

烤烟 CMV 抗性的主基因 + 多基因混合遗传模型分析

陈小翠^{1,2}, 代帅帅¹, 张兴伟¹, 蒋彩虹¹, 任 民¹, 程立锐¹, 付宪奎¹, 王元英¹, 张志明², 杨爱国¹

(¹烟草行业烟草基因资源利用重点实验室/中国农业科学院烟草研究所, 青岛 266101; ²四川农业大学玉米研究所, 成都 611130)

摘要:以高抗 CMV 的烤烟品种台烟 8 号为母本(P₁), 以高感 CMV 的烤烟品种 NC82 为父本(P₂), 在 2 个不同的时间环境下构建 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 4 个世代群体, 在植株不同生长时期进行 CMV 病害鉴定。运用植物数量性状“主基因 + 多基因”混合遗传模型分析方法对该世代群体的 CMV 抗性进行联合分析。结果表明, 在温室环境中, 苗期和成株期鉴定 CMV 抗性遗传都符合 E1 模型, 即由 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性多基因混合控制, 主基因遗传率分别是 37.11%、57.76%; 在大田环境中, 苗期抗性鉴定符合加性-显性-上位性多基因模型(C0), 多基因遗传率为 26.86%, 而成株期鉴定属于 2 对主基因 + 多基因模型(E2), 主基因遗传率为 36.57%。研究表明, 由于植物抗性基因的表达具有时空性, 台烟 8 号对 CMV 的抗性遗传在不同的时间和环境具有一定的差异; 但随着植株的生长, 抗性遗传趋于稳定, 在成株期时, 2 个不同的环境均表现为 2 对主基因 + 多基因控制, 所以对烤烟 CMV 抗性品种选育和改良要以主基因为主, 同时注重环境的影响。

关键词:烤烟; CMV 抗性基因; 主基因 + 多基因; 遗传模型; 遗传率

Mixed Major-gene Plus Polygenes Inheritance Analysis for CMV Disease Resistance in Flue-cured Tobacco

CHEN Xiao-cui^{1,2}, DAI Shuai-shuai¹, ZHANG Xing-wei¹, JIANG Cai-hong¹, REN Min¹,
CHENG Li-rui¹, FU Xian-kui¹, WANG Yuan-ying¹, ZHANG Zhi-ming², YANG Ai-guo¹

(¹Key Laboratory for Tobacco Gene Resources, Tobacco Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266101; ²Maize Research Institute of Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130)

Abstract: The joint segregation analysis method of mixed major gene plus polygene genetic model was used to study the inheritance of CMV disease resistance in flue-cured tobacco. In two different environments, four generations (P₁, P₂, F₁, and F₂) from the crosses between Taiyan-8 which was highly resistant to CMV disease as the maternal parent and NC82 which was susceptible to CMV disease used as the paternal parent were investigated. It was found that CMV resistance genetic model fitted model E1 both at seeding stage and adult stage in green house. The CMV resistance genes were controlled by two additive-dominance-epistatic major genes and plus-dominant multiple genes, and the heritabilities of major genes were estimated to be 37.11% and 57.76%, respectively. While, the CMV disease resistance genetic model fitted the additive-dominance-epistatic model(C0) and the heritability of the polygene was 26.86% at seeding stage in field. However, CMV resistance genetic model was identified to fit model E2 and the heritability of major genes was estimated to be 36.57% at adult stage. The results indicated that inheritance of Taiyan-8 resistance showed slightly different in different environments and growth stages for the temporal and spatial expression of plant resistance genes. With the growth of tobacco, CMV resistant genes were controlled by two major genes and polygene in two different environments. So major-gene was a main factor in genetic improvement of

收稿日期: 2014-02-27 修回日期: 2014-03-27 网络出版日期: 2014-10-13

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20141013.2029.015.html>

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项项目(201203091); 中国烟草总公司科技重大专项项目(110201301009(JY-09)); 中国烟草总公司科技重点项目(110201002002)

第一作者研究方向为作物遗传育种。E-mail: chenxiaocui0924@163.com

通信作者: 杨爱国, 主要从事烟草遗传育种研究。E-mail: yangaiguo@caas.cn

张志明, 主要从事玉米分子生物学研究。E-mail: zhangzm@sina.com.cn

CMV disease resistance whereas environmental effect should also be taken into consideration.

Key words: flue-cured tobacco; CMV resistance genes; major-gene plus polygene; genetic model; heritability

黄瓜花叶病毒(CMV, cucumber mosaic virus)是雀麦花叶病毒科(Bromoviridae)黄瓜花叶病毒属(*Cucumovirus*)典型成员^[1],其寄主范围广泛,能侵染 800 多种植物^[2],是世界上最流行的植物病毒之一,也是目前研究最多、对植物危害最严重的植物病毒之一。烟草感染 CMV 病毒后,致使烤后烟叶颜色不均匀,化学成分失调,内在质量下降,严重影响了烟草的产量和品质。烟草 CMV 的防治途径主要有切断蚜传环节和病毒繁殖过程,铲除感染植物,抑制载体的活动以及利用抗病品种等。但是由于 CMV 具有非常广泛的寄主范围,并且具有蚜传的低专化性,已知的 CMV 抗性基因仅存在于少数植物种类中,抗病基因不易利用等原因,有效防治 CMV 的危害仍然存在一定困难。因此,明确烟草 CMV 抗性遗传规律,采取合理的育种方法选育、发掘抗病烟草种质是解决烟草 CMV 危害的有效手段。

主基因 + 多基因混合遗传模型是植物数量性状研究的通用模型,盖钧镒等^[3]在此基础上发展了一套适合植物遗传分析的分析方法,该方法已经广泛应用于玉米、小麦、水稻、大豆、番茄、黄瓜、甜瓜、菊花等作物的遗传分析^[4-11]。在烟草中,株高^[12-13]、叶数和叶面积^[14]、黑胫病抗性^[15]、青枯病抗性^[16]、烟碱含量^[17]、钾含量^[18]、叶绿素含量^[19]、易烤性^[20-21]等数量性状的遗传效应研究也有报道。

台烟 8 号作为 CMV 高抗种质材料在 CMV 抗性研究中已屡见报道,但是其抗性究竟是由隐性单基因控制还是多基因互作却未有定论^[22-23],因此设计多环境、多生长期对其从时空表达进行探讨非常必要。本研究通过人工摩擦接种的方法对试验材料进行 CMV 接种,然后进行病情等级调查分析,研究其不同环境、不同生育时期的遗传规律和遗传效力,揭示烤烟 CMV 抗性遗传模式,为烟草 CMV 抗性品种培育奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

供试材料为保存于国家烟草中期库的高抗 CMV 烤烟品种台烟 8 号和高感 CMV 烤烟品种 NC82,经多年栽培鉴定,性状表现稳定。2011 年夏季选取台烟 8 号作母本(P₁)、NC82 作父本(P₂)进行杂交,获得 F₁;2012 年夏播种 F₁,经套袋自交,获

得 F₂分离世代。在 2012 年冬季和 2013 年春季分别构建 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 遗传分析群体。

用于接种鉴定烟草 CMV 毒源为 CMV-C(普通株系),由中国农业科学院烟草所病虫害测报综合防治研究中心分离提纯,接种到枯斑三生(*Samsun NN*)幼苗上繁殖保存。为了防止保存期病毒致病性发生变异,在使用前 15 d 转接到无毒枯斑三生烟苗上复壮一次,备用。

1.2 试验方法

1.2.1 育苗 按照烟草托盘育苗方法和植物病毒研究的要求进行育苗:将种子用 0.1% AgNO₃ 处理 10 min,清水冲洗并晾干,然后播种到 25 cm × 15 cm 的塑料盘内;待烟苗长至 2 ~ 3 叶期,假植于 50 孔联体聚乙烯塑料托盘内(30 cm × 20 cm,圆锥形孔高 9 cm,孔径 6 cm,底部小孔径 1 cm)。2012 年冬季进行温室病害调查,2013 年春季进行大田病害调查。

1.2.2 CMV 毒源准备 取经过复壮的携带 CMV 病毒的枯斑三生烟叶于研钵中,加少许石英砂和磷酸缓冲液(39% NaH₂PO₄ · 2H₂O + 61% Na₂HPO₄ · 12H₂O),研磨充分,双层纱布过滤,然后按终体积比为 1:5 加入磷酸缓冲液定容。

1.2.3 CMV 接种 当烟苗处于 4 ~ 5 片真叶期时,选择充分展开的第 4 ~ 5 真叶,在叶面上均匀撒 400 ~ 500 目的石英砂,用脱脂棉球蘸取病毒水溶液轻轻摩擦 1 ~ 2 遍,然后立即用水冲洗叶面。在第 1 次接种 3 d 后进行第 2 次摩擦接种,每次接种力度保持一致。

1.2.4 CMV 病情调查 分别在第 2 次接种后 14 ~ 20 d、50 ~ 60 d 进行苗期和成株期 CMV 病害调查,并计算病情指数。依据烟草病虫害分级及调查方法 GB/T 23222—2008 进行,病毒病分级标准以株为单位,分 0 级(全株无病)、1 级(心叶明脉或轻微花叶,病株无明显矮化)、3 级(1/3 叶片花叶但不变形,或病株矮化为正常株高的 3/4 以上)、5 级(1/3 ~ 1/2 叶片花叶,或少数叶片变性,或主脉坏死,植株矮化为正常株高的 2/3 ~ 3/4)、7 级(1/2 ~ 2/3 叶片花叶,或变形,或主侧脉坏死,或植株矮化为正常株高的 1/2 ~ 2/3)、9 级(全株叶片花叶,严重变形或坏死,病株矮化为正常株高的 1/2 以上)共 6 个级别。

病情指数 = 100 × Σ(各级病叶数 × 各级代表

值)/(调查总叶数×最高级代表值)。群体抗性分类标准。免疫:病情指数等于0,无侵染;高抗:0 < 病情指数 ≤ 15;中抗:15 < 病情指数 ≤ 30;中感:30 < 病情指数 ≤ 50;高感:50 < 病情指数 ≤ 100。

1.3 数据分析

采用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析方法,对本研究的CMV抗性调查数据进行分析,采用最大似然法和IECM(iterated expectation and conditional maximization)估计各世代、各成分分布的参数,然后通过AIC(Akaike's information criterion)值选择最佳候选模型,同时进行 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、Smirnov(W^2)和Kolmogorov(D_n)适合性检验,根据检验结果选择最优遗传模型。采用最小二乘法从最优遗传模型各成分分布参数估计各基因效应值,分析各组合的遗传效应。通过亲本和 F_1 提供环境误差方差的无偏估计,可估计误差方差 σ^2 ,群体分布方差 σ_f^2 ,群体表型方差 σ_p^2 ,通过以下公式计算可得到主基因和多基因的遗传方差(σ_{mg}^2 、 σ_{pg}^2)和遗传率(h_{mg}^2 、 h_{pg}^2)。

$$\sigma_{mg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_f^2; h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$$

$$\sigma_{pg}^2 = \sigma_f^2 - \sigma^2; h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2$$

2 结果与分析

2.1 CMV 发病情况统计

各世代CMV病情指数分布见表1。 P_1 的病级分布集中在0级和1级,其病情指数在2个环境中均小于10,表现高抗。 P_2 的病级分布集中于3~9级,其病情指数在2个环境中均高于60,表现高感。 F_1 的病情指数在2个环境中均在25~31之间,介于两亲本之间,且无0级完全抗病植株存在,表现为感病,初步推测出台烟8号对CMV的抗性由隐性基因控制。 F_2 的病情指数为30左右,和 F_1 较为接近,但稍有差异。对2个环境下不同生长时期的 F_2 分离群体的病情进一步分析发现,其病级集中分布于1级、3级和5级,少数分布在0级、7级和9级,呈较明显的单峰偏态分布。并且,在植株的不同生长期和不同生长环境下其病情指数略有差异,表现为成株期比苗期略有增加。

表1 各世代CMV病情指数分布

Table 1 The CMV disease index of each generation

环境 Environment	统计时间 Statistical time	世代 Generation	病级分布 Disease level distribution						总数 Total	病情指数 Disease index	标准差 SD
			0	1	3	5	7	9			
			温室 Green house	苗期 Seeding stage	P_1	6	4	2			
温室 Green house	苗期 Seeding stage	P_2	0	0	3	3	3	3	12	66.67	1.41
		F_1	0	8	9	2	0	0	19	26.32	3.85
		F_2	12	89	105	34	6	2	248	28.41	40.90
		P_1	7	3	2	0	0	0	12	8.33	2.52
	成株期 Adult stage	P_2	0	0	2	4	2	4	12	70.37	1.63
		F_1	0	9	10	1	0	0	20	24.44	4.38
		F_2	14	78	101	23	15	5	236	30.41	36.46
		P_1	10	7	3	0	0	0	20	8.89	3.90
大田 Field	苗期 Seeding stage	P_2	0	0	4	9	5	2	20	61.11	3.14
		F_1	0	10	14	3	1	0	28	29.37	5.41
		F_2	13	58	95	17	5	2	190	28.13	33.81
		P_1	10	7	3	0	0	0	20	8.89	3.90
	成株期 Adult stage	P_2	0	0	4	8	4	2	18	60.49	2.77
		F_1	0	9	15	3	1	0	28	30.16	5.56
		F_2	13	49	96	17	7	3	185	29.91	32.73

2.2 烤烟CMV抗性主基因+多基因遗传分析

2.2.1 遗传模型 用主基因+多基因混合遗传

模型的多世代联合分析法对本试验4个世代的CMV病情指数进行分析,通过IECM算法,获得1

对主基因(A)、2对主基因(B)、多基因(C)、1对主基因+多基因(D)和2对主基因+多基因(E)共5类24种遗传模型的极大似然函数值(Max-likelihood-value)和AIC值(表2)。根据AIC准则,在备选遗传模型中,AIC值最小者为标准确定备选模型。

表2 各遗传模型极大似然值和AIC值

Table 2 Maximum likelihood values and AIC value of different genetic models

模型 Model	温室 Green house				大田 Field			
	苗期 Seeding stage		成株期 Adult stage		苗期 Seeding stage		成株期 Adult stage	
	极大似然值 Max likelihood value	AIC 值 AIC value	极大似然值 Max likelihood value	AIC 值 AIC value	极大似然值 Max likelihood value	AIC 值 AIC value	极大似然值 Max likelihood value	AIC 值 AIC value
A1	-568.03	1148.06	-563.90	1139.81	-495.70	1003.39	-489.66	991.32
A2	-577.80	1165.60	-587.83	1185.66	-500.82	1004.97	-494.96	999.93
A3	-577.88	1165.75	-579.05	1168.11	-505.42	1006.97	-500.50	1011.01
A4	-591.70	1193.41	-603.95	1217.90	-519.59	1011.65	-512.32	1034.64
B1	-557.99	1137.98	-556.34	1134.69	-481.26	1020.83	-480.35	982.70
B2	-563.88	1141.76	-562.13	1138.26	-490.81	1049.17	-486.05	986.09
B3	-572.29	1154.59	-583.05	1176.11	-494.51	975.90	-490.30	990.61
B4	-572.29	1152.59	-583.05	1174.11	-494.51	980.64	-490.30	988.61
B5	-567.22	1144.43	-565.73	1141.47	-498.49	980.82	-494.64	999.27
B6	-567.22	1142.43	-571.32	1150.64	-498.49	984.53	-494.69	997.39
C0	-565.80	1143.59	-577.68	1167.36	-489.77	986.12	-488.00	987.99
C1	-566.71	1143.41	-577.81	1165.62	-491.05	987.00	-488.50	987.00
D0	-560.73	1137.46	-560.46	1136.91	-487.58	988.12	-484.50	985.00
D1	-561.46	1136.93	-560.85	1135.71	-488.50	990.25	-484.54	983.09
D2	-566.71	1145.42	-577.82	1167.63	-491.06	991.00	-488.50	989.01
D3	-566.71	1145.41	-577.81	1167.62	-491.06	991.17	-488.50	989.00
D4	-566.71	1145.41	-577.81	1167.62	-491.06	991.54	-488.50	989.00
E0	-556.88	1137.76	-553.48	1130.96	-478.32	992.11	-472.65	969.31
E1	-557.00	1132.00	-554.56	1127.13	-478.95	994.11	-473.52	965.03
E2	-561.47	1132.93	-560.85	1131.71	-488.50	994.11	-484.55	979.09
E3	-566.71	1139.43	-577.82	1161.63	-491.06	994.12	-488.50	983.01
E4	-566.71	1137.43	-577.82	1159.63	-491.06	995.61	-488.50	981.01
E5	-567.32	1140.64	-577.96	1161.93	-492.12	997.01	-489.03	984.05
E6	-561.91	1127.83	-566.87	1137.73	-488.41	999.01	-484.76	973.52

在温室中,苗期病情调查统计分析显示,AIC值较低的是:E6、E1、E2和D0共4个模型,其AIC值分别是:1127.83、1132.00、1132.93、1137.46,初步选取这4个模型作为本试验品种的适合性模型。在成株期进行病情调查分析,AIC值较低的是E1、E0、E2和B1共4个模型,其AIC值分别是1127.13、1130.96、1131.71、1134.69,初步选取这4个模型作为本试验品种的适合性模型。

在大田中,苗期病情调查统计分析显示,AIC值较为相近,选取数值较低的B3、B4、B5、B6和C0共5个模型作为本试验品种的适合性模型,其AIC值分别是975.90、980.64、980.82、984.53、986.12。在成株期进行CMV病情调查分析,AIC值较低的是E1、E0、E6和E2共4个模型,其AIC值分别是965.03、969.31、973.52、979.09,初步选取这4个模型作为本试验品种的适合性模型。

对以上备选模型,进行 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 和 D_n 适合性检验(表 3 ~ 表 6),选择统计量达到显著水平个数最少的模型作为最优模型。统计结果表明,温室中,苗期 CMV 抗性最优模型显著分析显示,E6 和 E2 模型均有 4 个统计量与该模型的差异达到显著水平,D0 和 E1 有 3 个统计量与该模型的差异达到显著水平,采用 AIC 值最小原则,确定 E1 模型为最优模型;成株期 CMV 抗性最优模型显著分析,E1、E0、E2、B1 4 个模型均有 3 个统计量与该模型的差异达到显著水平,选择

AIC 最低的 E1 模型作为最优模型。大田苗期 CMV 抗性基因最优模型显著分析中,B3、B4、B5 和 B6 模型均有 5 个或 5 个以上的统计量与该模型的差异达到显著水平,而 C0 模型只有 3 个统计量与该模型的差异达到显著水平,确定 C0 模型为最优模型;而成株期 CMV 抗性最优模型显著分析发现,E2 模型有 3 个统计量与该模型的差异达到显著水平,是备选的 4 个模型中达到显著性差异最少的,选择 E2 模型作为最优模型。

表 3 温室苗期备选模型的适合性检验

Table 3 Fitness test of alternative models at seeding stage in green house

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	W^2	D_n
E6	P ₁	0.077(0.7809)	0.001(0.9818)	1.366(0.2425)	0.207(>0.05)	0.3138(>0.05)
	P ₂	0.098(0.7537)	1.418(0.2338)	12.585(0.0004)*	0.2962(>0.05)	0.3264(>0.05)
	F ₁	0.508(0.4760)	0.707(0.4004)	0.363(0.5466)	0.413(>0.05)	0.3459(<0.05)*
	F ₂	0.822(0.3647)	0.969(0.3249)	0.182(0.6694)	2.7817(<0.05)*	0.2244(<0.05)*
E1	P ₁	0.184(0.6676)	0.437(0.5087)	0.961(0.3268)	0.2372(>0.05)	0.2980(>0.05)
	P ₂	0.005(0.9443)	0.583(0.4450)	11.062(0.0009)*	0.264(>0.05)	0.2804(>0.05)
	F ₁	0.082(0.7740)	0.058(0.8100)	0.023(0.8803)	0.3457(>0.05)	0.2590(>0.05)
	F ₂	0.061(0.8055)	0.001(0.9782)	0.713(0.3984)	2.9012(<0.05)*	0.2368(<0.05)*
E2	P ₁	0.067(0.7959)	0.006(0.9394)	1.704(0.1917)	0.214(>0.05)	0.3193(>0.05)
	P ₂	0.087(0.7677)	1.245(0.2646)	11.013(0.0009)*	0.2697(>0.05)	0.3116(>0.05)
	F ₁	0.425(0.5145)	0.474(0.4909)	0.053(0.8176)	0.3854(>0.05)	0.3316(<0.05)*
	F ₂	0.611(0.4343)	0.557(0.4554)	0.002(0.9666)	2.8226(<0.05)*	0.2303(<0.05)*
D0	P ₁	0.089(0.7659)	0.308(0.5788)	1.140(0.2856)	0.226(>0.05)	0.2844(>0.05)
	P ₂	0.000(1.0000)	0.687(0.4072)	10.990(0.0009)*	0.2624(>0.05)	0.2695(>0.05)
	F ₁	0.011(0.9146)	0.005(0.9447)	0.019(0.8902)	0.3412(>0.05)	0.2709(>0.05)
	F ₂	0.225(0.6355)	0.231(0.6310)	0.007(0.9321)	2.7772(<0.05)*	0.2234(<0.05)*

U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 栏括号内数字为 $P(H_0)$; W^2 ($P < 0.05$) 的临界值为 0.461; D_n ($P < 0.05$) 为 Kolmogorow 检验; * 表示达到显著水平,下同

The number in U_1^2 , U_2^2 and U_3^2 column means $P(H_0)$. The critical value of W^2 ($P < 0.05$) is 0.461. D_n ($P < 0.05$) mean Kolmogorov test statistic and * indicates significance, the same as below

表 4 温室成株期备选模型的适合性检验

Table 4 Fitness test of alternative models at adult stage in green house

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
E ₁	P ₁	0.645(0.4217)	0.803(0.3702)	0.223(0.6365)	0.3298(>0.05)	0.3416(>0.05)
	P ₂	0.076(0.7833)	0.522(0.4699)	15.646(0.0001)*	0.3667(>0.05)	0.3769(>0.05)
	F ₁	0.437(0.5086)	0.331(0.5653)	0.068(0.7948)	0.4253(>0.05)	0.3093(>0.05)
	F ₂	0.014(0.9072)	0.074(0.7856)	0.405(0.5246)	2.5873(<0.05)*	0.2498(<0.05)*
E ₀	P ₁	0.150(0.6989)	0.349(0.5547)	0.747(0.3873)	0.2752(>0.05)	0.3028(>0.05)
	P ₂	0.005(0.9440)	0.776(0.3784)	14.401(0.0001)*	0.3417(>0.05)	0.3492(>0.05)
	F ₁	0.007(0.9348)	0.002(0.9678)	0.024(0.8766)	0.3924(>0.05)	0.2823(>0.05)
	F ₂	0.004(0.9520)	0.035(0.8516)	0.963(0.3264)	2.6446(<0.05)*	0.2496(<0.05)*
E ₂	P ₁	0.574(0.4486)	0.799(0.3713)	0.411(0.5213)	0.3243(>0.05)	0.3328(>0.05)
	P ₂	0.069(0.7922)	0.468(0.4940)	14.111(0.0002)*	0.3439(>0.05)	0.3673(>0.05)
	F ₁	0.416(0.5188)	0.393(0.5306)	0.000(0.9925)	0.413(>0.05)	0.2995(>0.05)
	F ₂	0.026(0.8723)	0.050(0.8233)	0.073(0.7865)	2.5648(<0.05)*	0.2505(<0.05)*
B ₁	P ₁	1.385(0.2393)	1.432(0.2314)	0.052(0.8189)	0.4082(>0.05)	0.3686(>0.05)
	P ₂	0.000(0.9853)	0.860(0.3538)	13.235(0.0003)*	0.323(>0.05)	0.3329(>0.05)
	F ₁	0.004(0.9500)	0.004(0.9480)	0.000(0.9856)	0.3846(>0.05)	0.2788(>0.05)
	F ₂	0.001(0.9694)	0.023(0.8790)	0.212(0.6452)	2.5849(<0.05)*	0.2488(<0.05)*

表 5 大田苗期备选模型的适合性检验

Table 5 Fitness test of alternative models at seeding stage in field

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
B ₃	P ₁	0.185(0.6674)	0.012(0.9138)	4.397(0.0360)*	0.4301(>0.05)	0.3543(<0.05)*
	P ₂	2.325(0.1273)	3.286(0.0699)*	1.811(0.1784)	0.4565(>0.05)	0.3447(<0.05)*
	F ₁	0.243(0.6224)	0.175(0.6758)	0.055(0.8143)	0.4484(>0.05)	0.2693(<0.05)*
	F ₂	1.878(0.1705)	3.474(0.0624)	4.610(0.0318)*	2.6891(<0.05)*	0.2871(<0.05)*
B ₄	P ₁	0.188(0.6644)	0.011(0.9171)	4.395(0.0360)*	0.4302(>0.05)	0.3545(<0.05)*
	P ₂	2.313(0.1283)	3.273(0.0704)	1.814(0.1780)	0.4556(>0.05)	0.3443(<0.05)*
	F ₁	0.243(0.6218)	0.175(0.6758)	0.057(0.8121)	0.4485(>0.05)	0.2693(<0.05)*
	F ₂	1.877(0.1707)	3.470(0.0625)	4.604(0.0319)*	2.6889(<0.05)*	0.2870(<0.05)*
B ₅	P ₁	12.927(0.0003)*	9.482(0.0021)*	2.585(0.1079)	1.6686(<0.05)*	0.5562(<0.05)*
	P ₂	0.234(0.6285)	0.569(0.4506)	1.308(0.2527)	0.2691(>0.05)	0.2390(>0.05)
	F ₁	7.114(0.0076)*	7.679(0.0056)*	0.570(0.4504)	1.063(<0.05)*	0.4412(<0.05)*
	F ₂	0.636(0.4250)	1.720(0.1897)	4.650(0.0311)*	2.5513(<0.05)*	0.2679(<0.05)*
B ₆	P ₁	12.925(0.0003)*	9.483(0.0021)*	2.579(0.1083)	1.6684(<0.05)*	0.5562(<0.05)*
	P ₂	0.237(0.6264)	0.573(0.4491)	1.305(0.2534)	0.2692(>0.05)	0.2391(>0.05)
	F ₁	7.110(0.0077)*	7.672(0.0056)*	0.566(0.4517)	1.0625(<0.05)*	0.4411(<0.05)*
	F ₂	0.639(0.4242)	1.724(0.1891)	4.656(0.0310)*	2.5515(<0.05)*	0.2679(<0.05)*
C ₀	P ₁	0.106(0.7443)	0.656(0.4181)	3.903(0.0482)*	0.4453(>0.05)	0.3064(>0.05)
	P ₂	0.055(0.8148)	0.004(0.9476)	1.368(0.2421)	0.2613(>0.05)	0.2821(>0.05)
	F ₁	0.106(0.7444)	0.110(0.7400)	0.004(0.9483)	0.4266(>0.05)	0.2619(>0.05)
	F ₂	0.554(0.4565)	1.092(0.2961)	1.680(0.1950)	2.5817(<0.05)*	0.2629(<0.05)*

表 6 大田成株期备选模型的适合性检验

Table 6 Fitness test of alternative models at adult stage in field

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
E1	P ₁	0.395(0.5297)	0.932(0.3344)	2.036(0.1536)	0.4159(>0.05)	0.3106(>0.05)
	P ₂	0.272(0.6023)	0.001(0.9735)	3.554(0.0594)	0.3034(>0.05)	0.3182(>0.05)
	F ₁	0.448(0.5032)	0.341(0.5590)	0.065(0.7981)	0.5087(<0.05)*	0.3010(<0.05)*
	F ₂	0.114(0.7356)	0.076(0.7831)	0.043(0.8364)	2.6753(<0.05)*	0.2929(<0.05)*
E0	P ₁	0.122(0.7272)	0.590(0.4423)	2.966(0.0850)	0.3931(>0.05)	0.2925(>0.05)
	P ₂	0.099(0.7529)	0.011(0.9183)	2.656(0.1032)	0.2663(>0.05)	0.2927(>0.05)
	F ₁	0.088(0.7669)	0.078(0.7799)	0.001(0.9757)	0.4706(<0.05)*	0.2753(<0.05)*
	F ₂	0.035(0.8521)	0.052(0.8204)	0.034(0.8527)	2.7214(<0.05)*	0.2926(<0.05)*
E6	P ₁	0.001(0.9790)	0.243(0.6217)	3.503(0.0612)	0.3761(>0.05)	0.3036(>0.05)
	P ₂	0.005(0.9462)	0.102(0.7494)	2.368(0.1238)	0.2493(>0.05)	0.2654(>0.05)
	F ₁	0.030(0.8636)	0.031(0.8607)	0.001(0.9708)	0.4690(<0.05)*	0.2955(<0.05)*
	F ₂	0.555(0.4561)	1.424(0.2328)	3.558(0.0593)	2.5493(<0.05)*	0.2755(<0.05)*
E2	P ₁	0.050(0.8229)	0.470(0.4930)	3.516(0.0608)	0.391(>0.05)	0.2935(>0.05)
	P ₂	0.049(0.8242)	0.024(0.8779)	2.176(0.1402)	0.2499(>0.05)	0.2808(>0.05)
	F ₁	0.018(0.8918)	0.026(0.8715)	0.014(0.9044)	0.4596(>0.05)	0.2700(<0.05)*
	F ₂	0.095(0.7583)	0.418(0.5182)	1.940(0.1637)	2.5373(<0.05)*	0.2641(<0.05)*

2.2.2 遗传参数估算 在温室中,苗期和成株期对该组合的 CMV 抗性分析都符合 2 对主基因加多基因控制的 E1 模型。苗期表现为,第 1 对主基因加性效应为 -1.07,显性效应为 -0.91,第 2 对主基因加性效应为 -1.05,显性效应为 -0.03,加性×加性上位性效应为 0.88,加性×显性上位性效应为 0.19,显性×加性上位性效应为 1.05,显性×显性上位性效应为 -0.17,F₂世代的主基因遗传率为 37.11%,多基因遗传率为 0。成株期表现为,第 1 对主基因加性效应为 -1.48,显性效应为 -1.04,第 2 对主基因加性效应为 -1.48,显性效应为 0.27,加性×加性上位性效应为 1.04,加性×显性上位性效应为 0.17,显性×加性上位性效应为 1.48,显性×显性上位性效应为 -0.83,F₂世代的主基因遗传率为 57.76%,多基因遗传率为 0(表 7)。从分析结果可以看出,从苗期到成

株期,主基因遗传效率显著增加,约增加 20.65%,2 对主基因的加性和显性效应也增加,基因之间的互作关系也增强。

在大田中,苗期和成株期 CMV 抗性鉴定存在一定的差异,苗期 CMV 抗性由多基因控制,符合 C0 模型,多基因遗传率为 26.86%。在成株期抗性表现为由 2 对加性-显性主基因加多基因控制,2 对主基因之间没有表现出互作关系,第 1 对主基因加性效应为 -1.40,显性效应为 -1.41,第 2 对主基因加性效应为 -0.05,显性效应为 -0.02,F₂世代的主基因遗传率为 36.57%,多基因遗传率为 0(表 8)。苗期为病毒刚侵染防御时期,植株的主效基因还未能被激发,表现为多基因控制,而达到成株期时,经过病毒的诱导,植株的主效抗性基因已经完全表达,发挥了重要的防御抵抗作用。

表 7 温室 CMV 抗性指数 E1 模型遗传参数估计值

Table 7 Estimates of genetic parameters of CMV index in E1 model in green house

苗期 Seeding stage				成株期 Adult stage			
遗传参数 Genetic parameter	估计值 Estimate	遗传参数 Genetic parameter	估计值 Estimate	遗传参数 Genetic parameter	估计值 Estimate	遗传参数 Genetic parameter	估计值 Estimate
m	2.58	σ_p^2	2.91	m	2.64	σ_p^2	3.83
d_a	-1.07	σ^2	2.81	d_a	-1.48	σ^2	2.68
d_b	-1.05	σ_f^2	1.83	d_b	-1.48	σ_f^2	1.62
h_a	-0.91	σ_{mg}^2	1.08	h_a	-1.04	σ_{mg}^2	2.21
h_b	-0.03	σ_{pg}^2	0	h_b	0.27	σ_{pg}^2	0
i	0.88	h_{mg}^2 (%)	37.11	i	1.04	h_{mg}^2 (%)	57.76
j_{ab}	0.19	h_{pg}^2 (%)	0	j_{ab}	0.17	h_{pg}^2 (%)	0
j_{ba}	1.05			j_{ba}	1.48		
l	-0.17			l	-0.83		
[d]	-0.46			[d]	0.18		
[h]	0.98			[h]	1.34		

m: 群体平均数; d_a 、 d_b : 主基因加性效应; h_a 、 h_b : 主基因显性效应; i: 加性 × 加性互作效应; j_{ab} : 加性 × 显性互作效应; j_{ba} : 显性 × 加性互作效应; l: 显性 × 显性互作效应; [d]: 多基因加性效应; [h]: 多基因显性效应; σ_p^2 : 表型方差; σ_f^2 : 分布方差; σ_{mg}^2 : 主基因方差; σ_{pg}^2 : 多基因方差; σ^2 : 环境方差; h_{mg}^2 : 主基因遗传率; h_{pg}^2 : 多基因遗传率, 下同

m: Population mean, d_a , d_b : Major genes additive effect, h_a , h_b : Major genes dominant effect, i: Additive × additive interaction, j_{ab} : Additive × dominance interaction, j_{ba} : Dominance × additive interaction, l: Dominance × dominance interaction effects, [d]: Polygenic additive effect, [h]: Polygenic dominant effect, σ_p^2 : Phenotypic variance, σ_f^2 : Population distribution variance, σ_{mg}^2 : Major gene variance, σ_{pg}^2 : Polygenic variance, σ^2 : Environmental variance, h_{mg}^2 : Major genes heritability, h_{pg}^2 : Polygenic heritability, the same as below

表 8 大田 CMV 成株期抗性指数 E2 模型遗传参数估计值

Table 8 Estimates of genetic parameters of CMV index in E2 model at adult stage in field

遗传参数 Genetic parameter	估计值 Estimate	遗传参数 Genetic parameter	估计值 Estimate
m	3.09	σ_p^2	3.17
d_a	-1.40	σ^2	2.32
d_b	-0.05	σ_f^2	2.011
h_a	-1.41	σ_{mg}^2	1.16
h_b	-0.02	σ_{pg}^2	0
[d]	-0.86	h_{mg}^2 (%)	36.57
[h]	1.01	h_{pg}^2 (%)	0

3 讨论

近年来有关植物 CMV 抗性遗传研究在辣椒上开展较多,但由于所选用的亲本或群体材料、研究环境、研究方法存在差异,研究结果也不尽相同^[24-29]。G. R. Ortega 等^[24]研究表明 Perennial 品种对 CMV 的抗性受多基因控制,且抗性是可以遗传的。阎淑珍

等^[25]用 Hamyman 数量分析方法对 5 份具有 CMV 抗性差异的甜(辣)椒品种(系)进行了抗性遗传规律分析,认为甜(辣)椒抗 CMV 遗传为不完全显性遗传,并符合加性-显性模型,以加性更为重要,可以认为控制抗性的是一个显性基因组。于喜燕等^[26]研究黄瓜花叶病毒辣椒分离株(CMV-P)抗性的遗传规律,结果显示辣椒对 CMV-P 的抗性至少受 4 对以上核基因控制,具有数量性状遗传特点,抗性的回交效应显著,而正反交效应不显著,辣椒对 CMV-P 的抗性遗传经检验符合加性-显性模型,主要受加性效应影响。邹学校等^[27]使用 Hayman 双列杂交分析方法对辣椒 CMV 抗性进行遗传参数估算,结果表明,其抗性遗传符合加性-显性模型, F_1 对 CMV 抗性是由纯合的显性基因决定的。吴小丽^[28]对辣椒苗期和成株期 CMV 抗性遗传研究发现,均符合由 2 对主基因控制的遗传模型,在苗期是 B1 模型,即主基因间表现为加性-显性-上位性作用;在成株期是 B2 模型。姚明华等^[29]研究发现辣椒对黄瓜花叶病毒株系 CMV-HB 的抗性由多基因控制,以加性效应为主。

在烟草上,CMV 抗性遗传也有报道,T. Ternovskij 等^[30]报道烟草 Immune 580 对 CMV 的抗性由隐性单

基因控制。范静苑等^[22]通过 2 个抗感组合研究烟草 CMV 抗性遗传规律,结果显示铁把子和台烟 8 号 2 个抗病品种对 CMV 的抗性均由 1 对隐性基因控制。但是,目前更多研究认为烟草对 CMV 的抗性由多基因控制^[31-32]。魏颖颖等^[31]发现作物对 CMV 的抗性属于数量性状,即有多个微效抗病基因共同作用控制 CMV 的感染和扩展,具有连续分布的特征且对环境条件敏感,与植株生育期存在显著互作关系。宋瑞芳^[32]研究发现 2 个烟草抗感品种杂交组合 F₁ 的防御性酶活性、MDA 含量等生理指标均介于两亲本之间,说明烟草对 CMV 的抗性为数量遗传。本研究结果表明烟草 CMV 抗性由多基因控制,这与前人对辣椒上 CMV 抗性研究的报道较为一致^[28-29]。

本研究结果显示,在不同环境下 CMV 抗性遗传模型有所差异。温室条件下,接种 CMV 后苗期和成株期鉴定都属于 2 对主基因 + 多基因控制。并且,在成株期主基因遗传率显著高于苗期,基因互作关系也越明显。在大田条件下,苗期表现出多基因控制,而成株期和温室表现一致,为 2 对主基因 + 多基因控制,却也略有差异,其原因笔者认为有以下 2 点:第一,个体的发育过程是一系列基因按一定时空顺序被激活或抑制的有序表达过程,植物基因表达具有发育阶段特异性^[33-35],CMV 抗性基因的表达可以预测为多基因控制到主基因控制的过程,并且当植株趋于成熟,主效基因作用越大,所以对 CMV 种质的选育应该更注重后期大田观察;第二,烟草 CMV 发病与其发病环境的温度、湿度等气候因素和品种、施肥、移栽期、毒源等密切相关^[36],在大田苗期进行 CMV 遗传分析时,可能由于环境误差,致使本应存在的主基因效应未被该模型检测出来,所以在对种质材料进行选育过程中,要充分考虑环境因素的影响。

参考文献

- [1] 谢联辉,林奇英,吴祖建. 植物病毒名称及其归属[M]. 北京: 中国农业出版社,1999:78-79
- [2] Thomas J S, Elaine C, Timothy S. The structure of cucumber mosaic virus and comparison to cowpea chlorotic mottle virus [J]. JVI,2000,74(16):7578-7586
- [3] 盖钧镒,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
- [4] 汤继华,胡彦民,付志远,等. 一种新型玉米温敏核雄性不育系的发现、鉴定及遗传分析[J]. 中国农业科学,2007,40(5): 889-894
- [5] 方先文,姜东,戴廷波,等. 小麦籽粒总淀粉及支链淀粉含量的遗传分析[J]. 作物学报,2003,29(6):925-929
- [6] 李余生,朱镇,张亚东,等. 水稻稻曲病抗性的主基因 + 多基因混合遗传模型分析[J]. 作物学报,2008,34(10): 1728-1733
- [7] Wang J K, Gai J Y. Mixed inheritance model for resistance to agromyzid beanfly (*Melanagromyza sojae* Zehntner) in soybean [J]. Euphytica,2001,122:9-18
- [8] Feng H, Wang W H, Xu N, et al. Inheritance of several plant type characters in truss tomato [J]. China Agri Sci, 2008, 7(5): 535-541
- [9] 闫世江,司龙亭,马志国,等. 黄瓜苗期低温弱光下生长速度主基因-多基因联合遗传分析[J]. 中国农业科学,2010,43(24):5073-5078
- [10] 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
- [11] 张飞,陈发棣,房伟民,等. 菊花花器性状杂种优势与混合遗传分析[J]. 中国农业科学,2010,43(14):2953-2961
- [12] 王日新,任民,张兴伟,等. 普通烟草栽培种内株高性状主基因加多基因遗传分析[J]. 中国烟草科学,2009,30(2):15-20
- [13] 张兴伟,王志德,任民,等. 烤烟几个植物学性状的遗传分析[J]. 中国烟草科学,2012,33(5):1-8
- [14] 张兴伟,王志德,孙玉合,等. 烤烟叶数、叶面积的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报,2012,13(3):467-472
- [15] 蔡长春,张俊杰,黄文昌,等. 利用 DH 群体分析白肋烟黑胫病抗性的遗传规律[J]. 烟草科技,2009(1):54-59
- [16] 高加明,王志德,张兴伟,等. 香料烟青枯病抗性基因的遗传分析[J]. 中国烟草科学,2010,31(1):1-4
- [17] 蔡长春,张俊杰,黄文昌,等. 利用 DH 群体对白肋烟碱含量进行遗传分析[J]. 中国烟草学报,2009,15(4):55-60
- [18] 尹天水,王树会,石磊. 烤烟烟叶钾含量的遗传分析[J]. 烟草科技,2005(5):34-38
- [19] 张兴伟,王志德,牟建民,等. 烤烟叶绿素含量遗传分析[J]. 中国烟草学报,2011,17(3):48-52
- [20] 倪超,徐秀红,张兴伟,等. 烤烟品种易烤性相关性状的基因 + 多基因遗传分析[J]. 中国烟草科学,2011,32(1):1-4
- [21] 郝贤伟,徐秀红,许家来,等. 烤烟耐烤性遗传分析[J]. 中国农业科学,2012,45(23):4939-4946
- [22] 范静苑,王元英,蒋彩虹,等. 烟草 CMV 抗性鉴定及抗性基因的 SSR 标记研究[J]. 2009,7(2):355-359
- [23] 文轲,张志明,任民,等. 烤烟 CMV 抗性基因 QTL 定位[J]. 中国烟草科学,2013,34(3):55-59
- [24] Ortega G R, Arteaga M L. Response of pepper to two Spanish isolates of CMV [J]. Cap Egg New,1988,7:65-66
- [25] 阎淑珍,鞠丽荣,徐香瑞,等. 甜(辣)椒对黄瓜花叶病毒(CMV)抗性遗传的初步分析[J]. 园艺学报,1996,23(1): 45-48
- [26] 于喜燕,孔庆国,王允兰. 黄瓜花叶病毒辣椒分离株抗性遗传规律的研究[J]. 沈阳农业大学学报,2002,31(2):169-171
- [27] 邹学校,侯喜林,陈文超,等. 辣椒主要病害抗性双列杂交分析[J]. 中国农业科学,2004,37(11):1636-1640
- [28] 吴小丽. 辣椒抗黄瓜花叶病毒(CMV)遗传分析及 ISSR 分子标记筛选[D]. 扬州:扬州大学,2007
- [29] 姚明华,李宁,王飞,等. 辣椒抗黄瓜花叶病毒的遗传力及配合力分析[J]. 华中农业大学学报,2013,32(1):25-28
- [30] Ternovskij T, Podkin O V. Inheritance of resistance to cucumber mosaic virus in tobacco plants [J]. Tabak,1970(3):9-10
- [31] 魏颖颖,王凤龙,钱玉梅. 植物与黄瓜花叶病毒互作研究[J]. 植物保护,2005,31(1):15-18
- [32] 宋瑞芳. 烟草抗 CMV 生理生化与抗性遗传初步研究[D]. 郑州:河南农业大学,2011
- [33] 杨太兴,曾孟潜. 玉米胚乳和胚发育过程中干物质积累和同工酶、蛋白质的变化[J]. 植物生理学报,1984,10(1):77-86
- [34] Atchley W R. Ontogeny, timing of development and genetic variance-covariance structure [J]. Am Nat,1984,123:519-540
- [35] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice [J]. Genetics, 1997,147:765-776
- [36] 李瑞明,马辉刚,胡水秀. 烟草黄瓜花叶病(CMV)发生规律的研究[J]. 江西农业大学学报,1995,17(1):17-20