

# 萝卜不同抗源对黑腐病抗性的遗传分析

段韞丹,邱 杨,汪精磊,王海平,张晓辉,沈 镒,宋江萍,李锡香

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所/农业部蔬菜作物基因资源与种质创制北京科学观测实验站,北京 100081)

**摘要:**不同抗病基因的挖掘是作物持久抗性遗传改良的基础。本研究利用 2 份抗黑腐病(*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*)萝卜(*Raphanus sativus* L.)材料(KB10Q-22、KB10Q-24)和 1 份感病材料(KB10Q-33)构建了 2 个 F<sub>2</sub> 群体,采用苗期剪叶+喷雾法接种黑腐病菌 *Xcc*8004 进行抗病性鉴定。应用 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub> 4 个世代的数量性状主基因+多基因混合遗传分析方法,研究了萝卜 2 个不同抗源抗黑腐病的遗传规律,结果表明 2 份材料的遗传规律不同。以 KB10Q-22 为母本的 F<sub>1</sub> 植株表现为抗病,其遗传模型为 E\_0 模型,即 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型;而以 KB10Q-24 为母本的 F<sub>1</sub> 植株表现为感病,其遗传模型为 D\_0 模型,即 1 对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因模型。两群体主基因遗传率分别为 87.73% 和 55.64%,抗性遗传以主基因为主。

**关键词:**萝卜;抗黑腐病;主基因+多基因;遗传分析

## Genetic Analysis on the Resistance of Different Radish Germplasm to Black Rot

DUAN Yun-dan, QIU Yang, WANG Jing-lei, WANG Hai-ping, ZHANG Xiao-hui,  
SHEN Di, SONG Jiang-ping, LI Xi-xiang

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Beijing Research Station of Vegetable Crop Gene Resource and Germplasm Enhancement, Ministry of Agriculture, Beijing 100081)

**Abstract:** Developing different resistant genes is the basis for the genetic improvement of crops durable resistance. Two radish (*Raphanus sativus* L.) inbred lines resistant to black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) (KB10Q-22, KB10Q-24) and one susceptible inbred line (KB10Q-33) were used to construct F<sub>2</sub> populations. Black rot pathogen *Xcc*8004 was used to inoculate seedlings by leaf-cutting with spray method to identify the disease-resistance. The inheritance of resistance to black rot was studied with a mixed model of major genes plus poly-genes using P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, and F<sub>2</sub> populations. The results showed that the inheritance of the resistance of the above two resistant lines was different. The plants of F<sub>1</sub> generation from KB10Q-22 expressed resistant. Its genetic model was mixed two major genes with additive-dominance-epistatic effects plus poly genes with additive-dominance-epistatic effects (E\_0 model), while the plants of F<sub>1</sub> generation from KB10Q-24 expressed susceptible, and its genetic model was mixed one major gene with additive-dominance effects plus poly genes with additive-dominance-epistatic effects (D\_0 model). Major gene heritabilities for the two crosses were 87.73% and 55.64%, respectively. The heritability was mainly dominated by major genes.

**Key words:** radish; resistance to black rot; major gene + poly gene; genetic analysis

黑腐病是严重危害萝卜等十字花科作物的主要病害之一,由野油菜黄单胞菌野油菜致病变种(*Xcc*,

*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*)引起,是一种世界范围内普遍发生的细菌性维管束病害<sup>[1-6]</sup>。我

收稿日期:2014-03-11 修回日期:2014-05-28 网络出版日期:2014-12-11

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20141211.2223.022.html>

基金项目:“十二五”国家科技支撑项目(2012BAD02B01,2013BAD01B04-1);国际合作项目(2010DFB33340-4);农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室

第一作者研究方向为蔬菜种质资源与生物技术。E-mail:dyd0213@126.com

通信作者:李锡香,研究方向为蔬菜种质资源与生物技术。E-mail:lix0612@163.com

国是全球萝卜生产第一大国,栽培面积和总产量均位于各类蔬菜作物的前3名<sup>[7]</sup>。萝卜从苗期至采收期均有可能发生黑腐病,导致严重的产量损失,如在陕西武功地区,萝卜病株率可高达30%,贮藏后块根腐烂率约为5%~10%<sup>[8-9]</sup>。由于在萝卜资源中黑腐病抗源稀少,其对萝卜生产的影响更为深重。

国内外对植物黑腐病的抗性遗传规律研究已有报道,发现不同物种或抗源的抗性遗传不同。在甘蓝种质中,D. C. Bain<sup>[10]</sup>发现抗源“Huguenot”的抗性由1个显性基因控制;P. H. Williams等<sup>[11]</sup>则发现抗源“Early Fuji”的抗性由1个隐性主效基因*f*控制,该基因杂合状态下的表达受1个隐性基因*a*和1个显性基因*B*的修饰;M. D. Dickson等<sup>[12]</sup>发现“PI436606”抗性受1个隐性基因和2个修饰基因控制;Y. Kifuji等<sup>[13]</sup>发现“CY”抗性由多基因控制。在花椰菜种质SN445和C712中,其抗性由单显性基因控制<sup>[14-15]</sup>,而在“Reiho P01”中,抗性表现为多基因控制<sup>[16]</sup>。在甘蓝型油菜(*Brassica napus*)抗源中,抗性表现为单显性基因控制<sup>[17]</sup>。在白菜(*B. campestris*)中,其抗性由显性多基因控制<sup>[18]</sup>。在拟南芥中,抗性受1个显性主基因和2个修饰基因的控制<sup>[19]</sup>。在埃塞俄比亚芥中,抗源“PI199947”抗性由1个显性主基因控制<sup>[20]</sup>。李红双<sup>[21]</sup>发现萝卜种质“Q07-12”对黑腐病的抗性属于数量性状遗传,受1对加性-显性主基因控制,同时存在多基因的修饰。

本研究通过4个世代遗传分析研究萝卜不同抗源的抗性遗传规律,旨在为深入挖掘萝卜抗黑腐病基因的多样性,为萝卜垂直抗性和水平抗性相结合的持久抗病育种研究提供可靠抗源和理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

基于多轮苗期人工接种鉴定和田间试验结果,筛选获得稳定遗传的2份抗病材料KB10Q-22、KB10Q-24和1份感病材料KB10Q-33,2份抗源分别与感病材料杂交获得F<sub>1</sub>,F<sub>1</sub>自交获得F<sub>2</sub>群体(KB10Q-22×KB10Q-33的F<sub>2</sub>群体简称QT1,KB10Q-24×KB10Q-33的F<sub>2</sub>群体简称QT2)。2个F<sub>2</sub>群体及其亲本和杂种分别于2013年8月播种于中国农业科学院蔬菜花卉研究所玻璃温室内,使用10cm×10cm塑料育苗钵育苗,育苗基质为草炭:蛭石(1:1),每钵播种一粒种子,所有材料均置于防虫网内,并保持均匀一致的温光条件。QT1群体900株,P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>各60株,F<sub>1</sub>40株,QT2群体1000株及其

P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>和F<sub>1</sub>各50株。当幼苗长至4~5片叶时,移至人工气候室进行黑腐病苗期人工接种鉴定。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 人工接种鉴定方法** 菌液的制备:黑腐病病原菌为Xcc8004,供试菌株在NYGA培养基(每L含蛋白胨5.0g、酵母提取物3.0g、甘油20.0g,pH7.0,加1.5%琼脂)、27~28℃恒温箱内培养2~3d。将病原菌加适量无菌水稀释,通过分光光度计调整菌液浓度为OD<sub>600</sub>=0.4。

接种方法:幼苗4~5叶期时选择第2、3、4片叶接种,用灭菌的手术剪蘸取菌液,在距叶尖1.5cm处垂直于叶片中脉剪下叶尖,然后用装有菌液的喷雾器对准剪口处进行喷雾,以保证充分接种,接种后保湿24h,然后在温度为26℃(12h)、20℃(12h),相对湿度大于80%的环境中继续生长,12d后调查发病情况。

病情调查与分级:使用游标卡尺测量病斑深度,病情分级标准如下表<sup>[22]</sup>。

表1 苗期黑腐病病情级别标准

级别 Grade	病情 Symptom
0	无任何症状
1	接种叶水孔处出现褪绿斑,褪绿斑扩展深度≤3 mm
3	3 mm < 水孔处最大病斑扩展深度≤6 mm
5	6 mm < 水孔处最大病斑扩展深度≤9 mm
7	9 mm < 水孔处最大病斑扩展深度≤15 mm
9	水孔处最大病斑扩展深度 > 15 mm

计算病情指数(DI):根据每株接种叶片的病情分级,按照以下公式计算病情指数。

$$DI = \frac{\sum (si \times ni)}{9N} \times 100$$

其中,si:发病级别,ni:相应发病级别的叶片数,N:调查总叶片数。病情指数分为5级:高抗(HR):DI≤10;抗病(R):10 < DI≤20;中抗(MR):20 < DI≤40;感病(S):40 < DI≤60;高感(HS):60 < DI≤100。

**1.2.2 分析方法** 采用四世代的主基因+多基因混合遗传模型软件<sup>[23]</sup>对2个四世代分别进行分析,分析原理和方法参考盖钧镒等<sup>[24]</sup>的研究。

## 2 结果与分析

### 2.1 两个F<sub>2</sub>群体黑腐病病情指数的次数分布

2个F<sub>2</sub>群体的亲本KB10Q-22和KB10Q-24的病情指数分别为6.4±4.8和11.9±5.9,均表现为抗病,KB10Q-22抗性高于KB10Q-24。2次鉴定亲本KB10Q-33的病情指数分别为86.7±8.3和

85.2 ± 7.7, 表现为感病, 重现性好。QT1 的 F<sub>1</sub> 病情指数为 20.2 ± 7.9, 介于两亲本之间, 但明显偏向于抗病亲本, 初步表明抗病对感病为部分显性。QT2 的 F<sub>1</sub> 病情指数为 50.0 ± 8.1, 介于两亲本之间, 且明显偏向于感病亲本, 初步表明感病对抗病为部分显性。QT1 单株的抗性呈双峰分布, QT2 单株抗性略呈偏态的单峰分布, 2 个 F<sub>2</sub> 群体均表现出了主基因 + 多基因遗传特征 (图 1、图 2)。

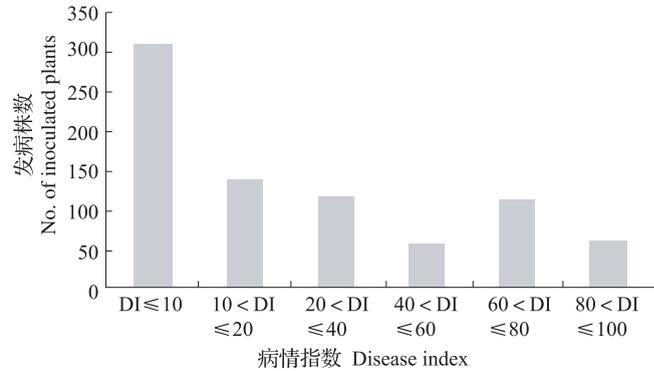


图 1 QT1 群体中具不同病情指数的株数分布图

Fig. 1 Distribution of the number of plants with different disease index in QT1 populations

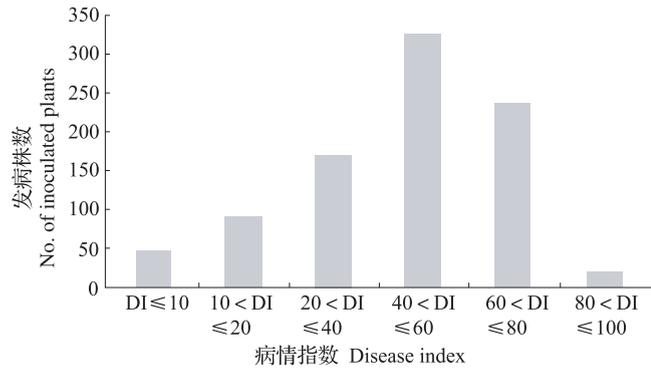


图 2 QT2 群体中具不同病情指数的株数分布图

Fig. 2 Distribution of the number of plants with different disease index in QT2 populations

## 2.2 抗病性的遗传模型

根据抗病鉴定结果, 采用数量性状主基因 + 多基因混合遗传的四世代联合分析法进行分析, 得到 2 个分离群体 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) 等 5 类遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值 (表 2)。

表 2 不同群体遗传模型的 AIC 值

Table 2 The AIC values of KB10Q-22 × KB10Q-33 and KB10Q-24 × KB10Q-33 under different genetic models

KB10Q-22 × KB10Q-33			KB10Q-24 × KB10Q-33		
模型	极大对数似然函数值	AIC 值	模型	极大对数似然函数值	AIC 值
Model	Max likelihood value	AIC value	Model	Max likelihood value	AIC value
A <sub>1</sub>	-4230.793945	8473.587891	A <sub>1</sub>	-4495.640137	9003.280273
A <sub>2</sub>	-4527.495605	9064.991211	A <sub>2</sub>	-4504.062988	9018.125977
A <sub>3</sub>	-4243.772949	8497.545898	A <sub>3</sub>	-4609.40918	9228.818359
A <sub>4</sub>	-4669.376953	9348.753906	A <sub>4</sub>	-4561.442871	9132.885742
D <sub>0</sub>	-4185.243164	8386.486328	D <sub>0</sub>	-4472.024902	8960.049805
D <sub>1</sub>	-4204.277344	8422.554688	D <sub>1</sub>	-4475.345215	8964.69043
D <sub>2</sub>	-4453.694824	8919.389648	D <sub>2</sub>	-4509.18457	9030.369141
D <sub>3</sub>	-4453.699707	8919.399414	D <sub>3</sub>	-4495.253906	9002.507812
D <sub>4</sub>	-4453.699707	8919.399414	D <sub>4</sub>	-4509.193848	9030.387695
C <sub>0</sub>	-4446.793457	8905.586914	C <sub>1</sub>	-4509.186523	9028.373047
C <sub>1</sub>	-4453.697754	8917.395508	C <sub>0</sub>	-4506.07373	9024.147461
B <sub>1</sub>	-4130.473145	8282.946289	B <sub>1</sub>	-4474.342285	8970.68457
B <sub>2</sub>	-4172.750488	8359.500977	B <sub>2</sub>	-4478.202637	8970.405273
B <sub>3</sub>	-4522.363281	9054.726562	B <sub>3</sub>	-4486.30127	8982.602539
B <sub>4</sub>	-4557.234863	9122.469727	B <sub>4</sub>	-4501.068848	9010.137695
B <sub>5</sub>	-4181.264648	8372.529297	B <sub>5</sub>	-4593.315918	9196.631836
B <sub>6</sub>	-4310.385254	8628.770508	B <sub>6</sub>	-4593.315918	9194.631836
E <sub>0</sub>	-4109.61084	8243.22168	E <sub>0</sub>	-4468.370117	8960.740234
E <sub>1</sub>	-4106.055176	8230.110352	E <sub>1</sub>	-4468.783691	8955.567383
E <sub>2</sub>	-4152.077637	8314.155273	E <sub>2</sub>	-4475.36377	8960.727539
E <sub>3</sub>	-4406.312988	8818.625977	E <sub>3</sub>	-4482.773438	8971.546875
E <sub>4</sub>	-4406.886719	8817.773438	E <sub>4</sub>	-4500.40625	9004.8125
			E <sub>5</sub>	-4499.828125	9005.65625
			E <sub>6</sub>	-4509.195312	9022.390625

组合 KB10Q-22 × KB10Q-33 中, AIC 值较低的模型为 E\_0、E\_1、B\_1、E\_2, 对这 4 个模型进行适合性检验(表 3), 选择统计量达到显著水平个数最少的模型作为最优模型。结果表明, 较适模型为 E\_0 模型, 即 2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因模型。

组合 KB10Q-24 × KB10Q-33 中, AIC 值较低的模型为 E\_1、D\_0、E\_2、E\_0, 对这 4 个模型进行适合性检验(表 4)。结果表明, 较适模型为 D\_0 模型, 即 1 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因模型。

表 3 KB10Q-22 × KB10Q-33 遗传模型的适合性检验

Table 3 Test for goodness of fit in KB10Q-22 × KB10Q-33

模型 Model	世代 Generation	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$nW^2$	$Dn$
B_1	P <sub>1</sub>	0.369(0.5434)	0.551(0.4577)	0.381(0.5373)	0.5369*	0.1989(0.1662)*
	P <sub>2</sub>	1.030(0.3101)	3.698(0.0545)	14.148(0.0002)*	0.4582	0.2273(0.2267)*
	F <sub>1</sub>	2.209(0.1372)	0.296(0.5863)	12.813(0.0003)*	0.6894*	0.2692(0.1834)*
	F <sub>2</sub>	0.699(0.4030)	0.441(0.5066)	0.338(0.5607)	1.0927*	0.1120(0.0482)*
E_0	P <sub>1</sub>	1.235(0.2663)	1.805(0.1791)	1.144(0.2847)	0.6857*	0.1986(0.1662)*
	P <sub>2</sub>	0.316(0.5740)	0.123(0.7260)	12.812(0.0003)*	0.3942	0.2384(0.2267)*
	F <sub>1</sub>	0.009(0.9230)	0.252(0.6156)	5.676(0.0172)*	0.3760	0.2157(0.1834)*
	F <sub>2</sub>	0.529(0.4671)	0.157(0.6923)	1.522(0.2173)	1.0838*	0.1011(0.0482)*
E_1	P <sub>1</sub>	2.048(0.1524)	2.168(0.1409)	0.121(0.7277)	0.7531*	0.2053(0.1662)*
	P <sub>2</sub>	1.014(0.3140)	0.009(0.9245)	18.304(0.0000)*	0.5459*	0.2780(0.2267)*
	F <sub>1</sub>	0.094(0.7585)	0.205(0.6510)	9.002(0.0027)*	0.4393	0.2346(0.1834)*
	F <sub>2</sub>	0.267(0.6053)	0.131(0.7175)	0.307(0.5793)	0.9366*	0.1062(0.0482)*
E_2	P <sub>1</sub>	0.545(0.4602)	0.000(0.9948)	8.034(0.0046)*	0.6473*	0.2843(0.1662)*
	P <sub>2</sub>	8.669(0.0032)*	11.131(0.0008)*	3.771(0.0521)	0.8807*	0.2871(0.2267)*
	F <sub>1</sub>	2.141(0.1434)	2.863(0.0906)	1.213(0.2707)	0.4722*	0.1836(0.1834)*
	F <sub>2</sub>	2.814(0.0934)	1.089(0.2967)	5.393(0.0202)*	1.5892*	0.1162(0.0482)*

\* 表示差异显著( $\alpha = 0.05$ ),  $nW^2$  的显著值为 0.461, 下同

\* indicates significant difference( $\alpha = 0.05$ ), significant value of  $nW^2$  is 0.461, the same as below

表 4 KB10Q-24 × KB10Q-33 遗传模型的适合性检验

Table 4 Test for goodness of fit in KB10Q-24 × KB10Q-33

模型 Model	世代 Generation	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$nW^2$	$Dn$
E_0	P <sub>1</sub>	0.395(0.5298)	0.392(0.5314)	0.005(0.9444)	0.2346	0.1718(0.2027)
	P <sub>2</sub>	0.109(0.7410)	0.055(0.8147)	4.917(0.0266)*	0.2705	0.1656(0.1904)
	F <sub>1</sub>	0.002(0.9648)	0.045(0.8314)	0.464(0.4959)	0.1638	0.1823(0.3041)
	F <sub>2</sub>	0.000(0.9833)	0.001(0.9752)	0.042(0.8369)	0.5439*	0.0734(0.0455)*
E_1	P <sub>1</sub>	0.370(0.5429)	0.308(0.5792)	0.019(0.8901)	0.2325	0.1698(0.2027)
	P <sub>2</sub>	0.069(0.7934)	0.130(0.7183)	6.038(0.0140)*	0.2885	0.1748(0.1904)
	F <sub>1</sub>	0.001(0.9790)	0.012(0.9130)	0.291(0.5899)	0.1626	0.1825(0.3041)
	F <sub>2</sub>	0.003(0.9599)	0.000(0.9989)	0.040(0.8416)	0.5465*	0.0734(0.0455)*
E_2	P <sub>1</sub>	0.076(0.7826)	0.003(0.9576)	0.732(0.3922)	0.1736	0.1539(0.2027)
	P <sub>2</sub>	1.171(0.2791)	2.121(0.1453)	2.670(0.1022)	0.3043	0.2254(0.1904)*
	F <sub>1</sub>	1.552(0.2129)	1.001(0.3170)	0.676(0.4108)	0.315	0.2815(0.3041)
	F <sub>2</sub>	0.092(0.7616)	0.020(0.8872)	0.369(0.5433)	0.5909*	0.0777(0.0455)*
D_0	P <sub>1</sub>	0.338(0.5610)	0.461(0.4972)	0.215(0.6427)	0.2299	0.1704(0.2027)
	P <sub>2</sub>	0.099(0.7533)	0.020(0.8875)	3.181(0.0745)	0.2343	0.1574(0.1904)
	F <sub>1</sub>	0.002(0.9686)	0.073(0.7865)	0.866(0.3520)	0.1678	0.1921(0.3041)
	F <sub>2</sub>	0.002(0.9670)	0.042(0.8377)	0.436(0.5093)	0.5819*	0.0839(0.0455)*

KB10Q-22 × KB10Q-33 的 E\_0 模型和 KB10Q-24 × KB10Q-33 的 D\_0 模型的一阶参数估计值和二阶参数估计值见表 5。从二阶参数来看,组合 KB10Q-22 × KB10Q-33 中,主基因遗传率为 87.73%,多基因遗传率为 6.13%,即抗性表现主要受主基因的影响,且 2 对主基因的加性作用均有助

于提高抗性,而其显性作用方向相反,不过第 2 对主基因的负面显性作用较小。组合 KB10Q-24 × KB10Q-33 中,主基因遗传率为 55.64%,多基因遗传率为 22.18%,且主基因的加性作用有助于提高抗性,显性作用则降低抗性。

表 5 两组合最适遗传模型的遗传参数估计值

Table 5 The genetic parameter estimate values under the fit test genetic model in two combinations

组合 Combination	模型 Model	一阶参数 1 <sup>st</sup> order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2 <sup>nd</sup> order parameter	估计值 Estimate	组合 Combination	模型 Model	一阶参数 1 <sup>st</sup> order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2 <sup>nd</sup> order parameter	估计值 Estimate
KB10Q-22 × KB10Q-33	E_0	<i>m1</i>	38.686	$\sigma_p^2$	915.56	KB10Q-24 × KB10Q-33	D_0	<i>m1</i>	50.580	$\sigma_p^2$	484.17
		<i>m2</i>	52.529	$\sigma_{mg}^2$	803.26			<i>m2</i>	95.612	$\sigma_{mg}^2$	269.39
		<i>m3</i>	36.114	$\sigma_{pg}^2$	56.15			<i>m3</i>	143.687	$\sigma_{pg}^2$	107.39
		<i>m4</i>	39.404	$h_{mg}^2$ (%)	87.73			<i>m4</i>	90.155	$h_{mg}^2$ (%)	55.64
		<i>d<sub>a</sub></i>	-32.32	$h_{pg}^2$ (%)	6.13			<i>d</i>	-26.712	$h_{pg}^2$ (%)	22.18
		<i>d<sub>b</sub></i>	-9.126					<i>h</i>	4.447		
		<i>h<sub>a</sub></i>	-21.15								
		<i>h<sub>b</sub></i>	1.337								
		<i>i</i>	9.126								
		<i>j<sub>ab</sub></i>	-1.337								
		<i>l</i>	-12.50								

*m1*、*m2*、*m3*、*m4*:  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$  群体均方; *d*: 主基因加性效应; *d<sub>a</sub>*: 第 1 对主基因的加性效应; *d<sub>b</sub>*: 第 2 对主基因的加性效应; *h*: 主基因显性效应; *h<sub>a</sub>*: 第 1 对主基因的显性效应; *h<sub>b</sub>*: 第 2 对主基因的显性效应; *i*: 主基因之间的加性 × 加性互作; *j<sub>ab</sub>*: 主基因之间的加性 × 显性互作; *l*: 主基因之间的显性 × 显性互作;  $\sigma_p^2$ : 表型方差;  $\sigma_{mg}^2$ : 主基因方差;  $\sigma_{pg}^2$ : 多基因方差;  $h_{mg}^2$ : 主基因遗传率;  $h_{pg}^2$ : 多基因遗传率

*m1*、*m2*、*m3*、*m4*: Average variance of  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$  population; *d*: Additive effects of the major gene; *d<sub>a</sub>*: Additive effects of the first major gene; *d<sub>b</sub>*: Additive effects of the second major gene; *h*: Dominant effects of the major gene; *h<sub>a</sub>*: Dominant effects of the first major gene; *h<sub>b</sub>*: Dominant effects of the second major gene; *i*: The effect of additive × additive between two major genes; *j<sub>ab</sub>*: The effect of additive × dominant between two major genes; *l*: The effect of dominant × dominant between two major genes;  $\sigma_p^2$ : Phenotypic variance;  $\sigma_{mg}^2$ : Variance of major genes;  $\sigma_{pg}^2$ : Variance of poly genes;  $h_{mg}^2$ : Inheritability of major genes;  $h_{pg}^2$ : Inheritability of poly genes

### 3 讨论

抗病性鉴定方法的准确性直接影响鉴定结果和研究结论。在十字花科作物对黑腐病抗性的鉴定中,国内外研究者常采用幼苗期喷雾接种法或剪叶接种法。李永镛等<sup>[25]</sup>认为喷雾法能够比较全面地反映寄主的抗病性,但喷雾法接种的发病与喷雾部位和保湿程度密切相关,在保湿不良的条件下可能出现“漏接”现象<sup>[26]</sup>。而剪叶法鉴定后,由于剪刀上所蘸菌液可能不均匀或者因重力洒落,导致材料各重复间鉴定数据偏差较大。本试验采用剪叶法 + 喷雾法相结合的鉴定方法,既避免了漏接和剪刀上菌液不均匀的问题,同时又缩短了幼苗的发病时间,

保证了幼苗的正常生长和病症的充分表现。植物的抗病性在一定程度上还受植物的生长状况和环境条件的影响。本试验通过构建超级大群体、培育整齐一致的壮苗和严格控制植株的苗龄,并通过设定人工气候室的温光条件来创造适宜的发病环境,在一定程度上减少了环境因素和植物生长状况对试验结果的影响。

关于萝卜对黑腐病的抗性遗传规律,仅李红双<sup>[21]</sup>利用六世代联合分析法初步研究了 1 份萝卜抗源“Q07-12”对黑腐病的抗性遗传,发现抗性由 1 对主基因控制,符合“1 对加性 - 显性主基因”遗传模型,同时存在多基因的修饰作用。本试验研究了 2 份不同的萝卜抗源 KB10Q-22 和 KB10Q-24 的抗

性遗传规律,结果显示 2 份抗源的抗性遗传特点明显不同,而且也不同于“Q07-12”的遗传。KB10Q-22 的抗性规律符合“2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因”模型,且抗病对感病为部分显性,这与 H. Guo 等<sup>[18]</sup>的结果有相似之处,抗性均表现为显性多基因控制,而在 Y. Kifuji 等<sup>[13]</sup>和 N. N. Tonu 等<sup>[16]</sup>的研究中,虽然抗性也表现为多基因控制,但感病对抗病表现显性,与本研究不太一致。该材料中主基因控制的抗病遗传率很高,其中第 1 对主基因的加性、显性作用均为负值,有助于提高抗性,而第 2 对主基因的作用较小,适用于抗病育种中的杂种优势利用,也可通过与不同抗病材料杂交实现基因聚合种质创新,同时也为抗病基因的挖掘奠定了基础。而 KB10Q-24 的抗性规律符合“1 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因”模型,感病对抗病为部分显性,其中加性效应有利于提高植物抗性,但显性效应会降低抗性,不适合杂种优势利用,但可与抗病材料配组实现有利基因聚合。该抗源的遗传机制与 P. H. Williams 等<sup>[11]</sup>和 M. D. Dickson 等<sup>[12]</sup>的结果近似,抗性均受 1 个隐性主基因控制,同时存在多基因的修饰作用,但其抗病基因及其作用方式是否相同有待深入研究。

萝卜中黑腐病抗源稀少。由于芸薹属和萝卜属物种间存在一定的生殖隔离,尽管远缘杂交有助于克服这种生殖障碍、实现物种间抗病基因的交流,但是相关技术难度较大、目标基因转移周期长、遗传累赘难以克服。转基因技术能实现物种间目标基因的转移,但是萝卜转基因技术体系尚不成熟,各国对转基因植物释放的限制,也限制了芸薹属抗源在萝卜黑腐病抗性遗传改良中的应用。对萝卜中具有不同遗传背景抗源的发现和挖掘有助于利用抗性基因的多样性开展萝卜持久抗性的遗传改良。

## 参考文献

- [1] Williams P H. Black rot: a continuing threat to world crucifers [J]. *Plant Dis*, 1980, 64: 736-742
- [2] 张玉勋,徐月军,张炎光,等. 萝卜黑腐病菌致病性测定及苗期抗性鉴定方法的初步研究[J]. *山东农业科学*, 1999(2): 34-36
- [3] Swings J G, Civerolo E L. *Xanthomonas* [M]. London: Chapman & Hall, 1993
- [4] 张文修,李亚鹏. 十字花科蔬菜黑腐病的发生与防治[J]. *现代化农业*, 2006(7): 8
- [5] Jensen B D, Vicente J G, Manandhar H K, et al. Occurrence and diversity of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in vegetable *Brassica* fields in Nepal[J]. *Plant Dis*, 2010, 94(3): 298-305
- [6] Vicente J G, Holub E B. *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (cause of black rot of crucifers) in the genomic era is still a worldwide threat to *brassica* crops[J]. *Mol Plant Pathol*, 2013, 14(1): 2-18
- [7] 中国农业年鉴编辑委员会. 中国农业年鉴 2006 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2007
- [8] 李经略,赵晓明,李惠兰. 甘蓝苗期黑腐病菌致病性分化研究[J]. *陕西农业科学*, 1990(3): 26-27
- [9] 李明远. 十字花科蔬菜黑腐病的发生与防治[J]. *当代蔬菜*, 2004(11): 36
- [10] Bain D C. Resistance of cabbage to black rot[J]. *Phytopathology*, 1955, 45: 35-37
- [11] Williams P H, Staub T, Sutton J C. Inheritance of resistance in cabbage to black rot[J]. *Phytopathology*, 1972, 62: 247-252
- [12] Dickson M D, Hunter J E. Inheritance of resistance in cabbage seedlings to black rot[J]. *Hort Sci*, 1987, 22(1): 108-109
- [13] Kifuji Y, Hanzawa, Terasawa Y, et al. QTL analysis of black rot resistance in cabbage using newly developed EST-SNP markers [J]. *Euphytica*, 2012, 190: 289-295
- [14] Jamwal R S, Sharma P P. Inheritance of resistance to black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) [J]. *Euphytica*, 1986, 35(3): 941-943
- [15] 刘松,赵前程. 与花椰菜 (*Brassica oleracea* ssp. *botrytis*) 抗黑腐病基因连锁的 RAPD 标记[J]. *南开大学学报: 自然科学版*, 2002, 35(2): 126-128
- [16] Tonu N N, Doullah A M, Shimizu M, et al. Comparison of positions of QTLs conferring resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica oleracea* [J]. *Am J Plant Sci*, 2013, 4: 11-20
- [17] Vicente J G, Taylor J D, Sharpe A G, et al. Inheritance of race-specific resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica* genomes[J]. *Phytopathology*, 2002, 92: 1134-1141
- [18] Guo H, Dickson M H, Hunter J E. *Brassica napus* sources of resistance to black rot in crucifers and inheritance of resistance[J]. *Hort Sci*, 1991, 26(12): 1545-1547
- [19] Buell C R, Somerville S C. Use of *Arabidopsis* recombinant inbred lines reveals a monogenic and a novel digenic resistance mechanism to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* [J]. *Plant J*, 1997, 12(1): 21-29
- [20] Tonguc M, Earle D, Griffiths D. Segregation distortion of *Brassica carinata* derived black rot resistance in *Brassica oleracea* [J]. *Euphytica*, 2009, 134: 269-276
- [21] 李红双. 萝卜对芜菁花叶病毒病和黑腐病抗性的遗传分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2009
- [22] 李锡香,沈镛. 萝卜种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2008
- [23] 章元明,盖钧镒,张孟臣. 利用 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 或 F<sub>2:3</sub> 世代联合的数量性状分离分析[J]. *西南农业大学学报*, 2000, 22(1): 6-9
- [24] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社, 2003: 169-219
- [25] 李永镛,徐丽波. 甘蓝黑腐病苗期抗病性鉴定方法的研究[J]. *东北农学院学报*, 1990, 21(2): 125-129
- [26] 肖崇刚. 一种甘蓝黑腐病接种新方法[J]. *植物保护*, 1994, 20(5): 35