

甜柿杂交 F₁ 代重要性状及果实表型多样性

王艺儒^{1,2} 刁松锋¹ 韩卫娟¹ 王军³ 李华威¹ 孙鹏¹ 傅建敏¹ 索玉静^{1*}

(1. 国家林业和草原局 泡桐研究开发中心/中国林业科学研究院 经济林研究开发中心, 郑州 450003;

2. 南京林业大学 林学院, 南京 210037;

3. 河南省太康县林业局, 河南 周口 461400)

摘要 为探索甜柿重要性状及果实表型的遗传变异规律,以170个‘富有’×‘赤柿’杂交 F₁ 代单株为材料,通过性状调查与测定,分析性别、果实甜涩类型及表型多样性,并运用 Pearson 相关性分析和聚类分析等统计学方法,分析各表型指标之间的相关性及各单株之间的相似性。结果表明:1)杂交 F₁ 子代群体中,雌株、雄株与雌雄同株的分离比例接近 4:1:2.5,完全涩柿(PCA)、不完全涩柿(PVA)与不完全甜柿(PVNA)的分离比例约为 4:1:2.7;2)148个单株的果实样本中,5个表型数量性状的变异系数为 12.36%~34.64%,其中单果重量的变异系数最大,果实表型多样性较高;3)果实形状的 Shannon-weinner 多样性指数为 1.746,遗传多样性最丰富;4)单果重、果实纵径和果实横径的中亲优势值<0,杂种优势在 F₁ 代群体中呈现下降趋势。综上,甜柿杂交 F₁ 代雌雄性别类型和甜涩类型较丰富,果实表型的多样性较高,本研究为甜柿遗传变异规律的研究和遗传改良提供了理论和物质基础。

关键词 甜柿; F₁ 代; 性别; 甜涩; 果实表型多样性

中图分类号 S665.2

文章编号 1007-4333(2021)12-0076-13

文献标志码 A

Important characters and fruit phenotypic diversity of F₁ progeny of non-astringent persimmon

WANG Yiru^{1,2}, DIAO Songfeng¹, HAN Weijuan¹, WANG Jun³, LI Huawei¹,
SUN Peng¹, FU Jianmin¹, SUO Yujing^{1*}

(1. Paulownia Research and Development Center, National Forestry and Grassland Administration/Non-timber Forestry Research and Development Center, Chinese Academy of Forestry, Zhengzhou 450003, China;

2. College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;

3. Forestry Bureau of Taikang County, Zhoukou 461400, China)

Abstract In order to explore the genetic variations of important traits and fruit phenotypes of non-astringent persimmon, 170 individual F₁ hybrids of ‘Fuyu’ × ‘Akagaki’ were used as materials. The diversity of gender type, fruit astringency type and phenotype were investigated through trait investigation and determination. The correlation among phenotypic indexes and the similarity among individual plants were analyzed by Pearson correlation analysis and cluster analysis. The results showed that: 1) In the hybrid F₁ progeny population, the separation ratio of female plants, male plants and monoecious plants was close to 4:1:2.5, and the separation ratio of PCA persimmons, PVA persimmons and PVNA persimmons was about 4:1:2.7. 2) Among 148 fruit samples, the variation coefficients of 5 phenotypic quantitative traits ranged from 12.36% to 34.64%, which indicated the phenotypic diversity of fruit was high. The variation coefficient of single fruit weight was the largest. 3) The Shannon-Weinner diversity index of fruit shape was 1.746, with the most abundant genetic diversity. 4) The mid-parent heterosis values of single fruit weight, fruit

收稿日期: 2021-02-08

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD1001200)

第一作者: 王艺儒, 硕士研究生, E-mail: wangyiru199702@163.com

通讯作者: 索玉静, 助理研究员, 主要从事经济林育种研究, E-mail: suoyujing1988@126.com

longitudinal diameter, and fruit transverse diameter were less than 0, indicating that heterosis was decreasing in F₁ generation population. The diversity of gender types, fruit astringency types and fruit phenotypes in the F₁ generation were relatively high. The study on the genetic variation of non-astringent persimmon provided a theoretical and material basis for the genetic improvement of PCNA persimmon.

Keywords non-astringent persimmon; F₁ progeny; gender type; fruit astringency type; fruit phenotypic diversity

柿 (*Diospyros kaki* Thunb.) 为柿科 (Ebenaceae) 柿属 (*Diospyros*) 植物^[1]。柿除了常规的果品外, 还兼具药用价值, 也可作为园林绿化树种发挥生态价值^[2-4]。据 FAO 统计, 我国柿栽培面积最大且产量最高, 但柿产值却远低于日本。最主要原因是缺乏代表性的优良品种。杂交育种是种质创新和良种选育的重要途径之一, 依据雌雄和甜涩等重要性状的遗传规律, 配置合适的亲本, 才有望获得期望性状的杂交子代^[5]。因此, 探索重要性状的遗传规律以及杂交子代特征性状的多样性变异, 是开展杂交育种的重要基础之一。

雌/雄和甜/涩是柿的两大重要性状。柿性别类型非常复杂, 除了完全雌株和雌雄同株外, 还发现几个完全雄性种质资源的野生群体, 以及极少数雄全同株和杂性同株类型的资源^[6]。自然界中如此多样的性别类型说明柿的性别分化机制非常复杂。因此, 对杂交 F₁ 代群体中性别分化的遗传规律进行调查, 有助于解析其遗传机理。此外, 甜柿遗传改良一直是国内外柿育种的重要内容, 日本甜柿 (J-PCNA) 自然脱涩性状受隐性单基因控制, 利用杂交育种进行甜柿种质创新较为困难, 且近交衰退现象严重^[7-8]。因此, 上世纪末日本提出 (PCNA × non-PCNA) × PCNA 的育种策略, 即利用非完全甜柿 (non-PCNA) 与完全甜柿 (PCNA) 杂交, 从 F₁ 代中筛选性状优良的单株, 再与完全甜柿回交, 最高可获得 15% 完全甜柿种质^[9]。此途径依赖于合适的亲本选配, 以及对杂交子代中甜涩性状遗传规律的掌握。

果实表型对其经济价值有重要影响, 通过对杂交 F₁ 代果实表型的多样性研究, 可以为果用良种选育提供基础。果实表型多样性指标一般选取遗传稳定、易于测量的单果重量、横径和纵径等数量性状^[10-12] 及易于目测的果实形状和果皮颜色等特征性状^[13-15]。目前, 关于柿属植物表型变异的研究主要是针对天然群体间和群体内的遗传多样性分析^[16, 17], 除刁松锋等^[18] 前期对‘富有’×‘赤柿’杂交组合获得的实生后代进行叶片表型多样性的研究,

目前尚未见其他对柿半同胞或全同胞家系表型变异的研究。基于上述背景, 本研究对已开花结果的‘富有(♀)’×‘赤柿(♂)’杂交 F₁ 代进行性别、甜涩及果实表型多样性分析, 旨在了解甜柿杂交后代重要性状及果实表型性状变异的遗传规律及变异程度, 为完全甜柿的培育奠定理论和材料基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2018—2020 年的花期 (5 月) 和果期 (9 至 11 月) 进行。供试材料是柿品种‘富有’、‘赤柿’及其 170 株杂交 F₁ 后代, 种植于中国林业科学研究院经济林研究开发中心原阳基地 (34°55′18″ N ~ 34°56′27″ N, 113°46′14″ E ~ 113°47′35″ E), 株行距 3 m × 4 m, 每年进行精细抚育管理, 土壤水肥条件一致。

1.2 重要性状调查

连续 3 年于花期对 170 株杂交 F₁ 的花性 (Gender type, GT) 进行调查统计, 于果期对其果实甜涩类型 (Astringency type, AT) 进行调查统计。

1.3 果实表型性状调查与测定

1.3.1 数量性状的测定

在杂交 F₁ 代树冠中部外围 4 个方位各随机采果 1 个, 4 果为 1 次重复, 连续 3 年每年采摘 1 次, 共 3 次重复。杂交后代及其亲本果实数量性状使用游标卡尺 (0.01 mm) 测量果实横径 (Fruit horizontal diameter, FHD) 和纵径 (Fruit vertical diameter, FVD), 计算果型指数 (Fruit shape index, FSI); 用电子天平 (0.01 g) 称量单果质量 (Single fruit mass, SFM); 利用 WYT-4 手持糖度计测定果实可溶性固形物含量 (Soluble solids content, SSC); 横切果实, 目测果实种子数量。杂种优势分别以中亲优势 (H_m)、中亲优势率 (RH_m)、超亲优势 (H_b) 和超亲优势率 (RH_b) 表示^[19], 公式如下:

$$H_m = F_m - MPV \quad (1)$$

$$H_b = F_m - BPV \quad (2)$$

$$RH_m = \frac{F_m - MPV}{MPV} \times 100\% \quad (3)$$

$$RH_b = \frac{F_m - BPV}{BPV} \times 100\% \quad (4)$$

式中: F_m 为杂交 F_1 代某一性状的平均值;MPV为中亲值,双亲某一性状的平均值;BPV为高亲值,双亲中较大的亲本值。

1.3.2 果实表型特征性状描述

选取果实形状(Fruit shape, FS)、果实缢痕(Fruit constriction, FC)、果实形状(横截面)(Fruit shape(horizontal section), FS(H))、果顶形状(纵截面)(Shape of fruit top(longitudinal section), SFT(L))、果顶十字沟(Cross furrow at fruit top, CFFT)、果实顶端周围浅同心圆裂痕(Shallow concentric cracks around the fruit apex, SCCAFA)、果顶开裂(Cracking at fruit top, CFT)、果实表面锈斑(Rust of fruit surface, RFS)、果实纵沟(Fruit vertical groove, FVG)、柿蒂凹凸(Convexity-concavity of persimmon pedicle, CCPP)、柿蒂形状(Pedicle shape, PS)、蒂隙(Pedicle gap, PG)、柿蒂大小(与果径比较)(Pedical size(compared with fruit diameter), PS(CFD))、萼片伸展方向(Direction of sepal stretch, DSS)、萼片形状(Sepal shape, SS)、萼片宽度(Sepal width, SW)、果柄长度(Ruit stalk length, RSL)、果皮颜色(Fruit peel color, FPC)、果肉颜色(Fruit flesh color, FFC)和果肉中褐斑(Brown spot in flesh, BSF)共20个果实表型特征性状(表1),参照《柿种质资源描述规范和数据标准》^[20]分型赋值后目测比对。

1.4 数据分析

利用Excel计算果实横径、纵径、单果质量、可溶性固形物和果型指数5个数量性状的极值、平均值、标准差和变异系数并绘制频率分布直方图,用SPSS24.0进行方差分析、Pearson相关系数分析和聚类分析。

2 结果与分析

2.1 杂交 F_1 代重要性状分析

柿开花特性复杂,包括雌花、雄花和完全花。完全雌株仅开雌花;完全雄株仅着生雄花;雌雄同株开雌花、雄花或两性花,即雌雄同株异花和雌雄同株同花;雄全同株着生雄花和完全花;杂性同株指以开雌花和雄花为主,杂完全花。170份‘富有×赤柿’杂交后代中,包括91份完全雌株、22份完全雄株、54份雌雄同株、1份雄全同株和2份杂性同株,完全雌

株:完全雄株:雌雄同株的分离比例接近4:1:2.5(图1(a))。

柿的甜涩类型包括PCNA和non-PCNA,non-PCNA分为不完全甜柿(PVNA)、不完全涩柿(PVA)和完全涩柿(PCA)。由于日本完全甜柿的自然脱涩性状是由隐性单基因控制,只有双亲均是完全甜柿,其杂交子代才有可能完全甜柿,所以在已挂果的148份‘富有×赤柿’杂交 F_1 后代中,只有3种甜涩类型,即PCA 77份,PVA 19份,PVNA 52份,其分离比例约为4:1:2.7(图1(b))。此外,进一步分析雌雄性状和甜涩性状的相关性,发现完全雌株和雌雄同株的 F_1 子代中,PCA占比最多,PVNA次之,但是不能判断出2个性状是否存在连锁遗传。

2.2 杂交 F_1 代果实表型性状描述及特征分析

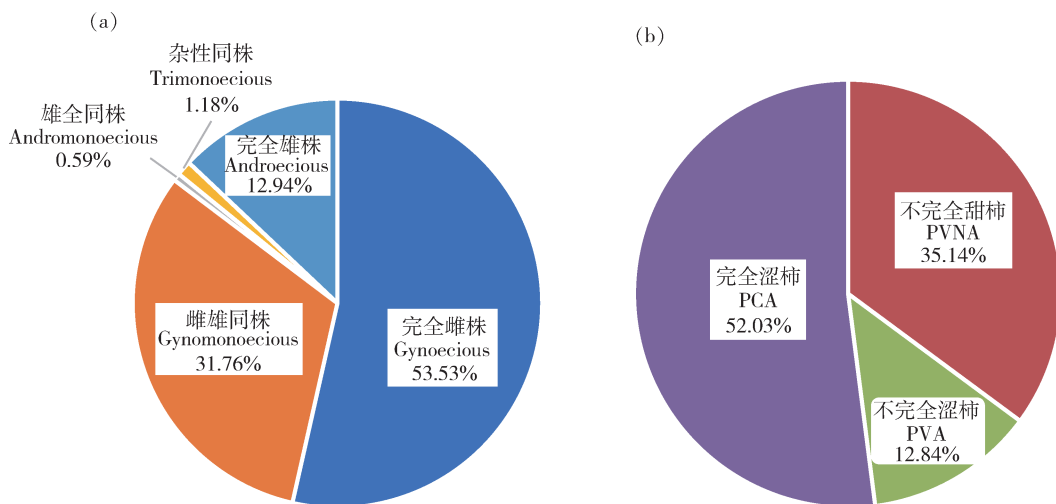
148份果实样本各表型数量性状的变异系数为12.36%~34.64%,变异幅度由大到小依次是:单果质量(34.64%)>可溶性固形物质量分数(15.25%)>果实横径(12.76%)>果实纵径(12.42%)>果型指数(12.36%)。单果重量的变异系数最大,说明其变异幅度较大,受环境影响较大。对杂交后代单果重量、果实横径、纵径、可溶性固形物含量及果型指数进行方差分析,几个表型数量性状 P 值均<0.001,说明这几个数量性状内部有极显著差异,表明 F_1 代果实表型多样性较高(表2)。从果实表型数量性状的频率分布图发现,各数量性状表现出较好的连续性正态分布趋势,某些个体的数量性状超于双亲,因此推测果实5个数量性状可能受微效多基因控制(图2)。

对148个已结果的柿杂交 F_1 代单株果实的20个表型性状观测并进行性状离散特征分析(表3)。 F_1 单株中果实形状以圆形为主,其频度分布占37.80%;73.60%的 F_1 代果实无缢痕;果实横纵截面同果实性状一样,以圆形为主,占比为71.60%;46.60%的单株中果实果顶无十字沟或不明显;仅1份单株果实的果顶周围浅同心圆裂痕较多,也仅1份单株果实的果顶开裂程度中等,其余 F_1 代单株的果实果顶不开裂,也无果顶周围浅同心圆裂痕;48.60%的 F_1 代单株果实表面无锈斑,果面比较干净;89.90%的 F_1 代单株的果实无纵沟或纵沟很浅;所有 F_1 代单株的果皮颜色和果肉颜色大部分均为橙黄色,且大部分果实果肉中无褐斑。

就 F_1 代单株果实柿蒂表型而言,47.30%的单

表 1 果实表型特征性状的描述及其赋值
Table 1 Description and quantified value of the character traits of fruit phenotypes

特征性状 Character trait	赋值 Quantified value										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
果实形状 Fruit shape, FS	长椭圆	椭圆	圆形	扁圆	矩形	长卵形	卵形	阔卵形	长方形	磨盘形	重台形
果实缢痕 Fruit constriction, FC	无	遗迹型	花瓣型	环沟型	肉瘤型	磨盘型					
果实形状(横截面) Fruit shape(horizontal section), FS(H)	圆形	方形	方形	多棱形							
果顶形状(纵截面)	尖	钝尖	圆	平	微凹						
Shape of fruit top(longitudinal section), SFT(L)											
果顶十字沟 Cross furrow at fruit top, CPFT	无或不明显	浅	深								
果实顶端周围同心圆裂痕	无或少	中	多								
Shallow concentric cracks around the fruit apex, SCCAFA											
果顶开裂 Cracking at fruit top, CFT	无或不明显	中	明显								
果实表面锈斑 Rust of fruit surface, RFS	无	线状	带状	片状							
果实纵沟 Fruit vertical groove, FVG	无或很浅	浅	中	深							
柿蒂凹凸 Convexity-concavity of persimmon pedicle, CCPP	凸起	微凸	平	凹							
柿蒂形状 Pedicle shape, PS	圆形	方形	矩形	四瓣形							
蒂隙 Pedicle gap, PG	无或不明显	中等	明显								
柿蒂大小(与果径比较)	小	中	大								
Pedical size(compared with fruit diameter), PS(CFD)											
萼片伸展方向 Direction of sepal stretch, DSS	直立	半直立	水平								
萼片形状 Sepal shape, SS	肾形	心形	三角形								
萼片宽度 Sepal width, SW	窄	中	宽								
果柄长度 Ruit stalk length, RSL	短	中	长								
完全和不完全甜柿果皮颜色 Fruit peel color, FPC	橙黄	橙色	橙红	紫黑							
涩柿果皮颜色 Fruit peel color, FPC	橙黄	橙色	橙红	黑色							
完全和不完全甜柿果肉颜色 Fruit flesh color, FFC	黄色	橙黄	橙色	橙红	橙褐	褐色					
涩柿果肉颜色 Fruit flesh color, FFC	黄色	橙黄	橙色	橙红	橙褐	褐色					
果肉中褐斑 Brown spot in flesh, BSF	无	小	中	大							

图1 杂交F₁代性别类型(a)和甜涩类型(b)分析Fig. 1 Diversity analysis of gender types (a) and natural de-astringency character (b) in F₁ progeny表2 柿果实表型数量性状在F₁群体分离的特征值Table 2 Phenotypic statistic values of quantitative traits of persimmon fruit in F₁ progeny

数量性状 Quantitative traits	参数 Parameter	数值 Value	数量性状 Quantitative traits	参数 Parameter	数值 Value
单果质量 Single fruit mass, SFM	平均值/g	101.95	可溶性固形物含量 Soluble solids content, SSC	平均值/%	19.1
	标准差	35.32		标准差	2.91
	最小值/g	26.88		最小值/%	13.17
	最大值/g	226.79		最大值/%	29.58
	变异系数/%	34.64		变异系数/%	15.25
果实纵径 Fruit vertical diameter, FVD	平均值/mm	51.65	果型指数 Fruit shape index, FSI	平均值	0.91
	标准差 SD	6.42		标准差	0.11
	最小值/mm	32.28		最小值	0.7
	最大值/mm	73.84		最大值	1.31
	变异系数/%	12.42		变异系数/%	12.36
果实横径 Fruit horizontal diameter, FHD	平均值/mm	57.27			
	标准差 SD	7.31			
	最小值/mm	36.73			
	最大值/mm	77.65			
	变异系数/%	12.76			

株果实柿蒂凸起;柿蒂形状以圆形为主,占61.50%;蒂隙小、中和大这一性状在F₁代中的分离较均衡,分别占比28.40%、33.10%和38.50%;与果径相

比,柿蒂大小为中等的F₁代单株占48.60%,是柿蒂较大和较小的近2倍;萼片伸展方向以半直立和水平为主,分别占38.50%和41.90%;萼片形状以

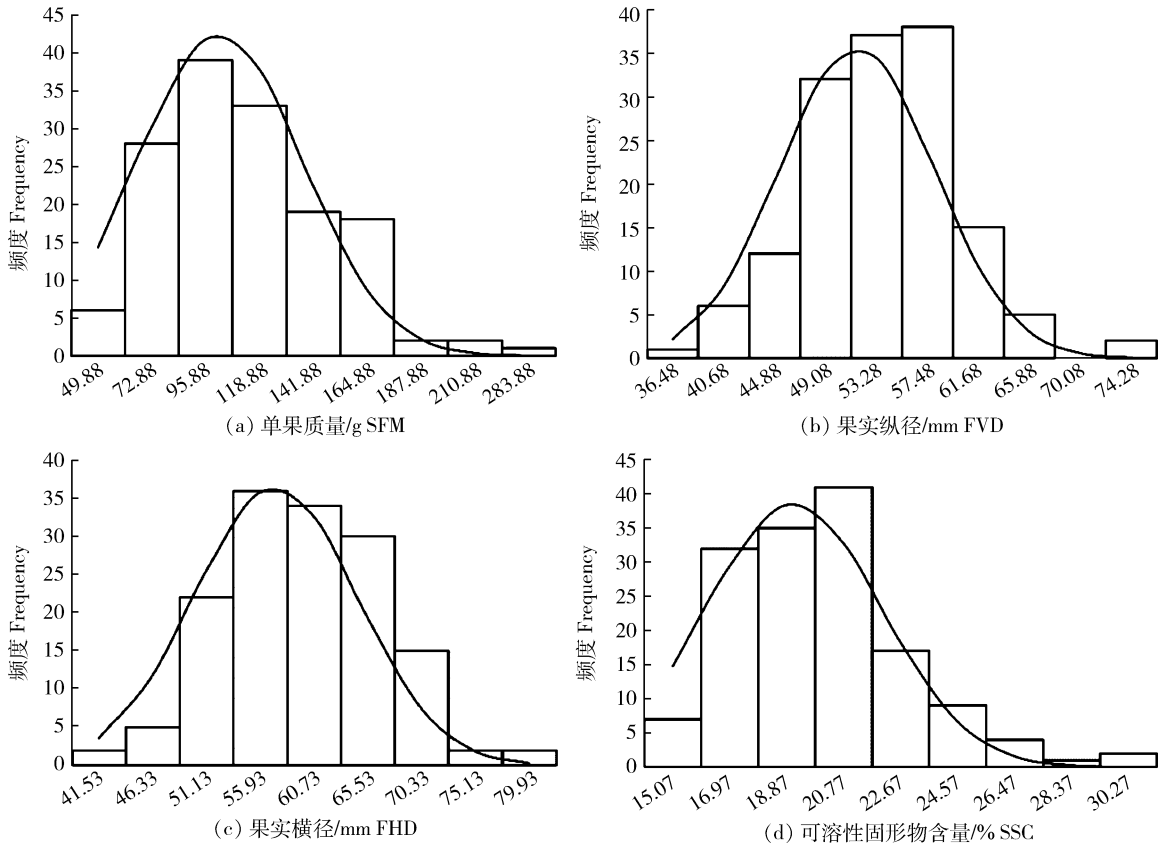


图 2 柿 F_1 群体 4 个果实表型数量性状的频率分布图

Fig. 2 Frequency distribution diagram for 4 quantitative traits in F_1 progeny of persimmon fruit

心形为主,占 81.10%;萼片宽度大部分为中等宽度(66.20%),仅 9.50%的果实萼片较窄;果柄长度大部分较短,占 43.90%。

根据柿 F_1 代 20 个特征性状的 Shannon-weiner 多样性指数(表 3)可知,该全同胞群体内个体间果实表型具有多样性。果实顶端周围浅同心圆裂痕与果顶开裂 H' 最低,均为 0.042;而果实形状 H' 最高,达 1.746。

2.3 F_1 代果实杂种优势

对柿 F_1 代果实 5 个数量性状进行杂种优势分析(表 4),5 个数量性状的中亲优势率为 $-34.20\% \sim 16.40\%$,由高到低依次为果型指数、可溶性固形物含量、果实纵径、果实横径及单果质量,5 个性状的中亲优势值均达到极显著水平。其中果实纵径、果实横径及单果质量的中亲优势值为负值,说明这 3 个性状的杂种优势在 F_1 代群体中呈下降趋势。

5 个数量性状超亲优势率为 $-46.41\% \sim 12.69\%$,结合表 2 和图 2, F_1 代果实 5 种数量性状均有在正负 2 个方向超出或低于亲本的单株。这表明柿杂交

F_1 代普遍存在超亲分离现象,其中单果质量超亲优势率为 -46.41% ,且其平均值小于双亲,表明单果质量退化,出现超低亲现象。

2.4 杂交 F_1 代果实表型性状的相关性分析

由 Pearson 相关性分析(表 5)可知,柿 F_1 代果实 25 种性状之间的相关性呈现出高度的复杂性,相关性分析产生的 300 对相关性中分别有 42 对相关性达到极显著水平($P < 0.01$)和 29 对达到显著水平($P < 0.05$),其中极显著正相关 22 对,极显著负相关 20 对,显著正相关 18 对,显著负相关 11 对。果实的单果质量与果实横径和纵径呈极显著正相关性,与果型指数呈显著负相关;果实横径与纵径之间呈极显著正相关性。

柿蒂凹凸分别与单果质量、果实纵径和横径之间呈现出显著的正相关性。果实横、纵截面之间呈极显著正相关性;果皮颜色和果肉颜色之间正相关性极显著。果肉颜色和可溶性固形物之间呈极显著负相关性;柿蒂大小与果实横径和果实形状之间呈现出极显著负相关性。

表3 柿 F₁ 群体果实 20 个表型特征性状频度分布和多样性指数
Table 3 Frequency distribution and Shannon-weinner diversity index for
20 character traits of persimmon fruit in F₁ progeny

特征性状 Character trait	频度分布/% Frequency distribution									Shannon-weinner 多样性指数 H'
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
FS	3.40	13.50	37.80	21.60	2.70	3.40	6.80	10.10	0.70	1.746
FC	73.60	5.40	17.60	0.70	2.70					0.821
FS(H)	71.60	1.40	23.00	4.10						0.768
SFT(L)	6.80	10.80	45.90	24.30	12.20					1.381
CFFT	46.60	26.40	27.00							1.061
SCCAFA	99.30	0	0.70							0.042
CFT	99.30	0.70								0.042
RFS	48.60	18.90	23.00	9.50						1.227
FVG	89.90	1.40	6.10	2.70						0.424
CCPP	47.30	37.80	8.10	6.80						1.108
PS	61.50	28.40	8.80	1.40						0.930
PG	28.40	33.10	38.50							1.091
PS(CFD)	20.30	48.60	31.10							1.038
DSS	19.60	38.50	41.90							1.051
SS	4.70	81.10	14.20							0.591
SW	9.50	66.20	24.30							0.840
RSL	43.90	34.50	21.60							1.060
FPC	44.60	17.60	37.80							1.034
FFC	14.20	31.80	6.10	16.90	25.00	6.10				1.630
BSF	85.10	7.40	6.80	0.70						0.548
平均值 Average										0.922

注:缩写详见表1。表5和表6同。

Note: Abbreviations are shown in Table 1. The same as Table 5 and Table 6.

2.5 杂交 F₁ 代果实表型性状的聚类分析

对 148 份杂交后代果实样本的表型性状进行聚类分析。总体上可划分为两大类,5 个亚类,在遗传距离为 7.5 处 148 棵单株分别聚为 I 和 II 2 个类群,在 2.5 处 I 和 II 大类分 I-a、I-b、II-a、II-b 和 II-c 共 5 个亚类。第 I 大类包括 84 棵单株,占杂交后代总数 56.76%,其中 a 和 b 两个亚类分别有 22 和 62 株;第 II 类群包括 64 棵单株,占杂交后代 43.24%,II-a 和 II-c 分别包含 34 和 25 株,II-b 仅有 5 株。

由柿 F₁ 后代不同类群果实表型性状均值

(表 6)可知,两大类群在 5 个数量性状中差异较明显。第 I 大类单果质量和横纵径较小,具体可分为 I-a 和 I-b 2 小类;第 II 大类单果质量和横纵径较大,具体可将分为 II-a、II-b 和 II-c 3 小类。II-b 亚类基本特征是横纵径和单果质量均较大;II-c 亚类果实横纵径和单果质量仅次于 II-b 亚类果实;II-a 亚类单果质量和横纵径在第 II 大类中含量均最小。I-b 亚类果实横径、纵径和单果质量较 I-a 亚类果实大,但可溶性固形物含量和果型指数小于 I-a 亚类果实。结合表 1 可知,3 个特征性状在第 I 类群和第 II 类群之间差异较明显,第 I 类群柿蒂凹

凸程度介于凸起和微凸之间,第 II 类群柿蒂凹凸程度介于平和微凸之间;果柄长度第 I 类群相对大于第 II 类群,但果柿蒂凹凸程度小于第 II 类群;

第 II 类群单果质量最大。未来可结合上述结果对该 F₁ 后代群体果实风味进一步分析,以选取优良单株。

表 4 柿 F₁ 群体果实 5 个数量性状的杂种优势表现

Table 4 Heterosis of 5 quantitative traits of persimmon fruit in F₁ progeny

数量性状 Quantitative traits	参数 Parameter	数值 Value	数量性状 Quantitative traits	参数 Parameter	数值 Value
SFM	父本/g	119.67	SSC	父本/%	18.9
	母本/g	190.23		母本/%	14.9
	中亲值/g	154.95		中亲值/%	16.9
	高亲值/g	190.23		高亲值/%	18.9
	超亲优势	-88.28		超亲优势	0.2
	超亲优势率/%	-46.41		超亲优势率/%	1.08
	中亲优势	-53.00**		中亲优势	2.20**
	中亲优势率/%	-34.2		中亲优势率/%	13.4
FVD	父本/mm	48.33	FSI	父本	0.76
	母本/mm	59.97		母本	0.81
	中亲值/mm	54.15		中亲值	0.78
	高亲值/mm	59.97		高亲值	0.81
	超亲优势	-8.32		超亲优势	0.1
	超亲优势率/%	-13.87		超亲优势率/%	12.69
	中亲优势	-2.50**		中亲优势	0.13**
	中亲优势率/%	-4.61		中亲优势率/%	16.4
FHD	父本/mm	63.98			
	母本/mm	74.34			
	中亲值/mm	69.16			
	高亲值/mm	74.34			
	超亲优势	-17.08			
	超亲优势率/%	-22.97			
	中亲优势	-11.90**			
	中亲优势率/%	-17.2			

注:缩写详见表 2。表 5 和表 6 同。**表示在 0.01 级别相关性显著;*表示在 0.05 级别相关性显著。

Note: Abbreviations are shown in Table 2. The same as Table 5 and Table 6. ** indicates significant difference at 0.01 probability level. * indicates significant difference at 0.05 probability level.

表5 柿杂交 F₁ 代群体果实表型性状的 Pearson 相关性分析
Table 5 Pearson correlation of phenotypic traits in F₁ progeny of persimmon fruit

	SFM	FVD	FHD	SSC	FSI	FS	FC	FS(H)	SFT(L)	CFFT	CFT	CCPP	PG	PS(CFD)	DSS	SS	RSL	FPC
FVD	0.729**	1																
FHD	0.904**	0.547**	1															
FSI	-0.203*	0.449**	-0.495**	0.076	1													
FS	-0.136	-0.250**	-0.091	-0.034	-0.166*	1												
FC	0.181*	0.117	0.233**	-0.228**	-0.132	0.071	1											
FS(H)	0.091	-0.067	0.139	-0.127	-0.223**	0.162*	0.290**	1										
SFT(L)	0.129	-0.12	0.180*	0.122	-0.307**	-0.168*	-0.082	0.215**	1									
CFFT	0.189*	-0.047	0.256**	-0.224**	-0.334**	0.015	0.267**	0.285**	0.269**	1								
RFS	0.171*	0.087	0.198*	-0.240**	-0.127	-0.02	0.081	0.186*	0.161	0.202*	-0.074							
FVG	0.203*	0.1	0.222**	-0.069	-0.138	-0.075	-0.031	0.02	0.149	0.147	-0.026							
CCPP	0.251**	0.275**	0.213**	-0.088	0.049	0.074	0.081	-0.011	-0.127	0.005	0.024	1						
PS	-0.006	-0.051	0.030	-0.034	-0.084	0.112	-0.005	0.176*	0.037	0.028	0.058	0.185*						
PG	-0.112	0.033	-0.131	0.101	0.163*	-0.128	-0.017	-0.094	-0.078	-0.190*	0.091	-0.021	1					
PS(CFD)	-0.257**	0.015	-0.242**	0.194*	0.278**	-0.298**	-0.112	-0.201*	-0.083	-0.09	-0.013	-0.273**	-0.031	1				
DSS	0.071	-0.113	0.139	-0.091	-0.261**	0.215**	0.058	0.105	0.079	0.166*	-0.024	-0.016	-0.812**	-0.045	1			
SS	-0.024	0.107	-0.08	0.002	0.191*	-0.138	-0.105	-0.087	0.056	0.071	0.176*	0.066	0.286**	0.033	-0.320**	1		
SW	0.022	0.068	0.023	0.05	0.059	-0.035	-0.119	-0.051	-0.004	0.048	-0.022	-0.06	-0.181*	0.282**	0.129	-0.314**		
RSL	-0.227**	-0.026	-0.240**	0.02	0.222**	0.011	-0.092	-0.209*	-0.186*	-0.14	0.024	-0.065	0.121	0.228**	-0.181*	0.166*	1	
FPC	-0.047	-0.052	-0.076	-0.167*	0.033	0.042	0.101	0.122	0.025	0.063	0.097	-0.048	0	-0.062	0.121	0.017	-0.213**	1
FFC	0.085	0.016	0.078	-0.344**	-0.062	-0.106	0.191*	0.109	0.128	0.174*	-0.065	-0.017	-0.14	0.048	0.157	0.045	-0.173*	0.494**

注:表中仅保留具有显著相关性的性状。

Note: Only significant differences between both phenotypic traits are kept in the table.

表 6 柿杂交 F₁ 不同类群果实表型性状均值Table 6 Mean values of 25 traits in F₁ progeny of persimmon fruit among different groups

表型性状 Phenotype trait	类群 Group				
	I -a	I -b	II -a	II -b	II -c
SFM	56.27	84.35	115.97	197.36	147.66
FVD	44.53	49.54	54.64	62.26	56.98
FHD	46.89	54.48	60.72	69.05	66.27
SSC	19.45	19.40	18.83	18.49	18.55
FSI	0.96	0.91	0.90	0.91	0.86
FS	5.09	3.81	3.62	3.20	4.12
FC	1.36	1.39	1.68	1.80	1.80
FS(H)	1.41	1.61	1.44	1.40	1.96
SFT(L)	3.18	3.13	3.27	3.20	3.56
CFFT	1.73	1.73	1.74	1.80	2.16
SCCAFA	1.00	1.00	1.00	1.00	1.08
CFT	1.00	1.00	1.00	1.00	1.04
RFS	1.59	1.97	1.82	2.60	2.16
FVG	1.00	1.07	1.56	1.40	1.28
CCPP	1.50	1.60	1.79	2.00	2.20
PS	1.50	1.53	1.41	1.40	1.56
PG	1.96	2.23	2.15	2.00	1.88
PS(CFD)	2.14	2.29	2.18	1.60	1.64
DSS	2.32	2.123	2.24	2.00	2.40
SS	2.09	2.08	2.15	1.80	2.12
SW	2.09	2.18	2.24	2.20	2.00
RSL	2.18	1.78	1.77	1.20	1.56
FPC	2.00	1.98	1.80	1.80	1.96
FFC	3.05	3.26	3.32	3.60	3.24
BSF	2.14	1.90	1.71	2.20	1.80

3 讨论与结论

柿花性有雌花、雄花和完全花,根据单株上表现出的花性类别,柿性别类型有完全雌株、完全雄株、雌雄同株、雄全同株和杂性同株等。本研究中‘富有’×‘赤柿’全同胞 F₁ 群体中雌株:雄株:雌雄同株的分离比例接近 4:1:2.5,而完全雌株与所有可开雄花(雄株、雌雄同株、雄全同株及杂性同株)的

单株比例接近 1:1,即开雄花这一性状符合单基因控制的显性性状遗传特点。前期研究表明,雌雄异株的二倍体君迁子(*D. lotus* L.)的 Y 染色体上有一个 *OGI* 基因,可以编码 miRNA 抑制常染色体上与 *OGI* 同源且具有促雌功能的转录因子 *MeGI*,使植株成为雄株^[21]。而六倍体柿的性别类型比二倍体君迁子复杂,雌雄同株的六倍体柿的 Y 染色体上 *OGI* 基因启动子区插入了 268 bp 的 *kali* 序列,*OGI*

基因沉默,此时柿性别决定由 *MeGI* 基因的甲基化水平调控,即 *MeGI* 高表达促雌,低表达促雄^[22],推测柿的性别受表观遗传调控,但具体的调控网络仍未可知。Akagi 等^[23]在君迁子中筛选出一个与雄性性状紧密连锁的 DLSx-AF4S 标记;张平贤等^[24]在栽培柿及其杂交后代中对 DLSx-AF4S 标记的有效性进行了验证,发现其在‘华柿 1 号’×‘罗田甜柿’F₁ 代中呈现近 1:1 的分离比例,这与本研究结果一致。但是,此分子标记只能鉴定出完全雌株,无法对均开雄花的其他几种性别类型的种质进行区分。随着分子调控机制研究的日益深入,相信后续会开发出相应的分子标记可对各性别类型的柿种质进行早期筛选,进而提高创新优异种质的效率。此外,‘富有’×‘赤柿’组合产生较大比例的雄性植株,可为后期杂交育种提供非常可贵的父本资源。

完全甜柿类型的柿果实,在其果实发育早期(日本甜柿)和中晚期(中国甜柿)可溶性单宁含量可降低至可食用阈值($<0.2\%$)^[25],而不完全甜柿和不完全涩柿作为中间类型,其脱涩能力与种子多少有关,两者界限相对较为模糊。有研究表明,日本甜柿自然脱涩性状是受隐性单基因控制的,即只有在基因型为 aaaaaa 的情况下才是完全甜柿^[26-27]。Akagi 等^[28]发现非完全甜柿品种大部分基因型为 AAAaaa、AAAAaa 和 AAAAAa,而不完全甜柿和不完全涩柿的脱涩机理仍未可知。本研究中杂交母本‘富有’是日本完全甜柿,而‘赤柿’是不完全甜柿,其 F₁ 代中未发现完全甜柿种质,该结果与日本前期利用不完全甜柿与完全甜柿杂交的结果一致^[9,27],而完全涩柿类型与不完全涩柿和不完全甜柿的分离比例约为 4:1:2.7,若将不完全涩柿和不完全甜柿归为一类,完全涩柿与可部分脱涩的种质比例近 1:1,这对于解析不完全甜柿和不完全涩柿的脱涩机理有一定的指导意义。中国甜柿与日本甜柿独立起源,其遗传机理也不同,有研究表明中国甜柿自然脱涩性状是由显性单基因控制^[29-30],用中国甜柿做亲本进行杂交育种,获得完全甜柿的几率更大,但是中国甜柿果小籽多,果实品质较日本甜柿差,所以在设计杂交组合,可考虑以日本甜柿做母本,以开雄花的中国甜柿做父本进行杂交育种,如此可避免近亲衰退,且获得完全甜柿子代的几率更高。因此,日本甜柿与中国甜柿杂交子代的甜涩性状及其它重要性状遗传规律研究将是后续甜柿育种的重要内容之一。

变异系数的大小说明该性状遗传型变异的相对大小,变异系数越大,则选择优良遗传型的潜力越大^[31]。本研究中果实表型 5 个数量性状在 F₁ 代中呈现不同的变异系数,其中单果质量变异系数最大,为 34.64%,而剩余 4 个性状变异系数相差不大,稳定在 12.00%~16.00%,这说明 F₁ 代中单果质量具有较大的离散程度。此外,单果质量、果实纵径、果实横径、可溶性固形物和果型指数这 5 个性状的中亲优势值均达极显著水平($P<0.01$),其中单果质量、果实纵径和果实横径的中亲优势值和中亲优势率均为负值,出现超低亲现象,表明这 3 个性状出现明显的性状退化现象,这可能是因为测定的这几个性状都是由多基因控制的数量性状。杂交后代由于非加性效应的解体而使得多个个体性状不及亲本性状,这也是制约日本甜柿育种的重要因素之一。质量性状受环境影响较小,较稳定可靠^[32]。本研究涉及的 20 个特征性状中,果实顶端周围浅同心圆裂痕与果顶开裂 *H'* 最低,均为 0.042;而果实形状 *H'* 最高,达 1.746。*H'* 值越高,表明该性状的多样性越丰富,则说明果实形状在柿 F₁ 代具有较高的遗传多样性。杂交后代的杂种优势源于基因的异质性^[33],柿为六倍体,基因型杂合程度高,其杂交 F₁ 代必然存在性状的广泛分离和杂种优势或衰退的现象。

杂交育种是品种改良和种质创新的重要方式,但周期漫长,且最终难以获得预期性状。本研究从形态学水平分析了柿杂交 F₁ 代的果实表型遗传多样性,为柿杂交 F₁ 代后续筛选奠定了基础,也为柿育种过程中进一步改良提供了依据。在此基础上,结合分子标记等技术手段开展杂交后代早期鉴定,可节约时间和成本,加速育种进程,提高了种质创新与利用效率。

参考文献 References

- [1] 陕西省果树研究所. 柿[M]. 北京: 林业出版社, 1982
Institute of Pomology. *Persimmon* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1982 (in Chinese)
- [2] 邹超, 田智辉, 王维, 刘东琴. 柿饼干制技术改进[J]. 农产品加工, 2017, (14): 16-18
Zou C, Tian Z H, Wang W, Liu D Q. For improving the technology of dried persimmon[J]. *Farm Products Processing*, 2017(14): 16-18 (in Chinese)
- [3] 傅建敏, 梁晋军, 周道顺. 柿叶有效成分研究综述[J]. 中南林

- 业科技大学学报, 2013, 33(11): 66-72
- Fu J M, Liang J J, Zhou D S. Review on effective constituents of persimmon leaves[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2013, 33 (11): 66-72 (in Chinese)
- [4] 张畅, 姜卫兵, 张效若. 柿属树种在园林绿化中的应用综述[J]. 贵州农业科学, 2010, 38(6): 177-179, 182
- Zhang C, Jiang W B, Zhang X R. Application of *Diospyros* tree species in garden greening [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2010, 38(6): 177-179, 182 (in Chinese)
- [5] 邓秀新. 世界柑橘品种改良的进展[J]. 园艺学报, 2005, 32(6): 1140-1146
- Deng X X. Advances in worldwide citrus breeding[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, 32(6): 1140-1146 (in Chinese)
- [6] 李高潮, 王仁梓, 杨勇. 柿种植物雄性种质资源[J]. 果树科学, 1996, 13(3): 199
- Li G C, Wang R Z, Yang Y. Male germplasm resources of *D kaki*[J]. *Journal of Fruit Science*, 1996, 13(3): 199 (in Chinese)
- [7] Akagi T, Katayama-Ikegami A, Yonemori K. Proanthocyanidin biosynthesis of persimmon (*Diospyros kaki* Thunb) fruit[J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 130(2): 373-380
- [8] 裴欣, 张青林, 郭大勇, 刘继红, 罗正荣. 完全甜柿遗传改良研究进展[J]. 果树学报, 2015, 32(2): 313-321
- Pei X, Zhang Q L, Guo D Y, Liu J H, Luo Z R. Development of genetic improvement in Chinese PCNA persimmon [J]. *Journal of Fruit Science*, 2015, 32(2): 313-321 (in Chinese)
- [9] Yamada M, Sato A. Segregation for fruit astringency type in progenies derived from crosses of 'Nishimurawase' × pollination constant non-astringent genotypes in oriental persimmon (*Diospyros kaki* Thunb) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2002, 92(2): 107-111
- [10] 吴玉德, 刘会芳, 关法春, 宗宪春, 鹿鑫, 蔡翠萍, 桑利群. 藏杏果实表型性状变异研究[J]. 西南民族大学学报: 自然科学版, 2019, 45(3): 254-258
- Wu Y D, Liu H F, Guan F C, Zong X C, Lu X, Cai C P, Sang L Q. Study on variation of phenotypic character of *Armeniaca holosericea* fruits[J]. *Journal of Southwest Minzu University: Natural Science Edition*, 2019, 45(3): 254-258 (in Chinese)
- [11] 王艺林, 吕东, 刘贤德, 李小燕, 赵国生, 刘建海. 5个种源文冠果果实和种子表型性状变异分析[J]. 经济林研究, 2018, 36(3): 38-47
- Wang Y L, Lv D, Liu X D, Li X Y, Zhao G S, Liu J H. Analysis on variation of phenotypic traits of *Xanthoceras sorbifolia* fruit and seed of five crown fruits provenances[J]. *Non-Wood Forest Research*, 2018, 36(3): 38-47 (in Chinese)
- [12] 许靖诗, 乌云塔娜, 王广军. 中国野生秋子梨果实形态变异研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(8): 64-68
- Xu J S, Wu Y T N, Wang G J. Study on morphological variation of Chinese wild *Pyrus ussuriensis* Maxim[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2015, 35(8): 64-68 (in Chinese)
- [13] 杨越, 王占龙, 洪新, 豆玉娟, 于欣, 王玉峰, 付庆新. 文冠果8种果型种实性状的比较与分析[J]. 林业科技通讯, 2020: 1-6
- Yang Y, Wang Z L, Hong X, Dou Y J, Yu X, Wang Y F, Fu Q X. Comparison and analysis of seed and fruit trait of 8 fruit types of *Xanthoceras sorbifolium* [J]. *Forest Science and Technology*, 2020: 1-6 (in Chinese)
- [14] 李清, 郭禄芹, 康建成, 胡倩梅, 朱华玉. 薄皮甜瓜12个质量性状的遗传多样性分析[J]. 河南农业科学, 2019, 48(3): 100-107
- Li Q, Guo L Q, Kang J C, Hu Q M, Zhu H Y. Genetic diversity analysis of twelve qualitative traits in thin-skinned melons[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2019, 48(3): 100-107 (in Chinese)
- [15] 袁东升, 王晓敏, 赵宇飞, 潘兵青, 白榕榕, 胡新华, 付金军, 高艳明, 李建设. 100份番茄种质资源表型性状的遗传多样性分析[J]. 西北农业学报, 2019, 28(4): 594-601
- Yuan D S, Wang X M, Zhao Y F, Pan B Q, Bai R R, Hu X H, Fu J J, Gao Y M, Li J S. Genetic diversity analysis of 100 tomato germplasm resources based on phenotypic traits[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2019, 28(4): 594-601 (in Chinese)
- [16] 宗亦臣, 何燕, 郑勇奇, 熊建勇, 常金财. 君迁子天然群体表型变异研究[J]. 湖南林业科技, 2013, 40(4): 1-6
- Zong Y C, He Y, Zheng Y Q, Xiong J Y, Chang J C. Phenotypic variation of natural populations of *Diospyros lotus* [J]. *Hunan Forestry Science & Technology*, 2013, 40(4): 1-6 (in Chinese)
- [17] 井振华, 李皓, 邵文豪, 岳华峰, 姜景民. 浙江柿天然群体表型多样性研究[J]. 植物研究, 2010, 30(3): 325-331
- Jing Z H, Li H, Shao W H, Yue H F, Jiang J M. Phenotypic diversity of natural populations in *Diospyros glaucifolia* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2010, 30(3): 325-331 (in Chinese)
- [18] 刁松锋, 李芳东, 段伟, 韩卫娟, 孙鹏, 傅建敏. 柿杂交 F₁ 代叶表型遗传多样性研究[J]. 中国农业大学学报, 2017, 22(2): 32-44
- Diao S F, Li F D, Duan W, Han W J, Sun P, Fu J M. Genetic diversity of phenotypic traits of leaves in F₁ progeny of persimmon[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2017, 22(2): 32-44 (in Chinese)
- [19] Li B, Wu R. Heterosis and genotype × environment interactions of juvenile aspens in two contrasting sites[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27(10): 1525-1537
- [20] 杨勇, 王仁梓. 柿种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006
- Yang Y, Wang R Z. *Descriptors and Data Standard for Persimmon (Diospyros spp)*[M]. Beijing: Chinese Agriculture

- Press, 2006 (in Chinese)
- [21] Akagi T, Henry I M, Tao R, Comai L. A Y-chromosome-encoded small RNA acts as a sex determinant in persimmons [J]. *Science*, 2014, 346(6209): 646-650
- [22] Akagi T, Henry I M, Kawai T, Comai L, Tao R. Epigenetic regulation of the sex determination gene *MeGI* in polyploid persimmon[J]. *The Plant Cell*, 2016, 28 (12): 2905-2915
- [23] Akagi T, Kajita K, Kibe T, Morimura H, Tsujimoto T, Nishiyama S, Kawai T, Yamane H, Tao R. Development of molecular markers associated with sexuality in *Diospyros lotus* L and their application in *D kaki* Thunb [J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2014, 83 (3): 214-221
- [24] 张平贤, 何欢, 罗正荣, 杨勇, 王仁梓, 张青林. DISx-AF4S 标记在柿及其杂交后代性别鉴定中的有效性研究[J]. 园艺学报, 2016, 43(1): 47-54
Zhang P X, He H, Luo Z R, Yang Y, Wang R Z, Zhang Q L. Validation of male sex-linked DISx-AF4S Marker in persimmon and F₁ progenies[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(1): 47-54 (in Chinese)
- [25] 孙鹏, 李加茹, 韩卫娟, 刁松峰, 张嘉嘉, 傅建敏. 涩柿资源果实 CO₂ 脱涩难易及其与表型、内含物相关性[J]. 中国农业大学学报, 2016, 21(6): 28-40
Sun P, Li J R, Han W J, Diao S F, Zhang J J, Fu J M. CO₂ de-astringency status among astringent persimmon resources and its correlation with fruit morphological characteristics and contents of active ingredients [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2016, 21(6): 28-40 (in Chinese)
- [26] Yamada M, Taira S, Ohtsuki M, Sato A, Iwanami H, Yakushiji H, Wang R Z, Yang Y, Li G C. Varietal differences in the ease of astringency removal by carbon dioxide gas and ethanol vapor treatments among oriental astringent persimmons of Japanese and Chinese origin [J]. *Scientia Horticulturae*, 2002, 94(1/2): 63-72
- [27] Ikeda I, Yamada M, Kurihara A, Nishida T. Inheritance of astringency in Japanese persimmon [J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Scienc*, 1985, 54 (1): 39-45
- [28] Akagi T, Takeda Y, Yonemori K, Ikegami A, Kono A, Yamada M, Kanzaki S. Quantitative genotyping for the astringency locus in hexaploid persimmon cultivars using quantitative real-time PCR [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2010, 135(1): 59-66
- [29] Ikegami A, Eguchi S, Yonemori K, Yamada M, Sato A, Mitani N, Kitajima A. Segregations of astringent progenies in the F₁ populations derived from crosses between a Chinese pollination-constant nonastringent (PCNA) ‘Luo Tian Tian Shi’, and Japanese PCNA and pollination-constant astringent (PCA) cultivars of Japanese origin[J]. *Hortscience*, 2006, 41 (3): 561-563
- [30] Ikegami A, Yonemori K, Sato A, Yamada M, Sugiura A. Segregation of astringency in F₁ progenies derived from crosses between pollination-constant, nonastringent (PCNA) persimmon cultivars[J]. *HortScience*, 2004, 39(2): 371
- [31] 赵海静, 王璐, 朱俊菲, 赵海山, 杨萍, 高敬东. 丹霞苹果 F₁ 代主要性状遗传趋势研究[J]. 现代农业科技, 2018(4): 96-98, 101
Zhao H J, Wang L, Zhu J F, Zhao H S, Yang P, Gao J D. Study on genetic tendency of main characters in F₁ generation of ‘Danxia’ apple [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2018(4): 96-98, 101 (in Chinese)
- [32] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles [J]. *Ecology*, 1999, 80(5): 1455
- [33] 唐海强, 张飞, 陈发棣, 房伟民, 王楚楚, 陈素梅. 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, Fang W M, Wang C C, Chen S M. Heterosis and mixed genetic analysis of inflorescence traits of anemontyped *Chrysanthemum* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(5): 907-916 (in Chinese)

责任编辑: 董金波