

结球甘蓝耐裂球性状遗传分析

苏彦宾, 刘玉梅*, 方智远, 杨丽梅, 庄木, 张扬勇, 张小丽, 孙培田
(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 以结球甘蓝‘79-156’和‘96-100’为亲本配制的6个联合世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2)群体为试材, 采用主基因 + 多基因混合遗传模型对耐裂球性状进行了遗传分析。两年结果均表明, 耐裂球性状的最适遗传模型为E-0模型, 即两对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因控制。两对主基因均以加性效应为主, 且存在明显的互作效应。2010年该组合 B_1 、 B_2 、 F_2 分离群体的主基因遗传率分别为67.3%、1.4%和59.1%, 多基因遗传率分别为0、56.2%和0, 遗传变异平均值占表型变异的60.9%, 环境变异平均值占表型变异的39.1%; 2011年该组合 B_1 、 B_2 、 F_2 分离群体的主基因遗传率分别为85.5%、22.3%和84%, 多基因遗传率分别为0、24.3%和0, 遗传变异平均值占表型变异的63.9%, 环境变异平均值占表型变异的36.1%。表明该性状以主基因遗传为主, 同时受环境影响较大, 应在早期世代进行选择, B_1 、 F_2 主基因选择效率较高。

关键词: 结球甘蓝; 耐裂球; 主基因 + 多基因; 遗传分析

中图分类号: S 635.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 08-1482-09

Genetic Analysis of Head-splitting Resistance Traits in Cabbage

SU Yan-bin, LIU Yu-mei*, FANG Zhi-yuan, YANG Li-mei, ZHUANG Mu, ZHANG Yang-yong,
ZHANG Xiao-li, and SUN Pei-tian

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

Abstract: Six generations (P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 and F_2) derived from the cabbage parents of ‘79-156’ and ‘96-100’ were used to investigate the inheritance of head-splitting resistance trait in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) by using mixed major gene plus polygene inheritance model. The results showed that the head-splitting resistance trait was controlled by two additive-dominant-epitasis major genes plus additive-dominant-epitasis polygenes (E-0 model) in the joint analysis of the six generations. At the same time, the additive effect for the two major genes was foremost while there was some interaction effect between them. In 2010, the major genes, heritability of B_1 , B_2 and F_2 were estimated to be 67.3%, 1.4% and 59.1%, respectively, the heritability of polygenes were 0, 56.2% and 0, the variance of the environment and genes variance accounted for 39.1% and 60.9% of the phenotypic variance in each population respectively. In 2011, the major genes, heritability of B_1 , B_2 and F_2 were estimated to be 85.5%, 22.3% and 84% while the heritability of polygenes were 0, 24.3% and 0, the variance of environment

收稿日期: 2012-05-02; **修回日期:** 2012-06-24

基金项目: 国家‘863’项目(2012AA100104-2); 国家‘十一五’科技支撑计划项目(2006BAD01A7); 国家大宗蔬菜产业技术体系项目(CARS-25-A); 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

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

and genes accounted for 39.1% and 60.9% of the phenotypic variance in each population individually. It indicated that the trait of resistance to head-splitting in cabbage was dominated by major genes although the environmental factors had a great effect on it. In practical breeding, higher heritability of major genes can be favorable to an efficient selection in early generation of F_2 and B_1 for resistance to head-splitting in cabbage.

Key words: cabbage; resistance to head-splitting; major gene plus polygene; genetic analysis

结球甘蓝 (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) 简称甘蓝, 其叶球生长后期, 常会出现开裂现象, 给生产造成损失。关于甘蓝耐裂球性状的遗传, Chiang (1972) 最早运用世代平均数法进行了分析, 认为甘蓝裂球至少受 3 对基因控制, 并且以加性效应为主, 易裂为不完全显性, 其狭义遗传力估算为 47%。庄木等 (2009) 进行了耐裂球性状的配合力及其遗传力分析, 结果显示基因加性效应和非加性效应对耐裂球性状均起重要作用, 且以加性效应为主, 随着生长时间的延长加性效应所占比例增加。经典遗传学分析虽然能对多基因的总效应进行估计, 但不能区分主基因和多基因效应, 以及基因间的互作关系。盖钧镒等 (2003) 提出的植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法, 不仅能够检测和鉴定数量性状主基因和多基因的存在, 并能估计基因效应和方差等遗传参数, 使遗传分析更准确、深入。目前该模型已被广泛地应用于大田作物中的甘蓝型油菜主要农艺性状及抗倒伏 (余凤群 等, 1998; 顾慧和戚存扣, 2008)、烟草主要农艺性状及易烤性 (朱惠琴 等, 2004; 倪超 等, 2011)、棉花产量 (张培通 等, 2006)、玉米低钾耐性 (李兴涛 等, 2011) 及蔬菜作物中的番茄红素含量 (李纪锁 等, 2006)、甘蓝育性 (严慧玲 等, 2007)、青花菜花球夹叶及菜菔硫烷含量 (刘二艳 等, 2009; 李占省 等, 2012)、西葫芦株形 (陈凤真和何启伟, 2010)、茄子果形 (乔军 等, 2011) 等的遗传分析中。

本研究中利用两个甘蓝耐裂球性状存在显著差异的高代自交系为亲本构建了 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 联合分析群体, 运用主基因 + 多基因混合分析方法 (盖钧镒 等, 2003), 对耐裂球性状的遗传展开进一步研究, 以期更加全面地了解其遗传信息和基因的作用方式, 为甘蓝耐裂球材料创制和新品种选育提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

2008 年春季, 用 P_1 ('79-156') 和 P_2 ('96-100') 为亲本配制 F_1 , 2009 年 11 月中旬将双亲及 F_1 定植于中国农业科学院蔬菜花卉研究所南圃场试验阳畦。2010 年春对 P_1 、 P_2 和 F_1 分别进行自交, 并同时将双亲与 F_1 进行回交, 获得 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 共 6 个世代种子。 P_1 ('79-156') 为 '北京早熟' 经多年自交获得的高代纯合自交系, 表现为开展度大, 叶色及球色浅绿, 极易裂球。 P_2 ('96-100') 为 1996 年从印度引进的 'Bejo Sheetal' 甘蓝经多代自交获得的高代自交系, 表现为开展度小, 球色深绿, 叶色蓝绿, 极耐裂球。

1.2 试验方法

2010 年、2011 年秋分别将 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 定植于中国农业科学院蔬菜花卉研究所南口试验基地, 田间正常栽培管理, 双亲及 F_1 采用随机区组设计, 3 次重复, 3 个分离世代随机排列。2010 年秋 P_1 共种植 64 株, 重复 1 种植 32 株, 重复 2 和重复 3 均为 16 株, P_2 共种植 96 株, 每重

复 32 株, F_1 共种植 128 株, 重复 1 和重复 2 均为 48 株, 重复 3 为 32 株, 各分离世代 B_1 、 B_2 、 F_2 种植总株数分别为 238、259 和 550 株。2011 年秋, 田间试验设计同 2010 年秋, P_1 共种植 64 株, P_2 和 F_1 均种植 128 株, 各分离世代 B_1 、 B_2 、 F_2 种植总株数分别为 269、284 和 508 株。因 P_1 苗期死苗较重, 定植时株数偏少。除去死亡植株外, 于叶球成熟期用软尺逐个测量并记录各群体每个叶球的纵径和最大周长。成熟 15 d 时逐个调查并记录最大裂口层数、最大裂口弧长及弧宽, 然后按照以下标准对每个单株及群体进行分级。

0 级: 球叶完好, 无裂口; 1 级: 裂口深 1 层, $S < 50$; 3 级: 裂口深 2 层, $S < 50$, 或裂口深 1 层, $S \geq 50$; 5 级: 裂口深 3~5 层, $S < 50$, 或裂口深 2 层, $S \geq 50$; 7 级: 裂口深 6~10 层, $S < 50$, 或裂口深 3~5 层, $S \geq 50$; 9 级: 裂口深 10 层以上, $S < 50$, 或裂口深 6~10 层, $S \geq 50$ 。1 级: 极耐裂球, $0 \leq \text{裂球指数} \leq 5.0$; 3 级: 耐裂球, $5.1 \leq \text{裂球指数} \leq 25.0$; 5 级: 较耐裂球, $25.1 \leq \text{裂球指数} \leq 35.0$; 7 级: 易裂球, $35.1 \leq \text{裂球指数} \leq 50.0$; 9 级: 极易裂球, $50.1 \leq \text{裂球指数} \leq 100$ 。其中, $S(\%) = S_1/S_2 \times 100$ 。 $S_1 = \text{最大裂口长} \times \text{最大裂口宽}$, $S_2 = \text{叶球纵径} \times \text{横径}(1/2 \text{最大周长})$ 。裂球指数 = $\Sigma(\text{裂球级别数} \times \text{各级裂球数}) / (\text{叶球总数} \times \text{裂球最高级数}) \times 100$ 。

1.3 统计分析

对 6 个世代群体的耐裂球性状进行遗传分析(盖钧镒等, 2003)。通过极大似然函数和 IECM 算法估计各世代、各成分分布参数, 然后通过 AIC 准则和适合性检验选择最优模型, 采用最小二乘法估计最优遗传模型的一阶遗传参数和二阶遗传参数, 估计主基因和多基因的效应值及遗传率。群体的多基因方差 $\sigma_{pg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_{mg}^2 - \sigma^2$, 主基因遗传率(%) $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2 \times 100$, 多基因遗传率(%) $h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2 \times 100$, 其中 σ_{mg}^2 、 σ_{pg}^2 、 σ_p^2 和 σ^2 分别表示主基因方差、多基因方差、表型方差和环境方差。各世代平均数的计算及次数分布的统计采用 Excel 2003 软件。

2 结果与分析

2.1 6 个世代甘蓝裂球程度次数分布

由 6 个世代甘蓝裂球次数分布(表 1)可知, 2010 年和 2011 年易裂亲本 P_1 和耐裂亲本 P_2 的平均裂球指数分别为 75.56、10.73 和 86.87、9.33, F_1 的平均裂球指数分别为 33.12 和 30.46, 介于两亲本之间, 但低于两亲本的平均值(43.15 和 48.10), 表现出偏向于耐裂球父本(P_2)遗传的现象, 说明在该甘蓝耐裂球的遗传组合中, 耐裂球对易裂球存在部分显性作用。将 3 个分离世代各级裂球数与各分离世代调查总株数的比值分别做次数分布图(图 1), 可以看出, B_1 ($F_1 \times P_1$) 世代比较

表 1 ‘79156’ × ‘96100’ 的 6 世代群体中裂球次数分布
Table 1 Frequency distribution of the head-splitting in six population from ‘79156’ × ‘96100’

年份 Year	世代 Generation	裂球级别 Head-splitting grade						平均裂球指数 Mean head-splitting index
		0	1	3	5	7	9	
2010	P_1				23	9	18	75.56
	P_2	23	54	10				10.73
	F_1	22	42	33	22	2	5	33.12
	B_1	20	56	58	54	18	32	55.19
	B_2	42	75	58	64	7	13	41.88
	F_2	108	172	134	88	18	30	33.91
2011	P_1				8	10	26	86.87
	P_2	54	67	16				9.33
	F_1	14	35	67	14	3	6	30.46
	B_1	15	42	64	43	18	87	56.09
	B_2	76	110	68	19	7	4	19.33
	F_2	94	113	129	62	22	88	38.41

接近正态分布; B_2 ($F_1 \times P_2$) 世代表现为偏态性连续分布, 偏向耐裂亲本; F_2 世代与 B_1 世代次数分布图变化规律相似, 但明显偏向耐裂亲本, 在两年均呈现双峰分布, 表明甘蓝耐裂球的遗传明显地表现出主基因 + 多基因遗传特征。

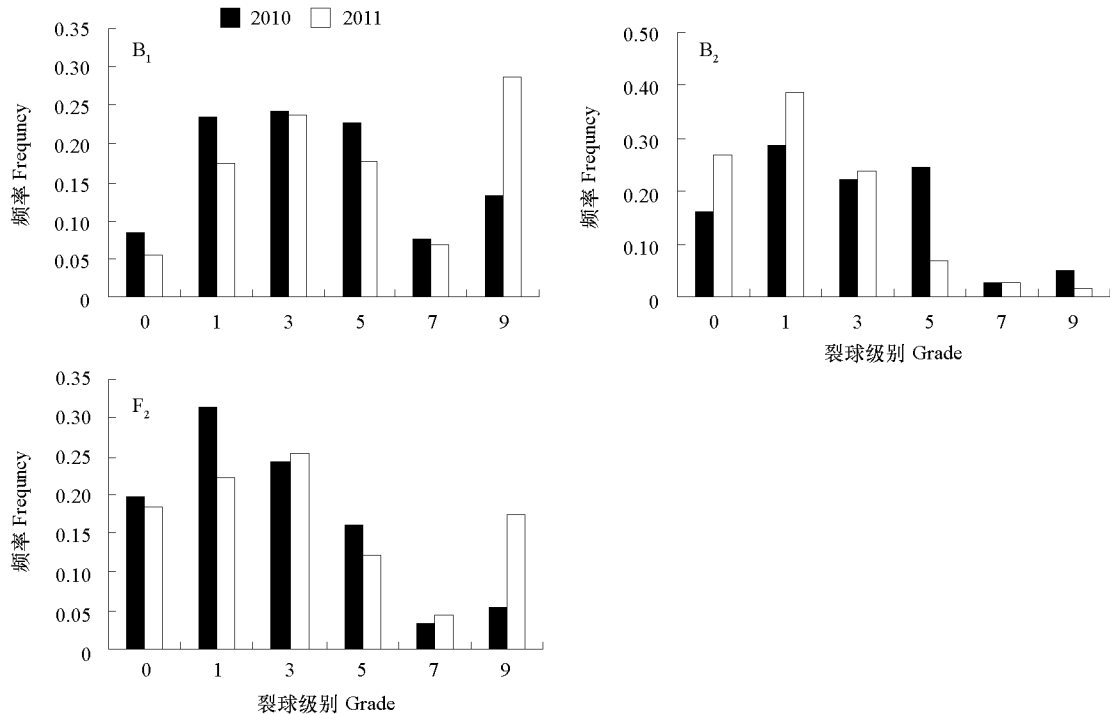


图1 ‘79-156’ × ‘96-100’ 的 B_1 、 B_2 及 F_2 群体中裂球次数分布图

Fig. 1 Frequency distribution of the head-splitting in populations of B_1 , B_2 and F_2 from ‘79-156’ × ‘96-100’

2.2 6 个世代联合分离分析模型的选择和检验

采用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型对结球甘蓝 6 个世代的裂球性状进行分析, 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) 共 5 类 23 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值 (表 2)。根据最小 AIC 准则, 从各种备选模型中初步确定 2010 年和 2011 年的备选遗传模型均为 B-1、E-0 及 E-1。为确定最优遗

表 2 各遗传模型的极大对数似然值及 AIC 值

Table 2 The estimation of max-likelihood-value and AIC value of the different genetic models

模型 Model	极大对数似然值 Max-likelihood-value		AIC		模型 Model	极大对数似然值 Max-likelihood-value		AIC	
	2010	2011	2010	2011		2010	2011	2010	2011
A-1	-2776.60	-5994.11	5561.20	6029.06	D-0	-2727.66	-3006.09	5479.33	6036.18
A-2	-2815.24	-6215.21	5636.48	6425.28	D-1	-2731.91	-3005.57	5481.82	6029.13
A-3	-2825.39	-3384.68	5656.79	6775.36	D-2	-2731.87	-3005.57	5479.74	6027.13
A-4	-2792.50	-3072.12	5591.00	6150.24	D-3	-2792.79	-3150.87	5601.58	6317.74
B-1	-2713.21	-2982.81	5446.42	5985.63	D-4	-2731.91	-3007.25	5479.82	6030.51
B-2	-2768.29	-3008.24	5548.57	6028.47	E-0	-2706.64	-2957.28	5449.27	5950.56
B-3	-2850.95	-3326.65	5709.91	6661.30	E-1	-2705.77	-2983.58	5441.54	5997.16
B-4	-2815.38	-3245.08	5636.76	6496.17	E-2	-2752.30	-3007.62	5526.61	6037.24
B-5	-2824.39	-3370.72	5656.78	6749.44	E-3	-2766.37	-3035.32	5550.74	6088.65
B-6	-2824.39	-3370.72	5654.79	6747.44	E-4	-2808.26	-3151.50	5632.52	6318.99
C-0	-2779.07	-3150.03	5578.14	6320.06	E-5	-2796.55	-3151.51	5611.10	6321.02
C-1	-2809.49	-3151.50	5632.98	6317.00					

传模型,对这3个模型进行(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 ${}_nW^2$ 和 D_n)适合性检验(表3),选择统计量达到显著水平个数较少的模型作为最优模型。结果表明,2010年在30个统计量中,B-1模型有19个统计量达到差异显著水平,E-0模型有13个统计量达到差异显著水平,E-1模型有15个统计量达到差异显著水平;2011年B-1模型有23个统计量达到差异显著水平,E-0模型有19个统计量达到差异显著水平,E-1模型有21个统计量达到差异显著水平。根据AIC值和适合性检验结果,两年份最优遗传模型均为E-0模型,即甘蓝耐裂球性状的遗传由两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因控制。

表3 B-1、E-0、E-1模型的适合性检验

Table 3 Tests for goodness of fit of B-1, E-0 and E-1

年份 Year	模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n	
2010	B-1	P ₁	6.24 (0.01) *	5.71 (0.02) *	0.01 (0.91)	0.96 (<0.05) *	0.61 (<0.05) *	
		F ₁	0.54 (0.46)	0.07 (0.79)	15.49 (0.00) *	1.46 (<0.05) *	0.29 (<0.05) *	
		P ₂	4.18 (0.04) *	5.68 (0.02) *	2.61 (0.11)	0.79 (<0.05) *	0.56 (<0.05) *	
		B ₁	0.32 (0.57)	0.28 (0.60)	0.01 (0.94)	1.16 (<0.05) *	0.18 (<0.05) *	
		B ₂	0.40 (0.53)	0.52 (0.47)	0.19 (0.66)	1.58 (<0.05) *	0.18 (<0.05) *	
		F ₂	25.05 (0.00) *	22.83 (0.00) *	0.07 (0.78)	5.98 (<0.05) *	0.28 (<0.05) *	
	E-0	P ₁	0.02 (0.90)	0.18 (0.67)	4.76 (0.03) *	0.44 (>0.05)	0.40 (>0.05)	
		F ₁	2.91 (0.09)	0.04 (0.85)	34.21 (0.00) *	2.03 (<0.05) *	0.33 (<0.05) *	
		P ₂	0.00 (0.10)	0.54 (0.46)	8.44 (0.00) *	0.38 (>0.05)	0.40 (>0.05)	
		B ₁	3.71 (0.054)	4.44 (0.04) *	0.93 (0.33)	1.41 (<0.05) *	0.18 (<0.05) *	
		B ₂	1.41 (0.23)	0.80 (0.37)	1.08 (0.30)	1.92 (<0.05) *	0.23 (<0.05) *	
		F ₂	0.06 (0.81)	0.15 (0.70)	6.21 (0.01) *	3.91 (<0.05) *	0.23 (<0.05) *	
	E-1	P ₁	2.55 (0.11)	1.47 (0.22)	1.77 (0.18)	0.65 (<0.05) *	0.53 (<0.05) *	
		F ₁	2.10 (0.16)	0.10 (0.75)	17.83 (0.00) *	1.64 (<0.05) *	0.31 (<0.05) *	
		P ₂	0.91 (0.34)	2.55 (0.11)	7.27 (0.01) *	0.49 (<0.05) *	0.45 (>0.05)	
		B ₁	0.79 (0.37)	0.77 (0.38)	0.00 (0.95)	1.16 (<0.05) *	0.18 (<0.05) *	
		B ₂	0.62 (0.43)	0.50 (0.47)	0.02 (0.89)	1.55 (<0.05) *	0.18 (<0.05) *	
		F ₂	8.31 (0.00) *	6.20 (0.01) *	1.45 (0.23)	4.51 (<0.05) *	0.26 (<0.05) *	
	2011	B-1	P ₁	3.62 (0.06)	2.75 (0.10)	0.54 (0.46)	1.23 (<0.05) *	0.34 (<0.05) *
			F ₁	12.17 (0.00) *	5.59 (0.02) *	16.43 (0.00) *	3.20 (<0.05) *	0.34 (<0.05) *
			P ₂	1.18 (0.28)	5.67 (0.02) *	28.17 (0.00) *	2.85 (<0.05) *	0.34 (<0.05) *
B ₁			11.36 (0.00) *	17.91 (0.00) *	14.99 (0.00) *	2.64 (<0.05) *	0.23 (<0.05) *	
B ₂			0.13 (0.72)	0.27 (0.60)	0.49 (0.48)	3.06 (<0.05) *	0.27 (<0.05) *	
F ₂			8.82 (0.00) *	15.33 (0.00) *	17.31 (0.00) *	3.35 (<0.05) *	0.20 (<0.05) *	
E-0		P ₁	1.07 (0.30)	0.54 (0.46)	1.17 (0.28)	1.06 (<0.05) *	0.30 (<0.05) *	
		F ₁	13.88 (0.00) *	6.86 (0.01) *	15.60 (0.00) *	3.33 (<0.05) *	0.35 (<0.05) *	
		P ₂	5.44 (0.02) *	12.01 (0.00) *	23.33 (0.00) *	3.36 (<0.05) *	0.38 (<0.05) *	
		B ₁	1.92 (0.17)	1.11 (0.29)	1.32 (0.25)	1.63 (<0.05) *	0.17 (<0.05) *	
		B ₂	0.41 (0.52)	1.77 (0.18)	8.12 (0.00) *	2.98 (<0.05) *	0.27 (<0.05) *	
		F ₂	0.32 (0.57)	0.27 (0.61)	0.02 (0.88)	2.04 (<0.05) *	0.16 (<0.05) *	
E-1		P ₁	1.31 (0.25)	3.74 (0.05)	10.94 (0.00) *	1.28 (<0.05) *	0.42 (<0.05) *	
		F ₁	2.10 (0.15)	0.15 (0.70)	16.62 (0.00) *	2.37 (<0.05) *	0.27 (<0.05) *	
		P ₂	0.64 (0.42)	4.29 (0.04) *	26.84 (0.00) *	2.72 (<0.05) *	0.33 (0.12) *	
		B ₁	8.28 (0.00) *	7.94 (0.00) *	0.02 (0.90)	2.10 (<0.05) *	0.19 (<0.05) *	
		B ₂	4.76 (0.03) *	7.16 (0.01) *	5.07 (0.02) *	3.33 (<0.05) *	0.30 (<0.05) *	
		F ₂	0.85 (0.36)	1.78 (0.18)	3.13 (0.08)	2.23 (<0.05) *	0.17 (<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。

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

2.3 6个世代联合分离分析最适模型遗传参数估计

利用最小二乘法对获得的最适遗传模型即E-0模型估计其一阶遗传参数和二阶遗传参数。由表4中一阶参数可知,2010年,两对主基因的加性效应相等均为1.73,第1对主基因的显性效应为-1.36,势能比为-0.79,其显性效应小于加性效应,具有负向显性效应。第2对主基因的显性效应为1.00,势能比为0.58,其显性效应小于加性效应,具有正向显性效应,说明两对主基因的遗传

均以加性效应为主。此外, 两对主基因存在明显的交互作用和上位性效应, 加性 \times 加性效应 (i) 值为 1.71, 显性 \times 显性互作效应 (l) 值为 1.18。两对主基因间不存在加性 \times 显性互作效应 (j_{ab}), 显性 \times 加性互作效应 (j_{ba}) 为 -1.34, 显性加性互作效应值较大且为负值, 有利于耐裂球性状表现。2011 年的遗传参数结果和 2010 年相似, 具体效应值有所不同, 2011 年两对主基因的加性效应、显性效应均大于 2010 年, 势能比也有所增大, 两对主基因加性 \times 显性互作效应 (j_{ab}) 为 1.88, 显著大于 2010 年, 其它互作效应与 2010 年相比变化不大。可见, 甘蓝耐裂球遗传中, 两对主基因的加性效应、显性效应及上位性效应均起到重要作用。

由表 4 中二阶参数可知, 2010 年, 该组合 B_1 、 B_2 、 F_2 分离群体的主基因遗传率分别为 67.3%、1.4% 和 59.1%, 多基因遗传率分别为 0、56.2% 和 0, 遗传变异平均值占表型变异的 60.9%, 环境变异平均值占表型变异的 39.1%; 2011 年, 该组合 B_1 、 B_2 、 F_2 分离群体的主基因遗传率分别为 85.5%、22.3% 和 84%, 多基因遗传率分别为 0、24.3% 和 0, 遗传变异平均值占表型变异的 63.9%, 环境变异平均值占表型变异的 36.1%。两年试验结果均表明, 结球甘蓝耐裂球性状以主基因遗传为主, 受环境影响较大, 应该在早期世代进行选择, B_1 、 F_2 主基因选择效率较高。

表 4 结球甘蓝耐裂球 E-0 模型遗传参数估计
Table 4 The estimates of genetic parameters of head-splitting in E-0 model

一阶遗传参数 1 st order parameter	估计值 Estimate		二阶遗传参数 2 nd order parameter	估计值 Estimate					
	2010	2011		2010			2011		
				B_1	B_2	F_2	B_1	B_2	F_2
d_a	1.73	1.89	σ_p^2	7.61	5.82	6.05	10.54	2.92	9.75
d_b	1.73	1.89	σ_{mg}^2	5.14	0.08	3.58	8.89	0.65	8.19
h_a	-1.36	-1.79	σ_{pg}^2	0	3.27	0	0	0.71	0
h_b	1.00	1.82	σ_e^2	2.47	2.47	2.47	1.56	1.56	1.56
i	1.71	1.81	h_{mg}^2 (%)	67.30	1.40	59.10	85.50	22.30	84.00
j_{ab}	0	1.88	h_{pg}^2 (%)	0	56.20	0	0	24.30	0
j_{ba}	-1.34	-1.73							
l	1.18	0.91							
h_a/d_a	-0.79	-0.95							
h_b/d_b	0.58	0.96							

注: d_a : 第 1 对主基因的加性效应; d_b : 第 2 对主基因的加性效应; h_a : 第 1 对主基因的显性效应; h_b : 第 2 对主基因的显性效应; i : 加性 \times 加性效应; j_{ab} : 第 1 对主基因加性 \times 第 2 对主基因显性互作效应; j_{ba} : 第 1 对主基因显性 \times 第 2 对主基因加性互作效应; l : 第 1 对主基因显性 \times 第 2 对主基因显性互作效应; h_a/d_a : 第 1 主基因的势能比值; h_b/d_b : 第 2 主基因的势能比值; 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。

Note: d_a : Additive effect of the first pair major gene; d_b : Additive effect of the second pair major gene; h_a : Dominant effect of the first pair major gene; h_b : Dominant effect of the second pair major gene; h_a/d_a : Dominance degree of the first major gene; i : Additive effect plus additive effect of the two major genes; j_{ab} : Additive effect plus dominant effect of the two major genes; j_{ba} : Dominant effect plus additive effect of the two major genes; l : Dominant effect plus dominant effect of the two major genes; h_b/d_b : Dominance degree of the second major gene; σ_p^2 : Phenotypic variance; σ_{mg}^2 : Major-gene variance; σ_{pg}^2 : Polygenic variance; σ_e^2 : Environmental variance; h_{mg}^2 : Major gene heritability; h_{pg}^2 : Polygene heritability.

3 讨论

本试验中利用 6 个世代联合分离分析法对结球甘蓝耐裂球性状进行遗传分析, 把主基因与多基因遗传效应从总表型效应中分离出来, 能更清楚地了解耐裂球性状的遗传模式。为使试验结果更加可靠, 本研究进行了两年的重复试验, 两年结果表明, 甘蓝耐裂球性状属于数量性状, 均符合“两对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因”遗传模型 (E-0), 各一阶遗传参数及二阶遗传参数变化规律基本一致。两对主基因均以加性效应为主, 存在明显的显性效应和上位性效应, 这与前人报道的结果 (Chiang, 1972; 庄木 等, 2009) 相同。秦智伟等 (1994) 研究认为, 甘

蓝的耐裂球性主要是由遗传因素引起, 在本试验 3 个分离世代中, B_1 、 F_2 主基因遗传率最高, 以主基因遗传为主, 多基因遗传率为 0, 而在 B_2 分离世代中, 多基因遗传率占有很大比重, 多基因遗传发挥重要作用。两年的遗传变异平均值分别占表型变异平均值的 60.9% 和 63.9%, 表明甘蓝耐裂球性状主要受遗传影响, 与前人研究结果相同。

本试验中, 耐裂球亲本对易裂球亲本存在部分显性作用, 因此要配制耐裂球的杂交种, 应选择双亲均为耐裂球或亲本之一为耐裂球性强的品系, 在培育耐裂球自交系时, 应通过杂交、回交转育主基因, 选育耐裂球材料。同时由于两对主基因均以加性效应为主, 选择过程中存在累加效应, 在早世代进行选择能够取得较好的效果。这与 Chiang (1972) 报道的易裂球为部分显性有所不同, 可能是由于所用材料不同所致。此外在本研究中, B_2 群体的主基因遗传率明显小于 B_1 和 F_2 群体, 而多基因遗传率明显高于后两者, 这可能与耐裂球亲本的遗传背景增加, 以及耐裂基因的部分显性效应有关, 在其它作物的相似研究中, 也出现这种群体间明显的遗传率差异现象 (李纪锁 等, 2006; 田露申 等, 2010; 乔军 等, 2011), 有待进一步研究。

除遗传因素外, 前人研究认为栽培措施、叶片组织结构、矿质营养及内源激素等均与甘蓝耐裂球存在一定的关系 (王丽娟和秦智伟, 1995; 汝学娟 等, 2008; 刘辉 等, 2009; 曾爱松 等, 2009a, 2009b)。本研究中, 两年环境变异平均值分别占表型变异平均值的 39.1% 和 36.1%, 表明环境对耐裂球性影响较大。此外, 由于两年份的环境差异, 影响了主基因和多基因的表达, 以及各基因间的互作效应, 使两年间一阶遗传参数与二阶遗传参数有所不同。在后续试验中有必要通过有重复的家系平均数 (如 DH 系或重组自交系) 为基础进一步进行主基因 + 多基因混合遗传分析, 以降低试验误差。

有关甘蓝耐裂球性的评价方法和标准, 前人做了一些研究, 但至今没有统一的评价标准。以往研究中一般选用裂球率作为鉴定指标 (秦智伟 等, 1994; 简元才 等, 2008; 庄木 等, 2009)。利用裂球率可较为简单直观地鉴定甘蓝的裂球性, 但不能全面反映甘蓝材料的裂球程度及裂球特征。在实际生产中, 有的甘蓝虽出现裂球, 但其裂口的深度和裂口的大小均存在很大差别。本研究中将裂口层数和裂口大小 (裂口表面积占整个叶球表面积百分比) 相结合, 作为甘蓝裂球鉴定的分级标准对甘蓝耐裂球性进行评价, 更加全面地反映甘蓝裂球的特征。本研究中用该方法进行了两年的重复试验, 其研究结果基本一致, 这进一步表明该评价方法的准确性和可行性。

References

- Chen Feng-zhen, He Qi-wei. 2010. Analysis on major gene and polygene mixed inheritance of plant type traits in summer squash. *China Vegetables*, (22): 34 - 40. (in Chinese)
- 陈凤真, 何启伟. 2010. 西葫芦株型性状主基因 - 多基因混合遗传分析. *中国蔬菜*, (22): 34 - 40.
- Chiang M S. 1972. Inheritance of head splitting in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.). *Euphytica*, 21 (3): 507 - 509.
- Gai Jun-yi, Zhang Yuan-ming, Wang Jian-kang. 2003. Genetic system of quantitative traits in plants. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 盖钧镒, 章元明, 王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社.
- Gu Hui, Qi Cun-kou. 2008. Genetic analysis of lodging resistance with mixed model of major gene plus polygene in *Brassica napus* L. *Acta Agronomica Sinica*, 34 (3): 376 - 381. (in Chinese)
- 顾 慧, 戚存扣. 2008. 甘蓝型油菜抗倒伏性状的主基因 + 多基因遗传分析. *作物学报*, 34 (3): 376 - 381.
- Jian Yuan-cai, Ding Yun-hua, Qu Guang-qi. 2008. A new cabbage F_1 hybrid—'Chungan No. 2'. *China Vegetables*, (2): 35 - 37. (in Chinese)
- 简元才, 丁云花, 屈广琪. 2008. 早熟春甘蓝新品种春甘 2 号的选育. *中国蔬菜*, (2): 35 - 37.
- Liu Hui, Zhang En-hui, Xu Zhong-min, Cheng Yong-an, Li Hong-wei. 2009. Impact of three main cultivated factors on the character of spring cabbage dehiscent leafy head. *Journal of Northwest A & F University: Nat Sci Ed*, 37 (11): 120 - 124. (in Chinese)
- 刘 辉, 张恩慧, 许忠民, 程永安, 李宏伟. 2009. 3 个主要栽培因子对春甘蓝叶球裂球性的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*,

- 37 (11): 120 - 124.
- Liu Er-yan, Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Yuan Su-xia, Sun Ji-feng, Li Zhan-sheng, Sun Pei-tian. 2009. Genetic analysis of head-leaf traits using maxed major gene plus polygene inheritance modle in *Brassica oleracea* L. var. *italica* Plenck. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (11): 1611 - 1618. (in Chinese)
- 刘二艳, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 袁素霞, 孙继峰, 李占省, 孙培田. 2009. 青花菜花球‘夹叶’性状主基因 + 多基因遗传分析. *园艺学报*, 36 (11): 1611 - 1618.
- Li Ji-suo, Shen Huo-lin, Shi Zheng-qiang. 2006. Analysis on the major gene and polygenemixed inheritance of glycogen content in fresh consumptive tomato fruit. *Hereditas*, 28 (4): 458 - 462. (in Chinese)
- 李纪锁, 沈火林, 石正强. 2006. 鲜食番茄果实中番茄红素含量的主基因 - 多基因混合遗传分析. *遗传*, 28 (4): 458 - 462.
- Li Xing-tao, Cao Min-jian, Yu Hai-qi, Lü Wen-yan, Wang Xiao-guang. 2011. Genetic analysis of tolerance to low-potassium stress in maize using mixed model of major gene plus polygene. *Journal of Maize Sciences*, 19 (4): 93 - 97. (in Chinese)
- 李兴涛, 曹敏建, 于海秋, 吕文彦, 王晓光. 2011. 玉米低钾耐性性状的主基因 + 多基因遗传分析. *玉米科学*, 19 (4): 93 - 97.
- Li Zhan-sheng, Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Yuan Su-xia, Zhao Wen, Liu Er-yan, Sun Pei-tian. 2012. Determination of sulforaphane by high performance liquid chromatography and genetic analysis of DH population in broccoli florets. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (1): 101 - 108. (in Chinese)
- 李占省, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 袁素霞, 赵 文, 刘二艳, 孙培田. 2012. 青花菜 DH 群体花球中菜蕈硫烷含量的遗传效应分析. *园艺学报*, 39 (1): 101 - 108.
- Ni Chao, Xu Xiu-hong, Zhang Xing-wei, Wang Ying-jun, Wang Chuan-yi, Jia Xing-hua, Zhang Zhong-feng, Yue Shan, Zhang Lin, Zhang Ben-qiang, Zhang Yan-yan. 2011. Genetic analysis of easy curing potential in flue-cured tobacco with the mixed major-gene plus polygene inheritance model. *Chinese Tobacco Science*, 32 (1): 1 - 4. (in Chinese)
- 倪 超, 徐秀红, 张兴伟, 王英俊, 王传义, 贾兴华, 张忠锋, 岳 山, 张 琳, 张本强, 张艳艳. 2011. 烤烟品种易烤性相关性状的主基因 + 多基因遗传分析. *中国烟草科学*, 32 (1): 1 - 4.
- Qiao Jun, Liu Fu-zhong, Chen Yu-hui, Lian Yong. 2011. Study on inheritance of eggplant fruit shape. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (3): 2121 - 2130. (in Chinese)
- 乔 军, 刘富中, 陈钰辉, 连 勇. 2011. 茄子果形遗传研究. *园艺学报*, 32 (3): 2121 - 2130.
- Qin Zhi-wei, Wang Li-juan, Wang Chao, Xu Riu-xian. 1994. Studies on character of cabbage dehiscent leafy head. *Journal of Northeast Agricultural University*, 25 (4): 344 - 346. (in Chinese)
- 秦智伟, 王丽娟, 王 超, 许蕊仙. 1994. 甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *capitata*) 裂球性研究. *东北农业大学学报*, 25 (4): 345 - 346.
- Ru Xue-juan, Li Cheng-qiong, Song Hong-yuan, Ren Xue-song, Si Jun. 2008. Studay on the relationship between head-splitting and leafy structure//*Advances in Crucifer Vegetables Reserch of China*. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press: 80 - 84. (in Chinese)
- 汝学娟, 李成琼, 宋洪元, 任雪松, 司 军. 2008. 甘蓝叶片组织结构与裂球关系探讨//中国园艺学会十字花科蔬菜分会. 中国十字花科蔬菜研究进展. 北京: 中国农业科学技术出版社: 80 - 84.
- Tian Lu-shen, Yan Chao-xuan, Yu Qing-qing, Guo Shi-xing, Niu Ying-ze. 2010. Analysis of the qualitative-quantitative genetic models of white flower color with petalpigments quantification in *Brassica napus* L. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 32 (3): 337 - 344. (in Chinese)
- 田露申, 闫朝选, 余青青, 郭世星, 牛应泽. 2010. 花瓣色素定量法对甘蓝型油菜白花性状的质量-数量遗传模型分析. *中国油料作物学报*, 32 (3): 337 - 344.
- Wang Li-juan, Qin Zhi-wei. 1995. Study on anatomy of head-splitting in cabbage//Li Shu-de. *Advances in main vegetable crops breeding for diseases resistance in China*. Beijing: Science Press: 689 - 690. (in Chinese)
- 王丽娟, 秦智伟. 1995. 甘蓝裂球性解剖学研究//李树德. 中国主要蔬菜抗病育种进展. 北京: 科学出版社: 689 - 690.
- Yan Hui-ling, Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Wang Yong-jian, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Pei-tian. 2007. Genetic effect of sterility of the dominant gene male sterile material (DGMS79-399-3) in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (1): 93 - 98. (in Chinese)
- 严慧玲, 方智远, 刘玉梅, 王永健, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 孙培田. 2007. 甘蓝显性雄性不育材料 DGMS79-399-3 不育性的遗传效应分析. *园艺学报*, 34 (1): 93 - 98.

- 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 Agricultural 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.
- Zeng Ai-song, Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Ji-feng, Sun Pei-tian. 2009a. Relationship between endogenous hormone contents and head-splitting character during *Brassica oleracea* L. var. *capitata* L. vegetative period. *China Vegetables*, (20): 11 - 16. (in Chinese)
- 曾爱松, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 孙继峰, 孙培田. 2009a. 甘蓝结球过程中内源激素含量与裂球性关系. *中国蔬菜*, (20): 11 - 16.
- Zeng Ai-song, Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Ji-feng, Sun Pei-tian. 2009b. Studies on relationship between splitting-tolerant characteristics and surface micro-configuration and cell tissue structure of leaf in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.). *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 24 (Supplement): 41 - 45. (in Chinese)
- 曾爱松, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 孙继峰, 孙培田. 2009b. 甘蓝耐裂球性与叶表面微形态及细胞组织结构的关系研究, *华北农学报*, 24 (增刊): 41 - 45.
- Zhang Pei-tong, Zhu Xie-fei, Guo Wang-zhen, Yu Jing-zhong, Zhang Tian-zhen. 2006. Genetic analysis of yield and its components for high yield cultivar Simian 3 in *G. hirsutum* L. *Acta Agronomica Sinica*, 32 (17): 1011 - 1017. (in Chinese)
- 张培通, 朱协飞, 郭旺珍, 俞敬忠, 张天真. 2006. 高产棉花品种泗棉 3 号产量及其产量构成因素的遗传分析. *作物学报*, 32 (17): 1011 - 1017.
- 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.
- Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Yang Li-mei, Sun Pei-tian. 2009. Studies on combining ability and heritability of splitting-resistance characteristic in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *China Vegetables*, (2): 12 - 15. (in Chinese)
- 庄 木, 张扬勇, 方智远, 刘玉梅, 杨丽梅, 孙培田. 2009. 结球甘蓝耐裂球性状的配合力及遗传力研究. *中国蔬菜*, (2): 12 - 15.

征 订

欢迎订阅《园艺学报》

《园艺学报》是中国园艺学会和中国农业科学院蔬菜花卉研究所主办的学术期刊, 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、研究报告、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》是中文核心期刊, 被英国《CAB 文摘数据库》、美国 CA 化学文摘、日本 CBST 科学技术文献速报、俄罗斯 AJ 文摘杂志、CSCD 中国科学引文数据库等多家重要数据库收录。《园艺学报》荣获第三届国家期刊奖及中国科技信息所“中国精品科技期刊”、武汉大学中国科学评价研究中心“中国权威学术期刊”、中国期刊协会和中国出版科学研究所“新中国 60 年有影响力的期刊”等称号。

根据“中国学术期刊影响因子年报(2011 版)”, 《园艺学报》复合总被引频次为 11 630, 期刊综合总被引频次 5 317, 复合影响因子 1.780, 期刊综合影响因子 1.124。

《园艺学报》为月刊, 每月 25 日出版。每期定价 40.00 元, 全年 480.00 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>。