

汤肖玮,刘晨,邵和平,等.朱顶红花部相关性状的杂种优势与混合遗传分析[J].江苏农业科学,2022,50(18):239-244.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.18.036

朱顶红花部相关性状的杂种优势与混合遗传分析

汤肖玮¹,刘晨¹,邵和平¹,仰小东²,张宁宁¹

(1.江苏丘陵地区南京农业科学研究所,江苏南京 210046;2.江苏开放大学,江苏南京 210036)

摘要:为了提高朱顶红观赏价值,并为其花型优异性状的选育以及后期分子育种研究提供理论参考,分别于2020、2021年调查了以朱顶红品种“粉色惊奇”为母本、“火焰孔雀”为父本配制F₁杂种的5个花部相关性状的表型数据。群体遗传分析结果显示,朱顶红的5个花部性状在F₁群体变异系数范围为8.35%~46.99%,发生广泛分离;相关性分析发现10对花部性状间共7对为显著性相关,其中花梗长与花径之间的相关性系数最高,为0.373。主要结果:花梗长最优模型为A-0模型,为无主基因控制的遗传模型;最大花被片长符合A-1模型,受表现为加性和部分显性或超显性的1对主基因控制,其遗传效率为47%;花径符合A-2模型,受1对加性主基因控制,无显性效应;最大花被片宽最优模型为B-1模型,受加性-显性-上位性2对主基因控制;F₁群体中花瓣数主基因遗传力最高,达96%,符合B-2模型,受加性-显性2对主基因控制。

关键词:朱顶红;花部性状;杂交育种;遗传模型

中图分类号:S682.2+50.32

文献标志码:A

文章编号:1002-1302(2022)18-0239-06

朱顶红(*Hippeastrum rutilum*)为石蒜科朱顶红属多年生花卉,花型、花色张扬大方,近年出现在各大花事活动上。不断扩大的需求促使朱顶红行业快速发展,我国朱顶红行业发展的“卡脖子”问题是自主知识产权品种匮乏。我国朱顶红育种研究起步较晚,加之育种周期长,使我国朱顶红产业落后于荷兰等花卉大国。所以,促进朱顶红育种效率的提升、缩短育种周期是第一要务,将主基因+多基因混合遗传模型理论方法^[1]结合杂交育种手段培育朱顶红新种质是较高效的途径之一,该方法能够有效地分析出目标性状主基因和多基因的数量,以及估计基因效应等相关遗传参数^[2]。在作物有关研究中,大豆耐盐性^[3]、甜玉米植株及穗部性状^[4]、水稻产量及穗部性状^[5]等已广泛运用此方法。在观赏植物的遗传分析中,该方法也备受青睐。Ye等

分别利用此方法研究了紫薇植株结构、牡丹表型性状、月季花色以及菊花杂交群体花部性状的遗传规律^[6-9]。闫芳等对朱顶红若干观赏性状进行了遗传特性分析,但尚未通过数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析其遗传机制^[10]。

目前,科研人员对于朱顶红的探索热衷于组培、基因功能分析和遗传多样性^[11-15]等方面。国内关于朱顶红杂交育种以及观赏性状方面已开展了相关研究,张宁宁等记录了24个朱顶红品种花期等观赏相关性状的差异^[16]。耿楠等发现朱顶红不同品种之间花茎、株高和冠幅等观赏性状变异性较大,且性状间具有不同程度的相关性,其中花茎高与株高、冠幅具有较高相关性^[17]。杨柳燕等通过设计34对朱顶红杂交组合,发现“圣诞快乐”作为母本时具有较高杂交结实率^[18]。花部性状作为朱顶红最主要的观赏性状,进一步探索其遗传机制是必要的。

本研究将花瓣数性状差异较大的朱顶红品种“粉色惊奇”和“火焰孔雀”进行人工杂交构建群体,分析其杂交后代花部相关性状的遗传分离情况。运用主基因+多基因的混合遗传理论模型,探索朱顶红杂交组合F₁代群体5个花部相关性状遗传规律,估算主基因的遗传率,掌握朱顶红5个花部性状的最适遗传模型和基因效应,以期为进一步提高朱顶红观赏价值、新种质的选育及后期基因定位等分子育种相关研究提供理论指导。

收稿日期:2021-09-23

基金项目:江苏省南京市公益性服务体系项目[编号:宁农计(2021)8号];华东地区花卉生物学国家林业和草原局重点实验室开放基金(编号:KF202103)。

作者简介:汤肖玮(1994—),女,江苏盐城人,硕士,从事观赏园艺植物品种选育及栽培繁育技术研究,E-mail:1601024794@qq.com;共同第一作者:刘晨(1989—),女,山东临朐人,博士,助理研究员,从事观赏植物育种研究,E-mail:971015302@qq.com。

通信作者:张宁宁,副研究员,从事观赏园艺植物品种引选及栽培繁育技术研究。E-mail:1648306670@qq.com。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2017 年 3 月下旬,以江苏丘陵地区南京农业科学研究所保存的朱顶红品种“粉色惊奇”(单瓣)为母本,“火焰孔雀”(重瓣)为父本进行人工杂交。盛花期采集“火焰孔雀”的花粉均匀涂在“粉色惊奇”的柱头上,3 d 后第 2 次授粉。果荚变黄变干后于 2017 年 5 月上旬采收,置于阴处晾干至开裂,将种子剥离,共获 267 粒 F_1 杂交种子。于 5 月中旬穴盘点播,后定植于盆内,同亲本于玻璃温室中统一管理。

1.2 田间性状调查

在 2020、2021 年连续 2 年春季对 F_1 群体(共 88 株)的 5 个花部相关性状进行观测,测定指标为花瓣数、花梗长、最大花被片长、最大花被片宽和花径,并计算 2 年性状调查的平均值。花瓣数中单重瓣分类标准按照 6 片花瓣的为单瓣,大于 6 片花瓣的为重瓣。

1.3 杂种优势分析及显著性检验

杂种优势通过中亲优势(H_m)和中亲优势率(RH_m)表示。 $H_m = F_m - MPV$; $RH_m = (H_m/MPV) \times 100\%$ 。其中, F_m 为杂交 F_1 后代单个性状的均值, MPV (mid-parents value)为双亲单个性状的均值。

利用 SPSS 25.0 数据分析软件的单样本均值 t 检验分析 F_1 群体中亲优势的显著性。

1.4 主基因 + 多基因混合遗传分析

运用主基因 + 多基因混合模型中的单个 F_2 世代分离分析法,对朱顶红杂交后代群体的 5 个花部性状遗传效应进行分析。用 11 种遗传模型,包含 1 对主基因(A)和 2 对主基因(B)2 类,进一步算出各遗传模型的极大似然函数值和 AIC(赤池信息量准则)值,根据 AIC 值选出候选模型,再进行适合性检验:均匀性检验(U_1^2, U_2^2, U_3^2)、Smirnov 检验和 Kolmogorov 检验(D_n),最后结合 AIC 值最小原则筛出最适模型。最后再利用最小二乘法计算最适模型的相关遗传效应,其计算公式为 $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$,式中: σ_p^2 为表型方差; σ_{mg}^2 为主基因方差; h_{mg}^2 为主基因遗传率。

2 结果与分析

2.1 朱顶红 F_1 代花部性状表型特征及杂种优势表现

亲本“粉色惊奇”“火焰孔雀”和 F_1 群体中部分品种表型见图 1。在 F_1 后代群体中,花色以白色、白粉色、红色为主,多呈双亲过渡型颜色,花瓣数遗传变异范围为 6~23 瓣。

由表 1 可知,5 个花部相关性状在 F_1 代变异系



图1 “粉色惊奇”和“火焰孔雀”以及部分杂交后代

数分别为 46.99%、29.39%、8.35%、19.08%、13.37%，分离较广泛。其中，花瓣数变异系数最大，说明其离散程度最大，花径的变异系数最小，其离散程度最小。

表 1 朱顶红“粉色惊奇”×“火焰孔雀”杂交 F₁ 代花部相关性状表型特征值

性状	花瓣数 (瓣)	花梗长 (cm)	花径 (cm)	最大花被片长 (cm)	最大花被片宽 (cm)
最小值	6.0	1.00	11.80	8.10	4.55
最大值	21.5	5.30	17.65	27.00	8.60
均值	8.97	2.79	15.16	10.16	5.93
标准差	4.15	0.82	1.26	1.94	0.79
变异系数	46.99%	29.39%	8.35%	19.08%	13.37%
偏度	1.00	0.41	0.07	7.54	0.90
峰度	-0.38	0.23	-0.51	65.53	1.19
极差	15.50	4.30	5.85	18.90	4.05

从 F₁ 群体各花部相关性状的频次分布(图 2)可知,花径、花梗长和最大花被片宽均呈连续性较好的正态分布。在统计的 88 份 F₁ 群体中,按照花瓣数区分成单瓣和重瓣 2 类,其中单瓣共 54 个,占

比为 61.4%;重瓣 26 个,占比为 29.5%,重瓣 F₁ 代的花瓣数分析结果符合正态分布;另外有 8 株的 2 年数据瓣型相反,花瓣数不稳定。

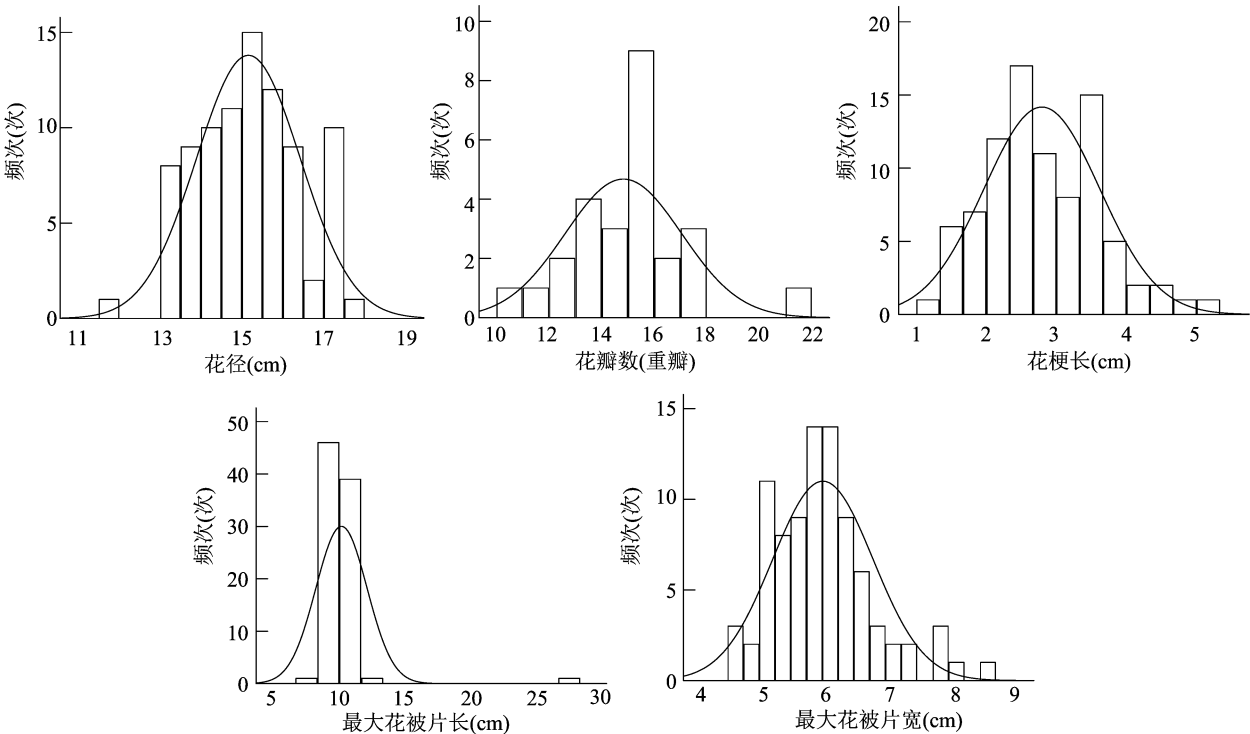


图2 “粉色惊奇”×“火焰孔雀” F₁ 群体花部相关性状的频次分布

由表 2 可以看出,中亲优势均达到极显著水平, F₁ 群体中 5 个性状中亲优势为负值,说明当前 F₁ 代存在衰退现象。F₁ 代群体 5 个性状的值分别与亲本相比,均存在小于低亲或超过高亲的个体,说明 F₁ 代普遍发生超亲分离, F₁ 群体中各性状的平均值均小于高值亲本,其中花瓣数和花梗长均值介

于双亲之间,花径、最大花瓣片长和宽均值均低于低值亲本。

2.2 朱顶红花部相关性状的的相关性分析

由表 3 可知,在 10 对花部性状间共有 4 对性状的相关性达到极显著水平,3 对性状表现为显著相关。其中,花梗长与花径、花梗长与花瓣数、最大花

表 2 朱顶红“粉色惊奇”×“火焰孔雀”杂交 F₁ 代花部相关性状的杂种优势表现

性状	花瓣数 (瓣)	花梗长 (cm)	花径 (cm)	最大花瓣片长 (cm)	最大花瓣片宽 (cm)
P ₁	6	2.7	19.2	12.1	8.2
P ₂	18	6.3	17.9	11.5	6.0
中亲值	12	4.5	18.55	11.8	7.1
F ₁ 分离群体中亲优势	-3.03 **	-1.71 **	-3.39 **	-1.64 **	-1.17 **
F ₁ 分离群体中亲优势率	-25.25%	-38.00%	-18.27%	-13.90%	-16.48%

注:P₁ 为“粉色惊奇”品种,P₂ 为“火焰孔雀”品种。 ** 表示在 0.01 水平上差异显著。

被片长与最大花被片宽均呈极显著正相关,相关系数分别为 0.373、0.301、0.250;花瓣数与花径、花径与最大花被片长、花梗长与最大花被片宽呈显著正

相关,相关系数分别为 0.233、0.227、0.221;花瓣数与最大花被片宽呈极显著负相关,相关系数为 -0.363。

表 3 F₁ 代群体花部相关性状的相关性分析

性状	相关系数			
	花瓣数	花梗长	花径	最大花被片长
花梗长	0.301 **			
花径	0.233 *	0.373 **		
最大花被片长	-0.140	0.179	0.227 *	
最大花被片宽	-0.363 **	0.221 *	0.327	0.250 **

注: **、* 分别表示在 0.01、0.05 水平上显著相关。

2.3 最优遗传模型选择和适合性分析

利用朱顶红杂交后代 5 个花部性状 2 年数据均值,通过混合遗传模型分离分析法分析出极大似然值和 AIC 值,选取 AIC 最小的 3 个值对应的模型作为最适模型备选。如表 4 所示,A-0、A-2 和 B-2 等 3 个模型花径对应的 AIC 值较小,分别为 295.11、294.27 和 295.26。再通过适合性检验(表 5),结合达到显著统计量个数最少原则选出最适模

型。各性状筛选结果为:花梗长最优模型为 A-0,无主基因控制;最大花被片长符合 A-1 模型,受表现为加性和部分显性或超显性的 1 对主基因控制;花径最适模型为 A-2 模型,受表现为加性的 1 对主基因控制,说明显性效应值为 0;最大花被片宽符合 B-1 模型,受加性-显性-上位性 2 对主基因控制;花瓣数的模型为 B-2,受表现为加性-显性 2 对主基因控制。

表 4 朱顶红“粉色惊奇”×“火焰孔雀”杂交 F₁ 代花部相关性状分离分析的 AIC 值

模型	AIC 值				
	花瓣数	花梗长	花径	最大花被片长	最大花被片宽
A-0	504.27	218.96	295.11	213.01	370.18
A-1	437.13	221.40	296.09	208.65	373.68
A-2	504.84	220.96	294.27	215.01	372.17
A-3	508.27	222.96	299.11	217.00	374.17
A-4	508.27	222.96	299.11	217.00	374.17
B-1	390.20	228.05	304.30	215.82	219.20
B-2	377.47	223.74	295.26	212.66	377.19
B-3	497.47	222.97	296.22	217.01	374.17
B-4	496.10	220.96	297.09	215.01	372.17
B-5	508.27	222.96	299.12	217.00	374.17
B-6	506.27	220.96	297.12	215.00	372.17

表 5 F₁ 代群体花部相关性状入选模型的适合性测验结果

性状	模型	U_1^2	U_2^2	U_3^2	Smirnov 检验	D_n
花瓣数	B-2	0.104 0(0.747 1)	0.630 8(0.427 1)	3.717 1(0.053 9)	1.557 3(0.999 8)	0.007 9
花梗长	A-0	0.087 1(0.767 8)	0.091 0(0.762 9)	0.004 0(0.949 6)	0.057 7(0.170 0)	0.010 2
花径	A-2	0.002 3(0.961 3)	0.001 1(0.973 7)	0.003 1(0.955 3)	0.037 6(0.055 1)	0.019 8
最大花被片长	A-1	0.009 5(0.922 5)	0.055 8(0.813 3)	0.322 9(0.569 9)	0.052 4(0.137 8)	0.010 6
最大花被片宽	B-1	1.035 6(0.308 9)	8.400 4(0.003 0)	58.554 1(0)	2.179 6(1.000 0)	0.011 4

注： U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 、 D_n 为 5 个适合性检验的统计量，括号内为对应的概率值。

2.4 相关遗传参数

各性状最优模型的相关遗传参数见表 6，花瓣数的 2 对主基因的加性效应值(d_a 、 d_b)均是正数，分别为 4.35、3.56 的正向增效，第 1 对主基因的加性效应大于第 2 对，所以该性状的加性效应以第 1 对为主，2 对主基因的显性效应值是分别为 -6.12 和 -2.11，且显性效应以第 1 对为主。受 2 对主基因影响的

最大花被片宽的加性效应值均为 4.26，且显性效应值分别为 -6.39、-4.26，均为负向，两者之间的加性 - 加性效应、加性 - 显性效应、显性 - 加性效应、显性 - 显性效应值分别为 4.26、-4.26、-2.13、6.39。花梗长和最大花被片长主基因的显性效应值均为负，分别为 -0.54、-0.69，其加性效应均表现为正向效应，分别为 0.56、0.69。花瓣数和最大花被片长的主基因遗传率分别为 96%、47%。

表 6 F₁ 代群体花部相关性状在最优模型下的遗传参数估计值

性状	m	d_a	d_b	h_a	h_b	i	j_{ab}	j_{ba}	l	σ_p^2	σ_{mg}^2	h_{mg}^2 (%)
花瓣数	13.36	4.35	3.56	-6.12	-2.11					0.62	16.81	96
花梗长	3.07	0.56		-0.54						0.68		
花径										1.62		
最大花被片长	6.37	0.69		-0.69						0.34	0.30	47
最大花被片宽	14.23	4.26	4.26	-6.39	-4.26	4.26	-4.26	-2.13	6.39	0.50		

注： m 为群体均方； d_a 为第 1 对主基因的加性效应值； d_b 为第 2 对主基因的加性效应值； h_a 为第 1 对主基因显性效应值； h_b 为第 2 对主基因显性效应值； i 为加性 - 加性互作； j_{ab} 为加性 - 显性互作； j_{ba} 为显性 - 加性互作； l 为显性 - 显性互作； σ_p^2 为表型方差； σ_{mg}^2 为主基因方差； h_{mg}^2 为主基因遗传率。

3 讨论与结论

朱顶红易于在我国栽培，且近几年市场需求日益扩大。花部相关性状是衡量朱顶红观赏价值的重要指标，分析和利用其遗传特性就显得格外重要。本研究分析结果显示，5 个花部相关性状在 F₁ 群体的变异较大，变异系数为 8.35% ~ 46.99%，拓宽了其遗传基础。其中花瓣数变异系数最大，这是由于本研究选择的“粉色惊奇”“火焰孔雀”双亲在花瓣数性状上差异极大，导致该性状分离明显。此外，在本研究杂交群体中，比较 5 个花部性状的相关性发现，花径与最大花被片长呈显著性相关，与最大花被片宽相关性不显著，这与王秀刚等关于百合杂交 F₁ 代群体遗传分析中，花冠直径和外轮花被片长具有极显著的相关性，与外轮花被片宽无显著相

关性的结果^[19]一致。前人研究表明，不同性状之间的关系可以运用于育种，来预判某些相关性状的表现，以提高育种效率^[20]。本研究的 5 个性状均呈现负向的中亲性状，说明这些性状可能存在显性遗传效应^[21]，或 F₁ 后代可能暂未表现出明显的超亲优势。闫芳等在朱顶红相关观赏性状遗传分析的研究中发现 F₁ 代表现出较明显的衰退^[10]。

目前，已有较多观赏植物花部性状遗传机制相关的研究，主要包括兰花花部性状形态性状变异、分离和 QTL 定位的遗传分析^[22-24]、荷花花瓣数和花色等表型性状多样性的分析^[25]、菊花花径等园艺性状的关联分析^[26]、月季花径和花瓣数等性状的变异分析^[27]等。然而，目前关于朱顶红花部相关性状的遗传研究并未深入，极大程度限制了朱顶红花型育种进程。本研究使用主基因 + 多基因混合遗传

分离分析法深入分析了朱顶红花部相关性状。结果发现,朱顶红的花梗长符合无主基因控制的 A-0 模型,其原因或是被环境影响比较大的多基因所控,其遗传规律可能较为复杂;花瓣数和最大花被片宽均受 2 对主基因控制,主基因表现分别为加性-显性和加性-显性-上位性;花径由 1 对主基因控制,这与张飞等菊花花器性状混合遗传分析中结果^[21]相同;最大花被片宽性状最适模型受 2 对主基因控制,二者之间存在上位性互作效应,而杂种优势的来源之一就是上位性互作效应^[28],这为朱顶红花部相关性状的杂交育种奠定理论依据;花瓣数和最大花被片长 2 者主基因遗传效率分别为 96%、47%,表明花瓣数属于高度遗传,即不易受环境影响,可为朱顶红育种的早期世代选择提供研究方向^[29]。

本研究初步分析了朱顶红花部性状的遗传规律及主基因间互作效应,有助于进一步阐明其遗传模式,为后续提高朱顶红花部相关性状育种效率奠定基础。

参考文献:

- [1] 盖钧镒. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京:科学出版社,2003: 96-102.
- [2] 葛秀秀,张立平,何中虎,等. 冬小麦 PPO 活性的主基因+多基因混合遗传分析[J]. 作物学报,2004,30(1):18-20.
- [3] 罗庆云,於丙军,刘友良,等. 栽培大豆耐盐性的主基因+多基因混合遗传分析[J]. 大豆科学,2004,23(4):239-244.
- [4] 齐 望. 甜玉米主要性状主基因+多基因混合遗传分析[D]. 长春:吉林农业大学,2015.
- [5] 欧海龙. 水稻产量和穗部性状的主基因+多基因混合遗传[D]. 福州:福建农林大学,2005.
- [6] Ye Y J, Wu J Y, Feng L, et al. Heritability and gene effects for plant architecture traits of crape myrtle using major gene plus polygene inheritance analysis[J]. Scientia Horticulturae, 2017, 225: 335-342.
- [7] 张 琳,郭丽丽,郭大龙,等. 牡丹杂交 F₁ 代性状分离规律及混合遗传分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2018,42(6):51-60.
- [8] 姜 珊,吴钰滢,易星湾,等. 粉色系月季杂交后代花色性状遗传分析[J]. 江苏农业学报,2020,36(6):1529-1536.
- [9] 付瀚森,张亚雯,赵阳阳,等. 菊花“绿叮当”与毛华菊杂交后代花部性状杂种优势与混合遗传分析[J]. 园艺学报,2021,48(1):96-106.
- [10] 闫 芳,牛立新,原雅玲,等. 朱顶红若干观赏性状在 F₁ 代的遗传表现[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2009,37(7):122-128.
- [11] 于 波,黄丽丽,朱 玉,等. 朱顶红幼嫩花梗胚性愈伤组织诱导和高效植株再生[J]. 园艺学报,2020,47(5):907-915.
- [12] 王春夏,张梦迪,王锦霞,等. 朱顶红无菌苗叶片高效再生体系[J]. 园艺学报,2020,47(2):301-309.
- [13] Zayed R, El-Shamy H, Berkov S, et al. In vitro micropropagation and alkaloids of *Hippeastrum vittatum* [J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, 2011, 47(6):695-701.
- [14] 黄宝华,蔡家珍,张梓浩,等. 朱顶红转录组 *De novo* 数据及功能注释分析[J]. 分子植物育种,2021,19(2):432-440.
- [15] Xiong M, Wang Y, Chen D F, et al. Assessment of genetic diversity and identification of core germplasm in single-flowered amaryllis (*Hippeastrum hybridum*) using SRAP markers[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2020, 34(1):966-974.
- [16] 张宁宇,邵和平,张 琼,等. 24 个朱顶红品种主要观赏性状的初步研究[J]. 天津农业科学,2015,21(9):128-131,136.
- [17] 耿 楠,吕文涛,娄晓鸣,等. 朱顶红物候期观察及观赏性状分析[J]. 现代园艺,2020,43(3):32-34.
- [18] 杨柳燕,李青竹,蔡友铭,等. 二十四个朱顶红品种观赏性状分析及杂交育种研究[J]. 北方园艺,2019(1):109-114.
- [19] 王秀刚,胡翠平,杨 涛,等. 百合品种粉美与多安娜杂交 F₁ 代主要性状遗传分析[J]. 作物杂志,2012(4):90-94.
- [20] 徐 洋,吴雨桐,赵峰娟,等. 金钟连翘与东北连翘种间杂交 F₁ 代表型性状遗传分析[J]. 植物研究,2021,41(3):344-353.
- [21] 张 飞,陈发棣,房伟民,等. 菊花花器性状杂种优势与混合遗传分析[J]. 中国农业科学,2010,43(14):2953-2961.
- [22] 张莉俊,秦红梅,王 敏,等. 二月兰形态性状的变异分析[J]. 生物多样性,2005,13(6):535-545.
- [23] 宫子惠,张英杰,张京伟,等. 蝴蝶兰杂交 F₁ 代花部性状分离规律分析[J]. 分子植物育种,2021,19(8):2712-2718.
- [24] Nelson T C, Muir C D, Stathos A M, et al. Quantitative trait locus mapping reveals an independent genetic basis for joint divergence in leaf function, life-history, and floral traits between scarlet monkeyflower (*Mimulus cardinalis*) populations[J]. American Journal of Botany, 2021, 108(5):844-856.
- [25] 吴芳芳,原 鑫,苏少文,等. 荷花品种的花器官表型性状及花色多样性分析[J]. 河南农业大学学报,2020,54(1):24-29,37.
- [26] 李仁伟,王 晨,戴思兰,等. 菊花品种表型性状与 SRAP 分子标记的关联分析[J]. 中国农业科学,2012,45(7):1355-1364.
- [27] 周利君,于 超,常 笑,等. 月季 F₁ 代群体表型性状变异分析[J]. 植物研究,2019,39(1):131-138.
- [28] 唐海强,张 飞,陈发棣,等. 托桂型菊花花器性状杂种优势与混合遗传分析[C]//张启翔. 2017 年中国观赏园艺学术研讨会论文集. 成都:中国园艺学会,2017:273-281.
- [29] 顾万春. 统计遗传学[M]. 北京:科学出版社,2004.