

蚕豆赤斑病抗性的主基因+多基因遗传分析

杜成章^{1#}, 龙珏臣^{1#}, 龚万灼¹, 朱振东², 宗绪晓², 张继君^{1*}

(1. 重庆市农业科学院特色作物研究所, 重庆 402160; 2. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要 赤斑病是世界蚕豆产区的主要病害, 严重威胁蚕豆安全生产。为明确蚕豆赤斑病的抗性遗传规律, 本研究用赤斑病抗性较好的蚕豆品种‘通蚕鲜8号’、‘启豆2号’分别与高感赤斑病蚕豆品种‘成胡10号’、‘成胡14号’配制杂交组合, 采用主基因+多基因混合遗传模型方法对2个组合6世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 BCP_1 、 BCP_2)的赤斑病抗性进行了遗传分析。结果表明, 蚕豆对赤斑病的抗性最适合遗传模型为E-0(两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因)。两对赤斑病抗性的主基因加性效应值在2个组合中分别为-40.43、2.16和-36.31、-3.86, 显性效应值分别为-15.22、-15.72和-5.98、-6.48。2个组合的主基因遗传率在 BCP_1 、 BCP_2 、 F_2 中分别是19.05%、51.99%、70.90%和19.29%、52.13%、77.35%, 多基因遗传率分别为0.0、19.9%和0.0、21.06%。本试验条件下, 蚕豆品种‘通蚕鲜8号’、‘启豆2号’对赤斑病抗性由2个主效基因控制, 同时受多基因修饰作用, 环境对其抗性影响较小。感病亲本对后代抗病性的负向影响较大, 在育种实践中需适当提高感病亲本的抗病性, 以提高后代的抗性水平。

关键词 蚕豆; 赤斑病; 主基因+多基因混合遗传模型; 抗性遗传

中图分类号: S 435.23 文献标识码: A DOI: 10.16688/j.zwbh.2018444

Analysis of major genes plus polygenes mixed inheritance for resistance to chocolate spot on faba bean

DU Chengzhang¹, LONG Juechen¹, GONG Wanzhuo¹, ZHU Zhendong², ZONG Xuxiao², ZHANG Jijun¹

(1. Research Institute of Specialty Crops, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 402160, China;
2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract Chocolate spot is one of the main diseases in the faba bean production areas in the world, which seriously threatens the production of faba bean. To confirm the inheritance of the resistance of faba bean to chocolate spot, the chocolate spot highly resistant varieties ‘Tongcanxian No. 8’ and ‘Qidou No. 2’ were crossed with the highly susceptible varieties ‘Chenghu No. 10’ and ‘Chenghu No. 14’, and the major gene plus polygene mixed genetic model was used to conduct a genetic analysis of the 2 cross combinations for 6 generations (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BCP_1 , BCP_2). The results indicated that the most suitable genetic model of faba bean chocolate spot resistance is E-0 (two additive-dominant-epistatic major gene + additive-dominant-epistatic polygene). Additive effect values of the two major chocolate spot resistance genes in the above two combinations were -40.43, 2.16 and -36.31, -3.86, and the dominant effect values were -15.22, -15.72 and -5.98, -6.48, respectively. The inheritability of major genes in the above two combinations was 19.05%, 51.99%, 70.90% and 19.29%, 52.13%, 77.35% in BCP_1 , BCP_2 and F_2 , and the inheritability of polygene was 0, 0, 19.9% and 0, 0, 21.06%, respectively. Therefore, chocolate spot resistance in faba bean might be controlled by two major genes, and modified by polygenes at the same time, while the environment had less impact on it. The susceptible parents had a negative effect on their derived generation’s resistance. In the breeding practice, it is required to improve the resistance of susceptible parents so as to improve the next generation’s disease resistance.

Key words faba bean; chocolate spot; major gene plus polygene mixed genetic model method; resistance breeding

收稿日期: 2018-10-16 修订日期: 2018-12-19

基金项目: 国家现代农业产业技术体系(CARS-09); 重庆市科技计划项目(cstc2015jcsf-nycgzhA80016); 稻豆轮作周年高效生产关键技术研究及示范(201303129)

* 通信作者 E-mail: zhangjijun98765@126.com
为并列第一作者

目前蚕豆在 55 个国家种植,面积约 220 万 hm²,年产量约 420 万 t^[1]。中国蚕豆生产面积和产量约占全球总量的一半^[2]。世界蚕豆种植面积正在减小^[3],其原因之一是病虫害引起的蚕豆产量不稳^[4]。赤斑病是世界蚕豆产区的主要病害^[5],在埃及、法国、马格里布等国家和地区^[6-7]以及中国部分蚕豆产区^[8-9],尤其是中国南方高降水地区发生特别严重。

灰葡萄孢 *Botrytis cinerea* Pers. et Fr. 和蚕豆葡萄孢 *Botrytis fabae* Sardina 是引起赤斑病的主要病原菌^[10]。轮作、推迟种植期以及使用杀菌剂^[11]等农艺措施对赤斑病只能起到部分防控作用,开发抗性品种才是该病害最有效的控制方法^[12-13]。在 20 世纪 80 年代,国际干旱地区农业研究中心和该病流行的主要蚕豆生产国将培养抗赤斑病蚕豆品种列为主要育种目标之一^[14]。但是,抗性育种工作进展并不顺利,仅有 1 个中抗赤斑病的蚕豆新品种‘通蚕鲜 8 号’通过鉴定并得到推广^[15-16]。

由于国内外对赤斑病抗性遗传基础研究报道较少,抗病遗传机制尚不明确,这在很大程度上制约了抗病育种工作的开展。近年来,在重庆市农业科学院的蚕豆赤斑病抗性育种工作中,杂交后代抗性往往低于抗性亲本,却高于感病亲本,很难选择出抗性新种质。分析蚕豆对赤斑病抗性遗传规律、鉴定抗性基因、创造新的抗性种质资源,是提高蚕豆品种抗病能力的有效途径。本文采用主基因+多基因混合遗传模型分析方法研究蚕豆对赤斑病的抗性遗传规律,探索抗性主基因与多基因的作用及其相对重要性,为拓宽抗病品种的遗传基础,培育抗病品种提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

2009 年、2010 年连续两年对来自不同遗传背景下的国内外 2 136 份蚕豆资源,通过田间鉴定,根据其赤斑病发病程度筛选出赤斑病抗性品种‘通蚕鲜 8 号’和‘启豆 2 号’以及感病品种‘成胡 10 号’和‘成胡 14 号’。

1.2 方法

1.2.1 试验设计

试验于重庆市渝西作物试验站进行,2006 年至今该田块已经连续多年高发蚕豆赤斑病。2011 年以感病品种 P₁(‘成胡 10 号’)为母本(S₁)和抗性品

种 P₂(‘通蚕鲜 8 号’)为父本(MR₁)、感病品种 P₁(‘成胡 14 号’)为母本(S₂)和抗性品种 P₂(‘启豆 2 号’)为父本(MR₂)组配两个杂交组合^[7],获得 F₁(S₁×MR₁)和 F₁(S₂×MR₂)种子。2012 年分别用双亲回交和自交,2 个组合分别得到 BCP1(S₁/MR₁ // S₁)、BCP2(S₁/MR₁ // MR₁)、F₂(S₁ × MR₁)群体和 BCP1(S₂/MR₂ // S₂)、BCP2(S₂/MR₂ // MR₂)、F₂(S₂ × MR₂);从而获得两个杂交组合的 6 个基本世代群体,即 P₁、P₂、F₁、F₂、BCP₁、BCP₂ 群体。2013 年种植 6 个世代进行抗赤斑病鉴定,采用随机区组设计,3 次重复。P₁、P₂、F₁ 设为 10 行区,BCP₁、BCP₂、F₂ 设为 20 行区。小区行长 20 m,行距 40 cm,窝距 25 cm,每窝留苗 2 株。采用田间自然发病,待鉴定材料每播种 2 行再播种 1 行‘成胡 10 号’(HS)作为感染源。2013 年 10 月 27 日播种,常规田间管理。

1.2.2 发病程度鉴定

待赤斑病充分发生时,即盛荚期进行病情调查,S₁、S₂、F₁、BCP₁、BCP₂ 实际调查株数都为 60 株,F₂ 实际调查株数为 120 株,每株分上部、中上部、中部、中下部、下部 5 个部分调查,每部分随机调查 10 片小叶,发病程度以病斑面积占叶面积的百分数表示。为了提高数据分析的精确性,本文将发病程度划分为 11 个级别,分级标准如下。L0 为叶片干净无病斑;L1 为叶片上仅有少数针尖状病斑,病斑占叶面积≤10%;L2 为叶片上病斑散生,10%<病斑占叶面积≤20%;L3 为叶片上病斑散生,20%<病斑占叶面积≤30%;L4 为叶片上病斑散生,30%<病斑占叶面积≤40%,有少量落叶;L5 为叶片上病斑多散生,40%<病斑占叶面积≤50%,有少量落叶;L6 为叶片上病斑多散生,50%<病斑占叶面积≤60%,有少量落叶;L7 为叶片和荚果上病斑多且大,60%<病斑占叶面积≤70%,有半数叶片枯死或脱落;L8 为叶片和荚果上病斑多且大,70%<病斑占叶面积≤80%,有半数以上叶片枯死或脱落;L9 为叶片和荚果上病斑多且大,80%<病斑占叶面积≤90%,绝大多数叶片枯死或脱落;L10 为植株发黑死亡,90%<病斑占叶面积≤100%。

1.2.3 数据统计分析

利用 DPS 15.10 统计分析软件进行基本统计量、相关系数及多组数据差异显著性比较。应用主基因+多基因混合遗传模型的多世代联合分析法^[17],并结合植物数量性状分离分析(SEA)^[18]软

件,进行数据处理和遗传模型分析。通过极大似然分析和迭代最大期望算法 (iterated expectation and conditional maximization, IECM) 对混合分布中的相关参数作出估计。采用最小赤池信息量准则 (Akaike's information criterion, AIC),选取 AIC 值最小及与最小 AIC 值比较接近的遗传模型作为备选模型,并进行适合性检验,包括均匀性检验 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 , Smirnov 检验 nW^2 和 Kolmogorov 检验 D_n , 根据达到显著水平统计量最少的原则, 检验结果确定最佳遗传模型, 并用最小二乘法估计出相应的基因效应值、方差及相关遗传参数。群体的多基因方差 $\sigma_{pg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_{mg}^2 - \sigma^2$, 主基因遗传率 $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2 \times 100\%$, 多基因遗传率 $h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2 \times 100\%$, 其中 σ_{mg}^2 、 σ_{pg}^2 、 σ_p^2 和 σ^2 分别表示主基因方差、多基因方差、表型方差和环境方差。

2 结果与分析

2.1 发病程度数据分析

由表 2 可见,两个组合群体的感病亲本 P_1 都在本组 6 个世代群体中发病程度最重,极显著高于抗病品种 P_2 。2 个组合群体的 2 个回交组合 BCP_1 、 BCP_2 的平均发病程度,均介于本组合 2 个亲本之间,2 个组合的回交群体 BCP_1 平均发病程度均低于 P_1 , 高于 P_2 , 高于双亲的平均值, BCP_2 则低于双亲的平均值。2 个组合的 F_1 和 F_2 群体平均发病等级都低于本组合双亲的平均值。2 个组合的 BCP_1 和 BCP_2 均表现为偏态性不连续分布, BCP_1 偏向感病亲本 P_1 , BCP_2 偏向抗病亲本 P_2 , F_2 病情呈连续分布且显示多峰,说明 2 个抗性亲本的抗赤斑病的遗传明显地表现出主基因+多基因遗传特征。

表 1 6 个世代群体植株赤斑病发病程度的次数分布¹⁾

Table 1 Frequency distribution of chocolate spot severity in the populations of six generations

组合群体 Cross population	世代 Generation	发病程度的频次 Incidence frequency					观察数 Number	病斑面积占叶面积百分比/% Percentage of lesion area
		L4	L5	L6	L7	L8		
I	$P_1(S_1)$	0	0	0	0	10	10	(74.5±1.72)A
	$P_2(MR_1)$	10	0	0	0	0	10	(31.7±1.25)D
	$F_1(S_1 \times MR_1)$	0	20	0	0	0	20	(44.20±1.51)C
	$BCP_1(S_1/MR_1//S_1)$	0	0	60	0	0	60	(54.82±1.54)B
	$BCP_2(S_1/MR_1//MR_1)$	0	60	0	0	0	60	(44.20±1.45)C
	$F_2(S_1 \times MR_1)$	19	82	8	4	7	120	(46.10±9.28)C
II	$P_1(S_2)$	0	0	0	0	10	10	(74.90±0.99)A
	$P_2(MR_2)$	0	10	0	0	0	10	(44.00±1.05)C
	$F_1(S_2 \times MR_2)$	0	20	0	0	0	20	(46.55±1.28)C
	$BCP_1(S_2/MR_2//S_2)$	0	0	60	0	0	60	(57.48±1.07)B
	$BCP_2(S_2/MR_2//MR_2)$	0	60	0	0	0	60	(44.13±1.38)C
	$F_2(S_2 \times MR_2)$	0	15	93	1	11	120	(56.05±7.58)B

1) 表中数据为平均值±标准差。 $L_0, L_1, L_2, L_3, L_9, L_{10}$ 这 5 个等级的发病单株的频次都为 0, 本表中不再列出。表中是在相同组合群体下进行显著性分析,大写字母表示在 0.01 水平差异极显著。

Data in this table are mean ± ST. The frequencies of $L_0, L_1, L_2, L_3, L_9, L_{10}$ are all 0, not listed in this table. The significance of difference is analyzed statistically in the same group. The uppercase letters indicate significant difference at 0.01 level.

2.2 蚕豆赤斑病抗性遗传模型的确定和检验

利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型的 6 世代($P_1, P_2, F_1, BCP_1, BCP_2, F_2$)联合分析方法分析, 分别获得 1 对主基因(A类模型)、2 对主基因(B类模型)、多基因(C类模型)、1 对主基因+多基因(D类模型)和 2 对主基因+多基因(E类模型)等 5 类 24 种遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值(表 2)。根据最小 AIC 值原则, 从各种模型中初步确定 2 个组合的备选遗传模型均为 D-1、D-2、D-4 和 E-0 模型。

进一步对备选模型进行适合性检验(均匀性检验、Smirnov 检验和 Kolmogorov 检验的 5 个统计量 $U_1^2, U_2^2, U_3^2, nW^2$ 和 D_n), 选择统计量达到显著水平个数较少的模型作为最佳模型。备选模型的适合性测验结果表明(表 3), 在组合 I ($S_1 \times MR_1$) 中, E-0 模型有 5 项统计量达到显著或极显著差异, D-1、D-2、D-4 模型都有 11 项统计量达到显著或极显著差异, 因此 E-0 模型是该组合的最佳模型。在组合 II ($S_2 \times MR_2$) 中, E-0 模型有 7 项达到显著或极显著差异, D-1、D-2、D-4 模型都有 11 项统计量达到显著或

极显著差异,因此也是 E-0 模型是该组合的最佳模型。两年份的最优遗传模型均是 E-0 模型,即两对

加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型。

表 2 $S_1 \times MR_1$ 与 $S_1 \times MR_1$ 组合后代各遗传模型的 AIC 值Table 2 AIC values of the genetic models from $S_1 \times MR_1$ and $S_1 \times MR_1$

模型 Model	极大对数似然值 Maximum log-likelihood value		AIC 值 AIC value		模型 Model	极大对数似然值 Maximum log-likelihood value		AIC 值 AIC value		
	I		II			I		II		
A-1	-883.53	-787.32	1 775.07	1 582.65	D-0	-690.94	-666.60	1 405.88	1 357.21	
A-2	-944.70	-833.94	1 895.40	1 673.87	D-1	-644.74	-632.01	1 307.48	1 282.03	
A-3	-999.30	-951.31	2 004.60	1 982.37	D-2	-644.74	-632.01	1 305.48	1 280.03	
A-4	-880.49	-869.55	1 766.98	1 688.66	D-3	-753.61	-729.28	1 523.22	1 474.55	
B-1	-665.25	-644.64	1 350.50	1 309.27	D-4	-644.92	-632.02	1 305.84	1 280.04	
B-2	-681.11	-725.06	1 374.22	1 462.12	E-0	-640.55	-626.66	1 317.10	1 289.32	
B-3	-947.73	-909.16	1 903.45	1 826.32	E-1	-697.56	-640.18	1 425.12	1 310.37	
B-4	-905.15	-889.54	1 816.30	1 785.08	E-2	-759.22	-737.53	1 540.45	1 497.07	
B-5	-990.21	-950.35	1 988.41	1 908.71	E-3	-750.94	-727.38	1 519.89	1 472.76	
B-6	-879.47	-857.59	1 726.18	1 628.37	E-4	-759.22	-737.54	1 534.45	1 491.07	
C-0	-690.86	-666.53	1 401.73	1 353.05	E-5	-759.22	-737.54	1 536.45	1 493.07	
C-1	-753.41	-735.02	1 520.82	1 484.04	E-6	-4 281.83	-4 153.56	8 579.67	8 248.48	

表 3 备选模型 E-0、D-1、D-2、D-3、D-4 的适合性检验¹⁾

Table 3 Tests for goodness of fit of model E-0, D-1, D-2, D-3

组合 Cross	模型 Model	群体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
I	E-0	S1	0.093	0.103	0.011	0.126 6*	0.258 5*
		F1	0.241	0.506	0.896	0.310 2*	0.330 6
		S2	0.000	0.017	0.270	0.185 3*	0.300 0*
		BCP1	0.056	0.050	0.000	0.607 0	0.263 5
		BCP2	0.404	0.802	1.252	0.510 7	0.230 6
		F2	1.305	0.836	0.587	0.522 3	0.162 7
	D-1	S1	0.059	0.139	0.304	0.124 8*	0.263 0*
		F1	0.156	0.226	0.139	0.274 5*	0.311 5*
		S2	0.000	0.039	0.633	0.185 5*	0.300 0*
		BCP1	42.390 *	40.382 *	0.041	5.015 0	0.540 2
D-2	D-2	BCP2	0.234	0.426	0.548	0.517 6	0.255 5
		F2	6.364 *	10.662 *	10.826 *	1.261 4	0.205 4
		S1	0.059	0.139	0.304	0.124 8*	0.263 0*
		F1	0.156	0.226	0.139	0.274 5*	0.311 5*
		S2	0.000	0.039	0.633	0.185 5	0.300 0
	D-4	BCP1	42.390 *	40.382 *	0.041	5.015 0	0.540 2
		BCP2	0.234	0.426	0.547	0.517 6	0.255 5
		F2	6.362	10.660	10.831	1.261 4	0.205 4
		S1	0.059	0.140	0.304	0.124 9*	0.263 1*
		F1	0.156	0.226	0.138	0.274 4*	0.311 4*

续表3 Table 3(Continued)

组合 Cross	模型 Model	群体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
II	E-0	S1	0.093	0.103	0.010	0.126 7*	0.258 4*
		F1	0.242	0.511	0.909	0.310 8*	0.330 9
		S2	0.000	0.017	0.266	0.185 3*	0.300 0*
		BCP1	0.060	0.065	0.005	0.612 3	0.265 1
		BCP2	0.488	1.016	1.762	0.524 5	0.230 6
		F2	5.772*	4.667*	0.440	1.391 7	0.254 2
	D-1	S1	0.059	0.139	0.304	0.124 8*	0.263 0*
		F1	0.156	0.226	0.139	0.274 5*	0.311 5*
		S2	0.000	0.039	0.633	0.185 5*	0.300 0*
		BCP1	42.390	40.382*	0.041	5.015 0	0.540 2
D-2	BCP2	BCP2	0.234	0.427	0.548	0.517 7	0.255 5
		F2	2.674*	6.441*	14.585*	1.336 9	0.270 2
		S1	0.059	0.139	0.304	0.124 8	0.263 0
		F1	0.156	0.226	0.139	0.274 5	0.311 5
		S2	0.000	0.039	0.633	0.185 5	0.300 0
	F2	BCP1	42.390*	40.382*	0.041	5.015 0	0.540 2
		BCP2	0.234	0.427	0.548	0.517 7	0.255 5
		F2	2.674*	6.442*	14.585*	1.337 0	0.270 2
		S1	0.059	0.140	0.304	0.124 9*	0.263 1*
		F1	0.156	0.226	0.138	0.274 4*	0.311 4*
D-4	F2	S2	0.000	0.039	0.633	0.185 5*	0.300 0*
		BCP1	42.389*	40.382*	0.041	5.014 9	0.540 1
		BCP2	0.232	0.424	0.547	0.517 3	0.255 4
		F2	2.673*	6.439*	14.577*	1.336 2	0.270 1

1) U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量; nW^2 为 Smirnov 检验统计量; D_n 为 Kolmogorov 检验统计量。* 表示 0.05 水平上差异显著。

U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 are the statistics of uniformity test; nW^2 is the statistic of Smirnov test; D_n is the statistic of Kolmogorov test. * indicates different significance at $P < 0.05$ level.

2.3 蚕豆赤斑病抗性遗传模型的参数估计

利用最小二乘法对获得的最适遗传模型(E-0 模型)估计一阶遗传参数和二阶遗传参数(表 4、表 5)。结果表明,2 个组合,控制蚕豆抗赤斑病的 2 对主基因的加性效应分别为 -40.43、2.16 和 -36.31、-3.86,只有组合 I 的第 2 主基因的加性效应为正值,且数值相对较小,其余都为负值,这说明加性效应以负向效应为主,即感病亲本对后代抗病性的负向影响比较大;2 个基因的显性效应分别为 -15.22、-5.98 和 -15.72、-6.48,加性基因的显性效应均为负值,也验证了感病亲本对后代抗病性的负向影响较大。同时,2 个组合的 $|h_a/d_a| < 1$, $|h_b/d_b| > 1$ 说明控制赤斑病抗性的第 1 主基因以加性效应为主,第 2 主基因以显性效应为主。

此外,2 对主基因间加性×加性效应 i 都为负值有利于抗病,而显性×显性效应 l 都为正值,不利于抗病。第 1 主基因的加性效应与第 2 主基因的显性

效应间互作效应 j_{ab} 分别为 7.85 与 1.89,而第 1 主基因的显性效应与第 2 主基因的加性效应间互作效应 j_{ba} 分别为 -0.12 与 5.99,对抗病几乎无有利影响,且作用相对较小。可见,在赤斑病抗性的遗传中,两主基因的加性效应、显性效应起到了重要作用,上位性效应作用相对较小。

2.4 蚕豆赤斑病抗性遗传模型的抗性分析

从二阶遗传参数来看,2 个组合的蚕豆赤斑病抗性 BCP₁、BCP₂ 和 F₂ 分离世代群体主基因遗传率分别为 19.05%、51.99%、70.90% 和 19.29%、52.13%、77.35%,多基因的遗传率分别为 0.00%、0.00%、19.90% 和 0.00%、0.00%、21.06%,各世代的主基因遗传率都大于相应世代的多基因遗传率,可见在蚕豆赤斑病抗性遗传体系中,主效基因的遗传贡献占主要部分,同时受多基因部分修饰作用。环境方差仅占总表型方差的 1.6%~9.2%,环境对其抗性存在影响较小。

**表 4 最适遗传模型 E-0 下蚕豆赤斑病抗性的
一阶遗传参数估计¹⁾**

**Table 4 Estimates of univalent parameters for resistance of
melon powdery mildew under the E-0 model**

一阶参数 Univalent parameter	估计值 Estimate	
	S ₁ × MR ₁	S ₂ × MR ₂
d _a	-40.43	-36.31
d _b	2.16	-3.86
h _a	-15.22	-5.98
h _b	-15.72	-6.48
i	-15.19	-5.88
j _{ab}	7.85	1.89
j _{ha}	-0.12	5.99
l	15.85	6.73
h _a /d _a	0.38	0.16
h _b /d _b	-7.27	1.68

1) d_a、d_b: 第一、二主基因的加性效应; h_a、h_b: 第一、二主基因的显性效应; i: 2个主基因之间的加性×加性互作效应; j_{ab}: 2个主基因之间的加性×显性互作效应; j_{ha}: 2个主基因之间的显性×加性互作效应; l: 2个主基因之间的显性×显性互作效应; h_a/d_a: 第一主基因的势能比值; h_b/d_b: 第二主基因的势能比值。

d_a, d_b: Additive effects of the first and second major genes; h_a, h_b: Dominant effects of the first and second major genes; i: The epistatic effect of additive × additive between two major genes; j_{ab}: The epistatic effect of additive × dominant between two major genes; j_{ha}: The epistatic effect of dominant × additive between two major genes; l: The epistatic effect of dominant × dominant between two major genes; h_a/d_a: Dominant potential ratio of the first major genes; h_b/d_b: Dominant potential ratio of the second major genes.

**表 5 最适遗传模型 E-0 下蚕豆赤斑病抗性的
二阶遗传参数估计¹⁾**

**Table 5 Estimates of bivalent parameters for resistance of
melon powdery mildew under the E-0 model**

二阶参数 Bivalent parameter	世代 Generation	估计值/% Estimate	
		S ₁ × MR ₁	S ₂ × MR ₂
表型方差(σ_p^2)	BCP ₁	1.14	1.14
Phenotypic variance	BCP ₂	1.91	1.91
	F ₂	86.17	57.44
主基因方差(σ_{mg}^2)	BCP ₁	0.22	0.22
Major gene variance	BCP ₂	1.00	1.00
	F ₂	68.11	44.43
多基因方差(σ_{pg}^2)	BCP ₁	0.00	0.00
Polygenic variance	BCP ₂	0.00	0.00
	F ₂	17.15	12.10
环境方差(σ_e^2)	BCP ₁	0.92	0.92
Environment variance	BCP ₂	0.92	0.92
	F ₂	0.92	0.92
主基因遗传率(h_{mg}^2)/%	BCP ₁	19.05	19.29
Major gene heritability	BCP ₂	51.99	52.13
	F ₂	70.90	77.35
多基因遗传率(h_{pg}^2)/%	BCP ₁	0.00	0.00
Polygenic heritability	BCP ₂	0.00	0.00
	F ₂	19.90	21.06

1) σ_p^2 : 表型方差; σ_{pg}^2 : 多基因方差; σ_{mg}^2 : 主基因方差; σ_e^2 : 环境方差; h_{mg}^2 (%): 主基因遗传率; h_{pg}^2 (%): 多基因遗传率。 σ_p^2 : Phenotypic variance; σ_{pg}^2 : Polygenic variance; σ_{mg}^2 : Major gene variance; σ_e^2 : Environment variance; h_{mg}^2 (%): Major gene heritability; h_{pg}^2 (%): Polygenic heritability。

3 讨论

制约蚕豆赤斑病抗性育种的主要因素是缺乏有效的抗性种质, 已经报道的抗性种质主要来自哥伦比亚、厄瓜多尔、中国、意大利、约旦、黎巴嫩、西班牙, 但大多未进入市场^[3,19], 本文所选用的抗性种质与感病种质都是市场化比较成熟的品种, 而且常被中国的育种家当做杂交亲本利用, 因此, 本文所形成的结论对今后中国蚕豆抗性育种具有指导意义。

本文将蚕豆赤斑病发病程度划分为 11 个等级, 与传统的 6 个等级鉴定方法^[7,20]相比, 该方法对蚕豆赤斑病发病程度的描述更加精准, 能够将传统方法难以界定的“中间型”重新分类, 进而提高了分析结果的准确性。

本文所选的两个组合 BCP₁ 和 BCP₂ 对赤斑病的抗性均表现为偏态性不连续分布, F₂ 痘情呈连续分布且显示多峰, 选用主基因+多基因模型进行遗传模型和效应分析是恰当的。本研究结果表明, 蚕豆赤斑病抗性遗传符合两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因(E-0)模型, 主效基因的遗传贡献占主要部分, 且两主基因的加性效应、显性效应起到了重要作用, 多基因起到部分修饰作用。这与 Noorka 等^[22]研究结论不一致, 他们认为蚕豆赤斑病抗性具有单基因显性遗传的特征。本文的结论与 Beyene 等^[22]的研究结果相近, 他们认为蚕豆赤斑病抗性属于数量性状遗传, 存在单个或多个加性效应基因控制。

Beyene 等^[23]的研究结论显示, 蚕豆赤斑病抗性具有较高遗传力, 可以利用表型选择来改进蚕豆的抗性。而本研究结果显示, 两个组合的两对主基因加性和显性效应值几乎全部为负, 说明感病亲本对后代抗性影响的效应为负, 在抗性亲本与感病亲本的单交(single cross)后代群体中难以选择到优良的抗性种质。因此, 在今后的赤斑病抗性育种实践中需适当提高亲本的抗性, 还需利用复合杂交、回交等手段提高后代的抗病性。

本研究将‘成胡 14’用作赤斑病感病亲本, 而余东梅等^[24]认为‘成胡 14’是赤斑病抗性种质。但本研究的结果显示, ‘成胡 14’田间发病程度高达 74.90% ± 0.99%, 且对后代抗性影响的效应为负值, 说明该品种不适合用作蚕豆赤斑病抗性育种的亲本。这种结果的出现的原因可能是由于环境差异造成的。在本研究前期的基础性工作表明, 余东梅等所在地区与本试验所在地区相隔约 300 km, 两地病原物致病性和生理小种均一致, 但本试验所在地区的降水量、空气湿

度、气温均高于余东梅等所在地区,更容易诱发蚕豆赤斑病,从而导致了鉴定结果的不同。

本研究结果还表明,蚕豆赤斑病抗性主基因的遗传占据主导作用,多基因的遗传率在 BCP_1 、 BCP_2 接近于 0,两个组合的主基因和多基因遗传率都在 F_2 表现最大。 F_2 主基因的选择效率最高,建议在今后的蚕豆赤斑病抗性育种实践中,在该世代进行严格选择。

本研究利用主基因+多基因混合遗传模型分析了蚕豆赤斑病抗性的遗传,并检测出两对主基因的存在与效应,同时还分析了微效基因的综合表现。下一步需要将单株产量、表型性状结合分子标记进行遗传定位分析,从分子水平上阐述赤斑病抗性的基因及其遗传调控网络,发掘与赤斑病抗性及产量相关性状紧密连锁的分子标记,实现蚕豆抗赤斑病分子标记辅助育种。

4 结论

蚕豆赤斑病抗性受两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因控制(E-0 模型),显性效应值和加性效应值基本同为负向,控制赤斑病抗性的第 1 对主基因以加性效应为主,第 2 对主基因以显性效应为主。各世代的主基因遗传率都大于相应世代的多基因遗传率,说明在其后代选育抗病品系,要重点考虑主基因的影响。

参考文献

- [1] FAOSTAT. World statistics on faba bean [EB/OL]. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. <http://faostat.fao.org/>, 2017.
- [2] 王海飞,关建平,马钰.中国蚕豆种质资源ISSR标记遗传多样性分析[J].作物学报,2011,37(4): 595-602.
- [3] SILLERO J C, VILLEGAS-FERNÁNDEZ A M, THOMAS J, et al. Faba bean breeding for disease resistance[J]. Field Crops Research, 2010, 115(3): 297-307.
- [4] STODDARD F L, NICHOLAS A H, RUBIALES D, et al. Integrated pest, disease and weed management in faba bean [J]. Field Crops Research, 2010, 115(3): 308-318.
- [5] 王晓鸣,朱振东,段灿星.蚕豆豌豆病虫害鉴别与控制技术[M].北京:中国农业科学技术出版社,2007: 1-5.
- [6] BOUHASSAN A, SADIKI M, TIVOLI B. Evaluation of a collection of faba bean (*Vicia faba* L.) genotypes originating from the Maghreb for resistance to chocolate spot (*Botrytis fabae*) by assessment in the field and laboratory [J]. Euphytica, 2004, 135(1): 55-62.
- [7] TIVOLI B, BARANGER A, AVILA C M, et al. Screening techniques and sources of resistance to foliar diseases caused by major necrotrophic fungi in grain legumes [J]. Euphytica, 2006, 147(1/2): 223-253.
- [8] 王淑英,柴琦.甘肃省春蚕豆叶部病害病原鉴定及主要病害[J].植物保护学报,2000,27(2):121-125.
- [9] 王淑英,南志标,刘福.甘肃蚕豆赤斑病及轮斑病的为害分析及经济阈值研究[J].植物保护学报,1997,24(4): 371-372.
- [10] 顾和平,陈新,陈华涛,等.不同杀菌剂对蚕豆赤斑病防治效果试验[J].南方农业学报,2012, 43(3): 329-331.
- [11] 赵晓武,严瑞飞,张永辉,等.赤斑病、褐斑病对蚕豆的为害分析和经济阈值的探讨[J].植物保护学报,1992,19(3):270.
- [12] MAALOUF F, AHMED S, SHAABAN K, et al. New faba bean germplasm with multiple resistances to *Ascochyta* blight, chocolate spot and rust diseases [J]. Euphytica, 2016, 211(2): 157-167.
- [13] EL-FIKI I A I. Efficiency of commercial active dry yeast for controlling the faba bean chocolate spot disease, caused by the fungus, *Botrytis fabae* [J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2017, 27(1): 59.
- [14] 梁训义,周惠静,王政逸.蚕豆种质资源对赤斑病的抗性鉴定与筛选[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),1992 (3): 40-45.
- [15] 杜成章,李艳花,孟鸿菊,等.重庆蚕豆产业可持续发展的思考[J].安徽农业科学,2015, 43(6): 337-338.
- [16] 汪凯华,王学军,缪亚梅,等.优质鲜食大粒蚕豆通蚕鲜 8 号的选育和栽培要点[J].江苏农业科学,2013, 41(11): 113-115.
- [17] 盖钧镒,康元明.植物数量性状遗传体系[M].北京:科学出版社,2003.
- [18] 曹锡文,刘兵,章元明.植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制[J].南京农业大学学报,2013,36(6): 1-6.
- [19] SILLERO J C, AVILA C M, RUBIALES D. Screening faba bean (*Vicia faba*) for resistance to aphids (*Aphis fabae*) [C]// International Conference Advances in Grain Legume Breeding, Cultivations and Uses for a More Competitive Value-Chain, 2017.
- [20] BERNIER C C, HANOUNIK S B, HUSSEIN M M, et al. Field manual of common faba bean diseases in the Nile Valley. Information Bulletin No. 3 [M]. International Centre for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA), 1993.
- [21] NOORKA I R, EL-BRAMAWY M A S. Inheritance assessment of chocolate spot and rust tolerance in mature faba bean (*Vicia faba* L.) plants [J]. Pakistan Journal of Botany, 2011, 43(2): 1389-1402.
- [22] BEYENE A, DERERA J, SIBIYA J, et al. Gene action determining grain yield and chocolate spot (*Botrytis fabae*) resistance in faba bean [J]. Euphytica, 2016, 207(2): 293-304.
- [23] BEYENE A T, JOHN D, JULIA S, et al. Genetic variability of faba bean genotypes for chocolate spot (*Botrytis fabae*) resistance and yield [J]. Euphytica, 2018, 214(8): 132.
- [24] 余东梅,唐海涛,吴正基,等.菜用蚕豆新品种“成胡 14”的选育与应用[J].农业科技通讯,2008(12):153-154.

(责任编辑:田 喆)