

# 水稻主基因-多基因混合遗传 控制白叶枯病抗性的基因效应分析

王建设<sup>1</sup>, 王建康<sup>2</sup>, 朱立宏<sup>3</sup>, 盖钧镒<sup>3</sup>

(1. 北京市农林科学院蔬菜研究中心, 北京 100081; 2. 河南省农业科学院, 郑州 450002; 3. 南京农业大学,  
江苏南京 210095)

**摘要:** 利用主基因-多基因混合遗传模型分析了 5 个抗感交组合对水稻白叶枯病菌抗性的基因效应, 结果表明 5 个组合中的 3 个在主基因抗性遗传符合孟德尔分离比的前提下存在多基因抗性, 而且这 3 个组合彼此间抗病基因的加性效应、主基因和多基因遗传方差及其遗传率存在变异。说明水稻白叶枯病抗性虽以主基因作用为主, 但考虑到抗性的持久性, 建议在水稻白叶枯病育种中构建主基因-多基因混合遗传体系, 以有效抑制白叶枯病菌群体中小种的波动。

**关键词:** 水稻; 白叶枯病; 主基因-多基因抗性

**中图分类号:** Q311 **文献标识码:** A **文章编号:** 0379-4172(2000)01-0034-0038

杂交稻对白叶枯病菌的抗性主要受加性效应基因控制, 但同时也受非加性基因效应的影响, 表现加性效应的基因既存在主基因, 也存在微效多基因<sup>[1]</sup>。本文试图证明在主基因抗性符合孟德尔分离比的前提下, 鉴定微效多基因抗性的有无及大小, 以评价微效多基因在水稻抗白叶枯病育种中的应用前景, 为杂交稻亲本选配提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料与杂交设计

8072 为组合 TN1/DV85 杂交后代, 携带显性抗病基因  $X_{a-7}^{[2,3]}$ 。TN<sub>1</sub>、桂朝 2 号、IR<sub>24</sub>、双桂 1 号和珍珠矮为对白叶枯病菌系 ZHE-173 感病。利用 8072 与 5 个感病品种配制的抗感交组合的亲本、F<sub>1</sub> 及 F<sub>2</sub> 群体分析水稻主基因-多基因混合遗传控制抗性的基因效应。

### 1.2 遗传分析模型

借助王建康等<sup>[4]</sup>提出的主基因-多基因混合遗传模型分析主基因-多基因混合遗传控制抗性的基因效应。

**1.2.1 主基因-多基因混合遗传模型的建立** 将 F<sub>2</sub> 世代个体表现型分解为:  $X = m + g + c + e$ , 其中  $m$  为群体均值,  $g$  为主基因效应,  $c$  为多基因效应值,  $e$  为环境效应。并假定主基因与多基因之间不存在互作, 基因型效应与环境效应之间独立。主基因效应为一固定值, 多基因效应  $c \sim N(0, \sigma_{pg}^2)$  是随机变量,  $\sigma_{pg}^2$  为多基因效应的方差。环境变异  $e \sim N(0,$

收稿日期: 1998-08-04; 修订日期: 1998-09-29

作者简介: 王建设(1966), 宁夏人, 博士, 副研究员, 水稻抗病遗传

$\sigma_c^2$ )是随机变量,  $\sigma_c^2$ 为环境方差。若主基因有  $K$  个不同的基因型值, 则  $F_2$  群体表现为  $K$  个正态分布的混合, 通过对混合分布的分解将主基因效应分解出来。除主基因之外的变异是多基因变异和环境变异的混合, 记  $\sigma^2 = \sigma_{pg}^2 + \sigma_c^2$ 。

1.2.2 主基因遗传效应的估计 表现完全显性主基因 ( $A-a$ ) 其  $F_2$  群体分布分解为 2 个成分分布, 且 2 个成分分布具有 3:1 的孟德尔分离比, 其个体主基因基因型分别为  $Aa$ 、 $AA$  和  $aa$ , 其分布均值  $\mu_1$  和  $\mu_2$  分别为:  $\mu_1 = m - d$ ,  $\mu_2 = m + d$ ;  $m$  和  $d$  极大似然估计分别为:  $\hat{m} = 0.5\hat{\mu}_1 + 0.5\hat{\mu}_2$ ,  $\hat{d} = -0.5\hat{\mu}_1 + 0.5\hat{\mu}_2$ ,  $\hat{m}$  和  $\hat{d}$  的方差分别为:  $\text{Var}(\hat{m}) = 0.25\text{Var}(\hat{\mu}_1) + 0.25\text{Var}(\hat{\mu}_2) + 0.5\text{Cov}(\hat{\mu}_1, \hat{\mu}_2)$ ,  $\text{Var}(\hat{d}) = 0.25\text{Var}(\hat{\mu}_1) + 0.25\text{Var}(\hat{\mu}_2) - 0.5\text{Cov}(\hat{\mu}_1, \hat{\mu}_2)$ 。主基因遗传方差和遗传率分别为:  $\sigma_{mg}^2 = 0.75d^2$ ,  $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / (\sigma_{mg}^2 + \sigma^2) = 3d^2 / (3d^2 + 4\sigma^2)$ 。

1.2.3 多基因存在的鉴定  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  和  $F_2$  群体的一些统计参数表 1 所示, 样本似然函数:  $L(\psi) = \prod f_1(X_{1i}; \mu_1, \sigma_c^2) \prod f_2(X_{2i}; \mu_2, \sigma_c^2) \prod f_3(X_{3i}; \mu_3, \sigma_c^2) \prod p(X_i; \psi)$  构建零假设  $H_0: \sigma^2 = \sigma_c^2$

表 1  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$  和  $F_2$  群体的一些统计参数

Table 1 Parameter of  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$  population

群体 Population	样本量 Sample size	样本值 Sample value	均值 Mean	方差 Variance	群体分布特征 Population distribution	概率密度函数 Density function
$P_1$	$n_1$	$X_{1i}$	$\mu_1$	$\sigma_c^2$	单一正态分布 normal distribution	$f_1(X; \mu_1, \sigma_c^2)$
$P_2$	$n_2$	$X_{2i}$	$\mu_2$	$\sigma_c^2$	单一正态分布 normal distribution	$f_2(X; \mu_1, \sigma_c^2)$
$F_1$	$n_3$	$X_{3i}$	$\mu_3$	$\sigma_c^2$	单一正态分布 normal distribution	$f_3(X; \mu_1, \sigma_c^2)$
$F_2$	$n_4$	$X_{4i}$			正态混合分布 normal mixture	$p(X; \psi)^*$

\*:  $P(X; \psi) = \sum \pi_i f(X; \mu_i, \sigma^2)$

(不存在多基因) 和备择假设  $H_0: \sigma^2 > \sigma_c^2$  (有多基因存在, 且  $\sigma_{pg}^2 = \sigma^2 = \sigma_c^2$ ) 通过计算两种假设下似然函数的最大值  $L_0$  和  $L_a$ , 构造似然比统计量:  $X = 2(\log L_a - \log L_0) \sim \chi^2(1)$  进而对上述假设进行显著性测验。

## 2 结果分析

8072 与  $TN_1$ 、桂朝 2 号、 $IR_{24}$ 、双桂 1 号和珍珠矮配制的 5 个抗感交组合的  $F_2$  群体经  $\chi^2$

表 2 8072 抗性的遗传分析

Table 2 Genetic analysis of resistance source 8072

组合 Combination	R	S	$\chi^2(3:1)$	P
$TN_1/8072$	161	48	0.1330	0.75
桂朝 2 号/8072 (Guichao 2/8072)	124	54	2.1363	0.14
$IR_{24}/8072$	183	63	0.0135	0.91
双桂 1 号/8072 (Shuangguil/8072)	123	50	1.2486	0.26
珍珠矮/8072 (Zhengzhuai/8072)	129	44	0.0044	0.95

测验,结果表明5个组合抗感遗传符合孟德尔分离比(3:1)(表2),说明它们的抗性由显性抗病基因  $X_{a-7}$  控制。

利用主基因-多基因混合遗传模型首先确定  $F_2$  群体的分布均包含2个成分分布(表3),也证明存在一个主基因抗性位点  $X_{a-7}$ ,并表现为完全显性,同时同一组合的2个成分分

表3  $F_2$ 混合分布中各参数的极大似然估计

Table 3 Maximum likelihood estimates in  $F_2$  population

组合 Combination	基本分布 Component No.	权重( $\pi$ ) Weight( $\pi$ )	均值( $\mu$ ) Mean ( $\mu$ )	方差( $\sigma^2$ ) Variance( $\sigma^2$ )
TN <sub>1</sub> /8072	抗病植株(R-plant)	0.76	5.03	5.20
	感病植株(S-plant)	0.24	17.15	5.20
桂朝2号/8072 (Gui chao2/8072)	抗病植株(R-plant)	0.70	4.00	7.48
	感病植株(S-plant)	0.30	15.34	7.48
IR <sub>24</sub> /8072	抗病植株(R-plant)	0.75	3.26	5.45
	感病植株(S-plant)	0.25	15.07	5.45
双桂1号/8072 (Shuang guil/8072)	抗病植株(R-plant)	0.71	4.05	5.49
	感病植株(S-plant)	0.29	15.08	5.49

布以及不同组合的同一成分分布的权重存在差异。其次鉴定5个抗感交组合发现其中3个(TN<sub>1</sub>/8072、桂朝2号/8072和珍珠矮/8072)存在多基因抗性(表4),并估计了抗性基因的加性效应、主基因和多基因的遗传方差及其遗传率(表5)。从表5看出,这3个组合抗

表4 极大似然法鉴定抗性多基因

Table 4 Identification of resistant polygene using maximum likelihood

组合Combination	maxLa	MaxLo	$\lambda$	P
TN <sub>1</sub> /8072	-710.02	-713.03	6.02	<0.05
桂朝2号/8072(Guichao 2/8072)	-583.13	-591.83	17.40	<0.05
IR <sub>24</sub> /8072	-752.67	-753.38	1.44	>0.05
双桂1号/8072(Shuangguil/8072)	-573.82	-574.26	0.88	>0.05
珍珠矮/8072(Zhenzhuai/8072)	-646.63	-653.13	12.99	<0.05

表5 主基因-多基因遗传效应和遗传方差估计

Table 5 Maximum likelihood estimates of major gene effects and genetic variance of major gene

组合 Combination	加性效应	主基因遗传 方差	主基因遗传率	多基因遗传 方差	多基因遗传率	主基因-多基因 遗传率
	Additive effect ( $d$ )	Variance of major gene ( $\sigma_{mg}^2$ )	Heritability of major gene ( $h_{mg}^2$ )%	Variance of polygene	Heritability of polygene ( $h_{pg}^2$ )%	Heritability of major-minor gene ( $h_a^2$ )%
TN <sub>1</sub> /8072	5.06	19.20	58.16	8.61	26.08	84.24
桂朝2号/8072 (Guichao2/8072)	5.67	24.11	68.59	9.18	26.12	94.71
珍珠矮/8072 (Zhenzhuai/8072)	7.39	40.96	73.87	9.36	16.88	90.76

性基因的加性效应分别为 5.06、5.67 和 7.390; 主基因的遗传方差及其遗传率分别为 19.2、24.11 和 49.96 及 58.16%、68.59% 和 73.87%; 多基因的遗传方差及其遗传率分别为 8.61、9.18 和 9.36 及 26.08%、26.12% 和 16.88%; 主基因-多基因遗传率分别为 84.24%、94.71% 和 90.75%。这 3 个组合抗病基因的加性效应、主基因和多基因遗传方差及其遗传率的变异表明: (1) 遗传背景不同的 3 个感病品种(TN<sub>1</sub>、桂朝 2 号和珍珠矮)彼此间与抗性有关的多基因加性效应的大小存在差异, 解释了这 3 个感病品种彼此间感病度高低的数量差异, 同时也表明品种感病与抗病的相对性, 即品种表现感病, 并不是说它完全没有携带抗病基因, 只是它携带的抗病基因效应较小, 品种表现抗病基因效应较大; (2) 8072 携带的主效抗病基因  $X_{a-7}$  在不同遗传背景中的表达存在差异, 暗示着不同遗传背景存在影响  $X_{a-7}$  表达的修饰基; (3) 在主基因-多基因混合遗传控制的抗性中, 抗性的遗传变异以主基因影响为主, 多基因影响为辅。

### 3 讨论

杂交稻对白叶枯病菌的抗性主要受加性效应基因控制, 但同时也受非加性基因效应的影响, 表现加性效应的基因既存在主基因, 也存在微效多基因<sup>[1]</sup>。利用王建康等<sup>[6]</sup>提出的主基因-多基因混合遗传模型, 分析了 5 个抗感交组合, 结果发现这 5 个组合在主基因抗性遗传符合孟德尔分离比的前提下, 其中 3 个组合存在多基因抗性, 而且这 3 个组合抗病基因的加性效应、主基因和多基因遗传方差及其遗传的存在变异。说明抗感划分标准是相对的, 因菌系、品种、组合而异<sup>[5, 10]</sup>。

前文视分析抗性配合力的固定模型为随机模型, 估计了不育系杂种接种菌系 ZHE-173 时抗性的遗传率, 估计的  $h_B^2$  和  $h_N^2$  分别为 95.93% 和 82.67%<sup>[1]</sup>。本文利用主基因-多基因混合遗传模型分析 3 个组合主基因-多基因遗传率变幅为 84.24~94.71%, 其中主基因引起 F<sub>2</sub> 单株抗性变幅为 58.16~73.87%, 多基因引起 F<sub>2</sub> 单株抗性变幅为 16.88~26.08%。一方面说明抗性主要受基因加性效应影响, 显性效应和上位性效应影响较小, 暗示杂交稻亲本选配中, 最好选择基因加性效应大或一般配合力效应高的不育系与恢复系配制杂交组合, 预期获得高水平的抗性; 另一方面说明在抗病育种中, 抗病基因的利用以主基因为主, 但考虑到抗性的持久性, 应该有意识地积累高水平的多基因控制数量抗性, 构建主基因-多基因混合遗传体系, 以有效抑制病原物群体中小种的波动<sup>[7~10]</sup>。

### 参考文献

- [1] 王建设. 杂交水稻抗白叶枯病的遗传与抗病基因  $X_{a-7}$  的 RFLP 标记定位. 博士学位论文, 南京农业大学, 1996.
- [2] 高山林, 朱立宏. 水稻白叶枯病抗性遗传研究. 南京农学院学报, 1982, 1: 22~23.
- [3] 朱立宏, 万建明, 等. 籼稻抗白叶枯病衍生抗原选育及遗传分析. 见: 熊振明, 梁承鄞主编水稻育种技术基础研究论文集, 中国科学技术出版社, 1991, 24~30.
- [4] 王建康等. 利用 F<sub>2</sub> 世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型并估计其遗传效应. 遗传学报, 1997, 24(5): 332~440.
- [5] 章琦. 我国水稻白叶枯病抗性遗传的评价和利用. 中国农业科学, 1991, 24(3): 26~36.
- [6] Kock M F. Aspects of quantitative resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* in rice. Ph. D Thesis Agriculture University Wageningen, 1990.
- [7] Mew T W. Current status and future prospects of research on bacterial blight of rice. Ann. Rev. Phytopatho, 1987, 125: 539~582.

- [8] Mew T W. Changes in race frequency of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in response for rice cultivars planted in the philippines. *Plant Disease*, 1992, 76: 1029~1032.
- [9] Yamada T. Studies on genetics and breeding of resistance to bacterial leaf blight in rice (VI) Inheritance of quantitative resistance of the variety IR28 to bacterial groups II, III, VI of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* of Japan. *Japanese Journal Breeding*, 1984, 34: 181~190.
- [10] Yoshimura A. Genetic of bacterial blight resistance a breeding line of rice. *Phytopathology*, 1984, 74: 773~777.

### Major-Polygene Effect Analysis of Resistance to Bacterial Blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*) in Rice

WANG Jian-She<sup>1</sup>, WANG Jian-Kang<sup>2</sup>, ZHU Li-Hong<sup>3</sup>, GAI Jun-Yi<sup>3</sup>

(1. Beijing Agricultural and Forest Academy, Beijing Vegetable Research Center, Beijing 100081, China;

2. Henan Agricultural Academy, Zhengzhou 450002, China; 3. Department of Agronomy, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** Five crosses between resistance and susceptible were analyzed to study major-polygene effect using major-polygene mixed mode. The result showed that 3 of 5 crosses were controlled by both major gene and polygene. In addition, there were large variation of additive effect, variance as well as heredity of major gene polygene in 3 crosses. Major gene was predominant in resistant variation, but durability should be considered. We suggested that construct major-polygene system be constructed in the long run in breeding program to ensure a durable and high level of resistance to constrain fluctuation of races of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* population.

**Key words:** rice; bacterial blight; major-polygene effect analysis of resistance

---

Received August 4, 1998, revision received September 29, 1998