

苦瓜白粉病病原菌和生理小种的鉴定 及苦瓜对白粉病的抗性遗传分析

周萌萌 田丽波* 商 桑 邹凯茜 潘琼玉 曾丽萍

(海南大学热带农林学院, 海口 570228)

摘要: 为明确海南省苦瓜白粉病的病原菌、生理小种及苦瓜对白粉病的抗性遗传规律, 结合形态学鉴定和分子鉴定解析白粉病菌及生理小种种类, 通过显微镜观察白粉病菌侵染过程, 并应用主基因+多基因混合遗传模型分析法探讨苦瓜对白粉病的主要抗性遗传规律。结果表明: 采集自海南省6个市(县)的苦瓜白粉病病原菌均为单囊壳白粉菌 *Sphaerotheca fuliginea*, 属生理小种 2F, 该菌在侵染苦瓜叶片时有4个关键时期: 接种后4 h为分生孢子萌发高峰期, 8 h为附着孢形成高峰期, 16~24 h为次生菌丝形成高峰期, 5 d为分生孢子梗形成高峰期。将其接种于苦瓜抗、感品系, 对白粉病的抗性符合2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型, 主基因和多基因共同控制苦瓜对白粉病的抗性, 其中以主基因遗传为主, 且会受到环境变异的影响。根据苦瓜抗性遗传规律, F_2 代主基因遗传率最高, 受环境影响最小, 在苦瓜的白粉病抗性育种中, 以早期世代 F_2 代作为有效选择世代。研究表明白粉病菌侵染叶片的前2 d是白粉病防治的最佳时期, 所以在白粉病易发的物候期, 可将防治时间提前1~2 d。

关键词: 苦瓜; 白粉病; 生理小种; 侵染过程; 遗传分析

Identification of powdery mildew physiological races and genetic resistance analysis of bitter melon to the disease

Zhou Mengmeng Tian Libo* Shang Sang Zou Kaixi Pan Qiongyu Zeng Liping

(Tropical Agricultural and Forestry Institute, Hainan University, Haikou 570228, Hainan Province, China)

Abstract: To study the powdery mildew pathogen, physiological races and inheritance of bitter melon resistance of powdery mildew in Hainan, the morphological and molecular identification methods were used to analyze the disease-causing germs and physiological races of powdery mildew; the microscopy was used to observe infection process of powdery mildew, and mixed major-gene plus polygenes inheritance model analysis was conducted to inquire into the main genetic rules of bitter melon resistance to powdery mildew. The results showed that the bitter melon powdery mildew disease was caused by *Sphaerotheca fuliginea*, belonging to the physiological race 2F in six cities (counties) in Hainan. There were four key stages when the pathogen infected the leaves of bitter melon: conidia germination peak at 4 h post infection, appressorium formation peak at 8 h post infection, secondary hyphal formation peak at 16–24 h post infection and conidiophore formation peak at 5 d post infection. The powdery mildew was inoculated into the resistant and susceptible strains of bitter melon, and the results showed that the powdery mildew resistance fitted two major genes with additive-dominance-epistasis major genes and plus-dominant polygenes model, and the resistance of bitter melon to powdery mildew disease was con-

trolled by main genes and polygenes, in which major genes were dominated and affected by environmental variation in the meantime. According to the inheritance rule of resistance, F_2 generation had the highest heritability and was least affected by environment, and thus the early generation F_2 should be used as the effective selection period in powdery mildew resistance breeding of bitter melon. The control time of powdery mildew could be advanced by 1–2 d in the phenological period of powdery mildew susceptibility.

Key words: bitter melon; powdery mildew; physiological race; infection process; genetic analysis

在热带和亚热带地区,白粉病对农业和园艺存在持续的、广泛性的威胁(Glawe, 2008)。全世界约有1万种植物会被650种白粉病菌侵染(Takamatsu et al., 2008; Kusch & Panstruga, 2017)。目前,单囊壳白粉菌 *Sphaerotheca fuliginea* 和二孢白粉菌 *Erysiphe cichoracearum* 是引起我国瓜类白粉病的主要病原菌,一旦暴发白粉病,将导致作物大量减产(马鸿艳等, 2011)。

苦瓜 *Momordica charantia* L. 是海南省支柱蔬菜种类之一,又名凉瓜等,为葫芦科苦瓜属蔬菜,原产于东印度,广泛种植于热带、温带地区,营养丰富,又具有降血糖(Yang et al., 2015)、抗炎症(Raina et al., 2016)、抗癌症(Lu & Lin, 2016)等众多药用价值。白粉病是苦瓜生产中最严重的病害之一,可在整个生育期发病,发病率高,减产严重。盲目施用药剂不仅达不到防治效果,还会增加苦瓜生产成本,降低产品品质,造成环境污染。了解当地苦瓜白粉病的病原菌及其生理小种,可以“对症下药”,避免盲目用药,明确该种白粉病菌侵染关键时期,找到最佳的防治时间,才能达到最佳的防治效果,掌握苦瓜对白粉病的抗性遗传规律,利于选育出最适的抗病品种,真正实现农药减施,走上产出高效、产品安全、资源节约、环境友好的现代农业发展之路。

我国部分学者已对不同地区的多种作物白粉病的病原菌及其生理小种进行了初步鉴定,结果显示均为单囊壳白粉菌,生理小种有所不同,其中在广西苦瓜上鉴定出生理小种1和M-4(王齐旭, 2018),在淮北和江浙沪地区甜瓜上均鉴定为生理小种1(李苹芳等, 2015; 张慧君等, 2017),在新疆南疆巴州和喀什地区籽瓜、甜瓜上均鉴定为生理小种5(苏瑞等, 2013),在黑龙江省主要瓜类作物上鉴定为生理小种1和6(马鸿艳等, 2011),在海南省三亚市葫芦科作物上鉴定为生理小种2F(包海清等, 2008)等。但对于海南省苦瓜主产区白粉病病原菌及生理小种鉴定的研究报道很少。目前,在苦瓜对白粉病的抗性遗传规律研究方面的报道也较少,仅米军红(2013)研究发现苦瓜对白粉病的抗性由一对单隐性基因控制;栗建文等(2007)认为苦瓜对白粉病的抗性受2对

以上基因控制,抗病相对感病为不完全隐性,符合加性-显性模型;田丽波等(2015)研究了苦瓜对白粉病的抗性,发现抗病对感病为不完全隐性遗传,其抗性遗传符合2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型。本研究拟结合形态学鉴定和分子生物学鉴定来明确苦瓜白粉病的病原菌及生理小种,对病原菌侵染过程进行探索,并运用主基因+多基因遗传分析方法进一步探讨苦瓜对白粉病的抗性遗传规律,以期对苦瓜白粉病防治及抗病育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试病菌:从海南省海口市、澄迈县、屯昌县、万宁市、陵水黎族自治县、三亚市苦瓜种植基地共采集9份感染白粉病的苦瓜叶片,并在灭菌光照培养箱内分别用毛笔刷取白粉病病原菌孢子,接种于白粉病高感苦瓜栽培种25,进行单斑分离纯化,保存备用。

供试植物:13份国际通用的甜瓜白粉病生理小种鉴别寄主由北京农林科学院蔬菜研究中心许勇教授赠与;前期通过白粉病抗性鉴定,选择抗白粉病的野生苦瓜04-17(P_1)和高感白粉病的苦瓜栽培种25(P_2)作为亲本, P_1 、 P_2 均是经过多代自交选育的自交系,杂交获得 F_1 代, F_1 代自交并与其亲本进行回交,分别获得 F_2 、 B_1 和 B_2 代群体,所有材料均由本课题组培育并保存。以 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2 共6个世代材料进行苦瓜对白粉病的抗性遗传规律分析。

试剂及仪器:PCR Buffer、dNTP、*Taq*酶,北京全式金生物技术有限公司;其余试剂均为国产分析纯。GPX-250 光照培养箱,常州市万丰仪器制造有限公司;Nikon Ti倒置荧光显微镜,日本尼康株式会社;T960C基因扩增仪,力康生物医疗科技控股有限公司;GelDoc XR+凝胶成像系统,美国Bio-Rad公司。

1.2 方法

1.2.1 苦瓜白粉病病原菌的鉴定

分别取苦瓜白粉病病原菌无性世代分生孢子于载玻片上,用胶头滴管滴1~2滴3% KOH溶液,用镊子缓慢盖上盖玻片,显微镜下观察其分生孢子是否

具有纤维状体。有纤维状体的为单囊壳白粉菌,无纤维状体的为二孢白粉菌(Vakalounakis et al., 1994)。

1.2.2 苦瓜白粉病菌的生理小种鉴定

将13份甜瓜鉴别寄主的种子浸泡催芽,放置于光照培养箱内培养,白天温度为26℃、相对湿度为80%;夜晚温度为22℃、相对湿度为60%;光照强度为 $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在海南大学热带农林学院试验基地温室内,用支架搭建2个长8 m、宽5 m、高1.5 m的矩形棚,顶部用聚氯乙烯棚膜密封,四周用4层无纺布进行密封。将在光照培养箱培育至6叶期的健康甜瓜幼苗移栽至50 cm直径的无纺布盆中,置于矩形棚中,随机区组排列,每个鉴别寄主以5株作为1个重复,试验设3次重复。将甜瓜主蔓打顶,待所留3条侧蔓均长至7片真叶时,分别从感病苦瓜叶片取新鲜白粉病菌分生孢子于蒸馏水中,滴入1~2滴吐温,充分混匀,在显微镜15×10倍镜下观察每个视野达到20~30个分生孢子(王娟等,2006),即为所需分生孢子悬浮液。分别将白粉病菌分生孢子悬浮液接种于甜瓜鉴别寄主的每一片叶片上,控制棚内温度白天为24~26℃、夜晚为20~22℃,相对湿度控制在60%~80%之间,白天平均光照强度为 $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。接种后的12~15 d,待接种叶片充分发病,根据Sakata et al. (2006)病级分级标准对甜瓜发病情况进行统计,每株分别选取3枝侧蔓自下而上记录6片真叶的发病情况,计算病情指数(disease index, DI)并确定抗感类型。分级标准:0级:无病症;1级:少量细小模糊的白粉斑,病斑面积占叶片面积的5%及以下;3级:白粉层薄,病斑面积占叶片面积的6%~10%;5级:白粉层较厚,病斑面积占叶片面积的11%~20%;7级:白粉层厚,病斑面积占叶片面积的21%~40%;9级:白粉层厚,病斑面积占叶片面积的41%及以上。 $DI = \sum (\text{病级级数} \times \text{发病叶片}) / (\text{最高病级} \times \text{总叶片}) \times 100$ 。当 $DI < 25$,为高抗;当 $25 \leq DI < 45$,为抗病;当 $45 \leq DI < 65$,为中抗;当 $65 \leq DI < 80$,为感病;当 $DI \geq 80$,为高感。根据《北京地区瓜类蔬菜白粉病菌生理小种分化的初步鉴定》中甜瓜鉴别寄主对白粉病菌生理小种抗感反应表,判断其生理小种。

1.2.3 苦瓜白粉病菌的ITS序列比对和系统发育分析

分别将经过纯化的白粉病病原菌分生孢子收集到1.5 mL离心管中,采用改良的真菌DNA提取方法(张怡等,2012)提取病原菌DNA。采用真菌核糖体通用引物ITS1(5'-TCCGTAGGTGAACCTGCG-G-3')和ITS4(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')扩增苦瓜白粉病病原菌ITS序列。20 μL 扩增体系:

ddH₂O 8.5 μL 、10×PCR Buffer 2 μL 、2.5 mmol/L dNTP 2 μL 、5 U/ μL Taq 酶 0.5 μL 、模板DNA 2 μL 、ITS1 1.5 μL 、ITS4 1.5 μL 。PCR反应程序:94℃预变性5 min;94℃变性30 s,48℃退火45 s,72℃延伸30 s,共设置35个循环;最后72℃延伸10 min,1%琼脂糖凝胶电泳检测PCR产物,所得产物送生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。

将获得的ITS序列在NCBI中进行BLAST比对,下载与其同源性较高的序列,采用Clustal X 1.83、MEGA 6.01软件分别对所有序列进行划分、多重对位排列,并采用近邻归群法进行聚类分析,用自展法进行检测,设置自展重复数为1 000次,模式选择Kimura 2-parameter,构建系统发育树并进行分析。

1.2.4 苦瓜白粉病菌的侵染过程观察

以感病苦瓜品系为寄主,用1.2.2鉴定的白粉病病原菌进行接种。取发病10~12 d的苦瓜叶片,吹去表面较老熟的分生孢子,采用压片法将白粉病菌接种于长至4叶期的健康苦瓜片叶,置于光照培养箱中培养,培养条件及接种后的管理同1.2.2。分别于接种后的前3 d(0~72 h)每2 h时用打孔器取1次样,之后于第4、5、7天每天取1次样,每个时期6次重复,将所取样品浸于0.15%三氯乙醇/三氯甲烷(75:25)混合液中,70℃恒温水浴30 min,至叶片完全脱色,用清水冲洗。以体积比1:1混合0.15%三氯乙酸和0.6%考马斯亮蓝R-250后用99%甲醇溶解配制染色液,浸泡染色5 min后,取出用清水反复冲洗,贮存于冰醋酸/甘油/水(5:20:75)混合液中(王萍等,2008),观察时以水为浮载剂,将叶片平铺于载玻片上在光学显微镜下观察不同时间段白粉病病原菌分生孢子的萌发生长状况,并拍照记录。

1.2.5 苦瓜对白粉病的抗性遗传分析

2017年12月,将苦瓜P₁、P₂、F₁、F₂、B₁、B₂代种子浸泡催芽,在光照培养箱内育苗,培养条件同1.2.2,待长至8叶期,取经1.2.2鉴定的苦瓜白粉病菌配成分生孢子悬浮液,采用喷雾法接种于苦瓜每片叶子上,置于温室矩形棚中培养,管理方法同1.2.2,待其充分发病(接种后12 d)进行调查,6个世代P₁、P₂、F₁、F₂、B₁、B₂分别调查30、30、30、120、50、50株,每株自下而上调查记录6片真叶的发病情况,病情分级标准同1.2.2,并计算其病情指数,判断抗感水平。

1.2.6 苦瓜对白粉病的抗性遗传模型选择和检验

本试验运用SEA-G6软件包(曹锡文等,2013)对苦瓜6个世代的调查数据进行运算,以确定P₁×P₂组合的白粉病抗性遗传模型。以极大似然法和IECM(iterated expectation and conditional maximization)算

法来估计混合分布中有关成分的分布参数(章元明和盖钧镒,2000)。本试验估计24个遗传模型(A-1、A-2、A-3、A-4、B-1、B-2、B-3、B-4、B-5、B-6、C、C-1、D、D-1、D-2、D-3、D-4、E、E-1、E-2、E-3、E-4、E-5、E-6)的极大对数似然函数值(maximum likelihood value, MLV)和赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)值,根据AIC值较小和达到显著性差异水平统计量较少的原则从中选出2~3个模型作为备选遗传模型,然后进行均匀性检验、Smimov检验、Kolmogorov检验,统计量分别为 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 、 D_n ,在适合行性检验(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 、 D_n)过程中选出最适模型。

1.2.7 最适模型的遗传参数估算

为了进一步确定和分析苦瓜对白粉病的抗性遗传规律,基于1.2.6筛选到的最适模型,采用最小二乘法、群体方差和成分分布方差估计值得出最适模

型的一阶和二阶遗传参数估计值,对各遗传参数估计值进行比较分析。

1.3 数据分析

运用SPSS 19.0软件对试验数据进行统计分析,采用Duncan新复极差法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 苦瓜白粉病病原菌的鉴定

海南省6个苦瓜种植基地的白粉病病原菌分生孢子均有明显的纤维状体(图1-A),判断分离所得的白粉病病原菌均为单囊壳白粉菌。经考马斯亮蓝R250染色后观察发现分生孢子均呈椭圆形(图1-B),且外层有类似于膜状物质未被染成蓝色,说明其不含蛋白质。分生孢子串生于分生孢子梗上,分生孢子个数不唯一,2~12个不等(图1-C)。

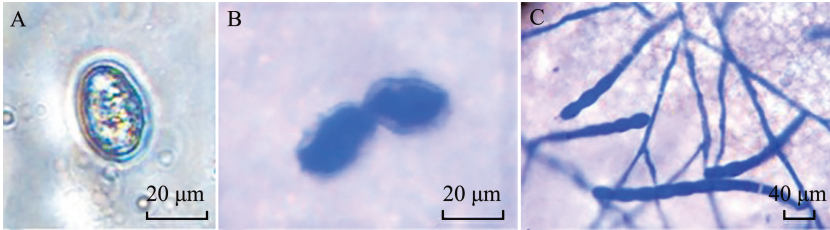


图1 海南省苦瓜白粉病病原菌的形态学特征

Fig. 1 Morphological characters of powdery mildew fungus of bitter melon in Hainan Province

A: 分生孢子; B: 考马斯亮蓝 R250 染色分生孢子; C: 考马斯亮蓝 R250 染色分生孢子梗。A: Powdery mildew fungus spores; B: powdery mildew fungus spores stained by R250; C: conidial stems stained by R250.

2.2 苦瓜白粉病菌的生理小种鉴定

供试生理小种鉴别寄主PMR 5、WMR 29、Edisto 47、PI 414723、MR 1、PI 124111、PI 124112、PMR 6对采集自海南省6个苦瓜种植基地的苦瓜白粉病菌

均表现为抗病,而生理小种鉴别寄主Iran H、Topmark、Vedrantais、PMR 45、Nantais Oblong均表现为感病(表1),鉴定海南省6个苦瓜种植基地的苦瓜白粉病菌属于生理小种2F。

表1 13个鉴别寄主接种海南省苦瓜白粉病菌后的病情指数及抗感反应

Table 1 Disease indices and resistant reaction of 13 different hosts inoculated with powdery mildew of bitter melon in Hainan Province

寄主 Host	病情指数 Disease index						抗感类型 Type
	海口 Haikou	澄迈 Chengmai	屯昌 Tunchang	万宁 Wanning	陵水 Lingshui	三亚 Sanya	
Iran H	63.24	75.31	42.42	77.19	60.00	76.45	S
Topmark	80.05	67.45	64.18	80.07	65.23	75.36	S
Vedrantais	68.18	64.27	52.70	80.20	67.72	80.17	S
PMR 45	65.22	63.09	54.93	74.61	67.23	77.33	S
PMR 5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
WMR 29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
Edisto 47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
PI 414723	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
MR 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
PI 124111	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
PI 124112	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
PMR 6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	R
Nantais Oblong	80.55	74.42	81.75	79.10	64.44	77.85	S

R: 抗病; S: 感病。R: Resistance; S: susceptible.

2.3 苦瓜白粉病菌的ITS序列分析

扩增得到海南省6个苦瓜种植基地的苦瓜白粉病菌ITS序列片段长度约500 bp(图2),测序结果显示,海口市、澄迈县、屯昌县、万宁市、陵水黎族自治县、三亚市苦瓜种植基地的白粉病菌ITS序列分别为541、530、536、532、532、512 bp。

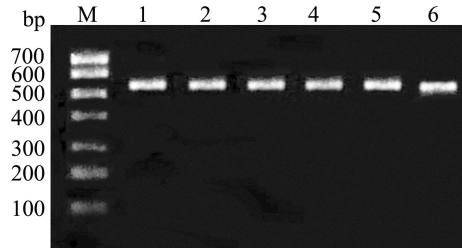


图2 海南省苦瓜白粉病菌ITS序列扩增电泳图

Fig. 2 The electrophoretic results of *Momordica charantia* ITS product in Hainan Province

1: 海口; 2: 澄迈; 3: 屯昌; 4: 万宁; 5: 陵水; 6: 三亚。1: Haikou; 2: Chengmai; 3: Tunchang; 4: Wanning; 5: Lingshui; 6: Sanya.

利用测序得到的苦瓜白粉病菌ITS序列与NC-BI上比对获取的同源性较高的其它作物白粉病菌ITS序列构建系统发育树(图3),这些来自于不同作物同源性较高的ITS序列分为2个亚支,2个亚支中所有序列均为单囊壳白粉菌的ITS序列,其中取自本试验中6个苦瓜种植基地的苦瓜白粉病菌聚集在同一分支上,且与哈尔滨市甜瓜白粉病菌(登录号MG719984.1)同源性最高,达100.00%,哈尔滨市甜瓜白粉病菌生理小种为2F,进一步验证了本试验中6个苦瓜种植基地的苦瓜白粉病菌都是单囊壳白粉菌,均属于生理小种2F的结果。同时6个苦瓜种植基地的苦瓜白粉病菌与中国吉林火祭白粉病菌(登录号KY860728.1)、中国台湾西瓜白粉病菌(登录号KX369541.1)、韩国首尔南瓜白粉病菌(登录号KX061106.1)、越南河内苦瓜白粉病菌(登录号KM260715.1)、中国小豆白粉病菌(登录号MG928388.1)、越南河内黄瓜白粉病菌(登录号KM260704.1)亲缘关系较近,同属于一个分支。

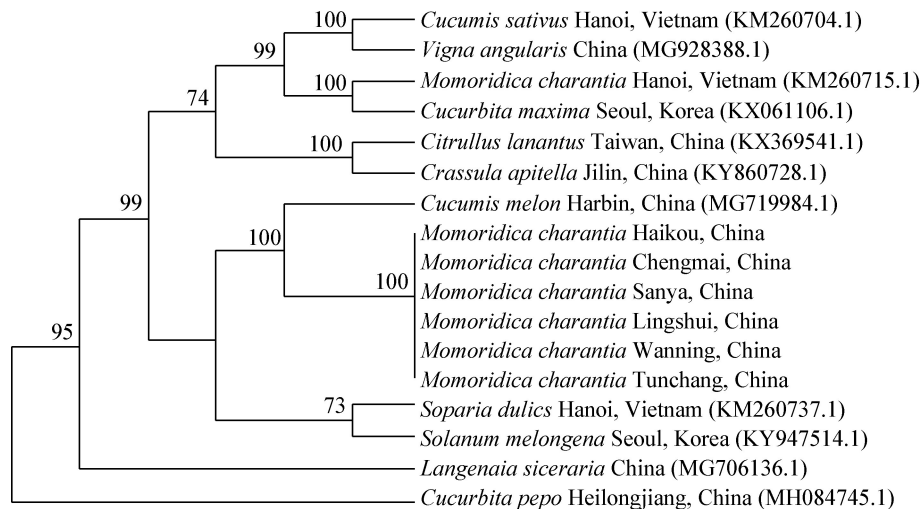


图3 基于ITS序列以邻接法构建苦瓜白粉病菌及其它作物白粉病菌的系统发育树

Fig. 3 Neighbor-joining consensus tree of *Momordica charantia* powdery mildew pathogen and related species based on ITS sequences

2.4 苦瓜白粉病菌的侵染过程

接种白粉病菌分生孢子悬浮液2 h时便有少量分生孢子开始萌发,4 h后大量分生孢子萌发,长出初生萌芽管;萌芽管伸长生长,8 h时便可发现大量分生孢子形成附着孢;16 h后由附着孢芽管长出次生菌丝,分生孢子自身也萌发出新的菌丝;20 h后可观察到其菌丝不断伸长生长;24~48 h,叶片表面的菌丝不断分生出次生菌丝;72 h时叶片表面可肉眼观察到白色病斑,此时叶片表面形成网状菌丝体;3~5 d,部分菌丝体分化形成分生孢子梗;5 d后可观

察到寄主叶片上形成大量明显的分生孢子梗;7 d时可观察到大量分生孢子梗,且成熟的初生分生孢子开始脱落,由此便形成了一个侵染的循环(图4)。

2.5 苦瓜对白粉病的抗性遗传分析

苦瓜病情指数最小的为抗病亲本 P_1 代,病情指数是33.15,表现为抗病;病情指数最大的为感病亲本 P_2 代,达到81.11,表现为感病(表2)。 P_1 、 P_2 代抗性差异极显著; F_1 代的病情指数为65.06,大于中亲值57.13,偏向 P_2 代,说明苦瓜的抗病性状对感病性状为不完全隐性; B_1 代偏向于 P_1 代, B_2 代偏向于 P_2 代,

B₁、B₂、F₂代均偏离正态分布,且表现为单峰,说明主基因+多基因遗传为苦瓜抗白粉病的遗传特征。

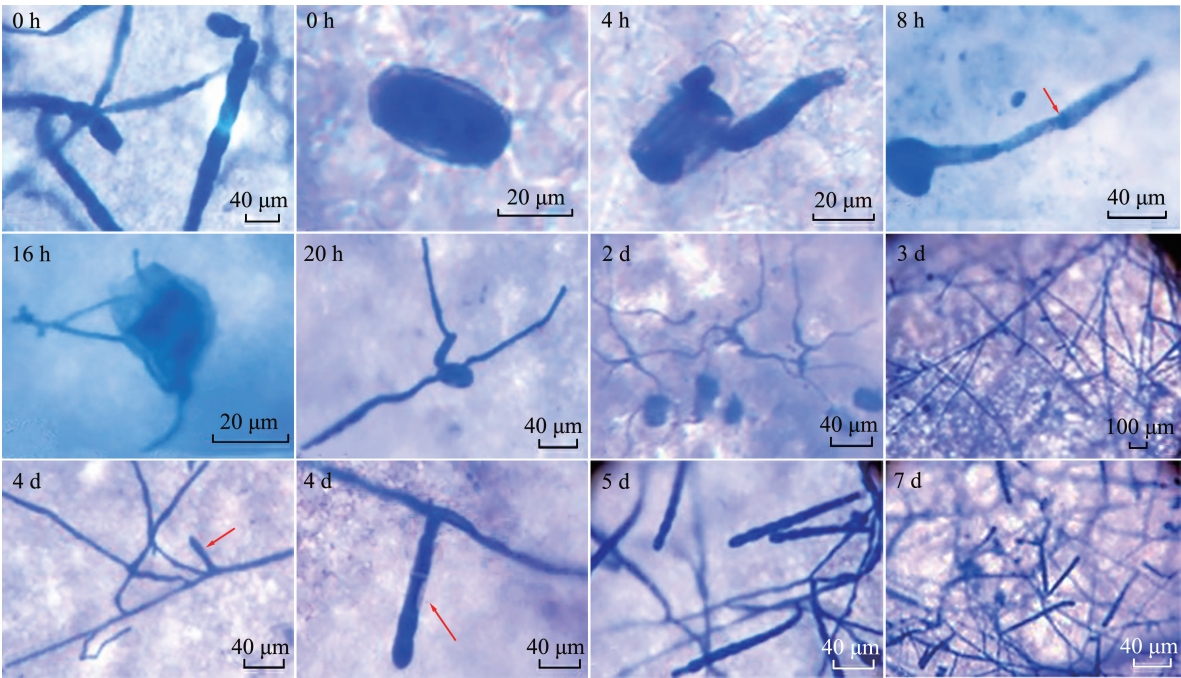


图4 苦瓜白粉病菌的生长循环过程

Fig. 4 Growth cycle chart of powdery mildew fungus in bitter gourd

0 h: 成熟分生孢子; 4 h: 分生孢子萌发出初生萌芽管; 8 h: 形成附着孢(箭头所指); 16 h: 长出新菌丝; 20 h: 菌丝生长; 2 d: 分生出次生菌丝并不断伸长; 3 d: 菌丝交织成网状; 4 d: 菌丝分化形成分生孢子梗(箭头所指); 5 d: 分生孢子梗生长; 7 d: 分生孢子成熟。0 h: Mature conidia; 4 h: primary germinating tube sprouted from conidial germination; 8 h: appressorium format (triangle); 16 h: new mycelium; 20 h: mycelial growth; 2 d: secondary hyphae are produced and continue to elongate; 3 d: the hyphae interweave into a net; 4 d: mycelium differentiation to conidiophores (triangle); 5 d: growing conidiophore; 7 d: maturing conidia.

表2 海南省6个世代群体苦瓜白粉病病情指数的频次分布

Table 2 The disease index frequency distribution of six different generations of bitter melon in Hainan Province

世代 Generation	频次 Frequency					观察数 Observation no.	病情指数 Disease index	抗感类型 Type
	<25	25-45	45-65	65-80	≥80			
P ₁	5	25	0	0	0	30	33.15±1.44 Ee	抗病 Resistance
P ₂	0	0	0	16	14	30	81.11±1.54 Aa	高感 High susceptible
F ₁	0	0	20	9	1	30	65.06±1.38 Bb	感病 Susceptible
B ₁	0	20	27	3	0	50	44.97±2.06 Dd	抗病 Resistance
B ₂	0	8	34	6	2	50	54.87±0.69 Cc	中抗 Middle resistance
F ₂	2	67	43	3	5	120	44.65±2.27 Dd	抗病 Resistance

病情指数为平均数±标准误。同列不同大、小写字母表示经Duncan氏新复极差法检验分别在 $P<0.01$ 和 $P<0.05$ 水平差异显著。Data of disease index are mean±SE. Different uppcase or lowercase letters in the same column indicate significant difference at $P<0.01$ or $P<0.05$ lever by Duncan's new multiple range test, respectively.

2.6 苦瓜对白粉病的抗性遗传模型选择和检验

各遗传模型中,模型E-1和模型E的AIC值较小,分别为2 225.27和2 228.71,可作为苦瓜对白粉病的抗性遗传备选模型(表3)。对这2个备选模型做进一步的适合性检验,发现模型E-1有9项统计量

达到显著差异水平($P<0.05$),较模型E少1项,且模型E-1估计的AIC值最小(表4)。所以,P₁×P₂组合抗白粉病的最优遗传模型是E-1模型,即2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因决定了P₁×P₂组合的白粉病抗性。

表3 IECM算法估计所得各个遗传模型的极大对数似然函数值和AIC值
Table 3 The maximum log likelihood values and AIC values under various genetic models estimated through IECM algorithm

模型 Model	MLV	AIC	模型 Model	MLV	AIC
A-1	-1 157.11	2 322.23	D	-1 108.52	2 241.04
A-2	-1 159.77	2 325.55	D-1	-1 114.72	2 247.45
A-3	-1 348.41	2 702.82	D-2	-1 189.48	2 394.97
A-4	-1 369.01	2 744.02	D-3	-1 131.47	2 278.94
B-1	-1 104.69	2 229.38	D-4	-1 201.55	2 419.09
B-2	-1 125.69	2 263.38	E	-1 096.36	2 228.71*
B-3	-1 260.10	2 528.20	E-1	-1 097.63	2 225.27*
B-4	-1 201.18	2 408.36	E-2	-1 115.59	2 253.17
B-5	-1 349.89	2 707.78	E-3	-1 172.24	2 362.48
B-6	-1 349.89	2 705.78	E-4	-1 220.61	2 457.22
C	-1 112.34	2 244.68	E-5	-1 127.95	2 273.90
C-1	-1 252.64	2 519.27	E-6	-1 150.80	2 317.61

MLV: 极大对数似然值; AIC: 赤池信息准则值。*表示AIC值较小,对应模型为备选遗传模型。MLV: Maximum likelihood value; AIC: Akaike information criterion. * indicates the AIC values of the candidate genetic models.

表4 备选模型的适合性检验
Table 4 Fitness test of candidate genetic models

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
E-1	P ₁	0.103(0.748)	7.285(0.007)*	145.000(0.000)*	2.425*	0.035
	F ₁	8.379(0.004)*	0.043(0.836)	145.000(0.000)*	3.115*	0.035
	P ₂	0.103(0.748)	7.285(0.007)*	145.000(0.000)*	2.425*	0.035
	B ₁	0.493(0.483)	0.111(0.739)	1.925(0.165)	0.273	0.017
	B ₂	0.001(0.975)	0.063(0.802)	1.261(0.262)	0.156	0.023
	F ₂	0.176(0.675)	0.136(0.713)	0.023(0.880)	0.153	0.015
E	P ₁	12.517(0.000)*	41.422(0.000)*	145.000(0.000)*	3.460*	0.035
	F ₁	8.379(0.004)*	0.043(0.836)	145.000(0.000)*	3.115*	0.035
	P ₂	0.103(0.745)	7.285(0.007)*	145.000(0.000)*	2.425*	0.035
	B ₁	0.004(0.952)	0.002(0.962)	0.002(0.967)	0.256	0.016
	B ₂	0.074(0.786)	0.000(0.984)	0.940(0.332)	0.136	0.012
	F ₂	0.013(0.910)	0.019(0.891)	0.012(0.912)	0.148	0.005

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。*表示在 $P<0.05$ 水平差异显著。 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.

2.7 E-1模型的遗传参数估计

由一阶参数可知,控制苦瓜对白粉病抗性的第1对、第2对主效基因的加性效应均为-7.20,显性效应 h_a 、 h_b 分别为-8.34和-4.44,以上数值均为负值(表5),说明苦瓜对白粉病的抗性遗传中既存在加性负效应又存在显性负效应,均可降低病情指数,有利于抗病。第1对主效基因显性效应大于加性效应,第2对主效基因显性效应小于加性效应,分别表现为正向超显性和正向部分显性。除此之外,2对主基因间的加性×加性互作效应 i 、显性×显性互作效应 l 、加性×显性互作效应 j_{ab} 、显性×加性互作效应 j_{ba} 分别为17.72、21.66、1.96、5.86,均是正值,2对主基因的上位性效应($i+j_{ab}+j_{ba}+l$)和多基因的显性效应也

是正值,以上均不利于抗病能力的提升。可见,2对主基因的加性效应、显性效应与上位性效应共同控制苦瓜04-17×25组合对白粉病的遗传抗性。

由二阶参数可知,B₁、B₂和F₂代主基因遗传率分别为57.18%、57.59%和87.52%,多基因遗传率分别为11.46%、7.21%和0,主基因遗传率均大于相应世代多基因遗传率(表6)。其中F₂代的主基因遗传率最高,且明显高于多基因遗传率。B₁、B₂和F₂代主基因+多基因的遗传率均较大,分别为68.64%、64.80%和87.52%,说明主基因和多基因共同控制苦瓜对白粉病的抗性,且主基因起主导作用。环境变异为12.48%~35.20%,表明苦瓜对白粉病的抗性也会受到环境影响。在苦瓜育种中对早期世代白粉病抗性的选择有效。

表5 E-1模型的一阶遗传参数估计值
Table 5 The genetic 1st parameter estimates of E-1 model

一阶参数 1st parameter			估计值 Estimate	一阶参数 1st parameter			估计值 Estimate
双亲平均数 Parental average		m	39.47	交互效应	$d_a \times d_b$	i	17.72
主基因加性效应	第1对 1st pair	d_a	-7.20	Epistatic effect	$d_a \times h_b$	j_{ab}	1.96
Additive effect of major gene	第2对 2nd pair	d_b	-7.20		$h_a \times d_b$	j_{ba}	5.86
主基因显性效应	第1对 1st pair	h_a	-8.34		$h_a \times h_b$	l	21.66
Dominant effect of major gene	第2对 2nd pair	h_b	-4.44	多基因加性效应 Additive effect of polygene	$[d]$		-9.23
主基因显性效应/加性效应	第1对 1st pair	h_a/d_a	1.16	多基因显性效应 Dominant effect of polygene	$[h]$		16.73
Dominant/additive effect of major gene	第2对 2nd pair	h_b/d_b	0.62				

表6 E-1模型的二阶遗传参数估计值
Table 6 The genetic 2nd parameter estimates of E-1 model

二阶参数 2nd parameter	群体 Population	估计值 Estimate	二阶参数 2nd parameter	群体 Population	估计值 Estimate
表型方差 Phenotypic variance	B ₁	90.38	主基因遗传率	B ₁	57.18
σ_p^2	B ₂	80.81	Heritability of major gene	B ₂	57.59
	F ₂	165.21	$h^2_{mg}(\%)$	F ₂	87.52
主基因方差 Major gene variance	B ₁	51.89	多基因遗传率	B ₁	11.46
σ_{mg}^2	B ₂	46.54	Heritability of polygene	B ₂	7.21
	F ₂	136.77	$h^2_{pg}(\%)$	F ₂	0.00
多基因方差 Polygene variance	B ₁	10.40	多基因+主基因遗传率	B ₁	68.64
σ_{pg}^2	B ₂	5.82	Heritability of polygene+major gene	B ₂	64.80
	F ₂	0.00	$h^2_{mg+pg}(\%)$	F ₂	87.52
方差 Variance	B ₁	28.45	$1-h^2_{mg+pg}(\%)$	B ₁	31.36
σ^2	B ₂	28.45		B ₂	35.20
	F ₂	28.45		F ₂	12.48

3 讨论

本研究初步鉴定了海南省海口市、澄迈县、屯昌县、万宁市、陵水黎族自治县、三亚市6个苦瓜种植基地的白粉病病原菌均为单囊壳白粉菌,生理小种为2F,这与包海清等(2008)对三亚市其它葫芦科作物上白粉病病原菌的鉴定结果基本一致。同时本试验发现海南省苦瓜白粉病菌与中国台湾西瓜白粉病菌、韩国首尔南瓜白粉病菌、越南河内苦瓜白粉病菌等亲缘关系较近,推测苦瓜白粉病菌的进化与地域没有直接关系,而是与其自身小种进化有关。Bardin et al.(1999)也证明瓜类作物上白粉病菌的遗传分化与地理起源无关。同时,将苦瓜白粉病菌单囊壳白粉菌2F接种于苦瓜叶片后,与Peries(1966)发现的橡胶白粉病菌 *Oidium heveae* 接种到叶片2 h后即开始萌发的结果一致;而4 h为分生孢子萌发高峰期,8 h为附着孢形成高峰期,这与万三连等(2014)观察结果基本一致。本试验明确了白粉病菌接种于苦瓜后萌发开始的时间和发育的关键时期。

苦瓜对白粉病的抗性表现为数量遗传学的特点,由盖钧镒等(2003)提出的主基因+多基因混合遗传模型分析法,不仅可以对基因间的加性显性效

应和上位效应进行估算,而且会涉及基因与环境之间的相互作用(盖钧镒等,2000)。该方法目前已经应用于大豆(蔡立楠,2012)、辣椒(陈学军等,2012)、甜瓜(高美玲等,2013)、西瓜(王学征等,2016)、玉米(栗亚静等,2017)、小麦(李树华等,2017)、黄瓜(曹齐卫等,2018)等不同作物多种性状的遗传规律研究。田丽波等(2015)将此方法应用于苦瓜对白粉病的抗性遗传分析。本研究通过该方法发现苦瓜对单囊壳白粉菌生理小种2F的抗性遗传符合2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型,抗病性状相对感病性状为不完全隐性,与田丽波等(2015)研究结果基本一致;而米军红(2013)发现1对单隐性基因控制苦瓜对白粉病的抗性,这与本试验结果不一致;与栗建文等(2007)发现2对以上基因控制苦瓜对白粉病的抗性遗传,抗病对感病为不完全隐性,符合加性-显性模型的研究结果一致。前人研究均未明确苦瓜白粉病菌的生理小种,且均为田间自然发病,而本研究采用人工接种的方法且在病原菌及生理小种已知的前提下,进一步明确了苦瓜对该病原菌和生理小种的抗性遗传规律。

白粉病病原菌及生理小种鉴定试验中,多种因

素影响寄主的抗感反应,进而导致鉴定结果存在一定的不准确性(Cohen et al., 2004),如接种菌液纯度、接种时间、覆盖材料、鉴别寄主种植季节及接种后环境等(Cohen & Eyal, 1995),因此将获取的白粉病菌进行纯化以保证配置菌液的纯度。白粉病菌为专性寄生菌,无法实现培养基培养,所以对其进行分离和保存均需要在活体植株上。为了在短时间内分离纯化获取大量菌源,本试验将病菌接种于白粉病高感苦瓜栽培种25;但是高感品种易因病害严重而致死,所以实验室长期储存白粉病菌时则接种于抗白粉病苦瓜04-17上,一般可以保存较长时间,避免了气候变化后露地和温室中作物不再发病而影响试验进度,但是隔离效果较差,应注意使用同一个光照培养箱,切勿造成交叉感染。因为分生孢子吸水易涨破,从配制孢子悬浮液至接种完毕尽量保证在1 h内完成。

本研究选取聚氯乙烯棚膜与无纺布结合的方式搭建矩形棚,首先,不仅能保证棚内足够的光照供作物生长,也能更好地控制温度、湿度,保证一定的通气性;其次,在隔绝棚内白粉病菌感染温室内其它作物的同时,也隔绝了外源病菌侵染甜瓜寄主,避免影响试验的准确性;第三,有较大的空间方便进入观察记录。对白粉病菌发病情况调查易受主观因素的影响,本研究通过多人多次多重复记录的方式以减少试验误差;对于不同时期白粉病菌分生孢子的发育形态,平均每2 h取1次样,每个时间点多次、多重复取样、多次观察,以准确判断其发育形态,因此本研究的结果是可信的。综上所述,苦瓜生产中,在白粉病易发季节,要根据病菌种类有针对性的进行防治,且要在早期进行防治;苦瓜的白粉病抗性育种工作中,应进行早代选择,以 F_2 代为有效选择世代。

参 考 文 献 (References)

- Bao HQ, Xu Y, Du YC, Li JS, Yang XF. 2008. Identification of physiological races of powdery mildew on cucurbits in Sanya, Hainan. *Journal of Changjiang Vegetables*, (1): 45–51 (in Chinese) [包海清, 许勇, 杜永臣, 李劲松, 杨晓峰. 2008. 海南三亚地区葫芦科作物白粉病菌生理小种分化的鉴定. *长江蔬菜*, (1): 45–51]
- Bardina M, Carlier J, Nicot PC. 1999. Genetic differentiation in the French population of *Erysiphe cichoracearum*, a causal agent of powdery mildew of cucurbit. *Plant Pathology*, 48: 531–540
- Cai LN. 2012. Studies on the major gene plus polygene inheritance of principal agronomy traits and quality traits in soybean. Master Thesis. Changchun: Jilin Agricultural University (in Chinese) [蔡立楠. 2012. 大豆主要农艺性状和品质性状的主基因+多基因混合遗传分析. 硕士学位论文. 长春: 吉林农业大学]
- Cao QW, Zhang YN, Wang YQ, Yang GL, Sun XL, Li LB. 2018. Genetic analysis of internode length using mixed major-gene plus polygene inheritance model in *Cucumis sativus*. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 26(2): 205–212 (in Chinese) [曹齐卫, 张允楠, 王永强, 杨桂兰, 孙小镭, 李利斌. 2018. 黄瓜节间长的主基因+多基因混合遗传模型分析. *农业生物技术学报*, 26(2): 205–212]
- Cao XW, Liu B, Zhang YM. 2013. SEA: a software package of segregation analysis of quantitative traits in plants. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 36(6): 1–6 (in Chinese) [曹锡文, 刘兵, 章元明. 2013. 植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制. *南京农业大学学报*, 36(6): 1–6]
- Chen XJ, Fang R, Zhou KH, Miao NS, Huang CL. 2012. Major gene plus polygene inheritance analysis of fruit traits in pepper. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32(2): 246–251 (in Chinese) [陈学军, 方荣, 周坤华, 缪南生, 黄长林. 2012. 辣椒果实性状主基因+多基因遗传分析. *西北植物学报*, 32(2): 246–251]
- Cohen R, Burger Y, Katzir N. 2004. Monitoring physiological races of *Podosphaera xanthii* (syn. *Sphaerotheca fuliginea*), the causal agent of powdery mildew in cucurbits: factors affecting race identification and the importance for research and commerce. *Phytoparasitica*, 32(2): 174–183
- Cohen Y, Eyal H. 1995. Differential expression of resistance to powdery mildew incited by race 1 or 2 of *Sphaerotheca fuliginea* in *Cucumis melo* genotypes at various stages of plant development. *Phytoparasitica*, 23(3): 223–230
- Gao ML, Yuan CZ, Luan FS. 2013. Genetic analysis of the node of the first female flower in melon with major gene plus polygene mixed genetic model by using of recombinant inbred lines (RILs) population. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 28(S1): 69–73 (in Chinese) [高美玲, 袁成志, 栾非时. 2013. 利用重组自交系(RILs)群体进行甜瓜第一雌花节位主基因+多基因混合遗传模型分析. *华北农学报*, 28(S1): 69–73]
- Ge JY, Zhang YM, Wang JK. 2000. A joint analysis of multiple generations for QTL models extended to mixed two major genes plus polygene. *Acta Agronomica Sinica*, 26(4): 385–391 (in Chinese) [盖钧镒, 章元明, 王建康. 2000. QTL 混合遗传模型扩展至 2 对主基因+多基因时的多世代联合分析. *作物学报*, 26(4): 385–391]
- Ge JY, Zhang YM, Wang JK. 2003. Genetic system of quantitative traits of plants. Beijing: Science Press, pp. 169–219 (in Chinese) [盖钧镒, 章元明, 王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社, pp. 169–219]
- Glawe DA. 2008. The powdery mildews: a review of the world's most familiar (yet poorly known) plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 46: 27–51
- Kusch S, Panstruga R. 2017. *mlo*-Based resistance: an apparently universal “weapon” to defeat powdery mildew disease. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30(3): 179–189
- Li PF, Zhu LL, Yang XP, Xu JH, Liu G, Yao XF, Niu XJ. 2015. Species and physiological race identification of melon powdery mildew fungus in Jiangsu, Zhejiang and Shanghai areas. *China Cucurbits and Vegetables*, 28(6): 16–20 (in Chinese) [李苹芳, 朱凌丽, 羊杏平, 徐锦华, 刘广, 姚协丰, 牛徐江. 2015. 江浙沪甜瓜白粉病菌及其生理小种的鉴定. *中国瓜菜*, 28(6): 16–20]
- Li SH, Zhang WJ, Bai HB, Lü XL, Dong JL, Hui J, Wei YQ, Kang XB. 2017. Genetic analysis of major gene plus polygene of spike traits

- of spring wheat. Chinese Agricultural Science Bulletin, 33(6): 20–26 (in Chinese) [李树华, 张文杰, 白海波, 吕学莲, 董建力, 惠建, 魏亦勤, 康学兵. 2017. 春小麦穗部性状的主基因+多基因遗传分析. 中国农学通报, 33(6): 20–26]
- Li YJ, Jin XN, Li J, Wang TG, Chen SL. 2017. Analysis of starch content using mixed major-gene plus polygene inheritance model in corn grain. Jiangsu Agricultural Sciences, 45(16): 60–63 (in Chinese) [栗亚静, 进茜宁, 李静, 王铁固, 陈士林. 2017. 玉米籽粒淀粉含量主基因+多基因混合遗传模型分析. 江苏农业科学, 45(16): 60–63]
- Lu HY, Lin BF. 2016. Wild bitter melon alleviates dextran sulphate sodium-induced murine colitis by suppressing inflammatory responses and enhancing intestinal regulatory T cells. Journal of Functional Foods, 23: 590–600
- Ma HY, Wei ZM, Zu YG, Luan FS. 2011. Identification of physiological races of powdery mildew from main cucurbit crops in Heilongjiang from 2009 to 2010. Journal of Plant Protection, 38(3): 287–288 (in Chinese) [马鸿艳, 魏尊苗, 祖元刚, 栾非时. 2011. 2009—2010年黑龙江省主要瓜类作物白粉病菌生理小种鉴定. 植物保护学报, 38(3): 287–288]
- Mi JH. 2013. Preliminary location and molecular marker screening of powdery mildew-resistant gene in bitter melon (*Momordica charantia* L.). Master Thesis. Nanning: Guangxi University (in Chinese) [米军红. 2013. 苦瓜抗白粉病基因的分子标记筛选及初步定位. 硕士学位论文. 南宁: 广西大学]
- Peries O. 1966. Host induced change in the morphology of a powdery mildew fungus. Nature, 212(5061): 540–541
- Raina K, Kumar D, Agarwal R. 2016. Promise of bitter melon (*Momordica charantia*) bioactives in cancer prevention and therapy. Seminars in Cancer Biology, 40/41: 116–129
- Sakata Y, Kubo N, Morishita M, Kitadani E, Sugiyama M, Hirai M. 2006. QTL analysis of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Theoretical and Applied Genetics, 112(2): 243–250
- Su JW, Hu XJ, Yuan ZH, Li YQ, Liu XY. 2007. The inheritance of resistance to powdery mildew in bitter ground. China Vegetables, (9): 24–26 (in Chinese) [粟建文, 胡新军, 袁祖华, 李勇奇, 刘雪源. 2007. 苦瓜白粉病抗性遗传规律研究. 中国蔬菜, (9): 24–26]
- Su R, Wang HL, Gao Q, Jia SN, Zheng J. 2013. Physiological race identification of powdery mildew for edible seed watermelon and melon in some regions of Xinjiang. China Vegetables, (10): 90–94 (in Chinese) [苏瑞, 王惠林, 高强, 贾宋楠, 郑健. 2013. 新疆部分地区籽用西瓜、甜瓜白粉病菌生理小种鉴定. 中国蔬菜, (10): 90–94]
- Takamatsu S, Inagaki M, Niinomi S, Khodaparast SA, Shin HD, Grigaliunaite B, Havrylenko M. 2008. Comprehensive molecular phylogenetic analysis and evolution of the genus *Phyllactinia* (Ascomycota: Erysiphales) and its allied genera. Mycological Research, 112(3): 299–315
- Tian LB, Shang S, Li DD, Si LT, Yang Y. 2015. Mixed major-gene plus polygenes inheritance model analysis for mildew powdery disease resistance in bitter melon. Chinese Journal of Tropical Crops, 36(9): 1640–1645 (in Chinese) [田丽波, 商桑, 李丹丹, 司龙亭, 杨衍. 2015. 苦瓜白粉病抗性的主基因+多基因混合遗传模型分析. 热带作物学报, 36(9): 1640–1645]
- Vakalounakis DJ, Klironomou E, Papadakis A. 1994. Species spectrum, host range and distribution of powdery mildews on Cucurbitaceae in Crete. Plant Pathology, 43(5): 813–818
- Wan SL, Liang P, Liu WB, Zhang Y, Miao WG, Zheng FC. 2014. Cytological analysis of compatible interactions between rubber tree and *Oidium heveae*. Plant Protection, 40(3): 26–36 (in Chinese) [万三连, 梁鹏, 刘文波, 张宇, 缪卫国, 郑服丛. 2014. 橡胶树与白粉病菌 *Oidium heveae* 亲和互作组织细胞学研究. 植物保护, 40(3): 26–36]
- Wang J, Gong GY, Guo SG, Wang Q, Xu Y. 2006. Identification of physiological races of powdery mildew on cucurbits in Beijing. China Vegetables, (8): 7–9 (in Chinese) [王娟, 宫国义, 郭绍贵, 王倩, 许勇. 2006. 北京地区瓜类蔬菜白粉病菌生理小种分化的初步鉴定. 中国蔬菜, (8): 7–9]
- Wang P, Luan FS, Chen KN, Dou BQ. 2008. Comparison of staining effects of four staining techniques for observation of *Sphaerotheca fuliginea*. Mycosystema, 27(5): 673–678 (in Chinese) [王萍, 栾非时, 陈克农, 窦宝旗. 2008. 4种染色方法对甜瓜白粉病菌染色效果的观察比较. 菌物学报, 27(5): 673–678]
- Wang QX. 2018. Identification of physiological races of powdery mildew of bitter melon in Guangxi and SNP molecular marker for powdery mildew resistance development. Master Thesis. Nanning: Guangxi University [王齐旭. 2018. 广西苦瓜白粉病菌生理小种鉴定与抗白粉病 SNP 分子标记的开发. 硕士学位论文. 南宁: 广西大学]
- Wang XZ, Zhang ZP, Chen KN, Lu BY, Zhang Y, Wu P, Luan FS. 2016. Mixed major gene and polygene inheritance analysis of fruit hardness in *Citrullus lanatus*. Journal of Northeast Agricultural University, 47(9): 24–32 (in Chinese) [王学征, 张志鹏, 陈克农, 卢丙洋, 张杨, 吴鹏, 栾非时. 2016. 西瓜果实硬度性状主基因+多基因遗传分析. 东北农业大学学报, 47(9): 24–32]
- Yang SJ, Choi JM, Park SE, Rhee EJ, Lee WY, Oh KW, Park SW, Park CY. 2015. Preventive effects of bitter melon (*Momordica charantia*) against insulin resistance and diabetes are associated with the inhibition of NF-KB and JNK pathways in high-fat-fed OLETF rats. The Journal of Nutritional Biochemistry, 26(3): 234–240
- Zhang HJ, Zhang P, Wu QX, Yu J. 2017. Identification on races of powdery mildew of melon in Huaibei. Molecular Plant Breeding, 15(3): 1084–1089 (in Chinese) [张慧君, 张佩, 吴乔歆, 余静. 2017. 淮北地区甜瓜白粉病生理小种的鉴定. 分子植物育种, 15(3): 1084–1089]
- Zhang Y, Zhang PP, Ma XM, Fu LL, Qiao YE, Chen PP, Li CW. 2012. Identification and phylogenetic analysis of powdery mildew on *Triticum aestivum* in two cities of Henan. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 27(1): 189–192 (in Chinese) [张怡, 张佩佩, 马晓萌, 傅露露, 乔月娥, 陈佩佩, 李成伟. 2012. 河南两市小麦白粉病菌的分子鉴定和进化分析. 华北农学报, 27(1): 189–192]
- Zhang YM, Ge JY. 2000. The IECM algorithm for estimation of component distribution parameters in segregating analysis of quantitative traits. Acta Agronomica Sinica, 26(6): 701–706 (in Chinese) [章元明, 盖钧镒. 2000. 数量性状分离分析中分布参数估计的 IECM 算法. 作物学报, 26(6): 701–706]

(责任编辑:李美娟)