

番茄苗期耐低温性主基因-多基因联合遗传分析

苏百童¹, 阎世江²

(1. 许昌职业技术学院 河南许昌 461000; 2. 山西农业大学园艺学院 太原 030031)

摘要:为研究番茄苗期耐低温性的遗传规律,选取耐低温性不同的2份番茄高代自交系材料XC-1、XC-2于花期配制F₁,再配制BC₁、BC₂、F₂世代,对6个世代的幼苗同时进行低温处理,日间温度14℃,光照处理9h(08:00—17:00),光照度为30 μmol·m⁻²·s⁻¹,夜间7℃(17:00至翌日08:00)不进行光照,相对湿度为75%,共处理15d。处理结束后调查耐低温性分级。采用主基因-多基因联合遗传分析方法研究耐低温性的遗传。结果表明,番茄幼苗耐低温性的遗传受2对加性主基因+加性-显性多基因控制,主基因的遗传率在BC₁、BC₂、F₂世代分别达57.357%、54.441%、68.463%,多基因的遗传率分别达6.607%、10.602%、2.994%。主基因与多基因的影响较大,该性状的选择可在早代进行。

关键词:番茄;耐低温性;主基因-多基因;遗传

中图分类号:S641.2

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2023)12-054-05

Genetic analysis of chilling tolerance of tomato seedling under low temperature using major gene - polygenes inheritance model

SU Baitong¹, YAN Shijiang²

(1. Xuchang Vocational Technical College, Xuchang 461000, Henan, China; 2. College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, Shanxi, China)

Abstract: In order to study the genetic inheritance of low temperature tolerance in tomato seedling stage, two tomato inbred lines XC-1 and XC-2 with different low temperature tolerance were selected to prepare F₁, and then BC₁, BC₂, and F₂ generations. The seedlings of six generations were treated with low temperature at the same time. The daytime temperature was 14 °C with the light intensity of 30 μmol·m⁻²·s⁻¹ for 9 hours (8:00 am-5:00 pm), while the night temperature was 7 °C for 15 hours (5:00 pm-8:00 am). The relative humidity was 75%, and the total treatment time was 15 days. After the treatment, the classification of low temperature resistance was investigated, and the main gene-polygene combined genetic analysis method was used to study the genetic inheritance of low temperature tolerance. The results showed that the inheritance of low temperature tolerance of tomato seedlings was controlled by two pairs of additive major genes+additive-dominant polygenes. The heritability of major genes in BC₁, BC₂, F₂ and other generations reached 57.357%, 54.441%, 68.463%, and the heritability of polygenes reached 6.607%, 10.602%, 2.994%, respectively. Major genes and polygenes have great influence, and the selection of this trait can be carried out in the early generation.

Key words: Tomato; Low temperature resistance; Major gene-polygene; Inheritance

番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)起源于美洲,传入我国之后,种植面积日益扩大,尤其在在我国北方设施栽培中面积居第一位,但在设施栽培的过程中如遇低温逆境,对其生长发育、品质形成有较大的影响^[1]。因此,培育耐低温性较强的番茄专用品种成为学者的研究热点。为加快选育过程,首先应明确番茄耐低温性的遗传规律。国内外研究者已有报道,Vos等^[2-3]研究在低温下番茄种子的发芽

能力、花粉萌发能力的遗传,认为环境影响较大;Scott等^[4]研究在低温下番茄坐果能力的遗传规律;Fernandez等^[5]研究在低温下番茄果实发育速度的遗传规律,结果显示控制坐果能力、果实发育速度的性状属于数量性状,其遗传规律符合加性-显性模型。林多等^[6]给予番茄幼苗19℃/10℃的低温处理,研究幼苗生长的遗传规律,研究认为生长速度符合加性-显性模型,该性状的遗传属于不完全显

收稿日期:2023-03-24;修回日期:2023-11-03

基金项目:河南省园艺技术职业启蒙和职业体验基地建设项目

作者简介:苏百童,女,讲师,主要从事设施蔬菜栽培生产研究、智慧农业推广应用。E-mail:30117592@qq.com

通信作者:阎世江,男,副研究员,主要从事蔬菜遗传育种及栽培生理研究。E-mail:syauyan@163.com

性,加性效应较强,狭义遗传力达 93.98%。上述学者在研究时采用的均是经典的 Hayman 方法,可以从总体上估算加性效应、显性效应,无法估算单一基因的遗传,有一定的局限性。近年来,盖钧镒等^[7]经过深入的研究总结出一套全新的数量性状遗传分析方法,即主基因+多基因联合遗传模型分析法。禹山林等^[8]对花生种子含油量,韩柱强等^[9]对花生油酸、亚油酸含量,马雪霞等^[10]对亚洲棉纤维品质和产量性状,闫世江等^[11-12]对黄瓜在低温下的生长速度、MDA 含量的遗传研究中均采用这一方法,取得了良好的效果。在对番茄的耐低温性相关研究中耐低温性分级能直观描述耐低温性强弱^[13-14],而运用主基因-多基因联合遗传分析方法研究番茄耐低温性的报道较少见。为此,许昌职业技术学院蔬菜育种课题组通过前期的大量研究,对收集到的大量种质资源进行鉴定,从中筛选出耐低温性不同的 2 份番茄材料,均是经 8 代以上自交的材料,然后构建 P₁、P₂、BC₁ 等群体,采用盖钧镒等^[7]的方法研究番茄耐低温性的遗传规律及遗传参数,以期为培育番茄专用品种奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 材 料

番茄亲本选择 XC-1(代号 P₁)、XC-2(代号 P₂),由许昌职业技术学院提供,其中 XC-1 属于大果型,表皮红色,耐低温性较强,属无限生长型,是由瑞星大宝经 8 代以上选育而成的自交系;XC-2 属于小果型,表皮红色,耐低温性较弱,属无限生长型,是由葡萄番茄经 8 代以上选育而成的自交系。

1.2 方 法

2021 年 3 月 1 日将 P₁、P₂ 在许昌职业技术学院科研基地塑料大棚内进行播种,采用穴盘育苗法,35 d 后定植于大棚,于花期配制 F₁ 并留种,2021 年 7 月 5 日,将 P₁、P₂、F₁ 的种子在科研基地塑料大棚内播种,采用相同的育苗方法,35 d 后定植于大棚,同年于花期配制 BC₁(F₁×P₁)、BC₂(F₁×P₂)、F₂,并留种。2022 年 3 月将上述 6 个世代番茄材料播种于科研基地塑料大棚内,P₁、P₂、F₁ 各播种 200 粒,BC₁、BC₂、F₂ 等分离世代各播种 1000 粒,35 d 后放入人工气候箱内模拟低温环境,对幼苗进行低温处理,日间温度 14 ℃,光照处理 9 h(早 8:00 至晚 5:00),光照度为 30 μmol·m⁻²·s⁻¹,夜间 7 ℃(晚 5:00 至早 8:00),不进行光照,相对湿度为 75%,共处理 15 d。处理前与处理后照片详见图 1~2。然后调查幼苗耐低温

性。耐低温性采用分级数表示。0 级:植株濒临死亡;1 级:全部叶片萎蔫,心叶严重失水;2 级:全部叶片出现脱水斑,心叶略失水;3 级:2 片叶叶缘黄化,1 片叶无受害症状;4 级:2 片叶叶缘失水,1 片叶无明显症状;5 级:无明显症状。不同耐低温性分级详见图 3。调查样本数:P₁、P₂、F₁ 各调查 40 株,BC₁、BC₂ 各调查 120 株,F₂ 调查 150 株。采用随机区组设计,3 次重复。



图 1 处理前

Fig. 1 Before treatment



图 2 处理后

Fig. 2 After treatment

1.3 数据分析方法

数据由 Excel 2016 进行整理,分析采用盖钧镒等^[7]的方法,并估算遗传参数。

2 结果与分析

2.1 耐低温性 6 世代次数分布

由表 1、表 2 可知,2 个亲本具有不同的耐低温性,在 P₁ 中表现为 4 级的有 37 株,表现为 3 级、5 级的分别有 1 株、2 株;在 P₂ 中表现为 2 级的有 38 株,表现为 1 级的有 1 株,3 级的有 1 株;F₁ 略偏向于 P₁,表现为 3 级的有 38 株;BC₁ 略偏向于 P₁,BC₂ 略偏向于 P₂。从总体上看,BC₁、BC₂、F₂ 等世代耐低温性的

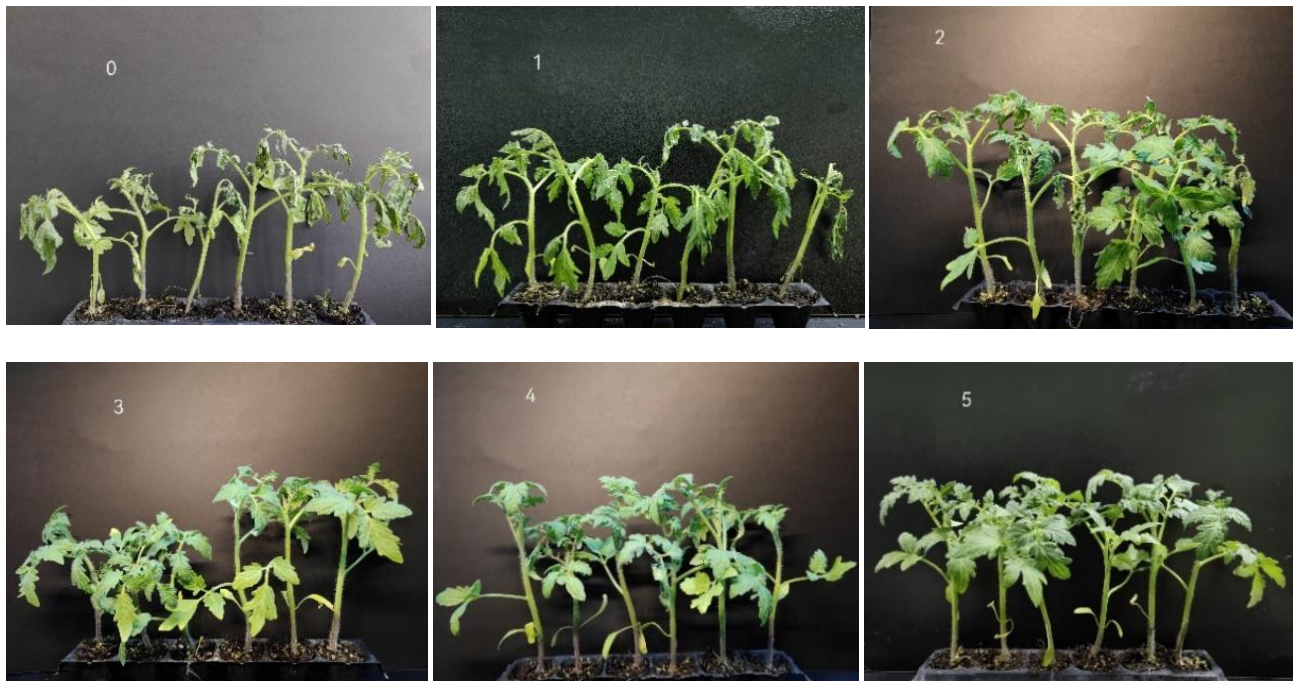


图3 耐低温性分级(0~5级)

Fig. 3 Low temperature resistance level (0~5)

表1 6世代耐低温指数次数分布

Table 1 Frequency distribution in 6 family generations of chilling tolerance index

世代	耐低温性指数				
	1	2	3	4	5
P ₁			1	37	2
P ₂	1	38	1		
F ₁		1	38	1	
BC ₁		10	20	60	30
BC ₂	11	78	20	11	
F ₂	5	21	100	19	5

表2 耐低温指数方差分析

Table 2 Variance analysis of chilling tolerance index

世代	平均数	方差	最小值	最大值
P ₁	4.025	2.553	3	5
P ₂	2.000	21.113	1	3
F ₁	3.000	15.556	2	4
BC ₁	3.792	224.364	2	5
BC ₂	2.258	24.885	1	4
F ₂	2.987	4.884	1	5

表现分离呈正态分布。

2.2 遗传模型适应性检测

分别算出 MLV 值(极大似然函数值)和 AIC 值(赤池信息量准则值)见表 3,按照盖钧镒等^[7]的理论,应选择 AIC 值较小的作为备选模型,再进行详细比选。笔者在研究中发现,AIC 值较小的模型

有 E-3 模型、B-2 模型、B-4 模型,AIC 值分别为 359.861、369.544、388.036,因此确定为备选模型。

由表 4 可知,E-3 模型的统计量中有 7 个数据差异达到显著或极显著水平,分别为 5.723、8.178、21.557、58.954、14.729、40.979、21.811。B-2 模型中有 80.351、54.399 等 9 个数据差异达到显著或极显著水平。B-4 模型中达到显著或极显著水平的统计量为 11 个。经比较发现,E-3 模型中达到差异显著水平的统计量较少,因此确定研究性状的遗传符合 E-3 模型。

表3 各遗传模型的 MLV 值和 AIC 值

Table 3 The MLV values and AIC values in various genetic models

模型	MLV	AIC	模型	MLV	AIC
A-1	984.766	487.405	D	1 018.139	494.060
A-2	988.386	490.468	D-1	1 018.533	498.017
A-3	1 250.358	621.455	D-2	1 016.025	498.018
A-4	1 353.018	672.785	D-3	1 016.266	498.139
B-1	764.092	396.018	D-4	1 015.949	497.980
B-2	807.009	369.544	E	988.315	471.623
B-3	802.028	590.947	E-1	968.395	465.426
B-4	1 189.344	388.036	E-2	1 118.828	545.657
B-5	1 417.873	703.958	E-3	742.216	359.861
B-6	1 426.016	709.284	E-4	1 111.294	545.652
C	1 013.107	494.051	E-5	1 113.810	545.657
C-1	1 108.802	545.660	E-6	1 130.233	567.153

表4 耐低温性备选模型适合性检验

Table 4 Test for goodness of fit to standby model of chilling tolerance

模型	世代	统计量				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	Dn
E-3	P ₁	1.266	2.304	16.601	1.365	0.440
	P ₂	0.020	1.160	21.557*	1.956	1.454
	F ₁	1.651	0.456	58.954**	1.674	0.480
	BC ₁	0.213	0.172	11.855	2.432	1.317
	BC ₂	5.723*	8.178*	14.729*	21.811*	0.384
	F ₂	1.735	0.106	40.979**	2.869	1.302
B-2	P ₁	0.108	0.769	10.040	1.223	0.407
	P ₂	2.519	0.366	13.810*	2.101	0.538
	F ₁	1.519	9.211	87.206**	1.914*	0.479
	BC ₁	7.308	2.554	16.628*	3.129	1.411*
	BC ₂	80.351**	54.399**	27.190*	0.109	0.540
	F ₂	1.060	0.837	22.289**	0.235	1.294
B-4	P ₁	0.108	0.769	10.040*	1.223	0.407
	P ₂	2.519	0.366	13.810*	2.101	0.538
	F ₁	1.519	9.211	87.206**	1.914	0.479*
	BC ₁	7.308	2.554	16.628*	3.129*	1.411
	BC ₂	80.351**	54.399**	27.190*	0.109	0.540
	F ₂	1.060	0.837	22.289**	0.235	1.294*

注:*表示在 0.05 水平差异显著,**表示在 0.01 水平差异极显著。

2.3 遗传参数估计

在 E-3 模型下,该模型的极大似然估计值见表 5,采用 μ_1, μ_2 等参数可以进一步估算一阶参数、二阶参数。

表5 耐低温性遗传模型参数的极大似然估计值

Table 5 Maximum likelihood estimates of genetic models of chilling tolerance

参数	估计值	参数	估计值	参数	估计值	参数	估计值
μ_1	4.384	μ_{44}	3.586	μ_{62}	3.727	μ_{68}	1.818
μ_2	2.702	μ_{51}	1.959	μ_{63}	4.681	μ_{69}	2.773
μ_3	1.216	μ_{52}	2.930	μ_{64}	1.836	σ^2	0.092
μ_{41}	3.587	μ_{53}	1.004	μ_{65}	2.773	σ_4^2	0.120
μ_{42}	4.540	μ_{54}	1.959	μ_{66}	3.744	σ_5^2	0.138
μ_{43}	2.649	μ_{61}	2.773	μ_{67}	0.864	σ_6^2	0.111

估算一阶参数、二阶参数见表 6。由表 6 可知,中亲值为 2.664,2 对基因的加性效应分别为 0.893、-1.103,说明亲本的耐低温性对后代的影响较大。在育种实践中,要选择耐低温性均较强的双亲,以提高后代的耐低温性。多基因加性效应为 1.176,由于主基因起加性作用,因此,2 对基因的显性效应均为 0。但多基因显性效应为 0.130,有一定的作用。

表6 耐低温性的遗传参数估计值

Table 6 The estimate of genetic parameter of chilling tolerance

一阶参数	估计值	二阶参数	估计值		
			BC ₁	BC ₂	F ₂
m	2.664	σ_p^2	0.333	0.349	0.501
d_a	0.893	σ_{mg}^2	0.191	0.190	0.343
d_b	-1.103	σ_{pg}^2	0.022	0.037	0.015
$[d]$	1.176	σ^2	0.120	0.122	0.143
$[h]$	0.130	$h_{mg}^2/\%$	57.357	54.441	68.463
h_a	0	$h_{pg}^2/\%$	6.607	10.602	2.994
h_b	0	$h_{mg+pg}^2/\%$	63.964	65.043	71.457
		$1-h_{mg+pg}^2/\%$	36.036	34.957	28.543

注: m : 中亲值; d_a : 一对主基因加性效应; d_b : 另一对主基因加性效应; $[d]$: 多基因加性效应; $[h]$: 多基因显性效应; h_a : 一对主基因显性效应; h_b : 另一对主基因显性效应; σ_p^2 : 表型方差; σ_{mg}^2 : 主基因遗传方差; σ_{pg}^2 : 多基因遗传方差; σ^2 : 环境方差; h_{mg}^2 : 主基因遗传率; h_{pg}^2 : 多基因遗传率; h_{mg+pg}^2 : 主基因+多基因遗传率。

分离世代中主基因遗传率以 F₂ 为最高,达 68.463%,其次为 BC₁、BC₂;多基因遗传率以 BC₂ 为最高。环境方差占表型方差的比率分别达 36.036%、34.957%、28.543%。说明环境对后代的选择影响较小。

综上所述,番茄幼苗耐低温性的遗传受 2 对加性主基因+加性-显性多基因控制,主基因遗传率在 BC₁、BC₂、F₂ 世代分别达 57.357%、54.441%、68.463%,多基因的遗传率分别达 6.607%、10.602%、2.994%,基因型占表型方差的比率为 63.964%、65.043%、71.457%,环境方差占表型方差的比率分别占 36.036%、34.957%、28.543%。由于基因型占比较高,针对耐低温性的选育可在早代进行。

3 讨论与结论

对于蔬菜耐低温性的遗传研究已有报道。闫世江等^[15]研究黄瓜苗期耐低温性及相关形态学性状的遗传,发现黄瓜耐低温性分级的遗传符合加性-显性模型。耐低温性广义遗传力高,达 92.133%,适合于早代选择。该研究采用 Hayman 的方法,使用的是亲本与 F₁ 的数据,用时较短,受限于方法本身的限制,仅能估算基因的整体作用,未能估算各个基因的作用。闫世江等^[16]进一步采用盖钧镒等^[7]的方法研究黄瓜耐低温性的遗传,结果表明,耐低温分级的遗传符合 E-3 模型,估算了各个基因的作用,2 对基因的加性效应分别为

1.034、-1.277,总的效应为 1.361,总的显性效应为正向 0.151。 F_2 主基因+多基因遗传率为 82.759%,3个分离世代的主基因遗传率均比多基因遗传率高。环境方差占表型方差的比例在 17.241%~25.974%之间。有关番茄耐低温性分级的遗传较少见报道,前人研究^[2-6]番茄耐低温性遗传时采用的研究对象多为番茄低温下的发芽能力、花粉萌发能力、坐果能力、果实发育速度等,上述性状与番茄耐低温性密切相关,但均为间接性状,笔者采用的耐低温性分级标准与上述间接性状相比更加直观。

笔者运用主基因-多基因联合遗传分析方法,结论认为番茄耐低温性的遗传符合 E-3 模型,即 2 对加性主基因+加性-显性多基因模型。结论与闫世江等^[6]的相似,但估算出的遗传参数不同,其原因可能是蔬菜种类及品种、亲本遗传来源、低温处理的方法、分级标准不同。今后为明确番茄耐低温性的遗传机制应选用不同的材料进行深入的研究,并规范处理方法及耐低温性评价标准,降低其影响程度。

笔者研究了耐低温性,借鉴查丁石等^[7]的方法制定分级标准,并进行一定的改进,该方法操作简单,结果直观,以后可以在此基础上进行 QTL 定位研究,为培育设施专用品种奠定基础。番茄耐低温性的遗传受 2 对加性主基因+加性-显性多基因控制。今后为培育耐低温性较强的品种,亲本应选择耐低温性较强的材料,并在早代选择。

参考文献

- [1] 谭其猛. 蔬菜育种[M]. 北京: 农业出版社, 1979.
- [2] VOS D A D, HEPLER R W, HILL R R. Inheritance of low temperature germination ability in tomato[J]. HortScience, 1979, 14(3):458.
- [3] VOS D A D, HILL R R, HEPLER R W, et al. Inheritance of low temperature sprouting ability in F_1 tomato crosses[J]. Journal American Society for Horticultural Science, 1981, 106(3): 352-355.
- [4] SCOTT S J, JONES R A. Generation means analysis of right-censored response-time traits: Low temperature seed germination in tomato[J]. Euphytica, 1990, 48(3):239-244.
- [5] FEMANDEZ M R, GONZALEZ F J, GUARTEVO J. Genetics of the viability of pollen grain produced at low temperatures in *Lycopersicon* Mill.[J]. Euphytica, 1995, 84(2):139-144.
- [6] 林多, 杨延杰, 魏毓棠. 低温下番茄幼苗生长遗传规律的研究[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2001, 19(3):161-164.
- [7] 盖钧镛, 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.
- [8] 禹山林, 杨庆利, 潘丽娟, 等. 花生种子含油量的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(3):453-456.
- [9] 韩柱强, 高国庆, 周瑞阳, 等. 龙生型高油酸花生种质油酸亚油酸含量及其比值的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(1):17-22.
- [10] 马雪霞, 丁业掌, 蒋峰, 等. 亚洲棉纤维品质和产量性状的主基因与多基因遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 212-217.
- [11] 闫世江, 司龙亭, 马志国, 等. 黄瓜苗期低温弱光下生长速度主基因-多基因联合遗传分析[J]. 中国农业科学, 2010, 43(24): 5073-5078.
- [12] 闫世江, 张继宁, 刘洁. 黄瓜苗期低温弱光下 MDA 含量主基因-多基因联合遗传分析[J]. 西北植物学报, 2009, 29(3): 458-462.
- [13] 罗鑫辉, 刘明月, 黄科, 等. 不同品种番茄幼苗低温适应性评价及光合特性分析[J]. 中国瓜菜, 2021, 34(8):49-55.
- [14] 蒋丽媛, 唐磊, 赵伟, 等. 不同番茄品种对低温诱导的响应[J]. 天津农业科学, 2021, 27(11):26-28.
- [15] 闫世江, 司龙亭, 马志国, 等. 黄瓜苗期耐低温性及相关形态学性状的遗传分析[J]. 沈阳农业大学学报, 2008, 39(1):11-14.
- [16] 闫世江, 司龙亭, 张建军, 等. 黄瓜苗期低温弱光下耐低温性主基因-多基因联合遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2):281-285.
- [17] 查丁石, 陈建林, 丁海东. 茄子耐低温弱光鉴定方法初探[J]. 上海农业学报, 2005, 21(2):100-103.