

羽衣甘蓝裂叶相关性状遗传分析

祝朋芳, 冯 馨, 程明明, 潘志超

(沈阳农业大学 林学院, 沈阳 110161)

摘 要:以羽衣甘蓝圆叶自交系‘0835’和裂叶自交系‘0819’为亲本, 调查 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 群体莲座期 4 个裂叶相关性状表型数据, 运用‘四世代主基因+多基因’遗传模型, 对叶长、叶宽、叶形指数、叶缘缺刻数 4 个叶形相关性状进行遗传分析, 探讨羽衣甘蓝裂叶相关性状的遗传规律, 为羽衣甘蓝裂叶性状遗传、QTL 定位及新品种选育奠定基础。结果表明: (1) 4 个性状均存在一定的杂种优势, 其中叶缘缺刻数中亲优势达显著水平, 4 个性状均存在负向超亲优势。 (2) 叶长和叶宽均符合 E-4 模型, 即由 2 对等加性主基因+加性-显性多基因共同控制; 叶长主基因遗传率为 83.80%, 多基因遗传率为 1.05%; 叶宽主基因遗传率为 22.28%, 多基因遗传率为 61.92%。 (3) 叶形指数和叶缘缺刻数均符合 E-1 模型, 即由 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制; 叶形指数主基因遗传率为 93.73%, 多基因遗传率为 2.59%; 叶缘缺刻数主基因决定了表型变异的 91.18%。

关键词:羽衣甘蓝; 裂叶; 遗传模型; 主基因; 多基因

中图分类号: Q348

文献标志码: A

Genetic Analysis of Feathered-leaved Related Traits in *Brassica oleracea* var. *acephala*

ZHU Pengfang, FENG Xin, CHENG Mingming, PAN Zhichao

(College of Forestry, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract: We constructed an F_2 genetic segregation population crossed by parents between a flat-leaved inbred line ‘0835’ and a feathered-leaved inbred line ‘0819’ in ornamental kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*). Four feathered-leaved related traits, i. e. leaf length, leaf width, leaf index and number of serrated leaf margin, were investigated at rosette stage. The genetic segregation analysis was conducted by using four generations (P_1 , P_2 , F_1 and F_2) mixed major gene plus polygene inheritance model. The results showed that: (1) there are prominent heterosis in the trait of number of serrated leaf margin. Meanwhile, these four characters showed negative transgressive heterosis. (2) Genetic analysis of quantitative traits indicated that leaf length and leaf width were both compatible with E-4 model characterized by two equal additive major gene plus additive-dominant polygene. The heritabilities of major gene and polygene were 83.80% and 1.05%, respectively, in leaf length. The heritabilities of major gene and polygene were 22.28% and 61.92%, respectively, in leaf width. (3) Leaf index and number of serrated leaf margin both meet E-1 model showing two additive-dominant-epistatic major gene plus additive-dominant polygene. The heritabilities of major gene and polygene were 93.73% and 2.59%, respectively, in leaf index. The major gene heritability was 91.18% in number of serrated leaf margin trait.

Key words: *Brassica oleracea* var. *acephala*; feathered-leaved; genetic model; major gene; polygene

收稿日期: 2015-12-02; 修改稿收到日期: 2016-01-13

基金项目: 国家自然科学基金(31101566)

作者简介: 祝朋芳(1971—), 女, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事观赏植物遗传育种研究。E-mail: pfzhu2013@126.com

羽衣甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *acephala*) 是十字花科芸薹属二年生观叶植物,因其叶形多变,叶色丰富,耐寒性强,在园林中广泛应用^[1-2]。叶形是羽衣甘蓝的重要观赏性状,与其他观赏作物及经济作物一样^[3-5],羽衣甘蓝叶形常被用于区分品种。叶边缘的异同决定了羽衣甘蓝品种的多样性^[6]。裂叶是羽衣甘蓝叶形的基本类型之一^[1,7-9],前人^[1,7-8]认为裂叶对圆叶的遗传表现为显性或不完全显性。我们在试验中发现,裂叶对圆叶的遗传还受到微效多基因控制,即表现为数量性状遗传特点。关于羽衣甘蓝这些裂叶相关性状的遗传特性,目前尚未见报道研究。对于数量性状的研究,主基因+多基因模型^[10-11]是有效的分析工具^[12-19]。

本试验针对羽衣甘蓝裂叶性状,以圆叶与裂叶高代自交系为亲本配制遗传分离群体,针对羽衣甘蓝叶长、叶宽、叶形指数、叶缘缺刻数 4 个裂叶相关性状,采用盖钧镒等^[10-11]数量性状遗传研究方法,旨在分析羽衣甘蓝裂叶相关性状的遗传规律,为羽衣甘蓝裂叶性状遗传、QTL 定位及新品种选育奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材 料

以羽衣甘蓝圆叶自交系‘0835’(图 1,a,d)和裂叶自交系‘0819’(图 1,c,f)为亲本进行正、反杂交和自交,构建 236 株 F_2 遗传分离群体。试验于 2012~2014 年在沈阳农业大学教学科研基地进行。

1.2 羽衣甘蓝 4 个裂叶相关性状采集

调查叶长、叶宽、叶形指数、叶缘缺刻数这 4 个

主要裂叶相关性状。选取莲座期植株由外向内第 6 叶位心叶叶片进行测量。叶长为叶基至叶尖的长度(图 1,c 的 L 值),叶宽为叶片最宽部分的长度,叶形指数为叶长与叶宽的比值,叶缘缺刻数为叶缘缺刻的总数。重复 3 次,取平均值。

1.3 遗传模型分析

1.3.1 杂种优势分析及显著性检验 杂种优势以中亲优势、中亲优势率及超亲优势表示。中亲值(mid-parents value, MPV)为双亲平均数,中亲优势(H_m)为 F_1 、 F_2 群体的平均数(F_i)与中亲值之差 $H_m = F_i - MPV$ 。中亲优势率 $RH_m = (F_i - MPV) / MPV \times 100\%$ 。超亲优势(over-parent heterosis, H_{op})为 F_1 与高值亲本(HP)之差 $H_{op} = F_1 - HP$,超亲优势率 $RH_{op} = (F_1 - HP) / HP \times 100\%$ 。变异系数 $CV = \text{标准差}(SD) / \text{群体平均数}(F_i) \times 100\%$ 。分析统计采用 Excel 及 SPSS 19.0 软件。

1.3.2 混合遗传模型选择 采用‘主基因+多基因’混合遗传模型^[10],选用 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 四世代联合分析法^[11]。首先用测得的表型数据求出 1 对主基因(A 类)、2 对主基因(B 类)、多基因(C 类)、1 对主基因+多基因(D 类)和 2 对主基因+多基因(E 类)等 5 类 24 种遗传模型的极大似然函数值(max-likelihood-values, MLV),并计算出 AIC(akaike’s information criterion)值。根据 AIC 准则,初步选定 AIC 值最小的 3 种模型作为候选模型。然后对候选模型进行适合性检验,包括均匀性检验(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2)、Smirnov 检验(nW^2)和 Kolmogorov 检验(D_n),选择 4 个世代 20 个统计量中达到显著水平个



a. 圆叶亲本单叶;b. F_1 单叶;c. 裂叶亲本单叶;d. 圆叶亲本‘0835’;e. F_1 ;f. 裂叶亲本‘0819’;g. 部分 F_1 群体

图 1 亲本与 F_1 表型

a. Single leaf of parent ‘0835’; b. Single leaf of F_1 ; c. Single leaf of parent ‘0819’;

d. Parent ‘0835’; e. F_1 ; f. Parent ‘0819’; g. Some of F_1 population

Fig. 1 Phenotypes of parents and F_1

数最少的模型为最优模型,若统计值均不显著则选择 AIC 值最小模型为最适模型。遗传模型估算采用最小二乘法。

2 结果与分析

2.1 杂种优势与 F₂ 群体表型分布

正、反杂交 F₁ 表型全部为亲本中间型(图 1, b、e、g), *t* 检验结果表明,叶宽在双亲间表现为显著差异,其他 3 个性状均表现为极显著差异(表 1)。4 个性状中,仅叶缘缺刻数中亲优势达到了显著水平。叶长和叶形指数中亲优势率均为-5.62%,说明这一性状在 F₁ 下降较快。叶缘缺刻数中亲优势率最高,为 36.88%。这有利于选育出叶缘缺刻数较多的杂交 F₁ 代。叶长、叶形指数与叶缘缺刻数的超亲优势均极显著负相关,叶宽超亲优势为显著负相关。

4 个性状之间相关性均为极显著(表 2),说明这 4 个性状能够很好地解释羽衣甘蓝裂叶性状。

F₂ 中 4 个性状中亲优势均为负值(表 3),说明这 4 种性状的杂种优势在 F₂ 代下降较快。4 个性状在 F₂ 分离比较大,变异系数在 16.87%~50.71%之间,这为进一步的遗传分析提供了较好的遗传差异基础。偏度、峰度(表 3)及 F₂ 群体次数分布图(图 2)均表明,4 个性状均表现为由多个正态分布组成的混合正态分布,连续性较好,表明这 4 个与裂叶相关的性状均属于由多基因控制的数量性状。此外,F₂ 群体中各性状均存在超出亲本的个体(图2),这为选

育具有超亲性状的品种奠定了遗传基础。

2.2 遗传模型分析

2.2.1 候选遗传模型的确定 通过比较 AIC 值,叶长性状的 3 个最小 AIC 值(1 218.18、1 212.67 和 1 216.86,表 4)对应的候选模型为 E-1、E-4 和 E-6,即为备选最适模型。同样,叶宽最适候选模型为 E-3、E-4 和 E-6,叶形指数最适候选模型为 B-0、E-0 和 E-1,叶缘缺刻数最适候选模型为 E-0、E-1 和 E-3。

2.2.2 候选模型的适合性测验 由表 5 可知,叶长、叶宽入选的 3 个候选模型中,统计值均未达到显著水平,E-4 模型的 AIC 值在 2 个性状中均最小,由

表 3 4 个叶形相关性状 F₂ 表型特征值
Table 3 Phenotypic statistic values for the four feathered-leaved related traits in F₂ segregating population

特征值 Eigenvalue	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶形指数 Leaf index	叶缘缺刻数 No. of serrated leaf margin
最大值 Maximum	19.0	12.00	2.52	392.00
最小值 Minimum	4.6	2.30	1.10	34.00
极差 Range	14.4	9.70	1.42	358
平均值 Mean	11.54	6.67	1.66	145
中亲值 MPV	12.82	7.03	1.78	160
中亲优势 Hm	-1.28	-0.36	-0.12	-15
中亲优势率 RHm/%	-9.98	-5.12	-6.74	-9.38
标准差 SD	2.68	1.78	0.28	73.53
变异系数 CV/%	23.22	26.69	16.87	50.71
偏度 Skewness	0.25	0.12	-0.35	0.08
峰度 Kurtosis	0.03	0.29	0.47	0.79

表 1 4 个裂叶相关性状 F₁ 杂种优势
Table 1 Heterosis of the four feathered-leaved related traits in F₁ generation

性状 Trait	0819	0835	<i>t</i> -test	中亲值 MPV	中亲优势 <i>H</i> _m	中亲优势率 <i>RH</i> _m /%	超亲优势 <i>H</i> _{op}	超亲优势率 <i>RH</i> _{op} /%
叶长 Leaf length	17.63	8	19.317 **	12.82	2.06	-5.62	-8.973 **	-31.37
叶宽 Leaf width	7.68	6.37	3.997 *	7.03	1.94	4.98	-3.146 *	-3.90
叶形指数 Leaf index	2.30	1.26	33.805 **	1.78	1.43	-5.62	-12.457 **	-26.96
叶缘缺刻数 No. of serrated leaf margin	252	67	56.893 **	160	-2.09 *	36.88	-3.636 **	-13.10

注: * 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平差异显著。下同。
Note: * and ** indicate significant differences at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same as below.

表 2 4 个性状间的相关性
Table 2 Correlation co-efficients of the four feathered-leaved related traits

性状 Trait	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶形指数 Leaf index	叶缘缺刻数 No. of serrated leaf margin
叶长 Leaf length	1	0.834 **	0.982 **	0.989 **
叶宽 Leaf width	0.834 **	1	0.720 **	0.767 **
叶形指数 Leaf index	0.982 **	0.720 **	1	0.990 **
叶缘缺刻数 No. of serrated leaf margin	0.989 **	0.767 **	0.990 **	1

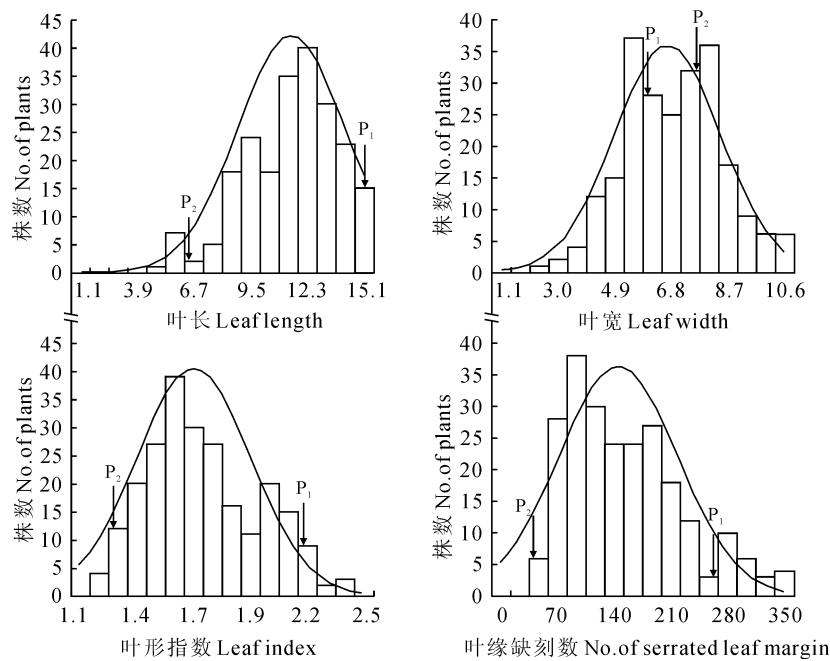


图 2 羽衣甘蓝 F₂ 4 个叶形相关数量性状的频次分布图

Fig. 2 Frequency distributions for the four feathered-leaved related traits in F₂ segregating population

表 4 各遗传模型的极大对数似然值及 AIC 值

Table 4 The estimation of max-likelihood-value and AIC value of the different genetic models

模型 Model	代号 Code	叶长 Leaf length		叶宽 Leaf width		叶形指数 Leaf index		叶缘缺刻数 No. of serrated leaf margin	
		MLV	AIC	MLV	AIC	MLV	AIC	MLV	AIC
A-1	1MG-AD	-621.86	1 255.71	-507.98	1 027.96	-127.99	267.98	-1 548.39	3 108.78
A-2	1MG-A	-623.21	1 256.42	-510.71	1 031.42	-171.52	353.04	-1 535.20	3 080.40
A-3	1MG-EAD	-640.60	1 291.21	-513.23	1 036.46	-130.61	271.22	-1 566.68	3 143.36
A-4	1MG-AEND	-631.48	1 272.97	-507.98	1 025.97	-175.69	361.38	-1 568.48	3 146.96
B-1	2MG-ADI	-608.96	1 239.92	-497.45	1 016.89	-26.57	<u>75.15</u>	-1 509.87	3 041.74
B-2	2MG-AD	-610.66	1 235.33	-497.67	1 009.34	-102.92	219.83	-1 520.39	3 054.78
B-3	2MG-A	-614.19	1 238.38	-500.32	1 010.63	-167.51	345.01	-1 535.10	3 080.21
B-4	2MG-EA	-614.19	1 236.38	-511.99	1 031.98	-167.51	343.01	-1 556.93	3 121.86
B-5	2MG-AED	-671.05	1 352.09	-513.16	1 036.31	-178.44	366.88	-1 559.53	3 129.06
B-6	2MG-EEAD	-638.18	1 284.37	-513.36	1 034.71	-163.24	334.49	-1 559.22	3 126.43
C-0	PG-ADI	-605.51	1 223.03	-498.71	1 009.42	-138.19	288.38	-1 526.32	3 064.63
C-1	PG-AD	-606.47	1 222.93	-498.87	1 007.75	-149.05	308.10	-1 548.20	3 106.40
D-0	MX1-AD-ADI	-605.51	1 227.03	-497.15	1 010.30	-53.76	123.53	-1 511.17	3 038.33
D-1	MX1-AD-AD	-606.11	1 226.22	-497.18	1 008.35	-147.81	309.62	-1 524.63	3 063.26
D-2	MX1-A-AD	-606.44	1 224.89	-498.87	1 009.74	-149.02	310.05	-1 510.17	3 032.34
D-3	MX1-EAD-AD	-606.45	1 224.90	-498.88	1 009.75	-146.63	305.27	-1 548.20	3 108.39
D-4	MX1-AEND-AD	-606.44	1 224.88	-497.18	1 006.37	-149.05	310.09	-1 526.07	3 064.14
E-0	MX2-ADf-ADI	-600.18	1 224.35	-495.35	1 014.71	-27.57	<u>79.15</u>	-1 494.46	<u>3 012.91</u>
E-1	MX2-ADf-AD	-600.09	<u>1 218.18</u>	-495.40	1 008.81	-32.46	<u>82.92</u>	-1 494.97	<u>3 007.95</u>
E-2	MX2-AD-AD	-605.84	1 221.69	-496.87	1 003.74	-144.03	298.05	-1 513.71	3 037.42
E-3	MX2-A-AD	-606.36	1 218.72	-498.62	<u>1 003.25</u>	-149.01	304.02	-1 510.10	<u>3 026.19</u>
E-4	MX2-EAED-AD	-604.34	<u>1 212.67</u>	-498.84	<u>1 001.68</u>	-149.01	302.02	-1 525.20	3 054.39
E-5	MX2-AED-AD	-606.83	1 219.65	-499.04	1 004.08	-137.91	281.82	-1 527.89	3 061.77
E-6	MX2-EEAD-AD	-606.43	<u>1 216.86</u>	-498.88	<u>1 001.75</u>	-144.03	292.05	-1 548.19	3 100.39

注:MLV.极大似然函数值(下划线表示最小AIC值);MG.主基因遗传模型;MX.主基因-多基因混合遗传模型;PG.多基因遗传模型;A.加性效应;D.显性效应;I.互作(上位性);N.负向;E.相等。

Note:MLV. Max-likelihood-value (underlined mark show the smallest AIC values corresponded the best genetic models);MG. Major gene model;MX. Mixed major gene and polygene model;PG. Polygene model;A. Additive effect;D. Dominance effect;I. Interaction (epistasis);N. Negative;E. Equal.

表 5 候选模型适合性检验

Table 5 Text of goodness of fit of the selected genetic models

性状 Trait	模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistics				
			U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
叶长 Leaf length	E-1	P ₁	0.04(0.84)	0.01(0.09)	0.09(0.76)	0.10(0.58)	0.07(1.00)
		F ₁	0.10(0.75)	0.01(0.91)	0.56(0.46)	0.10(0.62)	0.08(1.00)
		P ₂	0.01(0.92)	0.01(0.91)	0.67(0.41)	0.11(0.56)	0.14(0.99)
		F ₂	0.00(0.96)	0.00(0.97)	0.00(0.98)	0.05(0.88)	0.00(1.00)
	E-4	P ₁	0.37(0.54)	0.23(0.63)	0.18(0.67)	0.14(0.44)	0.07(1.00)
		F ₁	0.12(0.73)	0.16(0.69)	0.06(0.81)	0.07(0.73)	0.08(1.00)
		P ₂	0.30(0.58)	0.08(0.78)	1.02(0.31)	0.14(0.43)	0.13(1.00)
		F ₂	0.01(0.93)	0.08(0.78)	0.55(0.46)	0.07(0.76)	0.00(1.00)
	E-6	P ₁	0.36(0.55)	0.22(0.64)	0.18(0.67)	0.13(0.45)	0.07(1.00)
		F ₁	0.11(0.74)	0.15(0.70)	0.06(0.81)	0.07(0.74)	0.08(1.00)
		P ₂	0.29(0.59)	0.07(0.79)	1.02(0.31)	0.14(0.43)	0.13(1.00)
		F ₂	0.74(0.39)	1.01(0.32)	0.46(0.50)	0.15(0.39)	0.00(1.00)
叶宽 Leaf width	E-2	P ₁	0.06(0.81)	0.05(0.82)	3.40(0.07)	0.12(0.49)	0.22(0.75)
		F ₁	0.01(0.93)	0.00(0.99)	0.16(0.69)	0.10(0.60)	0.08(1.00)
		P ₂	0.00(0.99)	0.01(0.91)	0.16(0.69)	0.06(0.83)	0.08(1.00)
		F ₂	0.01(0.91)	0.05(0.82)	0.21(0.65)	0.08(0.68)	0.00(1.00)
	E-4	P ₁	0.08(0.78)	0.04(0.85)	3.38(0.07)	0.13(0.48)	0.22(0.76)
		F ₁	0.00(0.96)	0.00(0.96)	0.15(0.70)	0.10(0.60)	0.08(1.00)
		P ₂	0.00(0.97)	0.02(0.89)	0.15(0.70)	0.06(0.83)	0.08(1.00)
		F ₂	0.44(0.51)	0.53(0.47)	0.11(0.74)	0.15(0.40)	0.00(1.00)
	E-6	P ₁	0.08(0.78)	0.03(0.85)	3.38(0.07)	0.13(0.48)	0.22(0.77)
		F ₁	0.00(0.97)	0.00(0.96)	0.14(0.70)	0.10(0.61)	0.08(1.00)
		P ₂	0.00(0.96)	0.02(0.89)	0.15(0.70)	0.06(0.83)	0.08(1.00)
		F ₂	0.57(0.45)	0.65(0.42)	0.09(0.77)	0.16(0.36)	0.00(1.00)
叶形指数 Leaf index	B-1	P ₁	0.26(0.61)	0.21(0.65)	0.02(0.88)	0.05(0.87)	0.08(1.00)
		F ₁	0.20(0.65)	0.95(0.33)	4.64(0.03)	0.16(0.37)	0.05(1.00)
		P ₂	0.03(0.87)	0.20(0.66)	1.31(0.25)	0.05(0.86)	0.23(0.77)
		F ₂	0.00(0.96)	0.00(0.95)	0.01(0.93)	0.02(1.00)	0.00(1.00)
	E-0	P ₁	0.00(0.98)	0.01(0.94)	0.05(0.83)	0.03(0.98)	0.09(1.00)
		F ₁	0.02(0.89)	0.44(0.51)	4.43(0.04)	0.15(0.41)	0.06(1.00)
		P ₂	0.00(0.96)	0.04(0.82)	1.32(0.25)	0.05(0.86)	0.21(0.86)
		F ₂	0.00(0.98)	0.00(0.97)	0.00(0.95)	0.01(1.00)	0.00(1.00)
	E-1	P ₁	0.00(0.98)	0.01(0.91)	0.14(0.70)	0.03(0.98)	0.09(1.00)
		F ₁	0.02(0.89)	0.35(0.55)	3.45(0.06)	0.13(0.47)	0.07(1.00)
		P ₂	0.00(0.96)	0.07(0.79)	1.63(0.20)	0.06(0.82)	0.22(0.81)
		F ₂	0.00(0.97)	0.01(0.94)	0.02(0.89)	0.02(1.00)	0.00(1.00)
叶缘缺刻数 No. of serrated leaf margin	E-0	P ₁	0.00(0.99)	0.26(0.61)	4.39(0.04)	0.14(0.43)	0.25(0.61)
		F ₁	0.11(0.74)	1.09(0.30)	8.48(0.00)	0.22(0.23)	0.02(1.00)
		P ₂	0.00(0.97)	0.33(0.57)	5.96(0.01)	0.26(0.18)	0.30(0.38)
		F ₂	0.00(0.99)	0.00(1.00)	0.00(0.95)	0.01(1.00)	0.00(1.00)
	E-1	P ₁	0.00(0.97)	0.31(0.58)	4.31(0.04)	0.13(0.44)	0.25(0.59)
		F ₁	0.09(0.77)	1.07(0.30)	8.89(0.00)	0.23(0.22)	0.03(1.00)
		P ₂	0.00(0.99)	0.39(0.53)	5.96(0.02)	0.26(0.18)	0.30(0.37)
		F ₂	0.00(0.98)	0.00(1.00)	0.01(0.94)	0.02(1.00)	0.00(1.00)
	E-3	P ₁	3.04(0.08)	1.87(0.17)	1.67(0.20)	0.47(0.05)	0.15(0.99)
		F ₁	2.51(0.11)	4.35(0.04)	4.83(0.03)	0.38(0.09)	0.02(1.00)
		P ₂	3.21(0.07)	1.93(0.16)	1.89(0.17)	0.59(0.02)	0.18(0.93)
		F ₂	0.69(0.41)	1.27(0.26)	1.65(0.20)	0.25(0.19)	0.00(1.00)

注: U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验; nW^2 为 Smirnov 检验; D_n 为 Kolmogorov 检验; U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 、 D_n 后括号中的数字为概率水平,小于 0.05 为显著。

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 text;The number in parentheses behind U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 and D_n means probability and indicates significant at level of $P<0.05$.

此认为叶长和叶宽的遗传模型均为 E-4 模型,即羽衣甘蓝的叶长、叶宽均由 2 对等加性主基因+加性-显性多基因控制。对叶形指数的 3 个候选模型进行适合性检验,结果发现 E-1 模型的统计量均未达到显著水平,表明 E-1 模型能够充分解释羽衣甘蓝叶形指数的遗传。叶缘缺刻数的 3 个备选最适模型统计量达到显著水平的值都为 3 个,但 E-1 模型 AIC 值最小,表明 E-1 模型是羽衣甘蓝叶缘缺刻数的最适遗传模型。即叶形指数与叶缘缺刻数均符合由 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因的混合遗传模型。

2.2.3 最适模型的遗传参数估计 由表 6 可知,控制叶长的 2 对主基因加性效应值为 2.60,多基因加性效应、显性效应和显性度分别为-0.39、-1.87 和 4.79,加性效应、显性效应均为负值说明起减效作用;显性度绝对值大于 1,说明多基因中显性效应占重要地位。从二阶遗传参数的分析结果可知,主基因遗传率为 83.80%,多基因遗传率为 1.05%,主基因遗传率远大于多基因的遗传率,说明叶长主要受 2

对主基因作用。根据二阶遗传参数的分析结果,主基因+多基因决定了叶长表型变异的 84.85%,有 15.15%是由环境因素决定的,说明叶长性状主要受遗传因素影响。

控制叶宽的 2 对主基因加性效应值为 0.83,多基因加性效应、显性效应和显性度分别为-1.01、-0.54 和 0.53,多基因加性效应、显性效应均为负值说明起减效作用;显性度绝对值小于 1,说明多基因中加性效应占重要地位。主基因遗传率为 22.28%,多基因遗传率为 61.92%,主基因遗传率远小于多基因遗传率,说明叶宽主要受多基因作用。此外,主基因+多基因决定了叶长表型变异的 84.20%,有 15.80%是由环境因素决定的。

在叶形指数的遗传中, $d_a > d_b$,说明第 1 对主基因以加性效应为主。2 对主基因的显性效应 $|h_a| < |h_b|$,说明第 2 对主基因显性效应较大;二者的显性度均小于 1,说明控制叶形指数的 2 对主基因均以加性效应为主。从主基因间的互作分析结果来看,2 对主基因加性×加性(i)、加性×显性(j_{ab})、显性×

表 6 最适模型的遗传参数估计值
Table 6 Genetic parameters estimation of optimal model

遗传参数 Genetic parameter	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	叶形指数 Leaf index	叶缘缺刻数 No. of serrated leaf margin
m	12.63	6.98	1.64	101.14
d_a	2.60	0.83	1.10	69.14
d_b			0.80	11.04
h_a			-0.22	-58.62
h_b			-0.72	-19.90
i			0.13	58.56
j_{ab}			-0.05	27.62
j_{ba}			-0.63	46.99
l			0.74	13.88
$[d]$	-0.39	-1.01	-1.38	12.69
$[h]$	-1.87	-0.54	0.26	182.97
σ_{mg}^2	6.04	0.71	0.21	4915.04
$h_{mg}^2/\%$	83.80	22.28	93.73	91.18
σ_{pg}^2	0.08	1.97	0.01	0.00
$h_{pg}^2/\%$	1.05	61.92	2.59	0.00
$h_e^2/\%$	15.15	15.80	3.68	8.82

注: m . 世代群体平均值; d . 主基因加性效应值; h . 主基因显性效应值; $[d]$. 多基因加性效应值; $[h]$. 多基因显性效应值; i . 加性×加性效应值; j_{ab} . 加性×显性效应值; j_{ba} . 显性×加性效应值; l . 显性×显性效应值; δ_p^2 : 群体表型方差; δ_{mg}^2 . 主基因方差; δ_{pg}^2 . 多基因方差; δ_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_e^2 . 环境方差占表型方差的比例。

Note: m . Population mean; d . Additive effect of the major gene; h . Dominance effect of the major gene; $[d]$. Additive effect of polygenes; $[h]$. Dominance effect of polygenes; i . Interaction effect between additive and additive; j_{ab} . Interaction effect between additive and dominance; j_{ba} . Interaction effect between dominance and additive; l . Interaction effect between dominance and dominance; δ_p^2 . Phenotypic variance; δ_{mg}^2 . Major gene variance; δ_{pg}^2 . Polygenic variance; δ_e^2 . Environmental variance; $h_{mg}^2/\%$. Major gene heritability; $h_{pg}^2/\%$. Polygene heritability; $h_e^2/\%$. Proportion of environmental variance and phenotypic variance.

加性(j_{ba})及显性 $\times$ 显性(l)效应的互作效应的绝对值均小于 2 对主基因的加性效应;显性 $\times$ 显性效应与第 2 对主基因的加性效应相近,说明这 2 种互作效应对选择的影响是非常弱的。从二阶遗传参数的分析结果可知,主基因的遗传率为 93.73%,多基因的遗传率为 2.59%,主基因的遗传率远大于多基因的遗传率,这说明叶形指数性状主要受 2 对主基因的作用。主基因与多基因决定了叶形指数表型变异的 96.32%,相比之下,环境影响微乎其微(3.68%)。

在控制叶缘缺刻数的 2 对主基因中,2 对主基因的加性效应值分别为 69.14 和 11.04,第 1 对主基因的加性效应远大于第 2 对主基因的加性效应,说明在控制叶缘缺刻数的遗传中,第 1 对主基因发挥重要作用。2 对主基因的显性效应值分别为 -58.62 和 -19.90,但 $|d_a| > |d_b|$,说明第 1 对主基因的显性效应较大;显性度效应分析发现, $|[h_a]/[d_a]| < |[h_b]/[d_b]|$,说明控制叶缘缺刻数的 2 对主基因均以加性效应为主。从主基因间的互作分析结果来看,2 对主基因加性 $\times$ 加性(i)、加性 $\times$ 显性(j_{ab})、显性 $\times$ 加性(j_{ba})及显性 $\times$ 显性(l)效应均介于 2 对主基因的加性效应值之间;加性 $\times$ 加性效应均与第 2 对基因的显性效应的绝对值相接近,说明这 2 种互作效应对选择的影响是比较小的。主基因遗传率为 91.18%,多基因遗传率为 0,并且主基因有上位性效应,说明叶缘缺刻数主要受 2 对主基因的作用。此外主基因+多基因决定了叶缘缺刻数表型变异的 91.18%,有 8.82%是由环境因素决定的。说明叶缘缺刻数的表现主要受遗传因素的影响,但环境因素也有一定的影响。

3 讨 论

叶片不仅是羽衣甘蓝重要的营养器官,也是主要的观赏部位。裂叶不仅叶形独特,而且叶片较直立,通风透光好,有利于减少病害的发生。对于羽衣甘蓝叶形遗传的研究,前人观点不完全一致,这可能与前人所采用的亲本纯度有关。顾卫红等^[1]认为裂

叶对圆叶为显性遗传,解莉楠^[7]将裂叶和圆叶进行杂交, F_1 都为中间型但偏向母本。张丽娜等^[8]通过品种间正、反交试验初步推断羽衣甘蓝叶形性状是由细胞核 1 对等位基因控制。本实验采用圆叶和裂叶高代自交系为亲本, F_1 均为双亲中间型,但叶缘缺刻深浅稍不一致。调查 F_2 群体发现叶片大小和裂刻深浅并不与双亲或 F_1 完全一致,而是呈现连续的变化趋势,因此我们推测有量性多基因参与裂叶性状的遗传。在本试验中,我们将裂叶性状分解为叶长、叶宽、叶形指数、叶缘缺刻数 4 个主要相关性状,进行了数量性状混合遗传分析,确立了遗传模型,这为全面解析羽衣甘蓝裂叶性状遗传提供了依据。

杂种优势和超亲现象在自然界中普遍存在。De Vicente 等^[20]对番茄的数量性状基因定位时发现,超亲现象的存在与双亲中有互补效应的 QTL 有直接关系。Ferreira 等^[21]认为超亲现象是由于基因的加性效应和非加性效应值的共同作用引起的。羽衣甘蓝为异花授粉作物,生产中以 F_1 杂交种为主,叶缘缺刻数越多往往性状越优良,较高的中亲优势有利于提高杂交种的观赏性状。本试验发现 4 个裂叶相关性状杂种优势均比较明显,叶缘缺刻数中亲性较高,叶长、叶宽、叶形指数、叶缘缺刻数四个性状在杂交后代中普遍存在负向超亲分离现象,这为在杂交后代中选择优良叶形单株创造了有利条件,对扩大羽衣甘蓝优良遗传资源具有重要意义。

本研究采用主基因+多基因 4 世代联合分析方法,发现叶长和叶宽均符合 E-4 模型,由 2 对完全加性主基因+加性-显性多基因共同控制;叶形指数和叶缘缺刻数均符合 E-1 模型,由 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制。4 个叶形相关性状的遗传都主要由遗传因素决定,叶长、叶形指数和叶缘缺刻数的主基因遗传率分别为 83.80%、93.73%和 91.18%,这些高遗传率主效基因的存在将有助于裂叶相关性状的分子标记辅助选择和 QTL 定位。

参考文献:

- [1] 顾卫红,郑洪健,张 燕,等. 观赏型羽衣甘蓝新品系的选育及其主要遗传性[J]. 上海交通大学学报(农业科学版),2002,20(2):129-132.
- GU W H, ZHENG H J, ZHANG Y, et al. A preliminary study on selection and breeding of new lines and main genetic characteristics of ornamental kale[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University* (Agricultural Science), 2002, 20(2): 129-132.
- [2] 祝朋芳,刘 丽,周广柱,等. 羽衣甘蓝的离体培养研究[J]. 沈阳农业大学学报,2003,34(4):249-251.
- ZHU P F, LIU L, ZHOU G Z, et al. A study on culture *in vitro* of *Brassica oleracea* var. *acephala* [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2003, 34(4): 249-251.
- [3] 王江民,陈发棣,房伟民,等. 基于叶形特征的切花菊品种鉴别

- [J]. 植物学报, 2013, (6): 608-615.
- WANG J M, CHEN F D, FANG W M, *et al.* Identification of chrysanthemum cultivars based on leaf-shaped feature[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2013, **48**(6): 608-615.
- [4] 祝朋芳. 羽衣甘蓝育种与栽培技术[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2014.
- [5] 左力辉, 张文林, 邱 彤, 等. 新疆野苹果叶形性状变异及其与 SSR 标记关联分析[J]. 园艺学报, 2015, **42**(4): 759-768.
- ZUO L H, ZHANG W L, QIU T, *et al.* *Malus sieversii* leaf traits variation and correlation analysis with SSR markers[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(4): 759-768.
- [6] 仪泽会. 白菜 SSR 和 InDel 标记的开发及叶缘裂刻突变体的基因定位[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2012.
- [7] 解莉楠. 羽衣甘蓝叶色、叶型遗传及自交不亲和性机理的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2003.
- [8] 张丽娜, 沈向群. 羽衣甘蓝叶形性状遗传规律初探[J]. 北方园艺, 2007, (2): 108-109.
- ZHANG L N, SHEN X Q. Preliminary study on genetic regularity of kale leaf-shaped characters[J]. *Northern Horticulture*, 2007, (2): 108-109.
- [9] 祝朋芳, 张 健, 房 霞, 等. 25 份羽衣甘蓝材料的亲缘关系与遗传多样性分析[J]. 西北农林科技大学学报·自然科学版, 2012, **40**(5): 123-128.
- ZHU P F, ZHANG J, FANG X, *et al.* Analyses of genetic relationship and diversity of 25 accessions in kale[J]. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry* (Nat. Sci. Edi.), 2012, **40**(5): 123-128.
- [10] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [11] 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.
- CAO X W, LIU B, ZHANG Y M. SEA: A software package of segregation analysis of quantitative traits in plants[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2013, **36**(6): 1-6.
- [12] 张洁夫, 戚存扣, 浦惠明, 等. 甘蓝型油菜花瓣缺失性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 中国油料作物学报, 2007, **29**(3): 227-232.
- ZHANG J F, QI C K, PU H M, *et al.* Genetic analysis of apetalous in *Brassica napus* L. using mixed model of major gene and polygene[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2007, **29**(3): 227-232.
- [13] 张书芬, 傅廷栋, 朱家成, 等. 甘蓝型油菜芥酸含量的基因分析[J]. 中国农业科学, 2008, **41**(10): 3 343-3 349.
- ZHANG S F, FU T D, ZHU J C, *et al.* Genetic analysis of erucic acid in *Brassica napus* L. using mixed major gene and polygene inheritance model[J]. *Scientia Agricultural Sinica*, 2008, **41**(10): 3 343-3 349.
- [14] 田露申, 牛应泽, 余青青, 等. 甘蓝型油菜白花性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 中国农业科学, 2009, **42**(11): 3 987-3 995.
- TIAN L S, NIU Y Z, YU Q Q, *et al.* Genetic analysis of white flower color with mixed model of major gene plus polygene in *Brassica napus* L. [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, **42**(11): 3 987-3 995.
- [15] 刘二艳, 刘玉梅, 方智远, 等. 青花菜花球莢叶性状主基因+多基因遗传分析[J]. 园艺学报, 2009, **36**(11): 1 611-1 618.
- LIU E Y, LIU Y M, FANG Z Y, *et al.* Genetic analysis of head-leaf traits using mixed major gene plus polygene inheritance model in *Brassica oleracea* L. var. *italica* Planch. [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, **36**(11): 1 611-1 618.
- [16] 卓祖闯, 万恩梅, 张鲁刚, 等. 大白菜抽薹性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(5): 923-928.
- ZHUO Z C, WAN E M, ZHANG L G, *et al.* Major gene plus poly-gene inheritance analysis of bolting trait in heading Chinese cabbage[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2009, **29**(5): 923-928.
- [17] 王玉刚, 李 萌, 吕晓雯, 等. 白菜叶裂数性状主基因+多基因遗传分析[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(2): 252-256.
- WANG Y G, LI M, LÜ X W, *et al.* Genetic analysis of leaf lobes in *Brassica rapa* using mixed major gene plus polygene model[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2012, **32**(2): 252-256.
- [18] 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[J]. 园艺学报, 2015, **42**(5): 907-916.
- TANG H Q, ZHANG F, CHEN F D, *et al.* Heterosis and mixed genetic analysis of inflorescence traits of anemone-typed chrysanthemum[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(5): 907-916.
- [19] 张允楠, 曹齐卫, 李利斌, 等. 黄瓜叶面积的主+多基因混合遗传模型分析[J]. 园艺学报, 2015, **42**(5): 897-906.
- ZHANG Y N, CAO Q W, LI L B, *et al.* Genetic analysis of leaf size using mixed major-gene plus polygene inheritance model in *Cucumis sativus* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(5): 897-906.
- [20] DEVICENTE, TANKSLEY. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross [J]. *Genetics*, 1993, **134**(2): 585-596.
- [21] FERREIRA, SATAGOPAN, YANDELL, *et al.* Mapping loci controlling vernalization requirement and flowering time in *Brassica napus*[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1995, **90**(5): 727-732.

(编辑: 宋亚珍)