苗永美,江海坤,等.茄子种质资源农艺性状遗传多样性分析[J].长江蔬菜,2016(24):44-49
- [2] 乔燕春,曹翠文,林鉴荣,等.茄子重要性状表型多样性及其在育种研究中的应用[J].热带农业科学,2015,35(3):31-35
- [3] 杨锦坤,张映,陈钰辉,等.茄子株高性状鉴定与遗传分析[J].中国蔬菜,2019(11):36-40
- [4] Wang F, Wang G, Li X, et al. Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(3): 324-330
- [5] 林婷婷,王立,张琳,等.不结球白菜叶绿素含量的主基因+多基因混合遗传分析[J].南京农业大学学报,2014,37(5):34-40
- [6] 王倩,顾施滢,雷鹏程,等.普通白菜干旱胁迫下叶绿素含量和光合生理特性变化研究[J].金陵科技学院学报(自然科学版),2015,31(4):75-78
- [7] 曹锡文,刘兵,章元明.植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制[J].南京农业大学学报,2013,36(6):1-6
- [8] 章元明.植物数量遗传学的建立、发展与展望[J].南京农业大学学报,2012,35(5):19-24
- [9] 叶红霞,吕律,海睿,等.甜瓜果实糖含量的主基因+多基因遗传分析[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2019,45(4):391-400
- [10] 栗亚静,进茜宁,李静,等.玉米籽粒淀粉含量主基因+多基因混合遗传模型分析[J].江苏农业科学,2017,45(16):60-63
- [11] 周小生,周月琴,庞磊,等.叶绿素仪 CCM-200 在测定茶树叶片叶绿素和氮素含量上的应用[J].安徽农业大学学报,2012,39(1):150-153
- [12] 张成合,刘传斌,任艳蕊,等.结球甘蓝叶色(紫/绿)的遗传分析和基因定位[J].中国农业科学,2010,43(2):346-350
- [13] 李白,李军.油菜花色突变体研究及花色遗传改良探讨[J].分子植物育种,2014,12(2):397-403
- [14] 陈志辉,林郑和,游小妹,等.茶树品种‘白鸡冠’叶色性状遗传特性研究[J].茶叶学报,2019,60(3):99-105

(责任编辑:湛 江)