

小麦抗源材料 0911-3 抗白粉病的主基因 + 多基因遗传分析

李 华,刘联正,杨兴圣,梁子英,沈玮囡,奚亚军,王竹林,刘曙东

(西北农林科技大学 农学院 陕西 杨凌 712100)

摘要: 为了解小麦抗源材料 0911-3 对白粉病的抗性遗传规律,以 0911-3 为母本与极度感病品系 1130-2 杂交,产生 P_1 、 P_2 、 F_1 、 BC_1 、 BC_2 和 F_2 共 6 个家系世代,分别以倒二叶病害严重度(MDS)和病程曲线下叶面积(AUDPC)为成株抗性指标,应用主基因 + 多基因混合遗传模型多世代联合分析方法进行遗传分析。结果表明,0911-3 对白粉病的 2 种成株抗性指标的遗传基础基本是一致的,都符合 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因遗传模型;2 对主基因都具有负向加性效应,可以增强抗病性,显性效应为正向,感病基因具有部分显性作用;2 对主基因间还存在各种相互作用,可以增强抗病性;分离世代以 F_2 主基因 + 多基因遗传率为最高,MDS 和 AUDPC 的遗传率分别为 91.87% 和 92.22%。

关键词: 小麦;白粉病;遗传模型;成株抗性

中图分类号: S435.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)01-0037-07

Major Plus Multi-gene Analysis of Resistance to Powdery Mildew in Wheat Strain 0911-3

LI Hua, LIU Lian-zheng, YANG Xing-sheng, LIANG Zi-ying, SHEN Wei-nan, XI Ya-jun, WANG Zhu-lin, LIU Shu-dong

(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, China)

Abstract: In order to realize the inheritance law of powdery mildew resistance in wheat 0911-3, six populations (P_1 , P_2 , F_1 , BC_1 , BC_2 and F_2) derived from the cross of 0911-3 \times 1130-2 were used to study the inheritance of powdery mildew resistance by the mixed major-gene plus polygene inheritance model with joint analysis method of multiple generations with using maximum disease severity(MDS) and area under the disease progress curve(AUDPC) as adult plant resistance index. The result suggested that the inheritance of powdery mildew resistance of wheat 0911-3 of two adult plant resistance index was consistent, all fitted two pairs of additive-dominance-epitasis major genes plus additive-dominance-epitasis polygene model(E model); Two major genes was negative additive effects, which can enhance resistance, the dominance effect was positive, infected gene was partial dominance effect; There were variety of effects between two major genes, which can enhance resistance; The major gene plus poly-genes heritability of the F_2 was the highest in segregative generation, the heritability of MDS and AUDPC were 91.87% and 92.22%.

Key words: Wheat; Powdery mildew; Inheritance model; Adult plant resistance

由白粉病菌(*Blumeriagraminis C. sp. tritici*)引起的小麦(*T. aestivum* L.)白粉病是小麦生产上的主要病害之一。随着肥水条件的提高,种植密度的加大,以及矮秆品种的大面积推广,致使白粉病的危害逐

年加重,给小麦生产造成了严重的损失^[1]。虽然采用化学药剂防治小麦白粉病效果明显,但这无疑增加了生产成本,更重要的是会造成环境污染。因此,培育和推广抗病品种已被公认为是防治小麦白粉病

收稿日期: 2012-12-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(30971768);“十二五”农村领域国家科技计划课(211AA100501);西北农林科技大学唐仲英植物育种项目基金

作者简介: 李 华(1987-),女,甘肃武威人,在读硕士,主要从事小麦遗传育种研究。

通讯作者: 王竹林(1965-),女,湖北老河口人,副教授,博士,主要从事小麦分子生物学研究。

刘曙东(1958-),男,湖北建始人,教授,硕士,主要从事小麦遗传育种研究。

最为经济、安全和有效的途径^[2]。小麦对白粉病的抗病性主要分为两类:一类是垂直抗性,又称生理小种专化抗性^[3]、苗期抗性^[4]、全生育期抗性^[5]或主效基因抗性^[6],它由1个或少数几个主效基因控制,病原菌侵染后产生过敏性坏死反应,表现出高抗或免疫,但由于具有病原菌生理小种专化性,会随着生理小种的变化丧失抗性,致使抗病性不持久、不稳定^[3];另一类是水平抗性,又称非小种专化抗性^[3]、成株抗性^[5]、高温成株抗性^[7]、慢病性^[3]或部分抗性^[8](本试验统一使用成株抗性)。该类抗性基因对病原菌无小种专化性或专化性弱,减少了品种对病原菌生理小种的选择压力,抗病性持久并稳定^[9],这在小麦、大麦和燕麦中都已得到证实^[10-12]。以往的研究认为成株抗性不含主效基因,由若干个微效基因所控制^[6,13],现有研究表明,聚合3~4个效应相对较大的主效基因亦可培育出接近免疫的成株抗性品种,也就是说成株抗性的遗传基础并非像以前报道的那样复杂^[13-14]。目前,国际上已有将成株抗性的利用作为小麦抗白粉病育种主流方向的趋势^[15]。

弄清小麦对白粉病成株抗性的遗传规律是有效利用成株抗病性、选育成株抗性小麦新品种的基础。小麦对白粉病的成株抗性已有许多研究报道。倪小文等^[16]对鲁麦21成株抗性研究中,发现至少存在4对抗性基因,其广义遗传力为0.53~0.78。贾海燕等^[17]发现,TA2027是一个高抗白粉病的一粒小麦种质,并利用了 F_2 群体和 F_3 家系的抗性鉴定资料分析其抗性遗传,结果表明,TA2027的抗性主要受染色体5AL上的一个隐性主效基因控制,该基因解释了59%以上的表型变异。符书兰等^[18]对八倍体小黑麦×普通小麦的 F_3 植株进行FISH分析和田间抗性鉴定,根据R染色体附加系的抗性表现推测5R染色体上带有对白粉病的抗性基因。赵小华等^[19]对矮秆芒麦、红头麦和大红头进行了苗期抗性遗传分析,发现这3个农家品种对白粉菌E09菌株的抗性均由1对隐性核基因控制。由于白粉病菌生理小种变异频繁,特别是成株抗性遗传基础复杂,不同的抗原材料可能具有不同的抗性遗传基础和模式。运用主基因+多基因混合遗传模型^[20]研究作物对白粉病抗性的遗传模型,在蔬菜作物中已有很多报道。咸丰等^[21]对野生甜瓜云甜-930白粉病抗性遗传分析中发现,野生甜瓜云甜-930对白粉病抗性遗传符合2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因遗传模型, F_2 主基因遗传率最高。沈丽平等^[22]对于黄瓜白粉病抗性遗传模型分析中,认为黄

瓜白粉病抗性遗传适合2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因遗传模型, F_2 主基因遗传率最高, BC_1 多基因遗传率最高。运用主基因+多基因混合遗传模型分析小麦白粉病成株抗性的遗传规律,尚未见报道。本研究运用该模型分析小麦0911-3白粉病成株抗性的遗传规律,丰富小麦对白粉病成株抗性的遗传学内容,为更有效地利用该抗原选育成株抗性小麦新品种奠定基础 and 提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

抗原材料0911-3是西北农林科技大学小麦分子育种课题组从波兰小麦与高感白粉病普通小麦品系中13的杂交后代中分离出的抗病品系,田间表现出典型的成株抗性特点。以0911-3为母本(P_1)与极度感病品系1130-2(P_2)杂交获得 F_1 , F_1 自交得到 F_2 群体;另外, F_1 分别与 P_1 和 P_2 回交获得 BC_1 和 BC_2 群体。

1.2 试验方法

1.2.1 田间试验 2011年10月上旬将上述 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 BC_1 、 BC_2 及感病对照小偃166种植在西北农林科技大学试验农场。行长1m,每行点播15粒,行距25cm。 P_1 、 P_2 和 F_1 各种植2行, BC_1 和 BC_2 各种植14行, F_2 种植20行。每4行种植2行感病对照作为诱发行,试验材料四周也种植诱发行,以便充分发病。整个生育期常规管理。

1.2.2 人工接种 2012年2月,在温室盆栽小偃166,采用拂扫法人工接种陕西关中白粉病菌流行小种关中4号,待充分发病后于田间试验材料春季返青期栽植在诱发行内。栽植后,每隔3~5d浇一次水,增加田间湿度。

1.3 抗病性鉴定

待感病对照充分发病后于5月23日开始第一次病情调查,以目测估计白粉孢子堆面积占倒二叶总面积的百分率为该株病害的严重度。以后每3d调查一次,直到叶片变黄为止。采用以下公式^[23]计算病程曲线下面积(Area under the disease progress curve, AUDPC)。

$$AUDPC = \sum_{i=4}^n (x_i + x_{i+1}) (T_{i+1} - T_i) / 2$$

式中*i*为调查次数,*n*为总调查次数,*X*为倒二叶病害严重度,*T*为调查时间。

以各株最高倒二叶病害严重度(MDS)和病程曲线下面积(AUDPC)为抗病性指标,应用盖钧镒、章元明提出的主基因+多基因混合遗传模型的多世代联合分析法,进行各种遗传模型的极大似然分析,

采用最小 AIC(Akaike’s information criterion) 值判别准则选择最佳模型 ,同时进行一组适合性检验 ,根据检验结果选择出最优遗传模型 ,采用最小二乘法估计出相应的基因效应值 ,分析遗传效应。

2 结果与分析

2.1 抗性表型分析

2.1.1 倒二叶病害严重度(MDS) 6 个世代群体植株对白粉病抗性反应的 MDS 值及其分布列于表 1。由表 1 可知 ,抗源材料 0911-3(P₁) 的 MDS 均小于 15% ,感病亲本的 MDS 均大于 60% ,反正弦转换后方差分析显示 ,双亲之间达到了极显著差异 ,说明

双亲对白粉病的抗性存在真实的差异。杂种 F₁ 分布在 31%~45% 之间 ,均值为 38% 介于双亲中间 ,但偏向 P₂ ,说明感病性属于部分显性。F₂ 群体的 MDS 均值为 40% ,分布在 5% ~ 90% 范围内 ,其分布为双峰曲线(图 1) ,方差分析表明 ,F₂ 植株间达到了显著水平 ,说明不同基因型的抗病性存在有显著差异 ,可以进一步进行数量遗传学分析。由表 1 还可以看出 ,F₁ 与抗源材料 P₁ 的回交 BC₁ 其抗性偏向于 P₁ ,而与感病亲本回交的 BC₂ 其病害反应则偏向于 P₂ ,但 2 种回交群体的病害反应都不完全同于回交亲本。上述分析说明 ,抗源材料 0911-3 对白粉病的抗性表现出典型的数量性状特点。

表 1 六个世代群体植株白粉病 MDS 值分布

Tab. 1 The distribution of powdery mildew MDS values in populations of six generations							
世代 Model	MDS 均值 / % Mean MDS	观察数 / 株 Numbers	分布 / 株 Distribution				
			0 ~ 15	16 ~ 30	31 ~ 45	46 ~ 60	> 60
P ₁	6	20	20				
P ₂	80	20					20
F ₁	38	26			26		
BC ₁	28	193	44	81	56	12	
BC ₂	54	130			24	93	13
F ₂	40	270	23	89	57	86	15

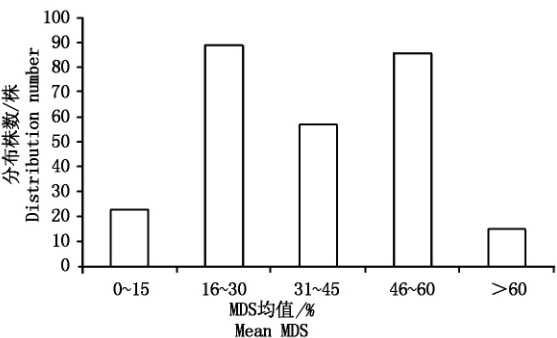


图 1 F₂ MDS 值分布

Fig. 1 The distribution of F₂ MDS values

2.1.2 病程曲线下叶面积(AUDPC) 6 个世代群体植株对白粉病抗性反应的 AUDPC 值及其分布列于表 2。由表 2 可知 ,抗源材料 0911-3(P₁) 的 AUD-PC 均小于 166% ,感病亲本的 AUDPC 均大于 560% ,

方差分析显示双亲之间达到了极显著差异 ,说明双亲对白粉病的抗性存在真实的差异。杂种 F₁ 分布在 250%~480% 之间 ,均值为 336% 介于双亲中间 ,但偏向与 P₂ 说明感病性属于部分显性。F₂ 群体的 AUDPC 均值为 315% ,分布在 15%~ 825% 范围内 ,分布图为双峰曲线(图 2) ,方差分析表明 ,F₂ 植株间达到了显著水平 ,说明不同基因型的抗病性存在有显著差异 ,可以进一步进行数量遗传学分析。由表 2 还可以看出 ,F₁ 与抗源材料 P₁ 的回交 BC₁ 其抗性偏向于 P₁ ,而与感病亲本回交的 BC₂ 其病害反应则偏向于 P₂ ,但 2 种回交群体的病害反应都不完全同于回交亲本。与 MDS 相似 ,AUDPC 亦表现出典型的数量性状特点。

表 2 六世代群体植株白粉病 AUDPC 值分布

Tab. 2 The distribution of powdery mildew AUDPC values in populations of six generations										
世代 Model	AUDPC 均值/% Mean AUDPC	观察数/株 Numbers	分布/株 Distribution							
			0 ~ 80	90 ~ 160	170 ~ 240	250 ~ 320	330 ~ 400	410 ~ 480	490 ~ 560	> 560
P ₁	56	20	13	7						
P ₂	687	20								20
F ₁	336	26				12	9	5		
BC ₁	204	193	15	69	67	20	17	5		
BC ₂	403	130			4	30	35	33	17	11
F ₂	315	270	29	40	44	30	44	38	23	22

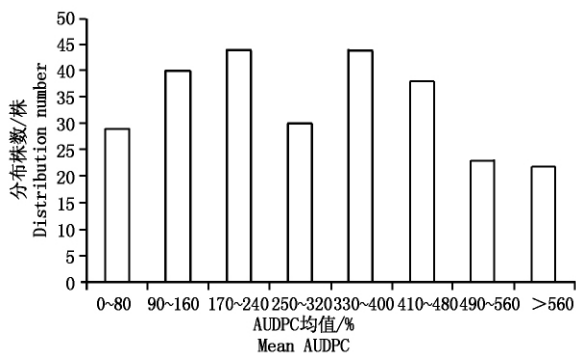


图2 F₂ AUDPC 值分布

Fig.2 The distribution of F₂ AUDPC values

表3 MDS 各种遗传模型的极大对数似然值和 AIC 值

Tab.3 The maximum log likelihood values and AIC values under various models estimated

模型 Model	极大对数似然值 MLV	AIC AIC value	模型 Model	极大对数似然值 MLV	AIC AIC value
A-1	-2 666.219 7	5 340.439 5	D	-2 556.574 2	5 137.148 4
A-2	-2 666.230 0	5 338.460 0	D-1	-2 569.141 6	5 156.283 2
A-3	-2 714.938 5	5 435.877 0	D-2	-2 569.138 7	5 154.277 3
A-4	-2 766.677 0	5 539.354 0	D-3	-2 569.740 2	5 155.480 5
B-1	-2 574.716 8	5 169.433 6	D-4	-2 566.328 1	5 148.656 3
B-2	-2 590.244 9	5 192.489 7	E	-2 551.648 2	5 129.296 4**
B-3	-2 591.147 0	5 190.293 9	E-1	-2 553.281 7	5 136.563 5**
B-4	-2 592.250 2	5 190.500 5	E-2	-2 569.037 8	5 160.075 7
B-5	-2 674.567 1	5 357.134 3	E-3	-2 562.958 0	5 143.916 0
B-6	-2 674.567 1	5 355.134 3	E-4	-2 568.715 6	5 153.431 2
C	-2 556.577 4	5 143.154 8	E-5	-2 578.570 8	5 175.141 6
C-1	-2 589.323 5	5 192.647 0	E-6	-2 678.475 6	5 372.951 2

注: ** . 表示 AIC 值较小,对应的模型为备选遗传模型。表 5 同。

Note: **. Show the AIC values of the candidate genetic models. The same as Tab. 5.

表4 MDS 遗传模型 E 和 E-1 的适合性检验

Tab.4 Tests for goodness of fit of model E and E-1

模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistics				
		U ₁ ²	U ₂ ²	U ₃ ²	nW2	Dn
E	P ₁	0.012(0.911 5)	0.469(0.493 4)	5.332(0.020 9)*	0.427 4*	0.307 1
	F ₁	0.007(0.932 8)	0.373(0.541 4)	7.667(0.005 6)*	0.663 0*	0.331 6*
	P ₂	0.000(1.000 0)	0.289(0.590 7)	4.627(0.031 5)*	0.388 6	0.250 0
	BC ₁	0.015(0.902 6)	0.079(0.779 1)	0.420(0.516 9)	0.254 7	0.099 5*
	BC ₂	0.123(0.725 3)	0.178(0.672 9)	0.107(0.743 2)	1.132 2*	0.213 8*
	F ₂	0.012(0.913 5)	0.005(0.942 0)	0.017(0.896 7)	0.452 9*	0.110 2*
E ₁	P ₁	0.001(0.979 1)	0.369(0.543 7)	5.416(0.020 0)*	0.426 1*	0.300 9
	F ₁	0.049(0.824 3)	0.222(0.637 2)	7.542(0.006 0)*	0.665 7*	0.323 4*
	P ₂	0.002(0.964 4)	0.338(0.561 2)	4.628(0.031 4)*	0.388 9	0.255 4
	BC ₁	0.007(0.931 8)	0.010(0.919 4)	0.542(0.461 6)	0.243 0	0.087 2
	BC ₂	0.144(0.704 1)	0.232(0.630 1)	0.207(0.648 8)	1.129 7*	0.213 4*
	F ₂	0.052(0.819 1)	0.007(0.932 6)	0.299(0.584 5)	0.483 3*	0.106 7*

注: 表中数据为均匀性检验统计量; nW2 为 Smirnov 检验统计量; Dn 为 Kolmogorov 检验统计量。* 表示 0.05 水平上差异显著。表 6 同。

Note: Values are the statistic of Uniformity test; nW2 is the statistic of Smirnov test; Dn is the statistic of Kolmogorov test. * indicates the different significance at $P < 0.05$ level. The same as Tab. 6.

2.2 遗传模型分析

2.2.1 倒二叶病害严重度 以倒二叶病害严重度为抗性指标进行 6 世代联合分析,得到 24 种遗传模型,各个模型的极大对数似然值和 AIC 值列于表 3。

根据最小 AIC 值原则,从各种模型中初步确定备选遗传模型为 E 和 E-1 模型并对备选模型进行适合性检验(表 4),选择统计量达到显著水平个数较少的模型作为最佳模型。结果表明 E 模型,即 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因是最佳模型。

2.2.2 病程曲线下叶面积 以病程曲线下面积为抗性指标进行 6 世代联合分析,得到 24 种遗传模

型,各个模型的极大对数似然值和 AIC 值列于表 5。

表 5 各种遗传模型的极大对数似然值和 AIC 值

Tab.5 The maximum log likelihood values and AIC values under various models estimated					
模型 Model	极大对数似然值 MLV	AIC AIC value	模型 Model	极大对数似然值 MLV	AIC AIC value
A-1	-1 113.469 6	2 234.939 2	D	-1 022.692 4	2 069.384 8
A-2	-1 121.451 1	2 248.902 1	D-1	-1 018.222 8	2 064.445 6
A-3	-1 162.515 5	2 331.031 0	D-2	-1 018.222 8	2 052.445 6**
A-4	-1 228.982 7	2 463.965 3	D-3	-1 018.232 8	2 052.465 8**
B-1	-1 028.532 2	2 077.064 5	D-4	-1 025.429 0	2 066.857 9
B-2	-1 041.357 7	2 094.715 3	E	-1 007.853 0	2 051.706 1**
B-3	-1 172.084 4	2 352.168 7	E-1	-1 012.475 8	2 054.951 7**
B-4	-1 065.661 6	2 137.323 2	E-2	-1 034.152 0	2 090.304 0
B-5	-1 101.833 1	2 211.666 3	E-3	-1 033.833 1	2 085.666 3
B-6	-1 101.832 2	2 209.664 3	E-4	-1 062.154 5	2 140.309 1
C	-1 025.039 3	2 070.078 6	E-5	-1 036.330 2	2 090.660 4
C-1	-1 062.615 1	2 139.230 2	E-6	-	-

根据最小 AIC 值原则 ,从各种模型中初步确定到显著水平个数较少的模型作为最佳模型。与备选遗传模型为 E、D-1、D-2 和 E-1 模型。进一步 MDS 相同 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因是最佳模型。对备选模型进行适合性检验(表 6) ,选择统计量达

表 6 E、D-2、D-3 和 E-1 模型的适合性检验

Tab.6 Tests for goodness of fit of model E D-2 D-3 and E-1						
模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistics				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW2	Dn
E	P ₁	0.042(0.838 5)	0.229(0.632 3)	1.266(0.260 6)	0.328 7	0.311 9
	F ₁	0.127(0.721 7)	0.188(0.664 7)	9.694(0.001 8)*	0.413 6	0.279 3*
	P ₂	0.103(0.747 9)	0.266(0.606 1)	0.668(0.413 6)	0.369 0	0.345 8*
	BC ₁	0.277(0.598 9)	0.366(0.545 4)	0.145(0.703 2)	0.644 4*	0.139 3*
	BC ₂	0.149(0.699 7)	0.442(0.506 1)	1.359(0.243 7)	0.113 4	0.070 0
D ₂	F ₂	0.627(0.428 6)	0.314(0.575 4)	0.681(0.409 3)	0.216 6	0.083 8*
	P ₁	0.507(0.476 4)	0.968(0.325 1)	1.389(0.238 6)	0.376 2	0.343 7*
	F ₁	0.533(0.465 3)	0.000(0.999 9)	8.000(0.004 7)*	0.412 7	0.283 2*
	P ₂	0.156(0.693 0)	0.402(0.525 9)	1.017(0.313 3)	0.377 3	0.350 2*
	BC ₁	0.039(0.843 8)	0.046(0.829 4)	0.010(0.921 1)	0.659 8*	0.141 8*
D ₃	BC ₂	0.014(0.904 9)	0.000(0.992 7)	0.181(0.670 1)	0.121 5	0.071 7
	F ₂	0.173(0.677 5)	0.088(0.766 6)	0.179(0.671 9)	0.181 8	0.073 3
	P ₁	0.508(0.476 2)	0.969(0.324 9)	1.388(0.238 7)	0.376 2	0.343 7*
	F ₁	0.531(0.466 2)	0.000(0.998 9)	7.998(0.004 7)*	0.412 5	0.283 2*
	P ₂	0.154(0.695 1)	0.399(0.527 4)	1.020(0.312 6)	0.377 0	0.350 0*
E ₁	BC ₁	0.038(0.844 7)	0.046(0.830 4)	0.010(0.921 5)	0.659 7*	0.141 8*
	BC ₂	0.015(0.902 9)	0.000(0.991 4)	0.184(0.667 7)	0.121 7	0.071 6
	F ₂	0.175(0.676 1)	0.089(0.765 0)	0.179(0.672 4)	0.181 8	0.073 4
	P ₁	0.059(0.808 7)	0.025(0.874 2)	2.468(0.116 2)	0.330 1	0.271 5
	F ₁	0.193(0.660 2)	1.149(0.283 7)	6.687(0.009 7)*	0.378 4	0.279 6*
	P ₂	0.305(0.580 6)	0.032(0.858 8)	2.038(0.153 4)	0.358 0	0.273 0
	BC ₁	0.856(0.355 0)	1.049(0.305 7)	0.265(0.606 7)	0.694 3*	0.146 8*
	BC ₂	1.431(0.231 5)	2.139(0.143 6)	1.480(0.223 8)	0.304 0	0.107 4
	F ₂	0.465(0.495 4)	0.033(0.855 6)	3.657(0.055 8)	0.310 6	0.0974*

2.3 遗传参数估计

2.3.1 倒二叶病害严重度 对所选的最优遗传模型估计遗传参数 结果列于表 7。由表 7 可知 ,控制 0911-3 倒二叶病害严重度的 2 对主基因的加性效应

分别为 -8.21 和 -8.06 ,能够降低 MDS 值增强抗病性;2 对主基因的显性效应分别为 3.13 和 2.02 ,说明增加倒二叶病害严重度 ,即感病基因为部分显性 这与对抗性表型的分析结论是一致的;加性 × 加

性效应(i) 为 9.65 ,显性 \times 显性效应(l) 为 5.64 ,表明加性 \times 加性效应明显大于显性 \times 显性效应。第 1 对主基因的加性效应与第 2 对主基因的显性互作效应 j_{ab} 为 -2.15 ,而第 1 对主基因的显性效应与第 2

对主基因的加性互作效应 j_{ba} 为 -1.19 ,均属于负向效应 ,有利于降低 MDS 值 ,增强抗病性。可见 ,0911-3 抗白粉病的 2 对主基因间的互作效应能够增强抗性。

表 7 MDS 的遗传参数估计

Tab.7 The estimate of genetic parameters for resistance of wheat powdery mildew

一阶参数 1st parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2nd parameter	估计值 Estimate		
			BC ₁	BC ₂	F ₂
m	12.83	σ_p^2	161.31	93.03	239.84
d _a	-8.21	σ_{mg}^2	61.06	35.59	124.64
d _b	-8.06	σ_{pg}^2	80.75	37.93	35.59
h _a	3.13	σ^2	19.50	19.50	19.50
h _b	2.02	$h_{mg}^2/\%$	37.85	38.85	51.97
i	9.65	$h_{pg}^2/\%$	50.06	40.78	39.90
l	5.64	$h_{mg+pg}^2/\%$	87.91	79.04	91.87
j _{ab}	-2.15	$1 - h_{mg+pg}^2/\%$	12.09	20.96	8.13
j _{ba}	-1.19				

BC₁、BC₂和 F₂的主基因遗传率分别为 37.85% ,38.85% 和 51.97% ;BC₁、BC₂ 和 F₂ 的多基因遗传率分别为 50.06% ,40.78% 和 39.90% ;F₂ 主基因的选择效率较 BC₁ 和 BC₂ 稍高 ,而 BC₁ 多基因选择效率比 BC₂ 和 F₂ 高一些 ;BC₁、BC₂ 和 F₂ 的主基因 + 多基因遗传率分别为 87.91% ,79.04% ,91.87% 。

2.3.2 病程曲线下叶面积 对最优遗传模型 ,进行遗传参数的估计。由表 8 可知 ,控制 0911-3 抗白粉病的 2 对主基因的加性效应分别为 -1.04 和 -1.04 ,能够降低 AUDPC 值 ,以增加抗病性 ,此外 ,2 对主基因的显性效应分别为 0.41 和 0.42 ,说明增加病程曲线下叶面积 ,感病基因为部分显性 ,与 MDS 的分析结论相一致。加性 \times 加性效应(i) 为 1.23 ,显性 \times 显性效应(l) 为 -0.34 ,显性 \times 显性效应属于负向效应 ,对于减小 AUDPC 具有一定的作用。第 1 对主基因的加性效应与第 2 对主基因的显性互作效应 j_{ab} 为 -0.33 ,而第 1 对主基因的显性效应与第 2 对主基因的加性互作效应 j_{ba} 为 -0.32 ,均属

于负向效应 ,有利于降低 AUDPC 值 ,增强抗病性。

BC₂和 F₂的主基因遗传率分别为 11% ,51.82% ,58.40% ;BC₁、BC₂ 和 F₂ 的多基因遗传率分别为 52.62% ,25.26% ,33.83% 。F₂ 主基因的选择效率较 BC₁ 和 BC₂ 高 ,而 BC₁ 多基因选择效率比 BC₂ 和 F₂ 高一些。而主基因 + 多基因遗传率 ,BC₁、BC₂ 和 F₂ 分别为 63.62% ,77.08% ,92.22% ,F₂ 为三者最高。环境方差在 7.78% ~36.38% 之间波动。

3 讨论

本研究发现 ,MDS 和 AUDPC 均符合 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因遗传模型。2 对主基因具有负向加性效应 ,可以增强抗病性 ,显性效应为正向 ,感病基因具有部分显性作用 ,2 对主基因的加性 \times 加性效应大于显性 \times 显性效应。多基因间互作也具有负向效应 ,可以增强抗病性。在分离世代中 ,F₂ 主基因遗传率比 BC₁ 和 BC₂ 稍高 ,BC₁ 多基因遗传率比 BC₂ 和 F₂ 高 ,F₂ 主

表 8 小明白粉病抗性的遗传参数估计

Tab.8 The estimate of genetic parameters for resistance of wheat powdery mildew

一阶参数 1st parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2nd parameter	估计值 Estimate		
			BC ₁	BC ₂	F ₂
m	1.42	σ_p^2	0.70	1.11	3.28
d _a	-1.04	σ_{mg}^2	0.08	0.58	1.92
d _b	-1.04	σ_{pg}^2	0.37	0.28	1.11
h _a	0.41	σ^2	0.26	0.26	0.26
h _b	0.42	$h_{mg}^2/\%$	11.00	51.82	58.40
i	1.23	$h_{pg}^2/\%$	52.62	25.26	33.83
l	-0.34	$h_{mg+pg}^2/\%$	63.62	77.08	92.22
j _{ab}	-0.33	$1 - h_{mg+pg}^2/\%$	36.38	22.92	7.78
j _{ba}	-0.32				

基因 + 多基因遗传率最高, MDS 和 AUDPC 的遗传率分别为 91.87% 和 92.22%。同时环境对小麦白粉病抗性具有一定的影响。

Bjarko 等^[24]用 AUDPC 描述小麦品种成株抗性的田间表现, 认为 AUDPC 比流行速率更适合成株抗性的鉴定。李丽华^[25]以 AUDPC < 166 作为成株抗性品种的筛选指标。以最高倒二叶严重度为筛选指标, 省时省事, 但是对于经验少的人来说, 有可能难以确定最佳调查时间。相对而言, 病程曲线下面积对于时间的把握, 简单易行得多; 但调查次数多, 费事; 还因为每个人的经验不同, 所以重复性不强。白粉病抗性鉴定标准较多, 不同的人亦有不同的看法, 未形成一个统一的标准。虽然每个筛选指标都有各自的优缺点, 但是每个筛选指标却都可以说明一定的问题。本试验采用倒二叶 MDS 和 AUDPC 进行遗传研究, 得到了较为一致的结论。

董攀^[26]在波兰小麦主要农艺性状分析中表明, 波兰小麦农艺性状存在丰富的遗传变异, 具有植株高大, 分蘖能力强, 小穗数多和千粒质量偏低等特点, 农艺性状累计贡献率为 94.28%, 其中穗型因子的贡献率最高, 达到 35.12%。王永朋^[27]等在探讨波兰小麦对普通小麦品质指标的改良作用之后, 得出波兰小麦对普通小麦蛋白质含量、沉降值和面筋含量具有显著改良作用。可见, 波兰小麦对普通小麦农艺性状的改良具有举足轻重的重要性, 且还在波兰小麦和小麦品系中 13 的杂交后代中发现具有抗白粉病的植株, 因此, 波兰小麦可以作为抗白粉病的种植资源加以利用, 以期改良普通小麦。

参考文献:

- [1] 刘万才, 邵振润. 我国小麦白粉病大区流行的气候因素分析[J]. 植保技术与推广, 1998, 18(1): 3-5.
- [2] 刘金元, 刘大钧. 小麦白粉病抗性基因研究进展[J]. 植物病理学报, 2000, 30(4): 289-295.
- [3] Roberts J, Caldwell R. General resistance (slow mildewing) to *Erysiphe graminis* f. sp. tritici in Knox wheat [J]. Molecular Genetics, 1970, 60: 1310.
- [4] Qayoum A, Line R F. High-temperature adult-plant resistance to stripe rust of wheat [J]. Phytopathology, 1985, 75: 1121-1125.
- [5] Gustafson G, Shaner G. Influence of plant age on the expression of slow-mildewing resistance in wheat [J]. Phytopathology, 1982, 72: 746-749.
- [6] Chen X M, Line R F. Inheritance of stripe rust resistance in wheat cultivars used to differentiate races of *Puccinia striiformis* in North America [J]. Euphytica, 1993, 71: 107-113.
- [7] Chen X M, Line R F. Gene action in wheat cultivars for durable high-temperature adult-plant resistance and interactions with race-specific seedling resistance to stripe rust caused by *Puccinia striiformis* [J]. Phytopathology, 1995, 85: 567-572.
- [8] Hautea R, Coffman W, Sorrells M *et al.* Inheritance of partial resistance to powdery mildew in spring wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1987, 73: 609-615.
- [9] Bennett F. Resistance to powdery mildew in wheat: A review of its use in agriculture and breeding programmes [J]. Plant Pathology, 1984, 33: 297-300.
- [10] McDonald B A, Line C. The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance [J]. Euphytica, 2002, 124: 163-180.
- [11] Jones I T, Davies I J E R. Partial resistance to *Erysiphe graminis* hordei in old European barley varieties [J]. Euphytica, 1985, 34: 499-507.
- [12] Jones I T, Hayes J D. The effect of sowing date on adult plant resistance to *Erysiphe graminis* sp. avenae in oats [J]. Ann Appl Biol, 1971, 68: 31-39.
- [13] Singh R P, Huerta-Espino J, Rajaram S. Achieving near-immunity to leaf and stripe rusts in wheat by combining slow rusting resistance genes [J]. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica Hungary, 2000, 35: 133-139.
- [14] Lu Y M, Lan C X, Liang S S *et al.* QTL mapping for adult-plant resistance to stripe rust in Italian common wheat cultivars *Libellula* and *Strampelli* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119: 1349-1359.
- [15] 何中虎, 夏先春, 罗 晶, 等. 国际小麦育种研究趋势分析[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(2): 154-156.
- [16] 倪小文, 阎 俊, 陈新民, 等. 鲁麦 21 慢白粉病抗性基因数目和遗传分析[J]. 作物学报, 2008, 34(8): 1317-1322.
- [17] 贾海燕, 姚国旗, 张政值, 等. 一个一粒小麦抗白粉病主效 QTL 的定位[J]. 分子植物育种, 2009, 7(4): 646-652.
- [18] 符书兰, 唐宗祥, 任正隆. 小麦 - 黑麦附加系的创制及 5R 抗白粉病新基因的发现[J]. 遗传, 2011, 33(11): 1258-1262.
- [19] 赵小华, 许红星, 李秀全, 等. 三个小麦农家品种的苗期抗白粉病遗传分析[J]. 植物保护, 2012, 38(2): 51-54.
- [20] 盖钧铭, 章元明, 王健康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [21] 咸 丰, 张 勇, 马建祥, 等. 野生甜瓜 '云甜 - 930' 抗白粉病主基因 + 多基因遗传分析[J]. 中国农业科学, 2011, 44(7): 1425-1433.
- [22] 沈丽平, 徐 强, Alfandi M, 等. 黄瓜白粉病遗传模型分析[J]. 江苏农业学报, 2011, 27(2): 361-365.
- [23] Jeger M J, Viljanen-Rollinson S L H. The use of the area under the disease-progress curve (AUDPC) to assess quantitative disease resistance in crop cultivars [J]. Theor Appl Genet, 2001, 102: 32-40.
- [24] Bjarko M E, Line R F. Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance in four cultivars of wheat [J]. Phytopathology, 1988, 78: 457-461.
- [25] 李丽华. 北方冬麦区小麦慢白粉病品种的筛选与鉴定[D]. 北京: 中国农科院, 2002.
- [26] 董 攀, 李 伟, 郑有良. 波兰小麦主要农艺性状分析[J]. 麦类作物学报, 2007, 27(2): 216-222.
- [27] 王永朋, 奚亚军, 王竹林, 等. 波兰小麦对普通小麦部分品质指标的改良作用[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(4): 741-744.