苦瓜强雌性状的遗传分析

赵志伟[1,2] 刘 军[3] 刘文波[1,2] 沈火林[1*]

（[1]中国农业大学寿光蔬菜研究院，山东寿光 262705；[2]山东省蔬菜工程技术研究中心，山东寿光 262705；[3]江苏省农业科学院蔬菜作物研究所，江苏南京 210014）

摘 要：以强雌性苦瓜品系 09C-51、09C-54 和普通性型品系 09C-57 为亲本配制杂交组合，调查单株主茎 50 节位内的雌花节率。通过对两个组合的 P_1、P_2、F_1、F_2、BC_1P_1 各世代植株的性型观察，并经 χ^2 测验，表明苦瓜强雌性性状由 1 对不完全显性基因控制。利用组合 09C-51 × 09C-57 的 P_1、P_2、F_1、F_2 群体的性型分离数据，进一步对性型进行数量遗传学分析，表明强雌性性状符合 1 对显性主基因+加性-显性多基因模型，说明苦瓜强雌性性状由 1 对主基因控制，且存在微效多基因的影响，其主基因遗传率为 63.06%，多基因遗传率为 26.96%。

关键词：苦瓜；强雌性状；遗传分析；主基因+多基因

中图分类号：S642.5 **文献标识码**：A **文章编号**：1000-6346（2012）16-0022-05

Genetic Analysis of Subgynoecious in Bitter Melon

ZHAO Zhi-wei[1,2], LIU Jun[3], LIU Wen-bo[1,2], SHEN Huo-lin[1*]

(*[1]Shouguang Vegetables Institute of China Agricultural University, Shouguang 262705, Shandong, China; [2]Shandong Vegetables Engineering Technology Research Center, Shouguang 262705, Shandong, China; [3]Institute of Vegetables and Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, Jiangsu, China*)

Abstract: Subgynoecious bitter melon (*Momoridca charantia* L.) line 09C-51, 09C-54 and normal sexual line 09C-57 were crossed in this study. Female flower proportion within 50 nodes for each plant was counted. Through investigation and χ^2 test of P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1P_1 types in segregating population, found that the subgynoecious trait was controlled by one pair of incomplete dominant gene. Further more, by quantitative genetics analysis of the 09C-51, 09C-57 and their P_1, P_2, F_1, F_2 population, the subgynoecious inheritance was proved to correspond with major gene and polygene mixed inheritance model. The heritability of the major gene was 63.06% and that of polygenes was 26.96%.

Key words: Bitter melon; Subgynoecious; Genetic analysis; Major gene and polygene

苦瓜（*Momoridca charantia* L.）是异花授粉作物，以膨大的子房为食用器官。因此，苦瓜的性别表现直接与产量和杂交种子生产相关。苦瓜性型分化相对比较复杂，包括纯雌株、强雌株、纯雄株、雌雄同株、纯全株、雌全同株、雄全同株、雌雄全同株等不同的性型（沈镝和李锡香，2008）。国内外对葫芦科作物花性型的研究主要集中在黄瓜和甜瓜上（Kubicki，1974；Peterson

收稿日期：2011-11-02；**接受日期**：2012-04-05

基金项目：山东省潍坊市高层次人才引进项目

作者简介：赵志伟，男，硕士研究生，专业方向：蔬菜遗传育种与生物技术，E-mail：Zgys9814@126.com

* 通讯作者（Corresponding author）：沈火林，男，教授，博士生导师，专业方向：蔬菜遗传育种与生物技术，E-mail：SHL1606@cau.edu.cn

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

et al.，1983；Malepszy & Niemirowicz-Szczytt，1991；陈惠明和刘晓虹，1999），关于苦瓜（强）雌性系的研究相对较少。Ram 等（2006）通过对全雌株 GY263B 和普通雌雄株苦瓜 Pusa Do Mosami 及其 F_1、F_2和测交后代的开花习性的研究，发现苦瓜全雌性由 1 个隐性单基因控制，并根据葫芦科育性基因传统命名法，将该基因命名为 *gy1*。Behera 等（2009）再次证明了苦瓜的全雌性状是由 1 个隐性基因控制。20 世纪 80 年代初，广东省农业科学院蔬菜研究所选育出国内首个苦瓜强雌系 5 号（周微波 等，1989），开创了国内对苦瓜强雌系的选育和利用工作。目前已选育出 90-01A（叶君营 等，1996）、Q11-2（万新建 等，2004）、屿强-2（李大忠，2009）等苦瓜强雌系，并以其为母本配制了一系列杂交组合（孔亮亮 等，2010）。本试验利用已选育出的 2 份苦瓜强雌系，采用质量性状和数量性状分析方法对苦瓜的强雌性型遗传规律进行初步探索，希望能够掌握苦瓜强雌性的遗传规律，为苦瓜强雌系的选育和杂种优势的利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试苦瓜自交系 09C-51、09C-54、09C-57 均由中国农业大学蔬菜系提供，各材料的性型表现及品种特征见表 1。分别以强雌性系 09C-51、09C-54 为母本，以普通性型 09C-57 为父本进行杂交，获得的 F_1 自交并与 09C-57 回交，得到 F_2、BC_1P_1 群体。于 2009 年春夏将亲本和杂交组合采用穴盘育苗，定植于中国农业大学上庄实验站防虫纱棚中。亲本 09C-51、09C-54、09C57 和 F_1 分别种植 10 株；09C-51 × 09C-57 的 F_2 种植 115 株，BC_1P_1 种植 52 株；09C-54 × 09C-57 的 F_2 种植 113 株，BC_1P_1 种植 48 株。定植 30 d 后陆续观察亲本及 3 个杂交组合各单株主茎上第 1 ~ 50 节位之间发生的雌花数、雄花数。

表 1 供试材料性型表现及品种特征

自交系	性型表现	特征特性
09C-51	强雌系	瓜皮绿色，纺锤形，高代自交系，强雌品种，雌花率 87.8%
09C-54	强雌系	瓜皮绿色，纺锤形，高代自交系，强雌品种，雌花率 78.2%
09C-57	雌雄异花同株系（普通性型株系）	瓜皮白色，长棒状，雌花率 14.3%

1.2 试验方法

用质量性状方法进行分析：各代的性型记录以主茎雌花节位率大于或等于 70%为强雌系，30% ~ 70%之间的为强雌系和普通性型的中间型，小于 30%的为普通性型株系。对各个世代群体性型分离数据进行显著性检测，根据孟德尔的遗传规律进行苦瓜强雌性型遗传规律的研究。

用数量性状方法进行分析：采用盖钧镒等（2003）提出的植物数量性状混合遗传模型对 F_2 群体的强雌性状进行分析。通过极大似然法和 IECM 算法对混合分布中的有关成分分布参数进行估计，然后通过 AIC 值的选择判别有可能的最佳模型，同时进行模型适合性测验，包括均匀性 U_1^2、U_2^2 和 U_3^2 检验，Smirnov 检验（${}_nW^2$）和 Kol-mogorov 检验（D_n），选择最优遗传模型，估计基因效应值、方差等遗传参数。

2 结果与分析

2.1 用质量性状方法分析强雌性状的遗传

通过对雌花节率的调查，发现 09C-51 × 09C-57 和 09C-54 × 09C-57 的 F_1 植株的雌花节率相比父本 09C-57 明显提高。09C-51 × 09C-57 的 F_2 共 115 株单株，其中 26 株为强雌性植株，65 株雌花率提高的普通雌雄同株植株，24 株普通性型植株。由于中间类型植株的雌花节率明显

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

高

于普通性型株系，在进行统计分析时将中间类型也归为强雌株计算。经 χ^2 测验，F_2 强雌株与普通性型株系比例符合 3∶1 的分离比率〔$\chi^2=0.66<\chi^2_{(0.05,1)}=3.84$〕。$BC_1P_1$ 群体共 52 株，其中强雌株为 32 株，普通性型植株为 20 株，分离比例符合 1∶1 的分离比率〔$\chi^2=2.33<\chi^2_{(0.05,1)}=3.84$〕。可见强雌性是由 1 对不完全显性基因控制。09C-54 × 09C-57 的 F_2 与 BC_1P_1 群体的性型分离比进一步验证了强雌性是由 1 对不完全显性基因控制的（表 2）。

表 2 强雌性系与普通性型株系杂交组合性型表现

组合	世代	强雌株/株	普通性型植株/株	总株数/株	实际比	期望比	χ^2
09C-51 × 09C-57	P_1	10		10			
	P_2		10	10			
	F_1	10		10			
	F_2	91	24	115	3.79∶1	3∶1	0.66
	BC_1P_1	20	32	52	0.63∶1	1∶1	2.33
09C-54 × 09C-57	P_1	10		10			
	P_2		10	10			
	F_1	10		10			
	F_2	86	27	113	3.18∶1	3∶1	0.26
	BC_1P_1	19	29	48	0.66∶1	1∶1	1.69

2.2 用数量性状方法分析强雌性状的遗传

2.2.1 *组合 09C-51 × 09C-57 各世代雌花节率的次数分布* 从表 3 可以看出，P_1、P_2 雌花节率的次数分布具有明显差异，F_1 平均值为 56.8%，趋向于强雌性型的亲本 P_1。F_2 和 BC_1P_1 世代都呈现双峰分布，且 BC_1P_1、F_2 世代变异范围较亲本大，表明有控制该性状的主效基因存在，同时可能存在微效基因的影响，需做进一步的遗传分析。

表 3 组合 09C-51 × 09C-57 各个世代雌花节率次数分布

世代	雌花节率次数分布/株										合计株	平均雌花节率/%
	0 ~ 9%	10% ~ 19%	20% ~ 29%	30% ~ 39%	40% ~ 49%	50% ~ 59%	60% ~ 69%	70% ~ 79%	80% ~ 89%	90% ~ 100%		
P_1								3	7		10	87.7
P_2	4	6									10	13.3
F_1				1	4	5					10	56.8
F_2	4	8	12	9	15	18	23	16	8	2	115	53.7
BC_1P_1	5	12	15	6	4	8	1	1			52	33.5

2.2.2 *F_2 群体遗传模型的选择与检验* 上述结果表明，强雌性状受主基因的控制，可能有微效多基因的存在。利用盖钧镒等（2003）构建的 F_2 世代遗传模型分析方法，分析强雌性状的遗传规律。09C-51 × 09C-57 的 F_2 分离世代分析结果表明（表 4）：A-1、D-3、E-0 模型的 AIC 值均相对较小，初步选取这 3 个模型为苦瓜强雌性状的适合模型。用 5 个统计量（U_1^2、U_2^2、U_3^2、$_nW^2$ 和 D_n）进行适合性检验，结合 AIC 值和适合性检验结果选择最优模型。从表 5 可知，A-1 有 3 个统计量达到显著差异，D-3 有 1 个统计量达到显著差异，E-0 有 1 个统计量达到显著差异，从而淘汰 A-1 模型。但 E-0 模型由 4 个正态分布混合而成，与 F_2 分离群体的分布不一致；D-3 模型的 F_2 群体是由 2 个正态分布混合而成，这与苦瓜强雌性 F_2 分离群体的分布较为一致，且 D-3 模型中只有 1 个统计量达到显著差异，因此认为 1 对显性主基因+加性-显性多基因模型（即 D-3 模型）是苦瓜强雌性状的最优模型。

表 4 用 IECM 算法估计组合 09C-51 × 09C-57 的 F_2 各种遗传模型的 AIC 值

模型	AIC 值	模型	AIC 值	模型	AIC 值	模型	AIC 值
A-0	1 241.36	B-2	1 186.32	D-1	1 187.32	E-2	1 230.45
A-1	1 161.98	B-3	1 176.21	D-2	1 178.09	E-3	1 186.46
A-2	1 173.87	B-4	1 274.21	D-3	1 158.98	E-4	1 189.46
A-3	1 176.52	B-5	1 189.52	D-4	1 189.11	E-5	1 225.06
A-4	1 186.22	B-6	1 187.52	E-0	1 172.69	E-6	1 195.04
B-1	1 359.19	D-0	1 173.22	E-1	1 232.40		

2.2.3 *苦瓜强雌性状的遗传参数分析* 通过遗传模型分析显示，苦瓜强雌性状不仅受到 1 对完全显性主基因控制，还受到一些微效多基因的控制。并通过苦瓜强雌性状遗传分布分别由 P_1、P_2、F_1 和 2 个 F_2 共 5 个各不相同的成分分布组成，根据成分分布计算出 D-3 模型下参数的极大似然

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

估计值，计算主基因遗传率与多基因遗传率。

表 5 苦瓜强雌性状备选模型适合性检验

模型	世代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
A-1	P_1	2.182（0.139 6）	2.078（0.149 4）	0.002（0.964 5）	0.257 6（>0.05）	0.308 2（>0.05）
	F_1	0.030（0.862 9）	0.242（0.623 1）	1.682（0.034 7）*	0.069 3（>0.05）	0.156 3（>0.05）
	P_2	4.129（0.042 2）*	3.397（0.065 3）	0.248（0.618 4）	0.491 0（<0.05）*	0.391 9（>0.05）
	F_2	0.010（0.920 9）	0.000（0.995 5）	0.166（0.684 0）	0.051 8（>0.05）	0.052 3（>0.05）
D-3	P_1	0.005（0.941 7）	0.023（0.880 4）	0.784（0.036 0）*	0.082 9（>0.05）	0.194 8（>0.05）
	F_1	0.202（0.653 4）	0.267（0.605 4）	0.107（0.743 3）	0.049 1（>0.05）	0.171 0（>0.05）
	P_2	0.320（0.571 4）	0.213（0.644 1）	0.119（0.730 4）	0.110 4（>0.05）	0.256 8（>0.05）
	F_2	0.084（0.772 1）	0.237（0.626 5）	0.681（0.409 3）	0.057 7（>0.05）	0.057 4（>0.05）
E-0	P_1	0.020（0.886 2）	0.179（0.672 1）	1.296（0.044 9）*	0.097 2（>0.05）	0.226 8（>0.05）
	F_1	0.001（0.977 5）	0.002（0.965 8）	0.079（0.778 7）	0.026 7（>0.05）	0.130 4（>0.05）
	P_2	0.132（0.716 1）	0.069（0.792 4）	0.126（0.722 2）	0.090 0（>0.05）	0.233 4（>0.05）
	F_2	0.000（0.997 5）	0.000（0.992 9）	0.001（0.981 2）	0.011 2（>0.05）	0.030 2（>0.05）

注：U_1^2、U_2^2、U_3^2为均匀性检验统计量，括号内的数据为理论分布值；${}_nW^2$为 Smirnov 检验统计量，临界值为 0.461（α=0.05）；D_n为 Kolmogorov 检验统计量；*表示差异显著（α=0.05）。

表型方差：σ_p^2=0.047 1

环境方差：σ_e^2=（$n_1VP_1+n_2VP_2+n_3VF_1$）/（$n_1+n_2+n_3$）=0.004 7

加性效应：d=1/2（μ1-μ2）=1/2（0.699 0-0.301 0）=0.199 0

主基因方差：σ_{mp}^2=3/4 d^2=0.029 7

多基因方差：$\sigma_{pg}^2=\sigma_p^2-\sigma_{mg}^2\sigma_e^2$=0.012 7

主基因遗传率：h_{mg}^2（%）=σ_{mg}^2/σ_p^2=63.06%

多基因遗传率：h_{pg}^2（%）=σ_{pg}^2/σ_p^2=26.96%

通过主基因与多基因遗传率的分析，控制苦瓜强雌性状的主基因遗传率为 63.06%，显著高于多基因遗传率。可见控制苦瓜强雌性状的遗传主要表现为主基因效应。同时，也检测到 F_2群体的环境遗传率为 9.98%，说明环境对苦瓜性别分化有一定的影响。

3 结论与讨论

目前研究瓜类的性型遗传多将其作为质量性状进行研究，不能区分出多基因的效应。但实际研究中发现瓜类的性型遗传相当复杂，无论是黄瓜、甜瓜还是苦瓜，花性型的表现都不是简单的由单基因来控制的，大多存在着某些修饰基因的调控，而且在分离世代中呈现连续分布，划分组间的界限较为模糊，其可能是由数量性状进行控制。盖钧镒等（2003）所提出的主基因+多基因混合遗传模型为植物数量性状的通用性模型，该方法解决了孟德尔经典遗传学不能说明的数量性状的遗传规律，在农作物的多个数量性状遗传研究中，较好地解释了数量性状的遗传方式和表达效果。邹晓艳（2007）首次将主基因-多基因混合遗传模型用于瓜类的花性型研究，结果表明黄瓜的全雌性性状和强雌性性状均是由 1 对不完全显性主基因控制，而且存在微效多基因的调控。闫立英等（2009）应用该法发现雌雄同株黄瓜单性结实性表现为不完全显性遗传，受 1 对加性主基因+加性-显性多基因控制。刘莉等（2009）利用该模型对西瓜强雌性的 6 世代群体的雌花节率性状进行联合分析，发现西瓜强雌性性状遗传受 2 对主基因的加性-显性-上位性模型控制，主基因表现为隐性。主基因遗传率在 BC_1P_1和 F_2世代中高达 93.75%和 94.32%，在 BC_1P_2世代中较低，为 60.91%，但在该组合中并未发现多基因的效应。鉴于瓜类花性型遗传的复杂性，本试验分别将苦瓜强雌性状作为质量性状和数量性状进行分析，χ^2测验表明苦瓜强雌性

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

状主要由 1 对不完全显性等位基因控制。数量遗传的分析方法表明，强雌性状除了受 1 对显性主基因的控制，还存在微效多基因的调控，其主基因遗传率为 63.06%，多基因遗传率为 26.96%，且 F_2 群体的环境遗传率为 9.98%，说明环境对苦瓜性别分化有一定的影响。综合两种方法的分析结果，认为苦瓜强雌性状主要由 1 对不完全显性等位基因控制，且还受加性-显性多基因的调控。

在葫芦科作物中，黄瓜的花性型遗传研究较为深入，目前已确定影响黄瓜性别表达的 7 个不连锁基因位点，其中 *m*、*m-2* 和 *Tr* 调节雄花和雌花着生的位置和时间，而显性 F 是控制雌花产生的主要基因位点，F 位点还受到 *gy* 和雌性增强子 *InF* 的修饰，a 位点则在 F 为纯合隐性时控制雌花产生（Malepszy & Niemirowicz-Szczytt，1991；孟繁静，2000）；而在甜瓜中存在着 3 个主效基因 A、G、M 同时控制着甜瓜的性别分化表达（Noguera et al.，2005）；但对控制苦瓜性别遗传的基因研究还十分有限，Behera 等（2009）通过对两个全雌性苦瓜 DBGY-20 品种与普通雌雄同株栽培品种 Pusa Do Mausami 和 Pusa Vishesh 以及它们杂交所得 F_1、F_2 性别分化的研究，证明了苦瓜的全雌性性状是由 1 个隐性基因控制的。Iwamoto 和 Ishida（2006）用全雌性苦瓜与普通雌雄同株品种杂交，得到的 F_1 具有很高的雌花节率，研究发现全雌性是部分显性性状。本试验初步探明了苦瓜强雌性状是由 1 对不完全显性基因控制，并受到微效多基因的调控，而与葫芦科其他作物控制强雌性状遗传的基因有一定的差异（陈惠明 等，2005），这可能是因为在不同作物中调控强雌性状的基因不一样，说明性型的遗传和材料的遗传背景也有很大关系，加上微效多基因的调控，其性型遗传就更为复杂了。

参考文献

陈惠明，刘晓虹．1999．黄瓜性型遗传规律的研究．湖南农业大学学报，25（1）：40-43．

陈惠明，卢向阳，刘晓虹，易克，许亮，田云，许勇．2005．两个新发现的黄瓜性别决定基因遗传规律的研究．园艺学报，32（5）：895-898．

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．

孔亮亮，杨跃华，刘俊峰．2010．强雌系在苦瓜育种中的发展与利用．长江蔬菜，（10）：6-8．

李大忠．2009．苦瓜强雌系“屿强-2”的选育及利用初报．蔬菜，（12）：190-191．

刘莉，刘翔，焦定量，张秦英，商纪鹏，刘军伟，郭敏．2009．西瓜强雌性状的遗传效应分析．园艺学报，36（9）：1299-1304．

孟繁静．2000．植物花发育的分子生物学．北京：中国农业出版社．

沈镝，李锡香．2008．苦瓜种质资源描述规范和数据标准．北京：中国农业出版社．

万新建，陈学军，缪南生，方荣．2004．苦瓜强雌系“Q11-2”的选育及利用研究初报．江西农业学报，16（2）：57-59．

闫立英，楼丽娜，冯志红，李晓丽，娄群峰，陈劲枫．2009．雌雄同株黄瓜单性结实性主基因+多基因混合遗传分析．西北植物学报，29（6）：1122-1126．

叶君营，谢大杰，余维章．1996．90-01A 苦瓜强雌系的选育．中国蔬菜，（4）：24．

周微波，卓齐勇，温基，林明宝，叶晓青．1989．苦瓜杂种优势利用初报．中国蔬菜，（6）：10-12．

邹晓艳．2007．黄瓜性型遗传规律及性别决定相关基因的分布和表达研究〔博士论文〕．北京：中国农业科学院．

Behera T K，Dey S S，Anand pal，Gaikwad A B，Pal A，Singh I．2009．Sex inheritance and development of gynoecious hybrids in bitter gourd（*Momordica charantia* L.）．Scientia Horticulturae，120（3）：130-133．

Iwamoto E，Ishida T．2006．Development of gynoecious inbred line in balsam pear（*Momordica charantia* L.）．Hortic Res（Japan），5：101-104．

Kubicki B．1974．New sex types in cucumber and their uses in breedingwork．Proc XIX Internatl Hort Congr，3：474-485．

Malepszy S，Niemirowicz-Szczytt K．1991．Sex determination in cucumber（*Cucumis sativus*）as a model system for molecular biology．Plant Science，80：39-47．

Noguera F J，Capel J，Alvarez J I，Lozano R．2005．Development and mapping of acodominant SCAR marker linked to the *androm onoecious* gene of melon．Theoretical and Applied Genetics，110（4）：714-720．

Peterson C E，Owens K W，Rowe P R．1983．Wisconsin 998 muskmelon germplasm．Hortscience，18（1）：116．

Ram D，Kumar S，Singh M，Rai M，Kalloo G．2006．Inheritance of gynoecism in bitter gourd（*Momordica charantia* L.）．Journal of Heredity，97（3）：294-295．

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org