

小麦品种川麦 107 对条锈病成株抗性的 QTL 定位

朱华忠¹, 王忠伟², 伍玲¹, Ravi P Singh³, J Huerta-Espino³, 何中虎^{2,4},
胡嘉¹, 陈放⁵, 夏先春²

(¹四川省农业科学院作物研究所, 成都 610066; ²中国农业科学院作物科学研究所/国家小麦改良中心, 北京 100081; ³International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Mexico City, 6-641, 06600, Mexico; ⁴CIMMYT 中国办事处, 北京 100081; ⁵四川大学生命科学学院, 成都 610065)

摘要: 【目的】发掘川麦 107 中的条锈病成株抗性基因及与其紧密连锁的分子标记, 为小麦持久抗性育种提供基因和分子标记辅助选择工具。【方法】在墨西哥国际玉米小麦改良中心 (CIMMYT) Toluca 试验站、中国成都和雅安 3 个环境下, 对川麦 107/Avocet-YrA 组合的 F₃ 代重组自交系 (recombinant inbred line, RIL) 群体进行了小麦条锈病成株抗性鉴定, 在此基础上利用 SSR 标记和复合区间作图法对成株抗性基因进行定位。【结果】在 1B 染色体长臂远端的 Xcwm32 和 Xgwm818 位点之间 (连锁距离 3.9 cM) 检测到 1 个主效 QTL, 暂定名为 QYr.saas-1BL。该主效 QTL 在 3 个试验环境下分别解释 19.3%、16.9% 和 27.4% 的表型变异。【结论】QYr.saas-1BL 是川麦 107 中对条锈病有持久抗性的成株抗性 QTL。

关键词: 小麦条锈病; 成株抗性; QTL; 川麦 107

QTL Mapping for Adult-Plant Resistance to Stripe Rust in Wheat Cultivar Chuanmai 107

ZHU Hua-zhong¹, WANG Zhong-wei², WU Ling¹, Ravi P. SINGH³, J. HUERTA-ESPINO³, HE Zhong-hu^{2,4},
HU Jia¹, CHEN Fang⁵, XIA Xian-chun²

(¹Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, China; ²Institute of Crop Sciences/ National Wheat Improvement Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ³International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Mexico City, 6-641, 06600, Mexico; ⁴CIMMYT China Office, Beijing 100081; ⁵College of Life Science, Sichuan University, Chengdu 610065, China)

Abstract: 【Objective】 The aim of this study was to identify adult-plant resistance gene to stripe rust in wheat cultivar Chuanmai 107 and the closely linked molecular markers, for breeding wheat cultivars with durable resistance. 【Method】 A recombinant inbred line (RIL) population with 148 F₃ lines generated from the cross between Chuanmai 107 and Avocet-YrA (highly susceptible) were planted, together with their parents, in Chengdu and Ya'an, China and Toluca, Mexico during 2006 and 2007 cropping seasons for evaluating disease severities. A total of 940 SSR markers were used to screen two parents and the resistant and susceptible bulks, and subsequently the polymorphic SSRs between two bulks were used for QTL mapping based on composite interval mapping method. 【Result】 A major QTL for adult-plant resistance to stripe rust was mapped on chromosome 1BL in the marker interval of Xcwm32-Xgwm818 with genetic distance of 3.9 cM. The QTL was tentatively designated QYr.saas-1BL. It presented resistance to yellow rust resistance in all the three environments and explained 19.3%, 16.9%, and 27.4% of phenotypic variation at Toluca, Chengdu, and Ya'an, respectively. 【Conclusion】 This major QTL is considered as a non-race-specific resistance locus in Chuanmai 107.

Key words: wheat stripe rust; adult-plant resistance; QTL; Chuanmai 107

收稿日期: 2009-09-07; 接受日期: 2009-10-26

基金项目: 四川省农作物育种攻关项目 (2006YZGG-3)、科技部国际科技合作项目 (2007DFA31480)、四川省国际科技合作项目 (2006H12-028)、国家自然科学基金重大国际合作项目 (30810214)

作者简介: 朱华忠, 研究员, 硕士。E-mail: zhuhuazh2000@yahoo.com.cn。通信作者夏先春, 研究员, 博士。Tel: 010-82108610; E-mail: xiaxianchun@caas.net.cn

0 引言

【研究意义】小麦条锈病广泛发生于世界各地气候温和的小麦产区, 流行时严重影响小麦产量。选育抗病品种是控制小麦条锈病最经济有效、且安全环保的方法。但是抗病品种往往具有小种专化性, 应用数年后即丧失抗病性而变为感病品种, 这一直是困扰小麦育种和小麦生产的难题。【前人研究进展】Roberts 等^[1]将“非小种专化抗性”的概念引入小麦锈病的抗性育种。国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)在研究中发现聚合了数个成株期抗性(慢锈性或非专化抗性)基因的小麦品种对条锈病小种没有专化性, 虽然苗期感病, 但成株期抗病性能够达到高抗甚至近于免疫水平, 并可能在大面积上持久保持其抗病性^[2]; 并培育出小麦品种 Chapio、Tukuru、Kukuna 和 Vivitsi 等聚合了 *Yr18* 和另外 3—4 个成株期抗条锈病基因的小麦品种。这些品种具有持久抗性的典型特征: 病害反应型在中抗(病斑边缘坏死)至中感(病斑边缘失绿)之间, 成株期病害严重度仅为 1%^[3]。中国研究人员对于小麦条锈病成株抗性的特点和应用方法做了比较深入的探讨^[4-8], 并对具有持久抗性的小麦品种 Libellula、N.Strampelli 的抗病遗传机制进行了研究^[9-11]。目前, 国际上已定名的成株抗条锈基因有 *Yr11*、*Yr12*、*Yr13*、*Yr14*、*Yr16*、*Yr18*、*Yr29*、*Yr30*、*Yr36* 和 *Yr39*, 其中只有 *Yr18*、*Yr29*、*Yr36* 和 *Yr39* 已标记定位^[12-14]。因此, 发掘新的成株抗条锈基因及其紧密连锁的分子标记对于抗病基因聚合有重要作用。【本研究切入点】四川省农业科学院作物研究所育成的小麦品种川麦 107, 在四川省和长江上游农区推广 10 余年, 累计种植 350 万公顷, 在大面积上相当长时间内表现中到高水平的抗性。姬红丽等^[15]证实川麦 107 具有显著的成株抗性特征。刘小俊等^[16]利用 SSR 标记研究川麦 107/川育 12 杂交组合的 F₂ 群体的慢条锈遗传, 发现 2 个慢条锈基因, 与 *Xgwm46-7B* 和 *Xgwm648-3D* 的遗传距离分别为 15.9 cM 和 20.6 cM。但是, 利用 F₂ 群体进行成株抗性研究具有很大的局限性, 因为在田间很难准确评价一个单株的严重度。梁根云等^[17]通过分析川麦 107 在人工接种条锈菌条件下的蛋白质组分变化, 发现了 1 个与慢条锈性有关的诱导蛋白质。【拟解决的关键问题】本研究在墨西哥国际玉米小麦改良中心 Toluca 试验站及中国成都和雅安 3 个环境下对川麦 107×Avocet-*YrA* 重组自交系群体的条锈病成株抗性进行鉴定, 通过 SSR 分析发掘川麦 107 中的成株抗

性基因及其紧密连锁的分子标记。

1 材料与方 法

1.1 试验材料及其田间种植

以抗病品种川麦 107 为母本, 澳大利亚感病品系 Avocet-*YrA* 为父本杂交; F₂ 代群体随机收取单株(每株 1 穗)脱粒; F₃ 代播种穗行, 每个穗行中随机收取 1 穗, 分穗脱粒, 次年播种穗行, 至 F₅ 代按穗行收获, 获得含有 148 个自交系的重组自交系群体。

2006 年春在 CIMMYT Toluca 试验站种植上述重组自交系群体及亲本材料, 垄作条播, 垄宽 75 cm, 垄上每材料种植双行, 行间距 20 cm, 行长 1 m, 随机排列, 1 个区组; 在试验地周边和内部均匀设置高感条锈病品种 Morocco 矩形和带状诱发病区。

2006 年秋在中国成都和雅安种植相同材料, 平作条播, 每个系种植 1 行, 行长 1 m, 行距 27 cm, 随机区组排列, 3 次重复。采用高感条锈病品种川育 12 和 SY95-71 在试验区周边种植条锈病诱发带, 在试验区内每两排相邻试验材料之间沿与试验区/行垂直方向种植, 形成数条平行的病害诱发行。

1.2 条锈菌接种

苗期在诱发区/行人工接种条锈病菌。Toluca 试点采用的条锈菌种来源于 CIMMYT 繁殖的当地最强毒力菌系 Mex96.11; 成都试点采用的条锈菌种为四川省农业科学院植物保护研究所提供的条中 32(CYR32); 雅安试点为田间自然接种发病, 条锈菌源为当地天然流行小种。各试验点在小麦抽穗前条锈病已达到均匀发病, 形成田间流行。

1.3 条锈病抗性鉴定

抗性鉴定参照改良的 Cobb 方法^[18], 目测重组自交系各区行植株叶片上条锈菌孢子堆占总叶面积的百分比, 即病害严重度(disease severity)。小麦成株期在感病亲本 Avocet 的条锈病害严重度达 80%—90% 时进行第 1 次调查记载, 其中 Toluca 点为 2006 年 8 月 9 日, 成都点为 2007 年 4 月 15 日; 当 Avocet 病害严重度达到 100% 时进行第 2 次调查, 其中 Toluca 点为 2006 年 8 月 16 日, 成都点为 2007 年 5 月 3 日, 此次记载各品系的病害严重度称为最大病害严重度(maximum disease severity, MDS)。雅安点于 2007 年 4 月 23 日 Avocet 病害严重度达 100% 时调查记载样本及 RIL recombinant inbred line 系的 MDS。对区(行)内抗性表现分离的, 记载病害严重度变异幅度; 小区(行)病害严重度按照区行内病害严重度目测平均值记载。

1.4 MDS 方差分析

成都、雅安试点均含有 3 个区组 (3 次重复), Toluca 试点仅有 1 个区组, 3 个试点的区组数不平衡。因此采用 SAS v9.1 (SAS Institute, Cary, NC) 的不平衡数据分析模型进行方差分析, 以估算试点与基因型之间的互作和试验地点之间差异显著性。

1.5 SSR 分析

采用 CATB 法提取川麦 107×Avocet-YrA 杂交组合亲本及其 148 个重组自交系幼苗叶片的基因组 DNA; 利用 940 对 SSR 引物对抗感病亲本川麦 107 和 Avocet-YrA 进行多态性分析, 其中 barc 568 对、gwm (wms) 251 对、cwem 48 对、wmc 34 对、cfa 6 对、cfd 9 对、cfe 16 对、gdm 6 对; 根据 3 个试验点病害调查结果, 分别采用 7 个极端抗病系和 7 个极端感病系的 DNA 建立抗、感池, 利用集群分离分析 (bulked segregant analysis, BSA) 方法寻找在抗、感池之间表现多态性的位点。

1.6 遗传连锁图谱及 QTL 分析

利用 MapMaker/Exp3.0b 对多态性位点进行遗传连锁图的构建; 利用 QTL Cartographer 2.0 进行复合区间作图。

2 结果与分析

2.1 重组自交系双亲的抗/感病表现

感病亲本 Avocet-YrA 在 3 个试点的 MDS 值均为 100%, 表现高感条锈病, 说明 3 个试验点之间影响病原菌入侵的环境相对一致, 均能满足充分发病条件; 抗病亲本川麦 107 在 Toluca、雅安和成都 3 个试验点的 MDS 值分别为 0、7% 和 40%, 表现高抗 (Toluca、雅安) 或中抗 (成都) 条锈病, 有较大差异, 这可能与雅安点自然发病、Toluca 点和成都点分别人工接种、3 点的条锈病菌源不同有直接关系。

2.2 重组自交系群体 MDS 变异

雅安、成都 2 点之间, 重组自交系群体 MDS 的变异幅度相同 (均为 4%—100%), MDS 变异系数 (49.5% 和 36.7%) 和 MDS 均值 (69.9% 和 71.2%) 亦差异不显著; 虽然 Toluca 点 MDS 变异幅度 (0—100%) 与雅安和成都相近, 但 MDS 变异系数 (90.2%) 和 MDS 均值 (23.9%) 差异达到 2 倍左右 (表 1)。

方差分析表明, MDS 在重组自交系间差异极显著, 试点之间差异极显著, 自交系×试验地点互作极显著, 区组之间差异不显著, 区组与试点互作不显著 (表 2)。

2.3 重组自交系群体的 MDS 分布

川麦 107×Avocet-YrA 重组自交系在 3 个试验环境的 MDS 分布差异明显。成都与雅安点之间, 较低

表 1 重组自交系群体及其亲本在不同环境下的条锈病最大严重度

Table 1 Maximum disease severity of recombinant inbred lines (RRILs) and their parents in three environments (%)

环境 Environment	重组自交系 RILs			亲本 Parents	
	均值±标准差 Mean±SD	变幅 Range	变异系数 CV	川麦 107 Chuanmai 107	Avocet
中国成都, 2007 Chengdu, China, 2007	69.9±25.7	4—100	36.7	40	100
中国雅安, 2007 Ya'an, China, 2007	71.2±32.7	4—100	45.9	7	100
墨西哥突鲁卡, 2006 Toluca, Mexico, 2006	23.9±21.6	0—100	90.2	0	100

表 2 成都、雅安和 Toluca 三点的最大病害严重度联合方差分析*

Table 2 Variance analysis of maximum disease severity (MDS) in three environments of Chengdu, Ya'an, and Toluca

变异来源 Source	自由度 DF	平方和 SS	均方 MS	F 值 F Value	概率 (P)
模型 Model	447	1106199.571	2474.719	38.47**	<.0001
误差 Error	588	37823.968	64.326		
自交系 Line	147	407171.605	2769.875	43.06**	<.0001
试点 Location	2	216665.614	108332.807	1684.11**	<.0001
自交系×试点 Line×Location	294	189649.186	645.065	10.03**	<.0001
区组 Block	2	17.074	8.537	0.13	0.8757
试点×区组 Block×Location	2	271.624	135.812	2.11	0.122

*SAS v9.1 (SAS Institute, Cary, NC). ** 显著性差异 ($P<0.01$) Significance at $P<0.01$

MDS 值 ($MDS \leq 50\%$) 的基因型频数相近, 而 MDS 值高达 91%—100% 的基因型在雅安点较多, 在成都较少, 但这 2 个试点 MDS 的分布态势相近。在 Toluca 点, MDS 分布态势与成都和雅安完全相反, 在成都和

雅安点抗病基因型少而感病基因型多, 而在 Toluca 点抗病基因型多而感病基因型少。在成都和雅安点都表现出不同程度的超抗亲分布, 而在 Toluca 点未见此现象 (图 1)。

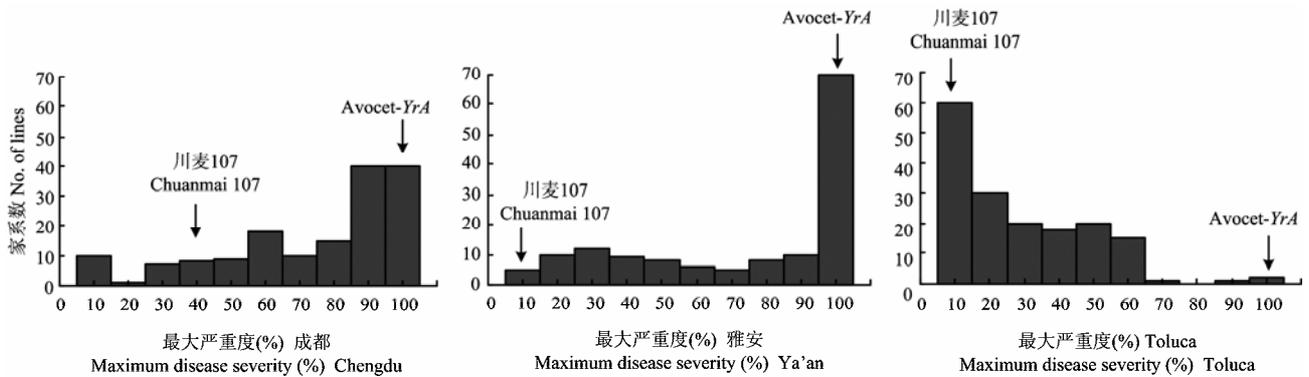


图 1 重组自交系群体条锈病最大严重度的频数分布

Fig. 1 Frequency distribution of stripe rust maximum disease severity of the RILs

2.4 重组自交系 MDS 在 3 个环境间的相关分析

重组自交系 MDS 在 3 个试点之间相关系数均达极显著水平, 在成都与雅安之间的相关系数为 0.72; 在雅安与 Toluca 之间的相关系数为 0.49; 在成都与 Toluca 之间的相关系数为 0.45。尽管 Toluca 试点的 MDS 频数分布与成都点和雅安点呈完全不同的趋势, 但雅安—Toluca 及成都—Toluca 的 MDS 相关系数仍然达到极显著正相关, 说明 RIL 群体中有相当数量的自交系在这些不同试点之间的抗病/感病反应表现趋势相近。

2.5 图谱构建及 QTL 分析

在选用的 940 对 SSR 引物中有 49 对引物在亲本川麦 107 和 Avocet-YrA 之间呈现多态性, 占 5.2%, 其中引物 gwm818、cfe26 和 cwem32 在抗感池之间呈现多态性。检测多态性位点在重组自交系群体中与抗/感病性状的分离情况, 检测到 1 个 QTL, 暂定名为

QYr.saas-1BL。复合区间作图分析表明, 该 QTL 对 MDS 表型的加性效应在 Toluca、成都和雅安点分别为 9.5、10.6 和 17.1; 在不同环境下能够解释 16.9%—27.4% 的表型变异; 该 QTL 来自抗病亲本川麦 107。在 3 个环境下, 川麦 107 基因型 (含有 *QYr.saas-1BL*) 与 Avocet-YrA 基因型 (不含 *QYr.saas-1BL*) 相比, 病害严重度 MDS 平均值降低 16%—30%, 减轻病情 24%—50% (表 3)。该 QTL 在地理跨度大、条锈菌种群不同的 3 个试点均表现出明显的抗病性, 推测是一个具有广适抗性的 QTL。

2.6 成株抗性 QTL 的连锁图

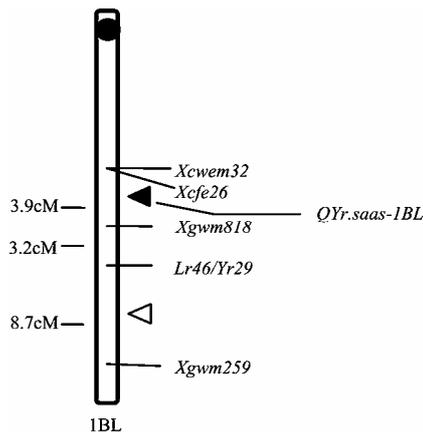
本研究发现的成株抗性 QTL 位于 *Xcwem32* 与 *Xgwm818* 之间, 2 个标记之间的遗传距离为 3.9 cM (图 2, 黑色箭头)。据小麦遗传图谱, *Xgwm259* 位于 1B 染色体长臂上远着丝点端^[19], *Xgwm818* 与 *Xgwm259* 连锁, 位于 *Xgwm259* 的内侧, 二者的遗传

表 3 复合区间作图法检测 MDS 的 QTL

Table 3 QTL for MDS based on composite interval analysis

环境 Environment	QTL	标记区间 Marker interval	LOD	加性效应 Additive effect	贡献率 R^2 (%)
中国成都, 2007 Chengdu, China, 2007	<i>QYr.saas-1BL</i>	<i>Xcwem32</i> — <i>Xgwm818</i>	5.4	10.6	16.9
中国雅安, 2007 Ya'an, China, 2007	<i>QYr.saas-1BL</i>	<i>Xcwem32</i> — <i>Xgwm818</i>	9.3	17.1	27.4
墨西哥突鲁卡, 2006 Toluca, Mexico, 2006	<i>QYr.saas-1BL</i>	<i>Xcwem32</i> — <i>Xgwm818</i>	6.5	9.5	19.3

距离为 11.9 cM^[20]。Singh 等^[21]用 Pavon76 的 1B 染色体单体代换系在 1BL 上的 *Xgwm259* 内侧定位了一个抗锈病基因复合体 *Lr46/Yr29*，与 *Xgwm259* 的遗传距离为 8.7 cM，*Lr46/Yr29* 具有慢叶锈抗性和慢条锈抗性，二者可能紧密连锁或是一因多效^[22]。William 等^[23]利用“Avocet×Pavon76”重组自交系群体在 *Xgwm259* 附近检测到一个与 *Lr46/Yr29* 相联系的成株期抗条锈 QTL（图 2，白色箭头）。



黑色箭头指示川麦 107 中 QTL 的位置；白色箭头指示与 *Lr46/Yr29* 相关的 QTL 位置；上端圆点表示着丝点位置
Black arrowhead shows the position of QTL in Chuanmai 107; White arrowhead shows the position of QTL associated with *Lr46/Yr29* reported; The upper filled circle indicates the position of centromere

图 2 川麦 107 成株抗性 QTL 在染色体 1BL 上的位置

Fig. 2 Location of APR QTL on chromosome 1BL in Chuanmai 107

3 讨论

3.1 群体抗性分布与基因型×环境互作

McIntosh 等^[24]曾报道，携带 *Yr17* 抗条锈病基因的小麦品系在低温弱光照条件下抗病性减弱，属于基因型与非生物环境因素的互作。但本研究中 3 个试点间基因型与环境的互作更有可能属于基因型与生物环境因素（病原菌种）的互作。病害田间试验与温室鉴定的一个不同点是在田间试验中常不能得到完全确定的病原菌背景，尤其在病害热点地区，自然菌源丰富，即使人工接种，也只能相对提高接种致病型或生理小种在病原菌背景中的比重。因此，只有对每个环境下的田间试验结果分别进行分析或利用温室单一小种接种鉴定结果，才有可能发现专化抗性基因；而对

于非小种专化的成株抗性，必须利用多点试验结果，才能发现在不同环境下表现稳定的非小种专化性抗病基因^[12,14,21]。本研究涉及的 3 个试点地理跨度大，病原菌种群背景不同，生态环境差异明显，有利于鉴定非小种专化抗性基因。基因型组成相同的重组自交系群体在 3 个试点之间的 MDS 平均值和 MDS 分布态势呈现明显差异，成都、雅安和 Toluca 3 个试点的 MDS 联合方差分析显示（表 2），基因型与环境互作在 MDS 表型变异中起重要作用，说明生态环境对 MDS 有重要影响。3 个试点的病原菌种群背景是生态环境的最主要因素。本研究中发现，川麦 107 在 Toluca 表现为全生育期抗病（苗期和成株期都抗病），而在四川（雅安和成都）表现为成株期抗病，表明川麦 107 可能同时含有小种专化抗性基因和非小种专化抗性基因。在 Toluca 与四川点之间，由于菌种差异，在小种专化抗性基因的作用下，群体抗性分布在 Toluca 与四川点之间表现不同。但 QTL 分析结果表明，在 3 个环境下，在 1BL 染色体上都发现同一个主效 QTL，可解释 16.9%—27.4% 的表型变异（表 3），对不同的病原菌种群都表现抗性，说明这个基因是在成株期表达的非小种专化性基因。重组自交系群体的 MDS 在 Toluca、成都、雅安 3 个试点间分布差异显著，但自交系 MDS 在 3 个试点间仍然表现出显著的相关性，可能与该 QTL 的抗病作用有关。该 QTL 与环境互作不明显，可能是一个广适性的抗性 QTL，推测它与川麦 107 对条锈病的持久抗性有关。

3.2 川麦 107 的成株抗性 QTL 与其它已知抗病基因的关系

数量遗传学分析结果表明，川麦 107 中可能含有多个成株抗性基因^[25]。由于双亲间 SSR 位点的多态性很低，在选用的 940 对 SSR 引物中只有 49 对引物在亲本川麦 107 和 Avocet-*YrA* 之间呈现多态性，仅占 5.2%，而在抗感池间只有 3 个位点表现差异，因此，本研究只在 1B 染色体上发现 1 个 QTL。刘小俊等^[16]利用 SSR 标记分析川麦 107/川育 12 的 F₂ 群体，在 156 对候选 SSR 引物中有 23 对引物在亲本川麦 107 和川育 12 之间呈现多态性，占 14%，在川麦 107 的 7D 和 3D 染色体上各定位了 1 个慢条锈基因。可见，双亲之间 SSR 位点的多态性是 SSR 分析的基础，对于一个含有多个抗性基因的品种（系）进行 QTL 分析，可能需要用亲缘关系远、遗传差异大的亲本构建群体，才能定位多个抗病 QTL 或基因。然而，利用 F₂ 群体进行成株抗性研究具有很大的局限性，在田间很难准确

评价一个单株的严重度。

本研究检测到 1 个源自川麦 107 的条锈病成株抗性 QTL, 其与 Rosewarne 等^[22]和 William 等^[23]在墨西哥小麦品种 Pavon76 中发现的 *Lr46/Yr29* 位点非常接近。Singh (私人通信, 2008) 在墨西哥的 El Batan 利用“川麦 107/Avocet-YrA”重组自交系群体研究叶锈病抗性遗传时发现一个有趣的现象, 该群体叶锈病 MDS 与在 Toluca、雅安和成都点的条锈病 MDS 之间显著相关, 相关系数分别为 0.50、0.72 和 0.75。这表明川麦 107 的抗条锈病基因亦与叶锈病抗性有关; 它们在雅安和成都点的相关性比在 Toluca 点更高, 进一步表明其叶锈病抗性与在雅安和成都点仍然有效的抗条锈病基因有关。这显示本研究发现的成株抗性 QTL 与 *Lr46/Yr29* 不仅遗传位置接近, 而且同样兼抗条锈病/叶锈病。川麦 107 (系谱为阿勃/竹叶青//983-322/3/川麦 18/4/川育 5 号/5/绵阳 11 选系) 与 Pavon76 (系谱为 Vicams71//Cianof67/Siete Cerrost66/3/Kalyansona/Bluebird) 之间没有任何亲缘关系, 因此, *QYr.saas-1BL* 与 *Lr46/Yr29* 的来源完全不同, 二者很可能是不同的基因, 但还需要进一步验证。

4 结论

川麦 107/Avocet-YrA 重组自交系群体在成都、雅安和 Toluca 3 个环境下 MDS 变异分布呈现显著差异, 反映了重组自交系群体中抗病基因对不同病原菌小种的抗性差异, 由此推测川麦 107 含有两类抗性基因: 一部分基因在 Toluca 点有效而在成都和雅安点无效, 属专化抗性基因; 另一部分基因在 3 个环境下都保持有效, 属于非专化抗性基因。利用 SSR 标记在 1BL 远端的 *Xcwm32* 与 *Xgwm818* 之间 (3.9 cM) 检测到 1 个 QTL *QYr.saas-1BL*, 在 3 个环境条件下均有效, 可解释 16.9%—27.4% 的表型变异, 是一个与川麦 107 的广适、持久抗性有关的成株抗性 QTL。

References

- [1] Roberts J, Caldwell R. General resistance (slow mildewing) to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* in Knox wheat. (Abstr.) *Molecular and General Genetics*, 1970, 60: 1310.
- [2] Singh R P, Rajaram S. Genetics of adult plant resistance to stripe rust in ten spring bread wheats. *Euphytica*, 1994, 72: 1-7.
- [3] 王竹林, 刘曙东, 王 辉, 何中虎, 夏先春, 陈新民, 段霞瑜, 周益林. 小麦慢病性的遗传育种研究进展. 麦类作物学报, 2006, 26: 129-134.
- [4] Wang Z L, Liu S D, Wang H, He Z H, Xia X C, Chen X M, Duan X Y, Zhou Y L. Advances of study on adult plant resistance in bread wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26 (1): 129-134. (in Chinese)
- [5] 万安民, 牛永春, 徐世昌, 吴立仁. 持久抗条锈病小麦品种抗性特点及其在我国的利用价值. 作物学报, 2000, 26(6): 751-755.
- [6] Wan A M, Niu Y C, Xu S C, Wu L R. Characteristics of cultivars with durable resistance to stripe rust and its potential in China. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(6): 751-755. (in Chinese)
- [7] 赵环环, R P Singh, J Huerta-Espino, 杨作民, 孙其信. 小麦品种成株期抗条锈性表达生育期的研究. 中国农业科学, 2005, 38(2): 297-301.
- [8] Zhao H H, R P Singh, J Huerta-Espino, Yang Z M, Sun Q X. Study of the adult-plant resistance at different growth stages to stripe rust in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(2): 297-301. (in Chinese)
- [9] 王保通, 袁文焕, 李高宝, 金欣藻, 王 芳. 小麦品种慢条锈性因素的相关分析和聚类划分. 植物保护学报, 2000, 27(1): 53-58.
- [10] Wang B T, Yuan W H, Li G B, Jin X Z, Wang F. Correlation analysis of slow-rusting factors to stripe rust in wheat cultivars and the clustering. *Acta Phytomycol Sinica*, 2007, 27(1): 53-58. (in Chinese)
- [11] 高 翔, 王保通, 王 芳, 金欣藻, 袁文焕. 抗锈育种中慢条锈性品种鉴定方法和判别函数. 作物学报, 2000, 26(3): 372-376.
- [12] Gao X, Wang B T, Wang F, Jin X Z, Yuan W H. Identification of slow-rusting entries in resistance breeding programs to wheat stripe rust and establishment of quantified criteria for their distinction. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(3): 372-376. (in Chinese)
- [13] 董 云, 尚勋武, 周祥椿, 殷学贵, 谢 鸣. 小麦持久抗条锈病品种的定量判别研究. 西北农业学报, 2006, 15(2): 96-99.
- [14] Dong Y, Shang X W, Zhou X C, Yin X G, Xie M. Study on the rational judgment of durable resistance wheat cultivars against stripe rust. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2006, 15(2): 96-99. (in Chinese)
- [15] 殷学贵, 尚勋武, 宋建荣, 张莹花, 阎秋洁. 小麦品种里勃留拉的持久抗条锈性遗传机制. 麦类作物学报, 2006, 26(2): 147-150.
- [16] Yin X G, Shang X W, Song J R, Zhang Y H, Yan Q J. Genetic mechanism of durable resistance to stripe rust of wheat cultivar Libellula. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(2): 147-150. (in Chinese)
- [17] 李 强, 井金学, 王保通, 周祥椿, 杜久元. 小麦持久抗条锈性品种里勃留拉抗性遗传初步分析. 植物保护学报, 2007, 34(3): 333-334.
- [18] Li Q, Jing J X, Wang B T, Zhou X C, Du J Y. Genetic analysis of resistance to stripe rust in durable resistant wheat variety Libellula. *Acta Phytomycol Sinica*, 2007, 34(3): 333-334. (in Chinese)

- [11] 李 强, 胡茂林, 井金学, 王保通, 宋晓贺. 小麦持久抗条锈性品种 *N. strampelli* 苗期抗性遗传分析. 植物病理学报, 2008, 38(5): 521-525.
- Li Q, Hu M L, Jing J X, Wang B T, Song X H. Genetic analysis of stripe rust resistance in durable resistant wheat variety *N. strampelli* in seedling. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2008, 38(5): 521-525. (in Chinese)
- [12] Ramburan V P, Pretorius Z A, Louw J H, Boyd L A, Smith P H, Boshoff W H P, Prins R. A genetic analysis of adult plant resistance to stripe rust in the wheat cultivar Kariega. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 1426-1433.
- [13] McIntosh R A, Devos K M, Dubcovsky J, Rogers W J, Morris C F, Appels R, Somers D J, Anderson O A. Catalogue of gene symbols: 2007 supplement. KOMUGI-Integrated Wheat Science Database. [2009-03-01]. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2007.pdf>
- [14] Uauy C, Brevis J C, Chen X M, Khan I, Jackson L, Chicaiza O, Distelfeld A, Fahima T, Dubcovsky J. High-temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene *Yr36* from *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* is closely linked to the grain protein content locus *Gpc-B1*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 112: 97-105.
- [15] 姬红丽, 朱华忠, 沈 丽, 杨家秀, 唐 婧, 彭云良, 李跃建. 川麦 107 的慢锈抗性研究. 西南农业学报, 2005, 18 (6): 767-772.
- Ji H L, Zhu H Z, Shen L, Yang J X, Tang J, Peng Y L, Li Y J. Studies on slow rusting resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Chuanmai 107. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2005, 18(6): 767-772. (in Chinese)
- [16] 刘小俊, 姬红丽, 杨武云, 朱华忠, 沈 丽, 杨家秀, 彭云良, 李跃建. 川麦 107 慢条锈病抗性的遗传分子标记. 麦类作物学报, 2006, 26 (3): 41-45.
- Liu X J, Ji H L, Yang W Y, Zhu H Z, Shen L, Yang J X, Peng Y L, Li Y J. Genetics and molecular marker analysis of slow rusting resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in 'Chuanmai 107'. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(3): 41-45. (in Chinese)
- [17] 梁根云, 姬红丽, 章振羽, 魏会廷, 康振生, 彭云良, 李跃建. 条锈菌侵染慢锈性小麦品种川麦 107 后的蛋白质组学分析. 麦类作物学报, 2007, 27(2): 335-340.
- Liang G Y, Ji H L, Zhang Z Y, Wei H T, Kang Z S, Peng Y L, Li Y J. Proteome analysis of slow-rusting variety Chuanmai 107 inoculated by wheat stripe rust (*Puccinia striiformis*). *Journal of Triticeae Crops*, 2007, 26(2): 335-340. (in Chinese)
- [18] Peterson R F, Campbell A B, Hannah A E. A diagrammatic scale of estimating rust severity on leaves and stems of cereals. *Canadian Research: Section C*, 1948, 26: 496-500.
- [19] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1105-1114.
- [20] 刘 刚, 许盛保, 倪中福, 李 晶, 秦丹丹, 窦秉德, 彭惠茹, 孙其信. 小麦 RIL 群体 SSR 标记偏分离的遗传分析. 农业生物技术学报, 2007, 15 (5): 828-833.
- Liu G, Xu S B, Ni Z F, Li J, Qin D D, Dou B D, Peng H R, Sun Q X. Genetic analysis of segregation distortion of molecular markers in wheat RIL population. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2007, 15(5): 828-833. (in Chinese)
- [21] Singh R P, Mujeeb-Kazi A, Huerta-Espino J. *Lr46*: A gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat. *Phytopathology*, 1998, 88: 890-894.
- [22] Rosewarne M, Singh R P, Huerta-Espino J, William M, Bouchet S, Hloutier S, McFadden H, Lagudah E S. Leaf tip necrosis, molecular markers and $\beta 1$ -proteasome subunits associated with the slow rusting resistance genes *Lr46/Yr29*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 500-508.
- [23] William H M, Singh R P, Huerta-Espino J, Palacios G, Suenaga K. Characterization of genetic loci conferring adult plant resistance to leaf rust and stripe rust in spring wheat. *Genome*, 2006, 49: 977-990.
- [24] McIntosh R A, Wellings C R, Park R F. *Wheat Rusts: An Atlas of Resistance Genes*. Australia: CSIRO, 1995: 149-178.
- [25] 朱华忠, Ravi Singh, Julio Huerta, Oscar Banuelos. 川麦 107 在墨西哥生态环境下的抗条锈病遗传研究. 西南农业学报, 2007, 20 (2): 256-261.
- Zhu H Z, Ravi Singh, Julio Huerta, Oscar Banuelos. Genetic analysis of yellow rust resistance of Chuanmai 107 in Mexico. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2007, 20(2): 256-261. (in Chinese)

(责任编辑 李 莉)