

越橘果实大小遗传规律及其与花冠、叶面积的相关性研究

刘有春, 李嘉琦, 刘 成*

(辽宁省果树科学研究所, 辽宁营口 115009)

摘要:【目的】揭示越橘果实大小遗传规律, 了解果实大小与花冠、叶面积的相关性, 为杂交亲本选择与选配、杂交后代早期筛选提供参考依据。【方法】利用果实大小有明显差异的大果越橘品种 Berkeley 和小果资源 N6 为亲本组配正反交遗传群体, 共计 314 株, 连续 3 a(年)测量果实单果质量并进行遗传分析; 根据果实大小选择 55 份品种/品系构成自然群体, 测量单果质量、花冠大小及叶面积进行相关性分析, 利用遗传群体验证源自自然群体的相关性是否能在遗传群体中稳定遗传。【结果】越橘果实单果质量在正反交群体中均呈正态分布, 表现为多基因控制的数量性状遗传特点, 大果亲本做母本的群体其单果质量分布范围、群体中间值、平均值大于小果亲本做母本的群体, 说明越橘果实大小存在母性遗传特性; 供试正反交群体果实大小平均值(分别为 1.46 g 和 1.79 g)均偏向低值亲本 N6(1.11 g), 远低于高值亲本 Berkeley(2.90 g), 说明越橘果实大小遗传存在明显的趋小变异, 广义遗传力(H^2)大于 0.90, 说明变异主要来自遗传效应, 遗传潜能大, 环境效应影响小; 自然群体果实大小与花冠大小($R=0.81, P=2\times 10^{-12}$)、果实大小与叶面积均呈极显著正相关($R=0.85, P=2\times 10^{-14}$), 而在遗传群体中果实大小与花冠、叶面积未表现出明显的相关性, 仅有部分杂交后代遗传了上述正相关性。【结论】越橘果实大小存在母性遗传特性, 受小果亲本影响大, 存在明显的趋小劣质遗传变异; 揭示了越橘自然群体中, 花冠大小、叶面积与果实大小存在极显著正相关的一般性结论, 但受限于亲本遗传基础, 在供试的遗传群体中相关性呈遗传不稳定性。

关键词: 越橘; 果实大小; 遗传规律; 花冠; 叶面积; 相关性

中图分类号: S663.9

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2023)10-2050-11

Investigation on inheritance of fruit size and its correlation with corolla and leaf area in blueberry (*Vaccinium*)

LIU Youchun, LI Jiaqi, LIU Cheng*

(Liaoning Institute of Pomology, Yingkou 115009, Liaoning, China)

Abstract: 【Objective】 Fruit size is a critical agronomic feature of fruit trees that influences yield and plays a significant role in the grading of most fresh fruits. Larger fruit size has a direct effect on the merchantability and consumer's preference for fruits. Thus, breeding blueberries with large fruit is a critical objective for breeders. This study aimed at revealing the genetic inheritance of blueberry fruit size and the relationship between fruit size, corolla and leaf area in order to provide valuable reference for parental selection in breeding. 【Methods】 In this study, we conducted a thorough investigation of the genetic inheritance of fruit size of blueberry by evaluating 314 genetic populations resulting from reciprocal cross between Berkeley (a large fruit variety) and N6 (a small fruit resource) for three years. We also used 55 varieties/strains to form a natural population and investigated the correlation between fruit weight, corolla size, and leaf area to verify the correlation previously observed in the natural genetic population. 【Results】 The normal distribution of mean fruit weight in both reciprocal populations indi-

收稿日期: 2023-04-12 接受日期: 2023-06-07

基金项目: 辽宁省“揭榜挂帅”科技攻关专项(2021JH1/10400036); “营口英才计划”—青年拔尖人才项目

作者简介: 刘有春, 副研究员, 博士, 从事蓝莓遗传与育种研究。Tel: 18641713730, E-mail: liuyouchun911@126.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 13940711808, E-mail: stevecliu@hotmail.com

cated that the fruit size of blueberry was a quantitative trait influenced by multiple genes. Interestingly, the offspring of N6 × Berkeley had smaller fruit weight distribution, middle value and average value than those of Berkeley × N6, indicating the presence of maternal inheritance in fruit size of blueberry and highlighting the importance of parental selection in breeding programs. Moreover, the average size of blueberry fruit in both reciprocal populations (1.46 g and 1.79 g, respectively) were biased towards the low value parent N6 (1.11 g) rather than the high value parent Berkeley (2.90 g), this phenomenon indicated that there was a significant decrease inheritance in the size of the blueberry fruit. The broad heritability (H^2) of blueberry fruit weight was over 0.90, indicating that genetic effects were the main contributors to the variation, the environmental effect was rather small. Interestingly, in the natural population, fruit size was significantly positively correlated with corolla size ($R=0.81$, $P=2\times 10^{-12}$) and leaf area ($R=0.85$, $P=2\times 10^{-14}$). However, these positive correlations were not consistently observed in the genetic population. These findings could aid in the selection of parental varieties. 【Conclusion】 The fruit size of blueberry was controlled by multiple genes and also influenced by maternal parent and the parent with smaller fruit. However, the positive correlation between blueberry corolla size, leaf area, and fruit size previously observed in a natural population was not found in the reciprocal cross populations.

Key words: Blueberry; Fruit size; Inheritance; Corolla; Leaf area; Correlation

植物体的生长发育是器官与器官、组织与组织以及细胞之间相互影响的结果,也是基因连锁和基因多效性共同作用的结果^[1]。对于果树来说,果实大小作为重要农艺性状,不仅影响产量,还是多数鲜食果品分级的重要指标,直接影响商品性和消费者的选择^[2]。因此,果实大小是育种者和生产者持续关注、研究的性状,旨在掌握控制果实大小的内在机制,培育、生产理想大小的鲜食果品。研究者们围绕果实大小开展了系列相关性^[3-6]及性状定位、遗传规律等研究^[2,7-8],旨在为育种早期选择和生产提供参考依据。分析现有研究报道,种子、叶片等器官或组织与果实大小存在何种关系成为研究重点,种子是内源激素合成和积累的主要场所,对果实发育起着重要作用。以葡萄、柑橘、费约果、苹果、梨、枸杞为例,研究发现果实内种子的数量与果实的大小之间均存在正相关关系^[3-4,6,9-11]。Jin等^[5]研究显示,猕猴桃果实单果质量与叶面积呈正相关,因此可通过叶片大小预测果实单果质量。在果实大小遗传方面,刘家成等^[12]发现在正反交组合中,杏果实大小均存在偏小遗传倾向;樱桃单果质量变异主要受遗传效应影响,组合传递力为90.62%,表明稳定地从亲本遗传给后代,后代平均值均低于亲中值,表现为偏小的遗传倾向^[13],李、桃、梨等树种果实大小也存在相似的遗传规律^[14-16]。越橘,又名蓝莓,属杜鹃花科(Ericaceae)越橘属(*Vaccinium* L.)植物,目前我国栽培面

积6.64万hm²,总产量34.72万t^[17],是一种以鲜食为主的小浆果。果实大小是商品分级的一项重要指标,所以大果品种也是越橘鲜食品种选育的重要育种目标,但目前鲜见其果实大小相关性及其遗传规律的研究报道。深入分析越橘果实大小与花冠、叶面积等直观表型之间的关系,揭示其遗传规律,为越橘育种中果实大小性状的早期选择提供参考依据。

1 材料和方法

对越橘遗传群体进行了连续3 a(年)试验,用于分析果实大小的遗传规律。选取自然群体,研究果实大小与花冠大小、叶面积之间是否存在相关性。如存在相关性,在亲本果实大小有明显差异的正反交群体中验证这种相关性是否仍然存在,以及它是否能在杂交群体中稳定遗传。

1.1 材料

果实大小遗传规律试验材料:南高丛越橘资源N6(*V. corymbosum* SHB)、北高丛越橘品种Berkeley(*V. corymbosum* NHB)及其已通过真杂种鉴定的杂交后代314株(正交组合后代133株,反交组合后代181株)^[18]。亲本N6果实小、圆形,为小花小叶品种,Berkeley果实大,扁圆形,为大花大叶品种(图1)。2008年组配正反交群体,杂种苗定植株行距为0.6 m×1.0 m,土壤pH约5.3,与亲本采用相同的施肥、灌溉、修剪等管理措施。2011年起稳定开花结果,

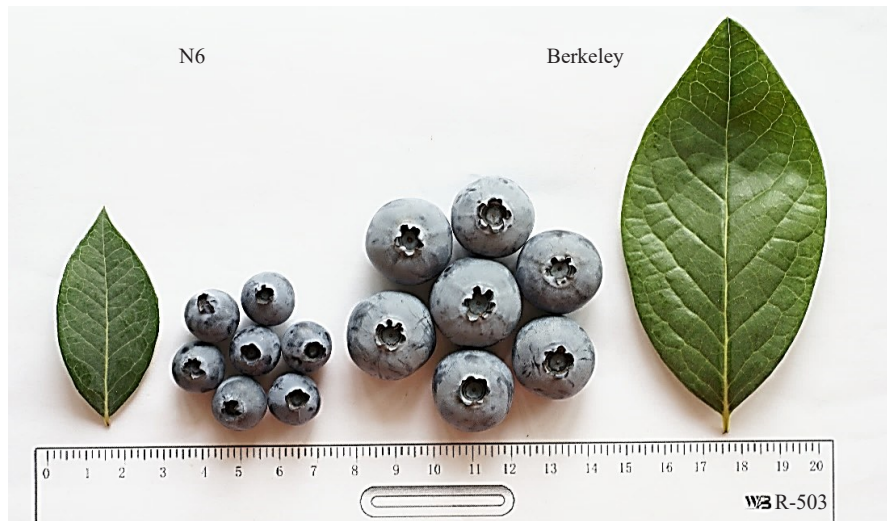


图 1 遗传群体亲本

Fig. 1 The parent of genetic population

2019—2021 年连续 3 a 进行果实单果质量性状调查。

果实大小与花冠、叶面积相关性分析试验材料：选取 50 份越橘品种/品系，包括小果、中果、大果、超大果品种/优系/品系，组成自然群体(表 1)，测量单果质量、花冠大小及叶面积，并进行相关性分析。试材采取与杂交群体相同的施肥、灌溉、修剪等管理措施。

1.2 调查方法

单果质量：采用百分之一电子天平测定，测量 100 粒果实取平均值。

花冠大小：由于越橘花冠多为圆柱状或圆坛状，

按圆柱体体积进行花冠大小的估算， $V_{花冠} = \pi \times r^2 \times h$ ，其中 r 为花冠半径，即 1/2 横径， h 为花冠纵径，测量 10 个值取平均值。

叶面积：选择 7 月中旬新梢第一次停止生长且长势一致的一年生枝条，取从上往下第 5~7 枚成熟叶片，每个品种/杂交后代选择 10 片叶片平铺于扫描仪 (EPSON J221A) 上扫描获取图像信息，扫描频率为 300 dpi。在高建昌等^[9]方法的基础上进行改进使用 ImageJ 软件 (v 1.53) 测定叶片面积，步骤如下：打开软件，选择 <File-Import-Image Sequence> 导入文件夹中的照片，选择 <Analyze-Set Scale> 设置空间比例，选择 <Image-type-8 bit> 将导入的照片调整

表 1 相关性分析自然群体材料

Table 1 Natural population of tested materials for correlation analysis

类型 Type	品种/优系/品系份数 Accessions of variety/ excellent clones/strain	品种/品系名称 Namerica of variety/excellent clones/strain
小果类型(单果质量 < 1.5 g) Small fruit type (fruit mass < 1.50 g)	16	VD, 美登, Jorma 实生 1, Jorma 实生 2, Jorma 实生 3, Jorma 实生 4, Arto 实生 1, Arto 实生 2, Arto 实生 3, 北村, N6, 黑珍珠, 甜脆实生, 优系 L542, 军号, 红粉佳人 VD, Blomidon, Seedling 1# of Jorma, Seedling 2# of Jorma, Seedling 3# of Jorma, Seedling 4# of Jorma, Seedling 1# of Arto, Seedling 2# of Arto, Seedling 3# of Arto, Northcountry, N6, Black pearl, Seedling of Sweetcrisp, Excellent clones L542, Reveille, Pink Lady
中果类型(单果质量 1.5~2.5 g) Middle fruit type (fruit mass range from 1.5 to 2.5 g)	12	N5, Arto 实生 2, 比洛克西, 瑞卡, 北陆, 优系 L504, 利博梯, 达柔, 双丰, 优系 L508, 密斯梯, 埃利奥特 N5, Seedling 2# of Arto, Biloxi, Reka, Northland, Excellent clones L504, Libilty, Darrow, Sweetheart, Excellent clones L508, Misty, Elliott
大果类型(单果质量 > 2.5~4.0 g) Large fruit type (fruit mass range from 2.5 to 4.0 g)	19	莱格西, 奥尼尔, H5, 蓝丰, 珠宝, 优系 L509, 都克, 斯巴坦, 绿宝石, 伯克利, 追雪, 晚蓝, 布里吉塔, 优系 L511, 辽蓝 515, 喜来, 辽蓝 513, 优瑞卡实生 2, 优瑞卡实生 3 Legacy, O' Neal, H5, Bluecrop, Jewel, Excellent clones L509, Duke, Spartant, Emerald, Berkeley, Snowchaser, Lateblue, Brigitte, Excellent clones L511, Lallan515, Sierra, Liaolan513, Seedling 2# of Eureka, Seedling 3# of Eureka
超大果类型(单果质量 > 4.0 g) Super large fruit type (fruit mass 4.0 g)	3	优瑞卡, 优瑞卡实生 1, 优瑞卡实生 4 Eureka, Seedling 1# of Eureka, Seedling 4# of Eureka

为灰度图片,其后选择<Image-Adjust-Threshold>调整图像饱和度、色度、亮度使叶片和背景呈现最大反差,最后选择<Analyze-Analyze Particles>测量叶片面积。

1.3 数据统计分析

1.3.1 遗传分析 根据Chen等^[20]的方法计算正反交群体的广义遗传力(the broad sense heritability, H^2),根据崔艳波等^[21]的方法计算变异系数(coefficient of variation, CV),参照刘有春等^[22]的方法计算超亲遗传,包括超高亲(ratio of higher than high parent, HH)、超中亲(ratio of higher than middle parent, HM)、超低亲(ratio of lower than low parent, LL)。

1.3.2 相关性分析 测量数据取其平均值(\pm 标准差)用于统计分析,采用GGally、ggplot2、ggpubr等R包进行遗传统计分析,并绘制概率密度曲线图、小提琴箱图、相关性图等。

2 结果与分析

2.1 果实大小性状在正反交群体中的分离和频率分布

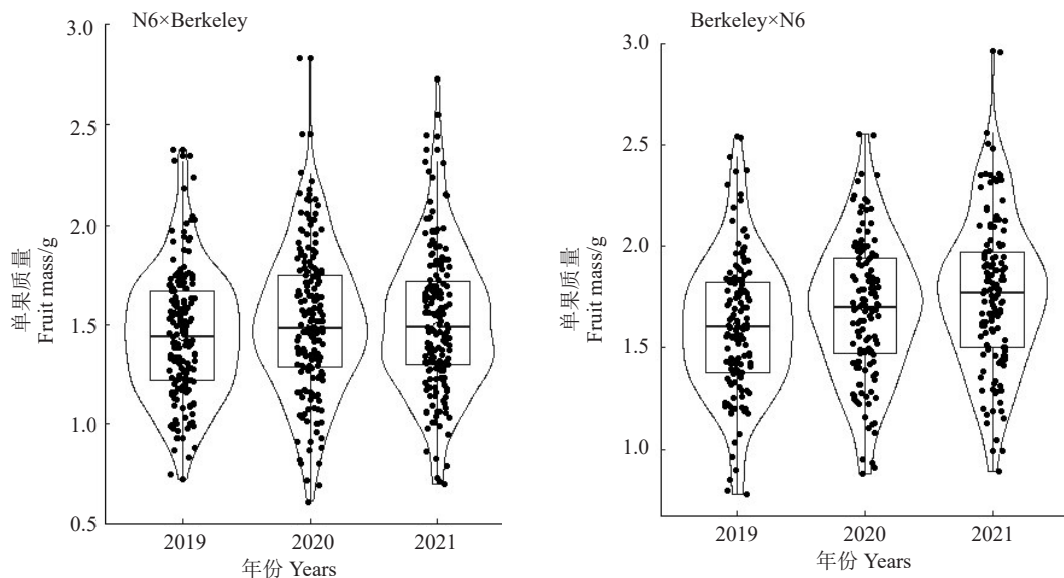
为了降低年度环境变化对果实大小的影响,在

本试验中连续3 a(2019—2021年)对正反交所有植株的单个果实质量特征进行了调查。小提琴图表明(图2,表2),正反交组合的单果质量性状广泛分离,正交组合2019、2020和2021年的分离范围分别是0.75~2.38 g、0.61~2.84 g和0.70~2.74 g,杂交后代单果质量集中分布在1.20~1.75 g范围内,群体中间值小于1.50 g,分布范围在年度间相对较稳定。反交组合在2019、2020和2021年的分离范围分别为0.78~2.54 g、0.88~2.55 g和0.89~2.96 g。杂交后代单果质量集中分布在1.40~2.00 g范围内,群体中间值大于1.50 g。

根据频率分布结果(图3),正交组合N6×Berkeley(图2-A~C)和反交组合Berkeley×N6(图2-D~F)的杂交 F_1 代不同年度单果性状呈明显的单峰,符合正态分布规律,具有多基因控制的数量性状遗传特点。大多数杂交后代单果质量集中在双亲之间,极低或极高值的后代仅占少数,只有极少数后代单果质量超过高值亲本。正反交组合仅分离出极少数单果质量大于高值亲本的后代。

2.2 果实大小在正反交群体中的遗传变异

遗传变异分析结果如表2所示,亲本N6为小果类型(2019—2021年单果质量分别是1.14、1.19、



小提琴图反映了数据的分布趋势,数据越集中,小提琴轮廓越大;图中的每个点都代表了一个样本的单果质量;箱体高度等于四分位间距,代表数据的集中分布范围,包含样本50%的测定数据,中间横线表示数据的中心位置,上下截止线之间包含了样本99%的测定数据,上下截止线外的横线表示超出本体值外的极值。

The horizontal lines in the interior of each box are the median values. The height in a box is equal to the interquartile distance, indicating the distribution for 50% of the data, approximately 99% of the data falls inside the whiskers (the dotted lines extending from the top and bottom of the box). The data outside these whiskers are indicated by horizontal lines.

图2 越橘正反交组合后代单果质量分布范围

Fig. 2 Range and distribution of fruit mass in blueberry reciprocal populations

表 2 杂交后代果实大小广义遗传力和超亲遗传年度比较

Table 2 Broad-sense heritability and transgressive inheritance of fruit weight in progeny populations

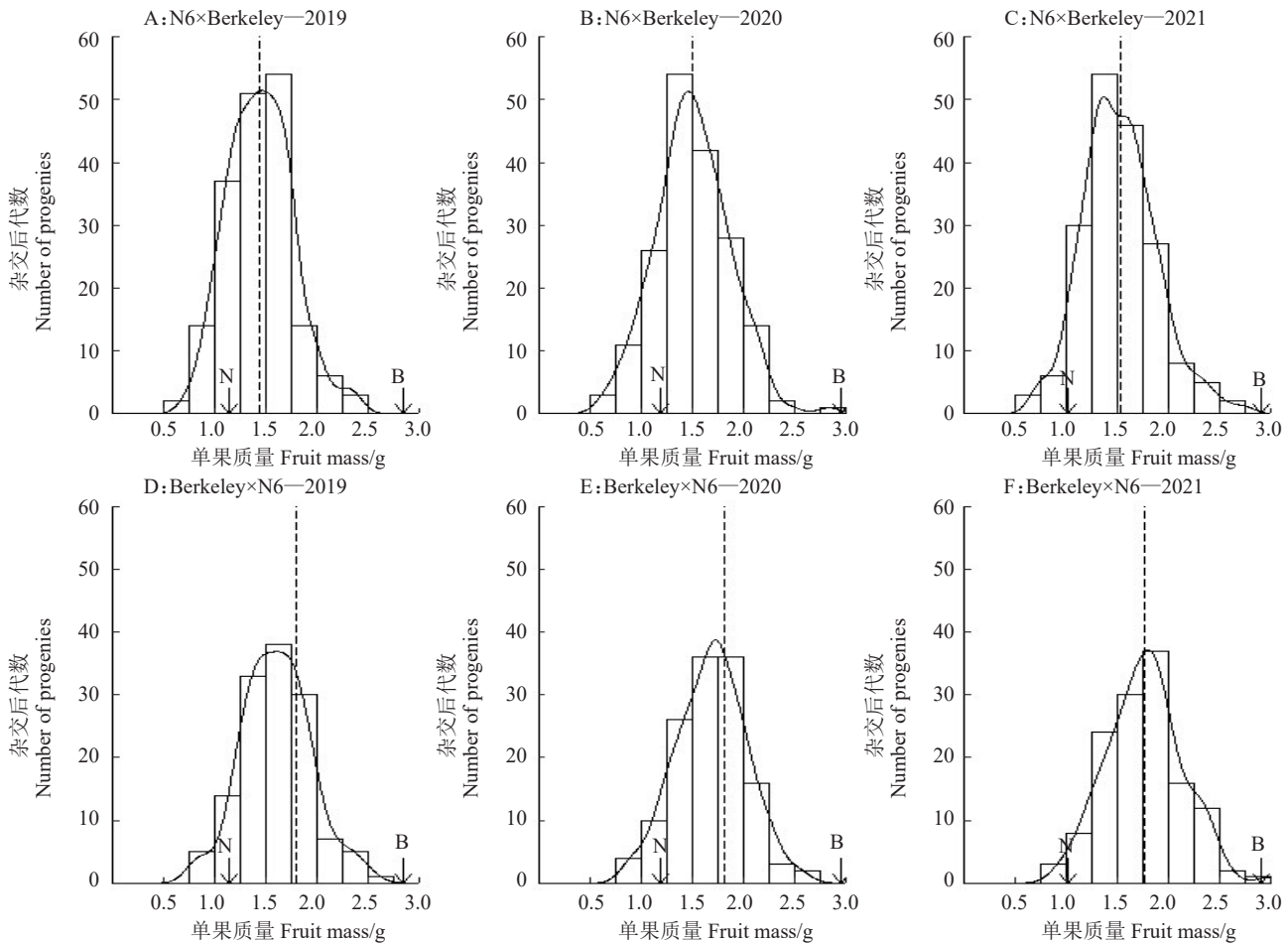
年份 Years	亲本 Parent			正交组合 N6×Berkeley							反交组合 Berkeley×N6						
	N6	Berkeley	\bar{P}	$\bar{x}\pm s$	范围 Range/g	CV/ %	H^2	HM/ %	HH/ %	LL/ %	$\bar{x}\pm s$	范围 Range/g	CV/ %	H^2	HM/ %	HH/ %	LL/ %
2019	1.14±0.16	2.84±0.21	1.99	1.44±0.32	0.75~2.38	22.01	0.90	4.97	0.91	14.92	1.79±0.34	0.78~2.54	20.98	0.91	11.28	2.00	5.26
2020	1.19±0.11	2.96±0.13	2.08	1.51±0.35	0.61~2.84	24.04	0.92	6.08	1.02	18.78	1.81±0.34	0.88~2.55	20.15	0.91	12.03	1.59	6.77
2021	1.01±0.09	2.90±0.15	1.96	1.52±0.36	0.70~2.74	23.69	0.92	11.60	0.59	5.52	1.76±0.37	0.89~2.96	20.94	0.93	26.32	1.75	2.26

注: P : 亲中值($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$); $\bar{x}\pm s$: 后代平均值和标准差; H^2 : 广义遗传力; CV : 变异系数; HM : 超中亲比率; HH : 超高亲比率; LL : 超低亲比率。

Note: P : Mid-parental value; $\bar{x}\pm s$: Mean value of progeny and standard deviation; H^2 : Broad sense heritability; CV : Coefficient of variation; HM : ratio of higher than middle parents; HH : Ratio of higher than high parents; LL : Ratio of lower than high parents.

1.01 g), 亲本 Berkeley 为大果类型(2019—2021 年单果质量分别是 2.84、2.96、2.90 g)。在以小果亲本 N6 做母本的正交组合中, 后代单果质量呈现较大变异且年度间基本稳定, 年度变异系数分别为 22.01%、24.04% 和 23.69%。后代年度单果质量平均值分别为 1.44、1.51、1.52 g, 均低于亲中值, 呈衰退变异, 倾向于低值亲本 N6。以大果亲本 Berkeley 为亲本的反交

组合中, 年度变异系数稍低于正交组合, 分别为 20.98%、20.15% 和 20.94%, 而平均单果质量高于正交组合, 平均值分别为 1.79、1.81、1.76 g, 但也低于亲中值, 更倾向于低值亲本 N6。这表明越橘单果质量在杂交后代中存在明显的趋小遗传变异, 也反映出大果亲本做母本的反交群体单果质量分布范围及群体中间值高于小果亲本做母本的正交群体(图 3), 说明越



N、B 分别代表亲本 N6 和 Berkeley, 虚线代表群体平均值所在位置。

The parents N6 and Berkeley indicated by N and B, the dotted line represents the mean value of progeny.

图 3 正反交群体后代果实大小频率分布和曲线图

Fig. 3 Histogram of frequency distribution and probability density curve of fruit size in blueberry reciprocal populations

橘果实大小遗传受母本影响,具有母性遗传特点。

由表2可以看出,正、反交组合广义遗传力均大于0.9,表明单果质量性状变异主要受遗传效应影响,受环境影响较小。此外,正、反交组合超高亲遗传率均较低,其中正交组合超高亲率为0.84%,稍低于反交组合的1.78%,正交组合超中亲率和超低亲率分别为7.55%和13.07%,反交组合分别是16.54%和4.76%。这表明小果品种做亲本对杂交后代趋小变异的影响大于大果亲本对果实大小的正向影响。

2.3 自然群体果实大小相关性分析

本试验选取了不同果实大小的品种和品系来构

成自然群体,并进行了果实大小、花冠大小和叶面积的相关性分析(图4)。相关性分析的结果显示,果实大小与花冠大小($R=0.81, P=2 \times 10^{-12}$)、果实大小与叶面积呈极显著正相关($R=0.85, P=2 \times 10^{-14}$)。如供试品种优瑞卡花冠大小(1.29 cm^3)、叶面积(24.75 cm^2)均最大,其果实单果质量达到5.37 g,是最大果实品种。而芬兰品种Jorma和Arto实生株,花冠大小仅0.19~0.27 cm^3 ,叶面积均小于3.00 cm^2 ,单果质量小于0.70 g,是极小果品系。其他品种、品系果实大小与花冠大小、叶面积的相关系数平均值大于0.80,说明在供试自然群体中普遍表现为花冠大、叶面积大

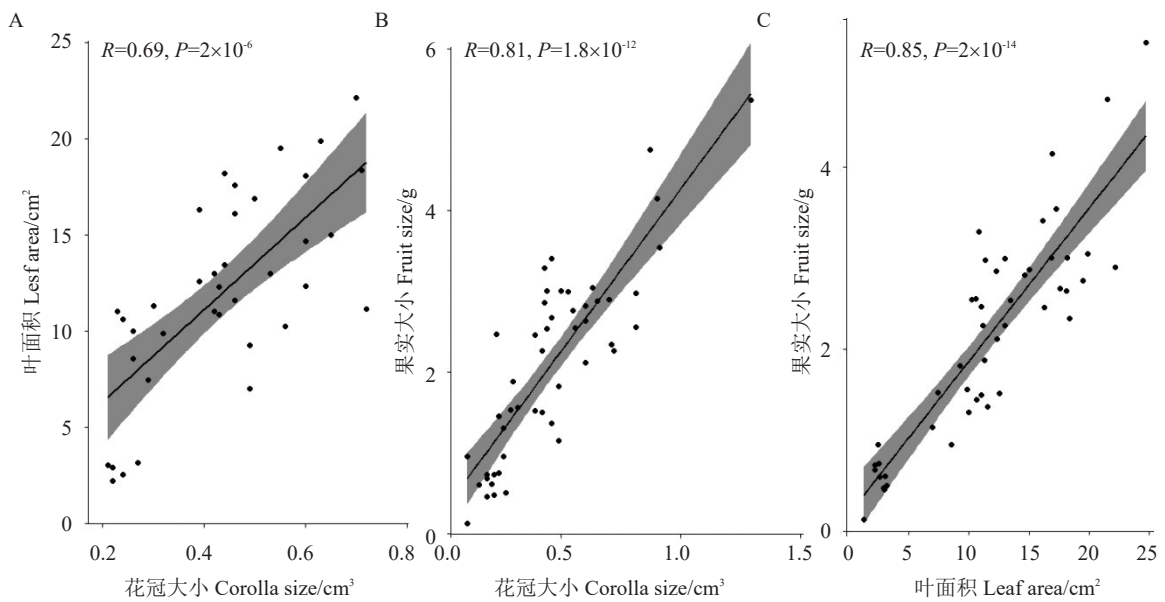


图4 自然群体相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis of natural population

的品种、品系,其果实也大,这种相关性是显著存在的。

2.4 遗传群体果实大小相关性验证

根据2.3结果,在自然群体中果实大小与花冠大小、叶面积存在极显著相关性。本节利用亲本果实大小差异明显的N6与Berkeley组配正反交群体验证上述相关性是否能在遗传群体中稳定遗传。如图5所示,不同年份间果实大小与花冠大小的相关性在正交组合(图5-A~C)和反交组合(图5-D~F)中较一致,即供试杂交后代在回归线周围存在一定程度的正相关,但相关系数仅为0.18~0.32,相关性明显低于自然群体,这表明,在杂交后代中仅有部分杂交后代存在果实大小和花冠大小的正相关性。如图6(正交组合图6-A~C和反交组合图

6-D~F)所示,果实大小与叶面积也未表现出明显的相关性。因此,自然群体中果实大小与花冠大小、果实大小与叶面积的正相关性并未在遗传群体中稳定遗传。

3 讨论

3.1 越橘亲本对杂交后代果实大小的影响

细胞核遗传是杂交育种的主要遗传形式,但一些性状明显受母本影响,或母本性状在遗传过程中占有优势,从而导致杂交后代某性状变异倾向母本,即母性遗传,这种现象在正反交组合中可能表现不同^[23]。目前已报道的玉米种子蛋白质和淀粉及脂肪含量^[24]、甜菜根茎糖含量^[25]、葡萄和梨果实成熟期^[26-27]、杏的果实发育期^[28]以及越橘果实糖含量^[29]等性状存在母性遗传。针对果实大小性状是否受母性遗传影响,在果树

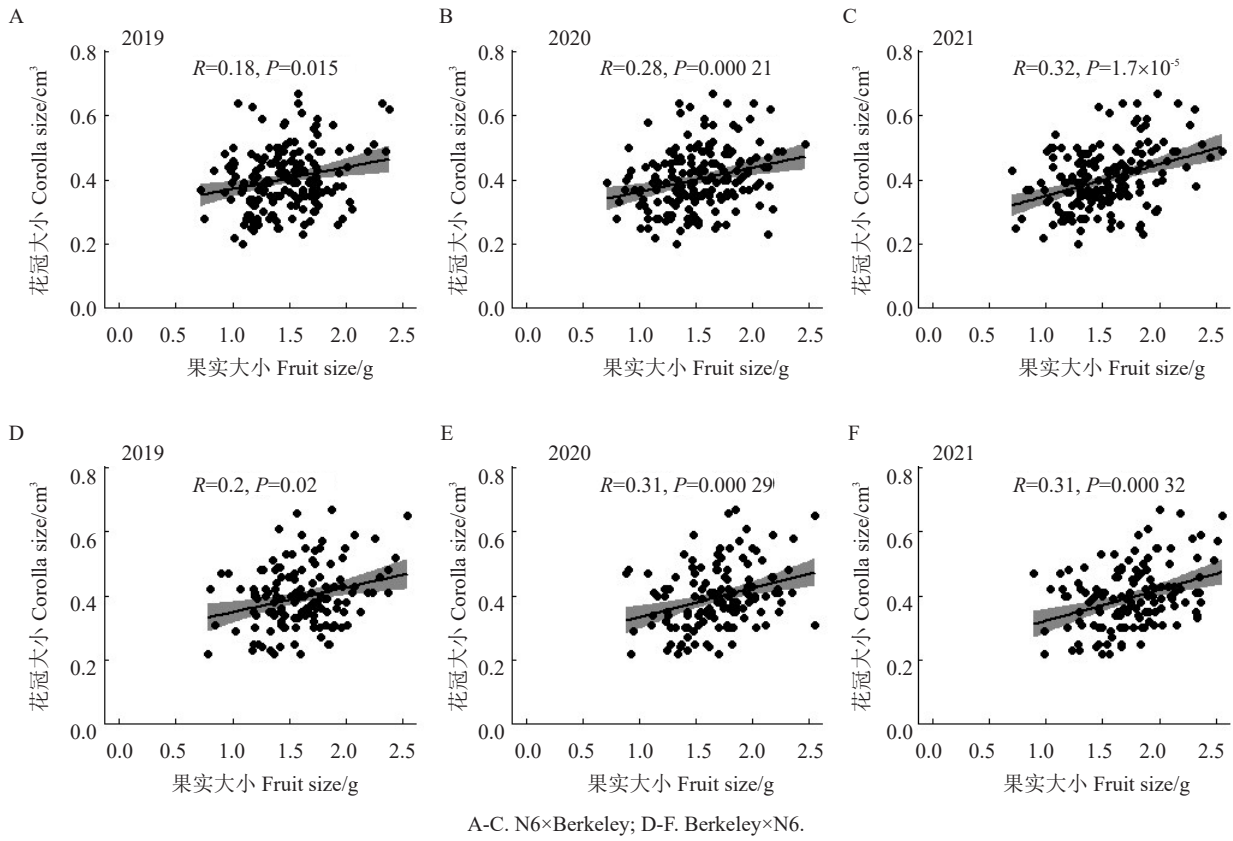


图 5 正反交组合中果实大小与花冠大小相关性

Fig. 5 Correlation of the fruit size and corolla size in blueberry reciprocal crossing progenies

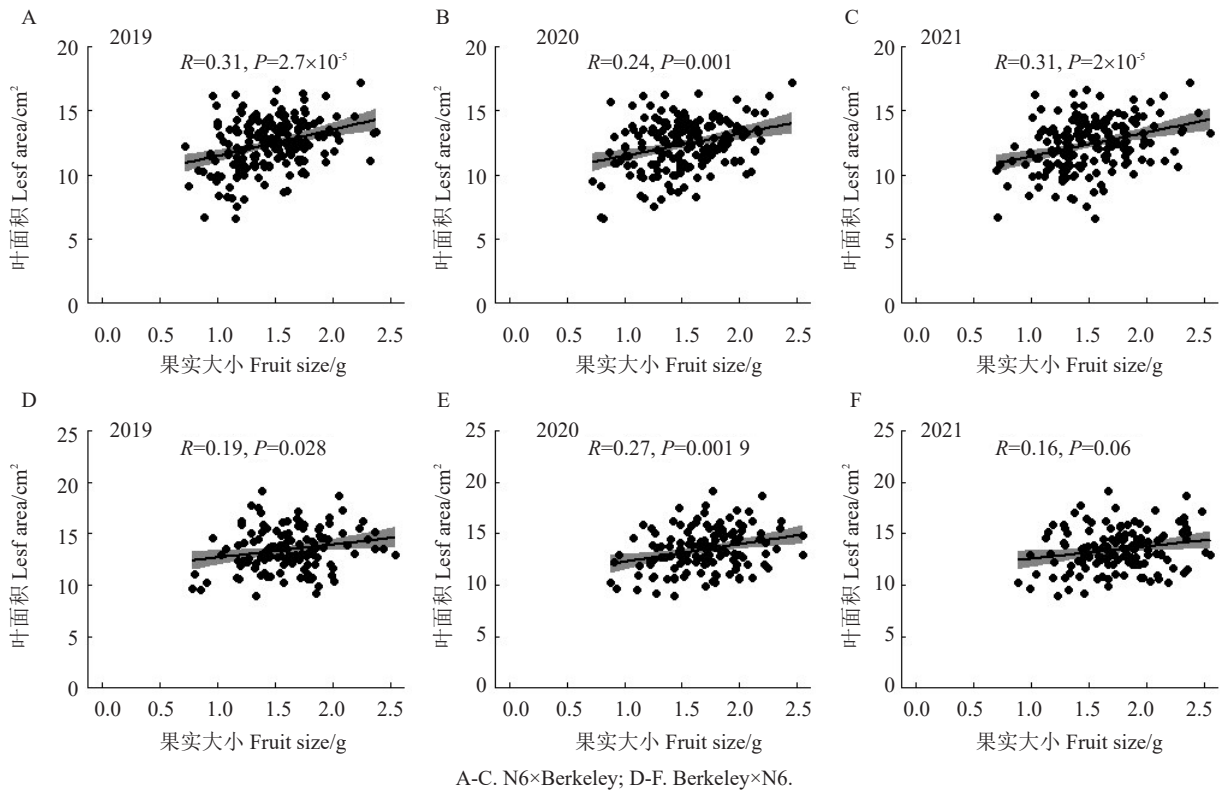


图 6 正反交组合中果实大小与叶面积相关

Fig. 6 Correlation of the fruit size and leaf area in blueberry reciprocal crossing progenies

上也基于正反交组合进行了分析,其中许玲等^[30]以龙眼品种立冬本和苗翘为亲本构建正反交群体开展果实大小遗传研究时,发现大果品种做母本时有利于大果性状在杂交后代中的表现,杂交后代的超高亲比例、极值均高于小果亲本做母本的组合,而在串枝红和赛买提杏的正反交组合中,正反交群体后代果实大小无明显差异,仅表现为大果亲本串枝红为母本时其杂交后代最大单果质量高于小果亲本做母本的组合,正反交组合均未分离出超高亲后代^[12]。本试验结果显示,小果亲本N6做母本的正交群体单果质量集中分布范围、群体中间值和平均值小于大果亲本Berkeley做母本的反交群体,说明越橘果实大小存在一定的母性遗传特性,即母本值大,杂交后代平均单果质量较大,反之则较小,这一结果与刘月等^[31]利用蓝丰和杜克(单果质量分别为2.12 g和2.25 g)的正反交组合研究结果一致,表明无论亲本果实大小是否存在明显差异,母本对越橘杂交后代单果质量均存在影响。

3.2 越橘果实大小遗传趋势与遗传模式

常规杂交育种中,某些性状因亲本非加性效应的解体,杂交后会呈现广泛分离,劣变与超亲遗传同时存在^[32]。刘志等^[33]发现苹果的杂交后代中一半或一半以上的单果质量小于亲本单果质量及亲中值,单果质量大于亲本的后代很少,单果质量遗传力较弱,大果性状传递给子代的能力很低。王宇霖等^[34]对梨的研究表明,在果实大小遗传中,杂交后代的平均值一般小于亲中值,或低于亲本。王勇等^[35]在葡萄火州黑玉杂交后代果粒单果质量的研究中发现,杂交后代中果实单粒质量属于数量性状遗传,表现为连续分布,且后代单粒质量的平均值低于亲本的亲中值,遗传力较低,呈退化趋势。许建兰等^[36]在对银河蟠桃的10个不同杂交组合果实性状遗传的试验中得到结论,除组合喀什李光×银河后代单株的平均单果质量高于母本,其他组合的F₁代单株的单果质量均明显低于亲本的亲中值,后代普遍呈偏小果倾向等。综合现有报道,大多数果树果实大小的遗传都表现为微效多基因控制的数量性状,后代中的平均果实质量低于亲本平均值,普遍表现为退化遗传趋势^[12-16, 21-22, 37-42],也有少数高于亲中值的现象^[43-44]。

笔者在本研究中发现,在越橘正反交群体中单果质量平均值分别为1.46 g和1.79 g,偏向低值亲本

N6(平均值1.11 g)而远低于高值亲本Berkeley(平均值2.90 g),这表明越橘果实大小遗传存在明显的趋小变异,而果实大小的广义遗传力(H^2)在0.90以上,说明变异主要来自遗传效应,遗传潜能大,环境效应影响小。与其他果树一样,这是由于在长期的杂交定向选育过程中,果实大小通常被单向选择偏向大果,淘汰小果型,使得大果品种具有明显的非加性效应,大果性状通过无性繁殖方式(如嫁接、组培)得以保留,但进行有性杂交时则会由于非加性效应解体而引起后代果实单果质量普遍降低,从而出现杂交后代果实大小低于亲中值及趋小遗传现象。本研究结果显示,正反交群体不同年度单果性状均呈明显的单峰正态分布,多数杂交后代集中在双亲之间,表现为多基因控制的数量性状遗传特点,受广义遗传力年际间稳定且大于0.90的影响,越橘果实单果质量在后代变异中遗传效应占绝对优势,受环境影响小。

综上,越橘果实大小存在一定的母性遗传,受小果亲本影响大,存在明显的趋小遗传变异,趋小变异遗传力稳定且强,选育难度较大,所以在选择亲本时,如以大果为目标性状,亲本选择十分重要,要避免选用小果类型做亲本,应选择大果亲本做母本,同时还要考虑其他性状的遗传特点,综合考虑、科学选配,以提高优选率。

3.3 果实大小与花冠大小、叶面积的相关性

果实大小作为重要的农艺性状,它对产量、商品性和外观品质都具有重要的影响。此外,果实大小也是许多鲜食水果分级的重要指标之一,对消费者的选择也有很大影响^[2],苹果、柑橘等果实过大,消费者难一次性食用完,影响购买欲望,而越橘和草莓等大果型则更能吸引消费者。果实大小是由多基因控制的数量性状,受多种因素影响,其生长发育与其他器官存在着相关性。虽然已有许多研究表明果实大小与种子数量有着密切的关系^[3-4, 6, 9-11],普遍认为果实大小随着果实中种子数量的增加而增多。然而关于花、叶面积是否与果实大小存在相关性的报道甚少,Jin等^[5]研究显示,猕猴桃果实单果质量与叶面积呈正相关,可以通过调查叶片大小预测果实单果质量。笔者在本研究中利用自然群体和遗传群体为试材,分析花、叶与果之间的相关性。

笔者的研究结果表明,在自然群体中,果实大小与花冠大小、叶面积均呈极显著正相关;而在遗传群体中,这种相关性仅在部分杂交后代中呈现,在多数

杂交后代中相关性不显著。因此,不能仅仅利用花冠大小和叶面积来预测越橘果实大小,这一关键性状在遗传群体中并不稳定遗传,这种现象推测与杂交群体自身狭窄的遗传背景有关。

杂交群体和自然群体之间的遗传差异是指在不同繁殖方式和环境条件下群体遗传结构的差异,杂交群体是通过人工杂交而形成的,由于双亲材料的限制,基因组组合、遗传变异、遗传多样性很难全面地代表该物种,其遗传结构可能因为杂交、选择和基因漂变等因素而与自然群体有所不同,相比之下,自然群体具有明显的遗传多样性优势,包括遗传漂变、选择压力、迁移和交配等多种自然因素,这些因素可以维持和丰富其遗传多样性,使得个体之间在基因水平上存在差异,增强了种群的适应性和生存能力^[45]。因此,本研究中的越橘自然群体的果实大小与花冠大小、叶面积均呈极显著正相关的结论更符合一般性情况,具有客观的科学意义。

4 结 论

越橘果实大小是一个受到母性遗传特性控制的重要性状,同时也受小果亲本的影响,存在着显著的趋小遗传变异,并且具有强大的遗传力。在以大果为目标的育种中,应避免选用小果类型作为亲本,尤其是做母本。在自然群体中,越橘花冠大小和叶面积与果实大小呈极显著正相关,可以作为广泛性结论,但是这种相关性并不能确定在限定的遗传群体中稳定遗传,因此不宜在杂交群体选优中作为衡量果实大小的直接参考依据。

参考文献 References:

- [1] 宋志海,高飞飞,陈大成.果实大小相关性及其影响因素研究进展[J].福建果树,2002(3):9-12.
SONG Zhihai, GAO Feifei, CHEN Dacheng. Research progress in correlation and influencing factors of fruit size[J]. Fujian Fruits, 2002(3):9-12.
- [2] 罗艾,龚桂芝,彭祝春,杨程,常珍珍,洪棋斌.柑橘果实大小与质量的遗传分析和数量性状位点定位[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2021,47(6):719-728.
LUO Ai, GONG Guizhi, PENG Zhuchun, YANG Cheng, CHANG Zhenzhen, HONG Qibin. Genetic analysis and quantitative trait locus mapping of citrus fruit size and mass[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2021, 47(6):719-728.
- [3] 杨槐俊.红星苹果种子大小多少与果实大小及品质的相关分析[J].山西果树,1993(1):4-7.
YANG Huaijun. Analysis of correlation between seed size and fruit size and quality of Starkrimson Delicious apple[J]. Shanxi Fruits, 1993(1):4-7.
- [4] 王荣敏.梨果实内种子数量对果实大小及可溶性固形物的影响[J].河北果树,2017(2):13.
WANG Rongmin. Effect of seed quantity in pear fruit on fruit size and soluble solids[J]. Hebei Fruits, 2017(2):13.
- [5] JIN F L, ZHANG F W, YUE X, LI M, AO X X. Correlation between leaf size and fruit quality of kiwi[J]. Agricultural Science & Technology, 2016, 17(11):2469-2472.
- [6] 郑国琦,苏雪玲,马玉,齐国亮,杨涓.宁夏枸杞种子性状对果实大小的影响[J].北方园艺,2015(7):134-137.
ZHENG Guoqi, SU Xueling, MA Yu, QI Guoliang, YANG Juan. Influence of seed traits on fruit size of *Lycium barbarum* L.[J]. Northern Horticulture, 2015(7):134-137.
- [7] 鲍荆凯.‘JMS2’×‘交城5号’枣杂交后代高密度遗传图谱构建及果实大小、糖酸性状的QTL定位[D].阿拉尔:塔里木大学,2022.
BAO Jingkai. Construction of high-density genetic map and QTL mapping of fruit size and sugar-acid traits on ‘JMS2’×‘Jiaocheng 5’ jujuba hybrid progeny[D]. Alar: Tarim University, 2022.
- [8] 仇倩倩.‘JMS2’×‘邢16’杂交后代高密度遗传图谱构建及果实大小相关性状的QTL定位[D].阿拉尔:塔里木大学,2021.
QIU Qianqian. High-density genetic map construction and QTL mapping of fruit size-related traits of ‘JMS2’×‘Xing16’ population[D]. Alar: Tarim University, 2021.
- [9] 耿玉韬.种子与果实发育的关系[J].生物学通报,1988,23(12):4-5.
GENG Yutao. Relationship between seed and fruit development[J]. Bulletin of Biology, 1988, 23(12):4-5.
- [10] 叶春海,吕庆芳.柑桔果实性状与种子数的相关分析[J].中国南方果树,1997,26(3):6-8.
YE Chunhai, LÜ Qingfang. The correlation of seed numbers and analysis fruit characters in *Citrus*[J]. South China Fruits, 1997, 26(3):6-8.
- [11] 张猛,王丹,范理璋,任少雄,刘仁道.费约果种子数与果实性状的相关性分析[J].种子,2010,29(11):66-67.
ZHANG Meng, WANG Dan, FAN Lizhang, REN Shaoxiong, LIU Rendao. Analysis on the correlation between seed number and fruit characteristics of *Feijoa*[J]. Seed, 2010, 29(11):66-67.
- [12] 刘家成,章秋平,牛铁泉,刘宁,张玉萍,徐铭,马小雪,张玉君,刘硕,刘威生.‘串枝红’与‘赛买提’杏正、反交后代果实性状遗传倾向分析[J].果树学报,2020,37(5):625-634.
LIU Jiacheng, ZHANG Qiuping, NIU Tiequan, LIU Ning, ZHANG Yuping, XU Ming, MA Xiaoxue, ZHANG Yujun, LIU Shuo, LIU Weisheng. Analysis of inherited tendency of fruit characteristics in F1 group of reciprocal crossing between ‘Chuanzhihong’ and ‘Saimaiti’ in apricots[J]. Journal of Fruit Science, 2020, 37(5):625-634.

- [13] 王燕,刘针杉,张静,杨鹏飞,马蓝,王旨意,涂红霞,杨绍凤,王浩,陈涛,王小蓉. 中国樱桃杂交 F₁ 代花和果实若干性状遗传倾向分析[J]. 园艺学报, 2022, 49(9): 1853-1865.
WANG Yan, LIU Zhenshan, ZHANG Jing, YANG Pengfei, MA Lan, WANG Zhiyi, TU Hongxia, YANG Shaofeng, WANG Hao, CHEN Tao, WANG Xiaorong. Inheritance trend of flower and fruit traits in F₁ progenies of Chinese cherry[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2022, 49(9): 1853-1865.
- [14] 刘伦. 梨杂交后代果实性状遗传特性及野生与栽培种果实性状的比较[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
LIU Lun. The inheritance of fruits trait in pear crossing progenies and the fruit traits' difference between wilds and cultivars[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016.
- [15] 马之胜,贾云云,王越辉,赵清涛. 桃果实大小遗传规律研究进展[J]. 江西农业学报, 2013, 25(11): 22-24.
MA Zhisheng, JIA Yunyun, WANG Yuehui, ZHAO Qingtao. Review on inheritance regularity of size of peach fruits in China[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2013, 25(11): 22-24.
- [16] 孙伟,高庆玉. 中国李自然杂交后代抗寒力、果实大小的遗传与变异[J]. 东北农业大学学报, 2003, 34(3): 250-253.
SUN Wei, GAO Qingyu. Inheritance of cold hardiness and fruit size in Chinese plum (*Prunus salicina* Lindl.) [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2003, 34(3): 250-253.
- [17] 李亚东,盖禹含,王芳,刘成,刘有春,陈丽. 2021 年全球蓝莓产业数据报告[J]. 吉林农业大学学报, 2022, 44(1): 1-12.
LI Yadong, GAI Yuhan, WANG Fang, LIU Cheng, LIU Youchun, CHEN Li. Global blueberry industry report 2021[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2022, 44(1): 1-12.
- [18] 刘有春,刘威生,王兴东,孙斌,刘修丽,杨艳敏,魏鑫,杨玉春,张舵,刘成,李天忠. 基于简化基因组测序的越橘杂交后代鉴定[J]. 中国农业科学, 2021, 54(2): 370-378.
LIU Youchun, LIU Weisheng, WANG Xingdong, SUN Bin, LIU Xiuli, YANG Yanmin, WEI Xin, YANG Yuchun, ZHANG Duo, LIU Cheng, LI Tianzhong. Identification of F₁ hybrids in blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) based on specific-locus amplified fragment sequencing (SLAF-seq) [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(2): 370-378.
- [19] 高建昌,郭广君,国艳梅,王孝宣,杜永臣. 平台扫描仪结合 ImageJ 软件测定番茄叶面积[J]. 中国蔬菜, 2011(2): 73-77.
GAO Jianchang, GUO Guangjun, GUO Yanmei, WANG Xiaoxuan, DU Yongchen. Measuring plant leaf area by scanner and ImageJ software[J]. China Vegetables, 2011(2): 73-77.
- [20] CHEN X S, WU Y, CHEN M X, HE T M, FENG J R, LIANG Q, LIU W, YANG H H, ZHANG L J. Inheritance and correlation of self-compatibility and other yield components in the apricot hybrid F₁ populations[J]. Euphytica, 2006, 150(1): 69-74.
- [21] 崔艳波,陈慧,乐文全,张树军,伍涛,陶书田,张绍铃. '京白梨'与'鸭梨'正反交后代果实性状遗传倾向研究[J]. 园艺学报, 2011, 38(2): 215-224.
CUI Yanbo, CHEN Hui, LE Wenquan, ZHANG Shujun, WU Tao, TAO Shutian, ZHANG Shaoling. Studies on genetic tendency of fruit characters in reciprocal crosses generation between 'Jingbaili' and 'Yali' pear cultivars[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2011, 38(2): 215-224.
- [22] 刘有春,鄂辉邦,刘成,王兴东,杨艳敏,孙斌,张舵,袁兴福,魏永祥. 越橘半同胞系杂交后代果实糖酸性状的变异和遗传倾向[J]. 果树学报, 2016, 33(6): 664-675.
LIU Youchun, E Huibang, LIU Cheng, WANG Xingdong, YANG Yanmin, SUN Bin, ZHANG Duo, YUAN Xingfu, WEI Yongxiang. Variability and inheritance of sugar and acid content in blueberry (*Vaccinium*) fruit of half-sib crosses[J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(6): 664-675.
- [23] 朱军. 运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法[J]. 浙江大学学报(自然科学版), 1999, 33(3): 327-335.
ZHU Jun. Mixed model approaches of mapping genes for complex quantitative traits[J]. Journal of Zhejiang University (Natural Science), 1999, 33(3): 327-335.
- [24] LETCHWORTH M B, LAMBERT R J. Pollen parent effects on oil, protein, and starch concentration in maize kernels[J]. Crop Science, 1998, 38(2): 363-367.
- [25] JASSEM M, SLIWINSKA E, PILARCZYK W. Maternal inheritance of sugar concentration[J]. Journal of Sugarbeet Research, 2000, 37(2): 41-54.
- [26] 郭印山,郭修武,李轶晖,李成祥,李坤. 葡萄杂交后代果实成熟期的遗传倾向[J]. 果树学报, 2003, 20(2): 152-154.
GUO Yinshan, GUO Xiuwu, LI Yihui, LI Chengxiang, LI Kun. Inheritance trend in maturity season of grape crossed progenies[J]. Journal of Fruit Science, 2003, 20(2): 152-154.
- [27] 李晓刚,杨青松,蔺经,盛宝龙. 梨花期与成熟期遗传规律研究[J]. 江西农业学报, 2010, 22(12): 50-52.
LI Xiaogang, YANG Qingsong, LIN Jing, SHENG Baolong. Study on the genetic law of flowering and ripening stages of pear[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2010, 22(12): 50-52.
- [28] 武晓红,景晨娟,陈雪峰,赵习平,袁立勇,梁爽,张完成,唐焕英,李立颖. '金太阳'与'串枝红'杏正反交后代果实性状的遗传倾向研究[J]. 江西农业学报, 2018, 30(10): 13-18.
WU Xiaohong, JING Chenjuan, CHEN Xuefeng, ZHAO Xiping, YUAN Liyong, LIANG Shuang, ZHANG Xiancheng, TANG Huanying, LI Liying. Studies on genetic tendency of fruit characters in F₁ generation of reciprocal crosses between apricot cultivars 'Jintaiyang' and 'Chuanzhong' [J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2018, 30(10): 13-18.
- [29] 刘有春,魏永祥,王兴东,刘成,蒋明三,张舵,袁兴福,陶承光. 南丛越橘品种'Sapphire'和北丛品种'Berkeley'正反交后代果实糖酸组分含量的遗传倾向[J]. 中国农业科学, 2014, 47(24): 4878-4885.
LIU Youchun, WEI Yongxiang, WANG Xingdong, LIU Cheng, JIANG Mingsan, ZHANG Duo, YUAN Xingfu, TAO Chengguang. Inheritance tendency of sugar and acid contents in the reciprocal cross progenies' fruits of southern × northern high bush blueberry (*Vaccinium*) [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(24): 4878-4885.

- [30] 许玲,魏秀清,章希娟,余东,陈志峰,黄金松,许家辉. 龙眼正反交杂种后代果实经济性状遗传倾向研究[J]. 热带作物学报, 2015,36(2):224-228.
XU Ling, WEI Xiuqing, ZHANG Xijuan, YU Dong, CHEN Zhifeng, HUANG Jinsong, XU Jiahui. Genetic tendency of fruit electric characters in reciprocal crosses hybrid progeny of longan[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2015, 36(2): 224-228.
- [31] 刘月,刘海楠,邓宇,刘禹姗,殷秀岩,孙海悦,李亚东. 越橘正反交后代部分性状的遗传倾向[J]. 吉林农业大学学报, 2019, 41(1):35-41.
LIU Yue, LIU Hainan, DENG Yu, LIU Yushan, YIN Xiuyan, SUN Haiyue, LI Yadong. Genetic predisposition of some traits of blueberry in hybrid progenies[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2019, 41(1):35-41.
- [32] 沈德绪. 果树育种学[M]. 北京:农业出版社, 1992:99-135.
SHEN Dexu. Fruit breeding[M]. Beijing: Agriculture Press, 1992:99-135.
- [33] 刘志,伊凯,王冬梅,杨巍,杨锋,张景娥. 富士苹果果实外观品质性状的遗传[J]. 果树学报, 2004, 21(6):505-511.
LIU Zhi, YI Kai, WANG Dongmei, YANG Wei, YANG Feng, ZHANG Jing'e. Study on the inheritance of external characteristics of fuji apple fruit[J]. Journal of Fruit Science, 2004, 21(6): 505-511.
- [34] 王宇霖,魏闻东,李秀根. 梨杂种后代亲本性状遗传倾向的研究[J]. 果树科学, 1991, 8(2):75-82.
WANG Yulin, WEI Wendong, LI Xiugen. Studies on the trends of inheritance of commercial characteristics of crossed Chinese pear parents in their progenies[J]. Journal of Fruit Science, 1991, 8(2):75-82.
- [35] 王勇,苏来曼·艾则孜,李玉玲,孙锋,伍国红,骆强伟,肯吉古丽·苏力旦. ‘火州黑玉’葡萄杂种后代果实性状遗传倾向分析[J]. 西北植物学报, 2015, 35(2):275-281.
WANG Yong, Sulaiman·Aizezi, LI Yuling, SUN Feng, WU Guohong, LUO Qiangwei, Kenjiguli·Sulidan. Inheritance trend of the fruit traits of ‘Huozhouheiyu’ grape[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(2):275-281.
- [36] 许建兰,马瑞娟,俞明亮,沈志军,张斌斌,周懋. ‘银河’蟠桃果实性状遗传评价及育种利用探讨[J]. 果树学报, 2014, 31(5):769-775.
XU Jianlan, MA Ruijuan, YU Mingliang, SHEN Zhijun, ZHANG Binbin, ZHOU Mao. Genetic evaluation of fruit characteristics of flat peach variety ‘Galaxy’ and its breeding value[J]. Journal of Fruit Science, 2014, 31(5):769-775.
- [37] 刘针杉,涂红霞,周荆婷,马艳,柴久凤,王旨意,杨鹏飞,杨小芹,ABBAS K,王浩,王燕,王小蓉. 中国樱桃正反交 F₁ 代果实主要性状的遗传分析[J]. 中国农业科学, 2023, 56(2):345-356.
LIU Zhenshan, TU Hongxia, ZHOU Jingting, MA Yan, CHAI Jiufeng, WANG Zhiyi, YANG Pengfei, YANG Xiaoqin, ABBAS K, WANG Hao, WANG Yan, WANG Xiaorong. Genetic analysis of fruits characters in reciprocal cross progenies of Chinese cherry[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2023, 56(2):345-356.
- [38] 李明章,邱利娜,王丽华,郑晓琴,廖明安. 红阳猕猴桃杂交 F₁ 代果实主要经济性状遗传倾向分析[J]. 果树学报, 2011, 28(1):51-54.
LI Mingzhang, QIU Lina, WANG Lihua, ZHENG Xiaoqin, LIAO Ming'an. Inheritance trend of main characters in F₁ progenies of Hongyang kiwifruit variety[J]. Journal of Fruit Science, 2011, 28(1):51-54.
- [39] 魏闻东,李秀根. 早酥梨正反交后代亲本性状的遗传倾向分析[J]. 果树科学, 1993, 10(4):218-220.
WEI Wendong, LI Xiugen. Genetic tendency analysis of parent traits in the positive and negative cross progeny of Zaosu pear[J]. Journal of Fruit Science, 1993, 10(4):218-220.
- [40] 林兴桂,尹立荣,沈育杰,孙克娟,宋润刚. 山葡萄种内杂交代后的性状遗传[J]. 园艺学报, 1993, 20(3):231-236.
LIN Xinggui, YIN Lirong, SHEN Yujie, SUN Kejuan, SONG Rungang. Character inheritance of offsprings in the intraspecific hybridization of *Vitis amurensis* Rupr.[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1993, 20(3):231-236.
- [41] 李鹏丽. 枣实生后代主要性状遗传变异规律的研究[D]. 保定:河北农业大学, 2003.
LI Pengli. Study on trait separation of Chinese jujube seedlings[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2003.
- [42] 郭修武,郭印山,李轶晖,李成祥,李坤. 葡萄杂交后代主要经济性状的遗传倾向[J]. 果树学报, 2004, 21(4):319-323.
GUO Xiuwu, GUO Yinshan, LI Yihui, LI Chengxiang, LI Kun. Studies on the inheritance trend of the main economic characteristics of crossed grape progeny[J]. Journal of Fruit Science, 2004, 21(4):319-323.
- [43] 邓子牛,陈蔓芬,向德明,曾秋涛. 甜橙实生后代果实主要性状的变异分析[J]. 中国柑桔, 1990, 19(2):3-6.
DENG Ziniu, CHEN Manfen, XIANG Deming, ZENG Qiutao. Analysis of variation in main fruit traits of sweet orange offspring[J]. South China Fruits, 1990, 19(2):3-6.
- [44] 陈克玲,陈力耕,钟广炎,洪奇斌. 柑桔果形遗传的研究[J]. 西南农业大学学报, 1994, 16(2):120-123.
CHEN Keling, CHEN Ligeng, ZHONG Guangyan, HONG Qibin. The heredity of fruit shape in citrus[J]. Journal of Southwest Agricultural University, 1994, 16(2):120-123.
- [45] GROPPI A, LIU S, CORNILLE A, DECROOCQ S, BUI Q T, TRICON D, CRUAUD C, ARRIBAT S, BELSER C, MARRANDE W, SALSE J, HUNEAU C, RODDE N, RHALLOUSI W, CAUET S, ISTACE B, DENIS E, CARRÈRE S, AUDERGON J M, ROCH G, LAMBERT P, ZHEBENTYAYEVA T, LIU W S, BOUCHEZ O, LOPEZ-ROQUES C, SERRE R F, DEBUCHY R, TRAN J, WINCKER P, CHEN X L, PÉTRIACQ P, BARRE A, NIKOLSKI M, AURY J M, ABBOTT A G, GI-RAUD T, DECROOCQ V. Population genomics of apricots unravels domestication history and adaptive events[J]. Nature Communications, 2021, 12:3956.