

小麦条锈病和白粉病成株抗性研究进展与展望

何中虎^{1,2}, 兰彩霞^{1,3}, 陈新民¹, 邹裕春⁴, 庄巧生¹, 夏先春¹

(¹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; ²国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)中国办事处, 北京 100081;
³华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070; ⁴四川省农业科学院作物研究所, 成都 610066)

摘要: 利用成株抗性是小麦抗病育种的重要方向, 本文综述了小麦条锈病和白粉病成株抗性鉴定方法、基因定位和克隆及其在育种中的应用。将报道的 72 个条锈病成株抗性数量性状遗传位点 (quantitative trait loci, QTL) 和 82 个白粉病成株抗性 QTL 整合到一张连锁图谱上, 控制 2 种病害的基因簇 (≥ 5 个 QTL) 有 8 个, 其中位于 7DS 的 *Yr18/Lr34/Pm38* 和 1BS 的 *Yr29/Lr46/Pm39* 对条锈病、叶锈病和白粉病均表现成株抗性, 位于 4DL 的 *Yr46/Lr67* 位点可能也对白粉病表现成株抗性, *Yr18/Lr34/Pm38* 和 *Yr36* 已被克隆, *Yr29/Lr46/Pm39* 的克隆已取得良好进展, 为培育兼抗和成株抗性相结合的品种提供了可用基因。总结了成株抗性在中国小麦育种中的应用现状, 并用实例证实了培育成株抗性品种的可行性, 建议对兼抗条锈病和白粉病成株抗性的咸农 4 号和小偃 6 号等进行遗传分析, 育种工作者和品种审定部门需要转变观念, 将成株抗性利用作为国内条锈病和白粉病抗性育种的重要内容。

关键词: 小麦; 条锈病; 白粉病; 成株抗性; 分子定位; 基因克隆

Progress and Perspective in Research of Adult-Plant Resistance to Stripe Rust and Powdery Mildew in Wheat

HE Zhong-hu^{1,2}, LAN Cai-xia^{1,3}, CHEN Xin-min¹, ZOU Yu-chun⁴, ZHUANG Qiao-sheng¹, XIA Xian-chun¹

(¹Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS)/National Wheat Improvement Center, Beijing 100081; ²International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) China Office, c/o CAAS, Beijing 100081; ³College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070; ⁴Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066)

Abstract: Stripe rust, caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, and powdery mildew, caused by *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, are the devastating diseases in common wheat (*Triticum aestivum* L.) worldwide. Use of adult-plant resistance (APR) genes is an important method for the development of durable resistant cultivars. A total of 72 quantitative trait loci (QTLs) for APR to stripe rust and 82 QTLs for APR to powdery mildew were integrated into a linkage map based on the information of DNA markers linked to individual QTL. Eight gene clusters (≥ 5 QTLs) conferred resistance to both stripe rust and powdery mildew, among them, *Yr18/Lr34/Pm38*, *Yr29/Lr46/Pm39*, and *Yr46/Lr67* showed resistance to stripe rust, leaf rust and powdery mildew. *Yr18/Lr34/Pm38* and *Yr36* have been cloned. Xiannong 4 and Xiaoyan 6 were very important resistant germplasm for APR to stripe rust and powdery mildew. The application of APR to wheat breeding in China was summarized. The use of APR genes will be a major method for improving stripe rust and powdery mildew resistance in wheat breeding. The strategies for APR on wheat breeding were also discussed.

Key words: wheat (*Triticum aestivum* L.); stripe rust; powdery mildew; adult-plant resistance; molecular mapping; gene cloning

收稿日期: 2010-10-14; 接受日期: 2010-12-30

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目 (30821140351)、农业部“948”重大国际合作项目 (2011-G3)

联系方式: 何中虎, Tel: 010-82108547; E-mail: zhhecaas@163.com. 通信作者夏先春, Tel: 010-82108610; E-mail: xiexianchun@caas.net.cn

0 引言

中国小麦生产中的主要病害包括小麦条锈病、白粉病、赤霉病、纹枯病和全蚀病等。由小麦条锈病菌 (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) 引起的小麦条锈病曾是全国第一大病害, 由于粉锈宁的普遍使用等原因, 其相对重要性较以前有所下降, 2004—2009 年中国条锈病每年平均发生面积约 420 万 hm^2 ^[1-6], 对四川省、重庆市、云南省、陕西省、甘肃省、湖北省十堰和襄樊地区及河南省信阳和南阳地区来说, 条锈病仍是当地小麦生产第一大病害, 因此, 抗条锈病是上述地区除产量外的最基本育种目标。20 世纪 70 年代以前, 由小麦白粉病菌 (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) 引起的小麦白粉病主要在中国湿润多雨的西南地区及山东沿海地区流行; 20 世纪 80 年代以后, 该病在中国主要冬麦区逐渐从次要病害上升为主要病害, 且常年发生^[7]。2004—2009 年白粉病在全国平均发生面积为 685 万 hm^2 ^[1-6]。对北部冬麦区和黄淮冬麦区而言, 白粉病是最重要的小麦病害; 在长江中下游和西南麦区, 白粉病是仅次于赤霉病或条锈病的第二大病害, 因此, 抗白粉病也是上述地区最基本的育种目标。

由于小麦条锈病和白粉病分布广泛、病原菌生理小种复杂多变等特点, 常常导致品种抗性频繁丧失, 因此, 防治和控制这 2 种病害不仅十分重要, 而且是一项长期任务。尽管通过化学药剂等措施可以有效防治病害, 但应用抗病品种是防治病害最经济、有效、安全的途径^[8], 利用分子标记辅助选择技术聚合多个抗病基因是培育持久抗性小麦品种的重要手段^[9-11]。小麦的抗病性主要有 2 类: 一类是垂直抗性, 又称生理小种专化抗性^[12]、苗期抗性^[13]、全生育期抗性^[14]或主效基因抗性^[15], 它由 1 个或少数几个主效基因控制, 对病原菌的侵染产生过敏性坏死反应, 从而表现出高抗或免疫, 具有病原菌生理小种专化性, 即随着生理小种的变化常导致抗性丧失, 致使抗病性不持久、不稳定^[12]; 另一类是水平抗性, 又称非小种专化抗性^[12]、成株抗性^[14]、高温成株抗性^[16]、慢病性^[12]或部分抗性^[17], 这些名称从不同侧面反映了同一遗传现象, 因此, 对于遗传育种工作者而言, 其实质是相同的, 故本文统称为成株抗性。该类抗性基因对病原菌无小种专化性或专化性弱, 减少了品种对病原菌生理小种的选择压力, 从而表现为潜育期延长 14%—49%、孢子堆缩小 34%—78%、产孢量下降 42%—98%、病程曲线下面积 (area under the disease progress curve,

AUDPC) 缩小 50%—99%^[18]、抗病性持久并稳定等特点^[19]。选用单个生理小种或混合小种接种时, 苗期表现为感病, 成株期的严重度或病害发展速率则较低, 而非免疫或坏死反应。以往的研究认为成株抗性由若干个微效基因所控制^[15,19], 而现有研究表明聚合 4—5 个效应相对较大的微效基因即可培育出接近免疫的成株抗性品种, 也就是说成株抗性并非像以前报道的那样复杂^[9,11]。国际上多数国家已将成株抗性的利用作为小麦抗病育种的主要方向^[20]。20 世纪 60 年代至今, 国际玉米小麦改良中心 (CIMMYT) 对成株抗性的应用进行了深入系统的研究, 形成了一套行之有效的育种方法, 育成一大批成株抗性品种, 并在生产上大面积推广, 如含有 *Yr18* 或 *Yr29* 及 2—3 个微效基因的小麦品种 *Jupateco 73R*、*Parula*、*Trap*、*Cook*、*Tonichi 81*、*Sonoita 81*、*Yaco*、*Chapio*、*Tukuru*、*Kukuna*、*Vivitsi*、*Pavon 76*、*Attila* 和 *Amadina*^[21-22], 其抗性已保持 30 多年^[23-25]。目前, CIMMYT 约 60% 的小麦品系均携带成株抗性基因, 其中, 最典型的例子是抗多种病害的抗性位点 *Yr18/Lr34/Pm38*, 当其单独存在时产量损失可达 31%—52%, 与 3—4 个微效基因并存时, 产量损失则小于 10%^[18]。因此, 通过聚合 *Yr18/Lr34/Pm38*、*Yr29/Lr46/Pm39* 和 *Yr46/Lr67* 等几个成株抗性基因, 获得兼抗几种病害的持久抗性是 CIMMYT 小麦抗病育种的主要策略。美国对高温成株抗性进行了深入研究并成功用于生产实践^[16], 澳大利亚的研究重点近 10 年已从垂直抗性转向成株抗性^[26], 欧洲也有类似趋势^[27-28]。

鉴于研究成株抗性对中国小麦生产和育种的重要性和紧迫性, 本文综述了小麦条锈病和白粉病成株抗性鉴定方法、基因定位和克隆及其在育种中的应用, 并利用各个 QTL 间连锁信息, 将已定位的条锈病和白粉病成株抗性 QTL 整合到同一张遗传连锁图谱中, 目的是利用分子标记培育成株抗性品种, 为实现抗病育种思路转变提供方法和信息。

1 成株抗性鉴定

小麦成株抗性基因与主效基因的研究策略差别很大, 传统的成株抗性鉴定方法是在苗期选用尽可能多的条锈菌或白粉菌生理小种进行鉴定, 在成株期则选用 1 个或几个优势小种接种鉴定, 只有在苗期对所有生理小种均表现为感病, 成株期表现为中抗或高抗的小麦品种 (系) 才被视为成株抗性材料。常用的成株抗性鉴定指标是反应型 (infection type, IT)^[18]、

AUDPC^[29]和最大严重度 (maximum disease severities, MDS)^[30], 其中IT参数可以反映病原菌对寄主的致病性强弱, 但由于成株抗性通常在苗期表现为感病而成株期抗病, 此类抗性小麦品种IT有时可达到高感级, 但普遍率较低, 即叶片上病原菌孢子堆较少, 显现出特有的局限性。AUDPC是学术研究中常用的鉴定指标, 通过几次田间病害 (至少3次) 调查计算而来, 能准确反映病害在发病过程中的变化趋势, 但对于成株抗性的田间表现型数据通常需要多年多点调查, 因此, 田间调查工作量很大。然而, MDS的利用使成株抗性在多环境下进行研究成为现实, MDS和AUDPC在多个遗传背景下的相关系数变化在 0.89—0.96^[31-33], 表明在病害发生最严重时选用MDS可以有效衡量小麦成株抗性, 对于学术研究其工作量仅为AUDPC的 1/4—1/3, 但由于需在对照发病充分时进行调查, 所以要求调查者对该时期的把握及病害评价标准具有较丰富的经验。

2 成株抗性基因定位

迄今, 正式命名的小麦条锈病抗性基因有 48 个, 分布于 43 个染色体位点, 暂时命名的有 33 个基因^[34], 其中 *Yr11*、*Yr12*、*Yr13*、*Yr14*、*Yr16*、*Yr18*、*Yr29*、*Yr30*、*Yr36*、*Yr39* 和 *Yr46* 为成株抗性基因^[32,35-37]。60 个小麦白粉病抗性基因定位在 40 个染色体位点, 即 *Pm1—Pm43*, 其中 *Pm38* 和 *Pm39* 为成株抗性基因^[34,38], 其余均为具有小种专业化性的主效基因。由于病原菌生理小种易变, 大部分基因已丧失抗性^[39-40]。因此, 成株抗性基因的利用对培育持久抗性小麦品种至关重要^[19]。

QTL定位能有效确定抗病基因的数目、效应及染色体位置, 与其紧密连锁的分子标记可用于小麦抗病基因聚合^[41]。目前, 已定位了 72 个条锈病成株抗性 QTL, 除 1A、1D、3D和 7A染色体外, 其余各染色体均有分布 (表 1)。82 个白粉病成株抗性 QTL 分布于小麦基因组的 21 条染色体上 (表 2)。

表 1 已定位的条锈病成株抗性 QTL/基因

Table 1 Summary of QTLs for adult-plant resistance to stripe rust in wheat

基因位点 QTL	染色体位置 Chromosome	供体亲本 Donor	标记区间 Marker interval	贡献率 R^2 (%)	参考文献 Reference
<i>QYr.jirc-1B</i>	1BS	Fukuho-komugi	<i>Xwmc320</i>	10.4	[42]
<i>QYrex.wgp-1BL</i>	1BL	Express	<i>Xwgp78—Xwmc631</i>	6.8—9.4	[43]
<i>QYr.csiro-1BL</i>	1BL	Attila	<i>LTN—XP35/M55</i>	/	[44]
<i>QPst.jic-1B</i>	1BL	Guardian	<i>Xgwm818</i>	18.0—22.0	[45]
<i>QYr.cimmyt-1BL</i>	1BL	Pavon 76	<i>Xgwm259</i>	33.0—33.9	[46]
<i>QYrtn.pau-2A</i>	2AS	<i>T.monococcum</i> PAU14087/Kris	<i>Xwmc407—Xwmc170</i>	14.0—27.0	[10]
<i>QTL 2AS</i>	2AS		<i>Xwmc407—Xgwm071d</i>	27.0	[47]
<i>QYR2</i>	2AL	Camp Remy	<i>Xgwm356—Xgwm382</i>	10.7—15.4	[28]
<i>QYr.inra-2AL</i>	2AL	Camp Remy	<i>Xgwm282a—Xgwm359</i>	20.0—40.0	[48]
<i>QTL 2AL</i>	2AL	Deben/Kris/Soloist	<i>Xwmc198a—Xwmc170B</i>	40.0—41.0 ^a	[47]
<i>QYR3</i>	2BS	Opata 85	<i>Xcdo405—Xbcd152</i>	30.7	[28]
<i>QYr.inra-2BS</i>	2BS	Camp Remy	<i>Xgvp3032—Xcfd50a</i>	22.0—70.0	[48]
<i>QYr.csiro-2BS</i>	2BS	Attila	<i>XP32/M62—XP88/M64 (Yr27)</i>	/	[44]
<i>QYr.sgi-2B.1</i>	2BS	Kariega	<i>Xgwm148—s12m60A</i>	17.0—46.0	[49]
<i>QYrlu.cau-2BS.1</i>	2BS	Luke or Aquileja	<i>Xwmc154—Xgwm148</i>	36.6	[50]
<i>QYr.caas-2BS</i>	2BS	Pingyuan 50	<i>Xbarc13—Xbarc230</i>	5.1—9.5	[51]
<i>QYr.csiro-2BL</i>	2BL	Avocet-S	<i>Xgwm1027—Xgwm619</i>	/	[44]
<i>QYR1</i>	2BL	Camp Remy	<i>Xgwm47—Xgwm501</i>	45.8—46.0 ^b	[28]
<i>QYr.inra-2BL</i>	2BL	Camp Remy	<i>Xbarc101—Xgwm120</i>	42.0—61.0 ^c	[48]
<i>QTL 2BL</i>	2BL	Deben	<i>Xwmc149—Xwmc317a</i>	21.0	[47]
<i>QYraq.cau-2BL</i>	2BL	Luke or Aquileja	<i>Xwmc175—Xwmc332</i>	61.5	[50]
<i>QYr.inra-2DS QPst.jic-2D</i>	2DS	Camp Remy	<i>Xgwm102—Xgwm539</i>	24.0—69.0 ^d	[48]
	2DS	Guardian	<i>Xgwm539</i>	8.0—11.0	[45]
<i>QYr.jirc-2DS</i>	2DS	Oligoculm	<i>Xcfd51—Xgwm261</i>	5.4—5.7	[42]
<i>QYr.caas-2DS</i>	2DS	Libellula	<i>Xcfd51—Xgwm261</i>	8.1—12.4	[11]
<i>QYr.jirc-2DL</i>	2DL	Fukuho-komugi	<i>Xgwm349</i>	10.1—11.4	[42]

续表 1 Continued table 1

基因位点 QTL	染色体位置 Chromosome	供体亲本 Donor	标记区间 Marker interval	贡献率 R^2 (%)	参考文献 Reference
<i>Yrns-B1</i>	3BS	Lgst. 79-74	<i>Xgwm493—Xgwm1329 Xgwm533</i>	/	[52]
<i>Yrns-B1</i>	3BS	Lgst. 79-74	<i>Xfba190—XksuG53</i>	/	[53]
<i>QYr.cimmyt-3BS</i>	3BS	Opata 85	<i>Xgwm389</i>	16.0—28.0	[54]
<i>QYr.jirc-3BS</i>	3BS	Oligoculm	<i>XPstAATMseCAC2</i>	0.2—3.1	[42]
<i>QYr.cimmyt-3BS</i>	3BS	Pavon76		3.3—5.9	[46]
<i>QYrex.wgp-3BL</i>	3BL	Express	<i>Xgwm299—Xwgp66</i>	22.1—27.4	[43]
<i>QYr.cimmyt-3D</i>	3DS	Opata 85	<i>Xfba241—Xfba91</i>	14.0	[54]
<i>QYR6</i>	3DS	Opata 85	<i>Xcdo407—XksuA6</i>	11.7	[28]
<i>QYr.sgi-4A.1</i>	4AL	Kariega	<i>Xs21m40A—Xs22m55A</i>	6.0—15.0	[49]
<i>QYr.jirc-4B</i>	4BS	Oligoculm	<i>Xgwm538 Xwmc652—Xwmc692</i>	1.8—12.3	[42]
<i>QPst.jic-4B</i>	4BS	Guardian		8.0—12.0	[45]
<i>QYr.cimmyt-4BL</i>	4BL	Avocet S	<i>Xgwm495</i>	7.4—12.7	[46]
<i>QYr.caas-4BL</i>	4BL	Libellula Strampelli	<i>Xgwm165—Xgwm149</i>	3.6—5.1	[11]
<i>QYr.cimmyt-4DS</i>	4DS	Synthetic	<i>Xbcd265—Xmwg634</i>	9.0—31.0	[54]
<i>QYr.jirc-4DL</i>	4DL	Oligoculm	<i>Xwmc399</i>	2.5—8.0	[42]
<i>QYR5</i>	5AL	Opata 85	<i>Xfbb209—Xabg391</i>	15.0	[28]
<i>QYrtm.pau-5A</i>	5AL	<i>T.boeoticum</i> PAU5088	<i>Xbarc151—Xcfd12</i>	24.0	[10]
<i>QYr.caas-5AL</i>	5AL	Pingyuan 50	<i>Xwmc410—Xbarc261</i>	5.0—19.9	[51]
<i>QYr.inra-5BL.1</i>	5BL	Camp Remy	<i>Xgwm639a—Xgwm639c</i>	18.0—26.0	[48]
<i>QYr.inra-5BL.2</i>	5BL	Camp Remy	<i>Xgwm234—XDuPW115a</i>	29.0—34.0	[48]
<i>QYr.jirc-5BL</i>	5BL	Oligoculm	<i>Xwmc415</i>	2.4—16.1	[42]
<i>QYr.caas-5BL.1</i>	5BL	Libellula 和 Strampelli	<i>Xwmc415—Xwmc537</i>	3.4—8.6	[11]
<i>QYr.caas-5BL.2</i>	5BL	Libellula	<i>Xbarc142—Xgwm604</i>	2.6	[11]
<i>QYr.cimmyt-5DS</i>	5DS	Opata	<i>Xfbb238—Xfba114</i>	8.0	[54]
<i>QYr.jirc-5DL</i>	5DL	Oligoculm	<i>Xwmc215</i>	3.9	[42]
<i>QYr.nsw-5DL</i>	5DL	Otane	<i>Xgwm583a</i>	6.0	[55]
<i>QYrex.wgp-6AS</i>	6AS	Express	<i>Xgwm344—Xwgp56</i>	24.5—30.9	[43]
<i>QYr.cimmyt-6AL</i>	6AL	Avocet S	<i>Xgwm617</i>	5.9—8.1	[46]
<i>QYr.jirc-6B</i>	6BS	Oligoculm	<i>Xgwm935.1</i>	0.5—3.8	[42]
<i>Yr36</i>	6BS	Langdon	<i>Xbarc101—Xbarc136</i>	/	[56]
<i>QYrst.wgp-6BS.1</i>	6BS	Stephens	<i>Xbarc101—Xbarc136</i>	32.0—45.0	[57]
<i>QYr.caas-6BS</i>	6BS	Pingyuan 50	<i>Xgwm361—Xbarc136</i>	4.5—7.7	[51]
<i>QYrst.wgp-6BS.2</i>	6BS	Stephens	<i>Xgwm132—Xgdm113</i>	25.0—43.0	[57]
<i>QTL 6BL</i>	6BL	Soloist/Kris	<i>Xwmc397—Xwmc105b</i>	25.0—29.0	[47]
<i>QYr.cimmyt-6BL</i>	6BL	Pavon76	<i>XPstAGMseCGA1</i>	10.1—17.6	[46]
<i>QYR7</i>	6DL	W-7984	<i>Xbcd1510—XksuD27</i>	13.1	[28]
<i>QYr.jirc-7BS</i>	7BS	Oligoculm	<i>Xgwm935.3</i>	1.0—5.2	[42]
<i>QYr.nsw-7B</i>	7BL	Tiritea	<i>Xgwm611</i>	26.0	[55]
<i>Yr39</i>	7BL	Alpowa	<i>Xwgp36—Xwgp45</i>	59.1—64.2 ^c	[36]
<i>QYr.csiro-7BL</i>	7BL	Attila	<i>XP32/M59—Xgwm344</i>	/	[44]
<i>YrCK</i>	7DS	Cook	<i>M59/P41-215—M49/P33-280</i>	18.0—30.0	[58]
<i>QYr.jirc-7DS</i>	7DS	Fukuho-komugi	<i>Xgwm295</i>	10.7—23.7	[42]
<i>QYr.sgi-7D</i>	7DS	Kariega	<i>Xgwm295—Ltn</i>	9.0—29.0	[49]
<i>QYr.nsw-7DS</i>	7DS	Otane	<i>Xgwm44</i>	13.0	[55]
<i>QYr.caas-7DS</i>	7DS	Libellula and Strampelli	<i>csLV34—Xgwm295</i>	14.6—39.1	[11]
<i>QYr.cimmyt-7D</i>	7DS	Opata 85	<i>Xbcd1438—Xwg834</i>	12.0—36.0	[54]
<i>QYR4</i>	7DS	Opata 85	<i>XWg834—Xbcd1438</i>	13.9	[28]

/: 贡献率不清; ^a推测为主效基因 $Yr17$ 或者 $Yr32$ 的残留效应; ^b选用Mapmaker-QTL分析 (SIM); ^c推测与主效基因 $Yr7$ 有关; ^d可能与条锈病抗性基因 $Yr16$ 有关; ^e成株抗性基因 $Yr39$ 遗传效应

/: R^2 of this QTL was unknown; ^a It was speculated that the QTL is the residual effect of major resistance genes $Yr17$ or $Yr32$; ^b QTL was detected by the software Mapmaker QTL; ^c It was speculated that the QTL may be associated with major resistance gene $Yr7$; ^d It might have relationship with stripe rust resistance gene $Yr16$; ^e It was the effect of adult-plant resistance gene $Yr39$

表 2 已定位的白粉病成株抗性 QTL/基因

Table 2 Summary of QTLs for adult-plant resistance to powdery mildew in wheat

基因位点 QTL	染色体位置 Chromosome	供体亲本 Donor	标记区间 Marker interval	贡献率 R^2 (%)	参考文献 Reference
<i>Q_{Pm.osu-1A}</i>	1AS	2174	<i>Pm3a</i>	63.0 ^a	[59]
<i>Q_{Pm.caas-1AS}</i>	1AS	Fukuho-komugi	<i>Xgdm33—Xpsp2999</i>	19.9—26.6	[32]
<i>Q_{Pm.sfr-1A}</i>	1AL	Oberkulmer	<i>Xpsr1201b—Xpsr941</i>	7.7	[27]
<i>Q_{Pm.crag-1A}</i>	1AL	RE714	<i>Xcdo572—Xbad442</i>	39.3—43.0 ^b	[60]
<i>Q_{Pm.caas-1AL}</i>	1AL	Bainong 64	<i>Xbarc148—Xwmc550</i>	7.4—9.9	[33]
<i>Q_{Pm.sfr-1B}</i>	1BS	Forno	<i>CD9b—Xpsr593a</i>	11.6	[27]
<i>Q_{Pm.ttu-1B}</i>	1BS	<i>Triticum militinae</i>	<i>Xgwm3000</i>	4.0—5.0	[61]
<i>Q_{Pm.vt-1BL}</i>	1BL	Massey	<i>Xgwm259—Xbarc80</i>	15.0—17.0	[62]
<i>Q_{Pm.vt-1B}</i>	1BL	USG3209	<i>WG241</i>	17.0	[35]
<i>Yr29/Lr46/Pm39</i>	1BL	Saar	<i>Xwmc719—Xhbe248</i>	7.3—35.9	[38]
<i>Q_{Pm.osu-1B}</i>	1BL	2174	<i>Xwmc134</i>	14.0	[59]
<i>Q_{Pm.inra-1D.1}</i>	1DS	RE9001	<i>Xgwm106</i>	12.6	[63]
<i>Q_{Pm.sfr-1D}</i>	1DL	Forno	<i>Xpsr168—Xglk558b</i>	9.5	[27]
<i>Q_{Pm.sfr-2A}</i>	2AS	Oberkulmer	<i>Xpsr380—Xglk293b</i>	7.7	[27]
<i>Q_{Pm.inra-2A}</i>	2AS	Courtot	<i>Xgwm275</i>	7.4	[63]
<i>Q_{Pm.crag-2A}</i>	2AL	RE714	<i>Pm4b—gbxG303</i>	22.7—33.6	[60]
<i>Q_{Pm.ttu-2A}</i>	2AL	<i>Triticum militinae</i>	<i>Xgwm311—Xgwm382</i>	5.0	[61]
<i>Q_{Pm.vt-2AL}</i>	2AL	Massey	<i>Xgwm304—Xgwm312</i>	29.0	[35]
<i>Q_{Pm.vt-2A}</i>	2AL	USG3209	<i>Xgwm304—Xgwm294</i>	26.0—29.0	[62]
<i>Q_{Pm.crag-2B}</i>	2BS	Festin	<i>Xgwm148—gbxG553</i>	23.6—71.5	[60]
<i>Q_{Pm.caas-2BS}</i>	2BS	Lumai 21	<i>Xbarc98—Xbarc1147</i>	10.6—20.6	[64]
<i>Q_{Pm.vt-2B}</i>	2BL	Massey	<i>WG338—Xgwm526a</i>	11.0	[35]
<i>Q_{Pm.caas-2B}</i>	2BL	Fukuho-komugi	<i>Xgwm877—Xgwm47</i>	5.7—8.0	[32]
<i>Q_{Pm.inra-2B} Q_{Pm.vt-2BL}</i>	2BL	RE9001	<i>Xrtp114R—Xcfd267b</i>	10.3—36.3	[63]
<i>Q_{Pm.caas-2BL}</i>	2BL	USG3209	<i>Xgwm501—Xgwm191</i>	11.0—15.0	[62]
	2BL	Lumai 21	<i>Xbarc1139—Xgwm47</i>	5.2—10.1	[64]
<i>Q_{Pm.inra-2D-a}</i>	2DS	RE9001	<i>Xgwm102</i>	19.0	[63]
<i>Q_{Pm.inra-2D-b}</i>	2DS	RE9001	<i>Xcfd2e</i>	16.5	[63]
<i>Q_{Pm.sfr-2D}</i>	2DL	Oberkulmer	<i>Xpsr932—Xpsr331a</i>	10.0	[27]
<i>Q_{Pm.ipk-2D}</i>	2DL	W7984	<i>Xglk558—XksuD23</i>	/	[65]
<i>Q_{Pm.caas-2DL}</i>	2DL	Lumai 21	<i>Xwmc18—Xcfd233</i>	5.7—11.6	[64]
<i>Q_{Pm.sfr-3A}</i>	3AS	Forno	<i>Xpsr598—Xpsr570</i>	10.4	[27]
<i>Q_{Pm.crag-3A}</i>	3AS	Festin	<i>Xpsr598—Xgwm5</i>	21.4—25.9	[60]
<i>Q_{Pm.nuls-3AS}</i>	3AS	Saar	<i>Xstm844tcac—Xbarc310</i>	8.1—20.7	[38]
<i>Q_{Pm.inra-3B}</i>	3BS	Courtot	<i>Xgwm389</i>	22.7	[63]
<i>Q_{Pm.osu-3B}</i>	3BS	2174	<i>Xwmc533</i>	10.0	[59]
<i>Q_{Pm.sfr-3D}</i>	3DS	Oberkulmer	<i>Xpsr1196a—Lrk10-6</i>	15.7	[27]
<i>Q_{Pm.inra-3D}</i>	3DS	RE9001	<i>Xcfd152, Xgwm707</i>	9.3—15.2	[63]
<i>Q_{Pm.sfr-4A.1}</i>	4AL	Forno	<i>Xgwm111c—Xpsr934a</i>	14.7	[27]
<i>Q_{Pm.sfr-4A.2}</i>	4AL	Forno	<i>Xmwg710b—Xglk128</i>	14.3	[27]
<i>Q_{Pm.ttu-4A}</i>	4AL	<i>Triticum militinae</i>	<i>Xgwm232—Xgwm160</i>	35.0—54.0 ^c	[61]

续表 2 Continued table 2

基因位点	染色体位置	供体亲本	标记区间	贡献率	参考文献
QTL	Chromosome	Donor	Marker interval	R^2 (%)	Reference
<i>QPm.inra-4A</i>	4AL	RE714	<i>XgbxG036</i>	4.9—6.9	[66]
<i>QPm.crag-4A</i> <i>QPm.inra-4A</i>	4AL	RE714	<i>XgbxG036—XgbxG542</i>	22.3	[60]
	4AL	Courtot	<i>Xcfd71b</i>	8.9	[63]
<i>QPm.osu-4A</i>	4AL	2174	<i>Xwms160</i>	12.0	[59]
<i>QPm.sfr-4B</i>	4BL	Forno	<i>Xpsr593b—Xpsr1112</i>	7.5	[27]
<i>QPm.ipk-4B</i>	4BL	W7984	<i>Xcdo795—Xbcd1262</i>	/	[65]
<i>QPm.caas-4BL</i>	4BL	Oligoculm	<i>Xgwm375—Xgwm251</i>	5.9	[32]
<i>QPm.nuls-4BL</i>	4BL	Avocet	<i>XwPt1505—Xgwm149</i>	21.0—40.2	[38]
<i>QPm.sfr-4D</i>	4DL	Forno	<i>Xglk302b—Xpsr1101a</i>	14.4	[27]
<i>QPm.caas-4DL</i>	4DL	Bainong 64	<i>Xbarc200—Xwmc33</i>	15.2—22.7	[33]
<i>QPm.sfr-5A.1</i>	5AS	Oberkulmer	<i>Xpsr644a—Xpsr945a</i>	22.9	[27]
<i>QPm.ttu-5A</i>	5AS	<i>Triticum militinae</i>	<i>Xgwm186—Xgwm415</i>	4.0—6.0	[61]
<i>QPm.sfr-5A.2</i>	5AL	Oberkulmer	<i>Xpsr1194—Xpsr918b</i>	16.6	[27]
<i>QPm.sfr-5A.3</i>	5AL	Oberkulmer	<i>Xpsr911—Xpsr120a</i>	10.5	[27]
<i>QPm.nuls-5A</i>	5AL	Saar	<i>Xgwm617b—Xwmc327</i>	4.2—15.2	[38]
<i>QPm.ttu-5B</i>	5BS	Tahti	<i>Xgwm133.mi6—Xgwm205.mi1</i>	4.0—6.0	[61]
<i>QPm.nuls-5B</i>	5BS	Saar	<i>Xbarc4—Xgwm274b</i>	9.7	[38]
<i>QPm.sfr-5B</i>	5BL	Oberkulmer	<i>Xpsr580b—Xpsr143</i>	12.6	[27]
<i>QPm.inra-5B.2</i>	5BL	Courtot	<i>Xgwm790b</i>	11.1	[63]
<i>QPm.inra-5D</i>	5DS	RE9001	<i>cfid189</i>	9.0	[63]
<i>QPm.crag-5D.1</i>	5DL	RE714	<i>Xgwm639a—Xgwm174</i>	30.2—38.9 ^b	[60]
<i>QPm.crag-5D.2</i>	5DL	RE714	<i>Xcfd8B9—Xcfd4A6</i>	24.0—37.8	[60]
<i>QpmVpn.inra-5D</i>	5DL	Courtot	<i>Xcfd8</i>	11.0	[63]
<i>QPm.inra-5D.1</i>	5DL	RE714	<i>Xcfd26</i>	28.1—37.7	[66]
<i>QPm.inra-5D.2</i>	5DL	RE714	<i>XgbxG083c</i>	37.7	[66]
<i>QPm.inra-6A</i>	6AL	RE714	<i>MIRE(Xgwm427)</i>	8.8—13.4	[66]
<i>QPm.crag-6A</i>	6AL	RE714	<i>MIRE</i>	19.8—53.9 ^d	[60]
<i>QPm.sfr-6B</i>	6BS	Forno	<i>Xpsr167b—Xpsr964</i>	8.7	[27]
<i>QPm.caas-6BS</i>	6BS	Bainong 64	<i>Xbarc79—Xgwm518</i>	10.3—16.0	[33]
<i>QPm.osu-6D</i>	6DS	2174	<i>Xbarc196</i>	5.0	[59]
<i>QPm.inra-7A</i>	7AS	RE714	<i>Xfba069—Xgwm344</i>	2.9—6.4	[66]
<i>QPm.caas-7A</i>	7AS	Bainong 64	<i>Xbarc127—Xbarc174</i>	6.3—7.1	[33]
<i>QPm.sfr-7B.1</i>	7BL	Forno	<i>Xpsr593c—Xpsr129c</i>	11.3	[27]
<i>QPm.sfr-7B.2</i>	7BL	Forno	<i>Xglk750—Xmwig710a</i>	31.8	[27]
<i>QPm.crag-7B</i>	7BL	RE714	<i>XpdaC01—XgbxR035b</i>	22.8—33.5	[60]
<i>QPm.inra-7B</i>	7BL	RE714	<i>Xgwm577</i>	1.7	[66]
<i>QPm.nuls-7BL</i>	7BL	Saar	<i>Xwmc581—XwPt8007</i>	4.9	[38]
<i>QPm.ipk-7D</i>	7DS	Optata	<i>Xwg834—Xbcd1872</i>	/	[65]
<i>QPm.caas-7DS</i>	7DS	Fukuho-komugi	<i>Ltn—Xgwm295.1</i>	12.0	[32]
<i>Yr18/Lr34/Pm38</i>	7DS	Saar	<i>Xgwm1220—Xswm10</i>	19.0—56.5	[38]
<i>QPm.inra-7D.1</i>	7DS	Courtot	<i>Xgpw1106</i>	10.6	[63]

/: 贡献率不清; ^a*Pm3a*残留效应; ^b选用Mapmaker-QTL分析 (SIM); ^c选用Map Manager QTX Version b16 分析; ^d推测*MIRE*的残留效应

/: R^2 of this QTL was unknown; ^a It was the residual effect of major resistance genes *Pm3a*; ^b QTL was detected by the software Mapmaker QTL; ^c QTL was detected by the software Map Manager QTX Version b16; ^d It was speculated that the QTL was the residual effect of *MIRE*

植物抗病基因在基因组中有 2 种不同的分布模式, 一种是抗病基因位于单一的基因座, 但具有编码不同专化抗性的等位基因, 如小麦白粉病抗性基因 *Pm3* 位点的不同等位基因^[67]; 另一种是抗病基因成簇分布于特定的染色体区域, 共同组成紧密连锁的复合抗性基因座^[68-70]。依据 Somers 等^[71]和 <http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml> 网址所公布的分子标记图谱, 笔者将已定位的条锈病和白粉病成株抗性 QTL 整合于同一张连锁图谱 (图 1)。可以看出, 含有条锈病成株抗性 QTL 的基因簇有 4 个, 分别位于 2AS、2DS、5BL 和 6BL 染色体上, 说明小麦各个基因组均有分布。含有白粉病成株抗性 QTL 的基因簇有 8 个, 分别位于 1AS、1AL、2AS、2AL、3AS、4AL、5AS 和 5BS 染色体上, 表明控制白粉病成株抗性 QTL 大多集中在小麦 A 基因组, B 和 D 基因组相对较少。同时含有条锈病和白粉病成株抗性 QTL 的基因簇有 22 个, 除 1D、6D 和 7A 染色体外, 其余各个染色体均含有 1—2 个兼抗 2 种病害的成株抗性基因簇, 其中, 含有 5 (包括 5) 个以上 QTL 的大基因簇有 8 个, 分别位于小麦 1BL、2BS、2BL、3BS、4BL、5DL、6BS 和 7DS 染色体上, 约占总 QTL 的 34% (图 1)。下文着重对兼抗条锈病和白粉病成株抗性基因簇进行论述。

2.1 已证实兼抗多种病害的成株抗性基因簇

目前公认的兼抗多种病害成株抗性基因簇分别位于 1BL 和 7DS 染色体上。Lillemo 等^[38]利用成株抗性品种 Saar 与感病品种 Avocet 构建的 113 个重组自交系, 检测到 6 个成株抗性 QTL, 其中位于 1BL 和 7DS 染色体上的 2 个 QTL 解释的表现型变异最大, 并将 1BL 染色体上的条锈病成株抗性基因 *Yr29*、叶锈病成株抗性基因 *Lr46* 和白粉病成株抗性基因 *Pm39* 和 7DS 染色体上条锈病成株抗性基因 *Yr18*、叶锈病成株抗性基因 *Lr34* 和白粉病成株抗性基因 *Pm38* 分别定义为同一基因, 即以往认为 3 种病害分别由 3 个基因所控制, 实际上是同一基因。说明这 2 个位点均对条锈病、叶锈病和白粉病表现成株抗性, *Yr18/Lr34/Pm38* 已被克隆^[72], DNA 序列分析显示这 3 种病害由同一位点所控制, 进一步证实了其定义为同一基因的正确性, *Yr29/Lr46/Pm39* 的克隆工作正在进行中。此外, *Yr29/Lr46/Pm39* 和 *Yr18/Lr34/Pm38* 除对以上 3 种病害表现成株抗性外, 常伴随叶尖坏死现象, 可作为田间选择的形态标记^[38,73]。Singh^[74]在 7DS 染色体区域检测到一个在成株期耐大麦黄矮病基因 *Bdv1*, 并对秆锈病具有一定成株抗性^[75], 它们可能与 *Yr18/Lr34/Pm38* 是

同一基因。Herrera-Foessel 等^[37]在成株抗性小麦品系 RL6077 与感病品种 Avocet 构建的 136 个 F₄ 家系中检测到 1 个兼抗叶锈病和条锈病的成株抗性基因, 位于小麦基因组的 4DL 染色体上, 与 SSR 标记 *Xcfd71*、*Xbarc98* 和 *Xcfd23* 紧密连锁, 命名为 *Yr46/Lr67*, 依据小麦分子标记图谱^[71], 该位点与 Lan 等^[33]在中国小麦品种百农 64 中检测到的白粉病成株抗性 QTL *Qpm.caas-4DL* 位于同一位置。由于它们的抗性来源均为普通小麦, 所以推测该位点很可能是第三个兼抗条锈病、叶锈病和白粉病的多种病害成株抗性位点。虽然该基因的抗性效应不及 *Yr18/Lr34/Pm38*, 但由于百农 64 的农艺性状相对较好, 该位点将是小麦持久抗病育种的另一个重要基因资源。

2.2 有待进一步发掘的兼抗多种病害基因簇

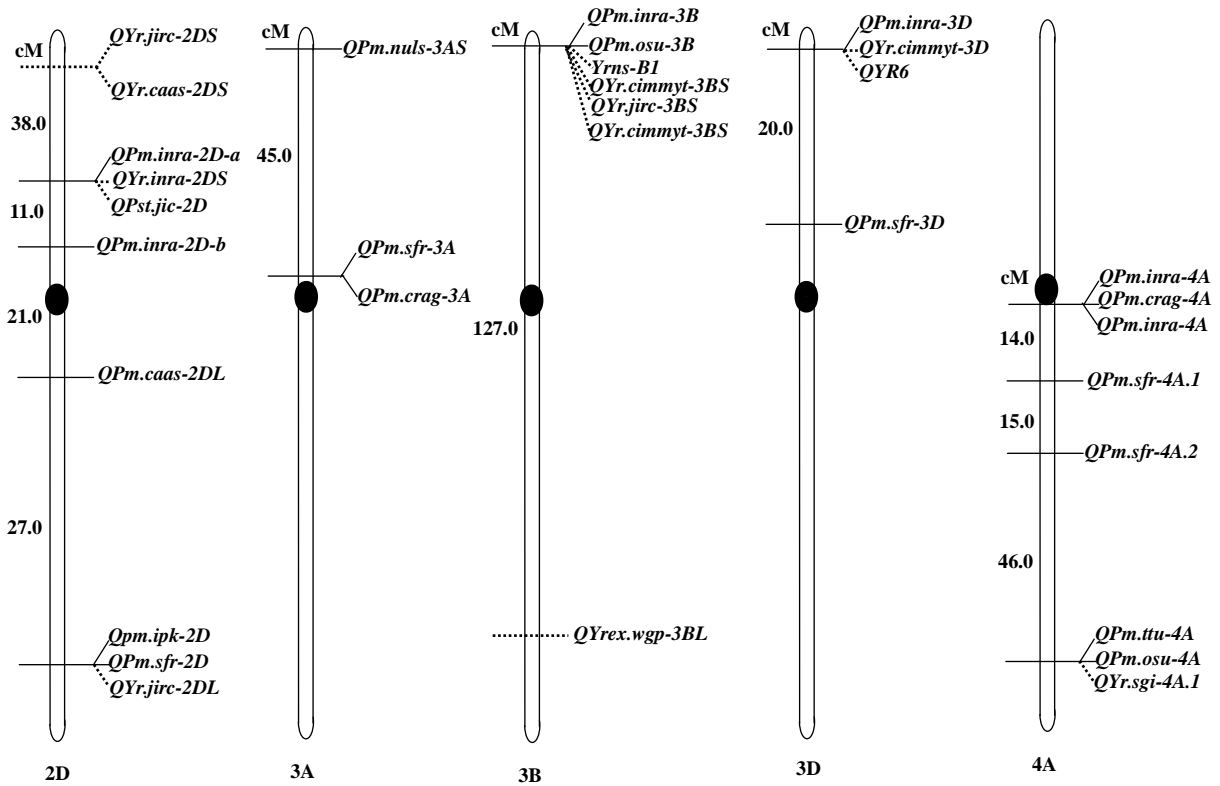
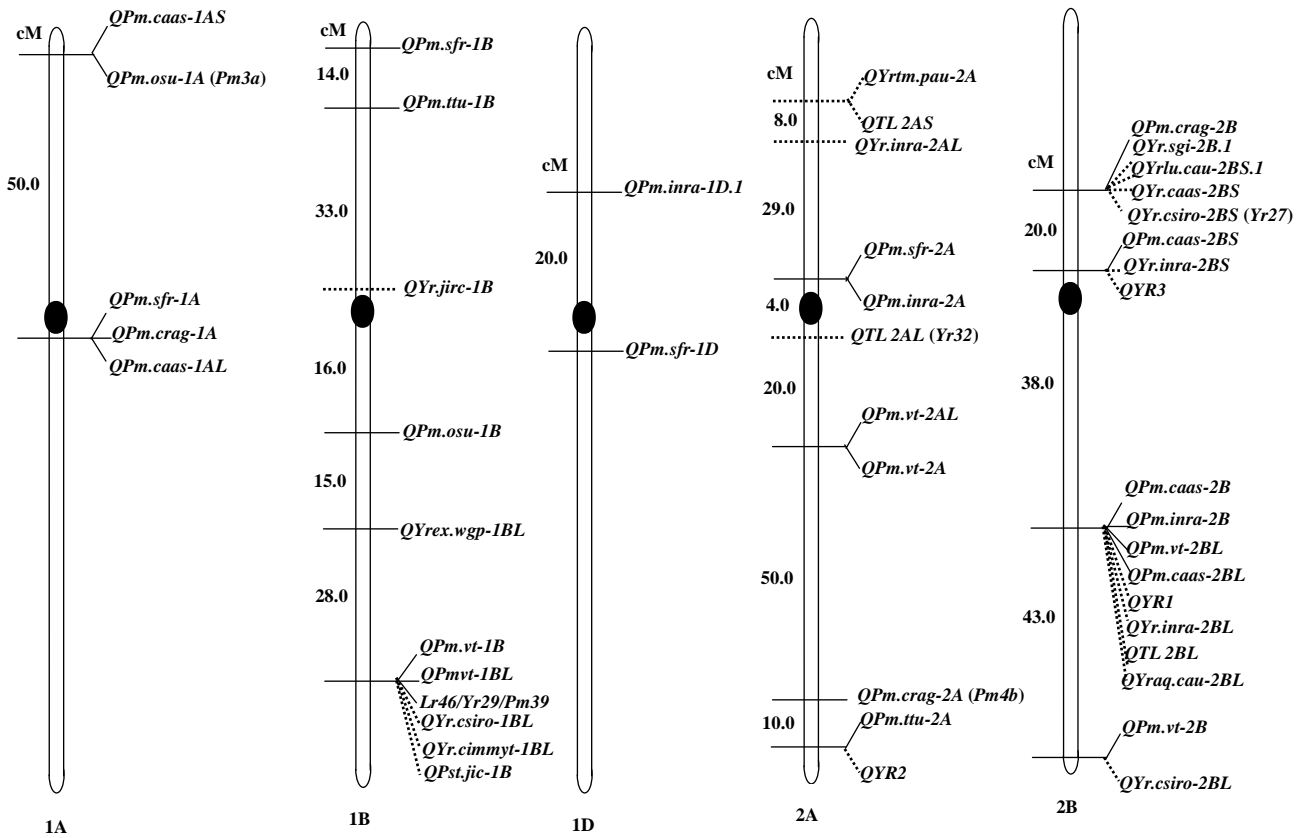
2.2.1 2BS 和 2BL 染色体的抗病基因成簇分布

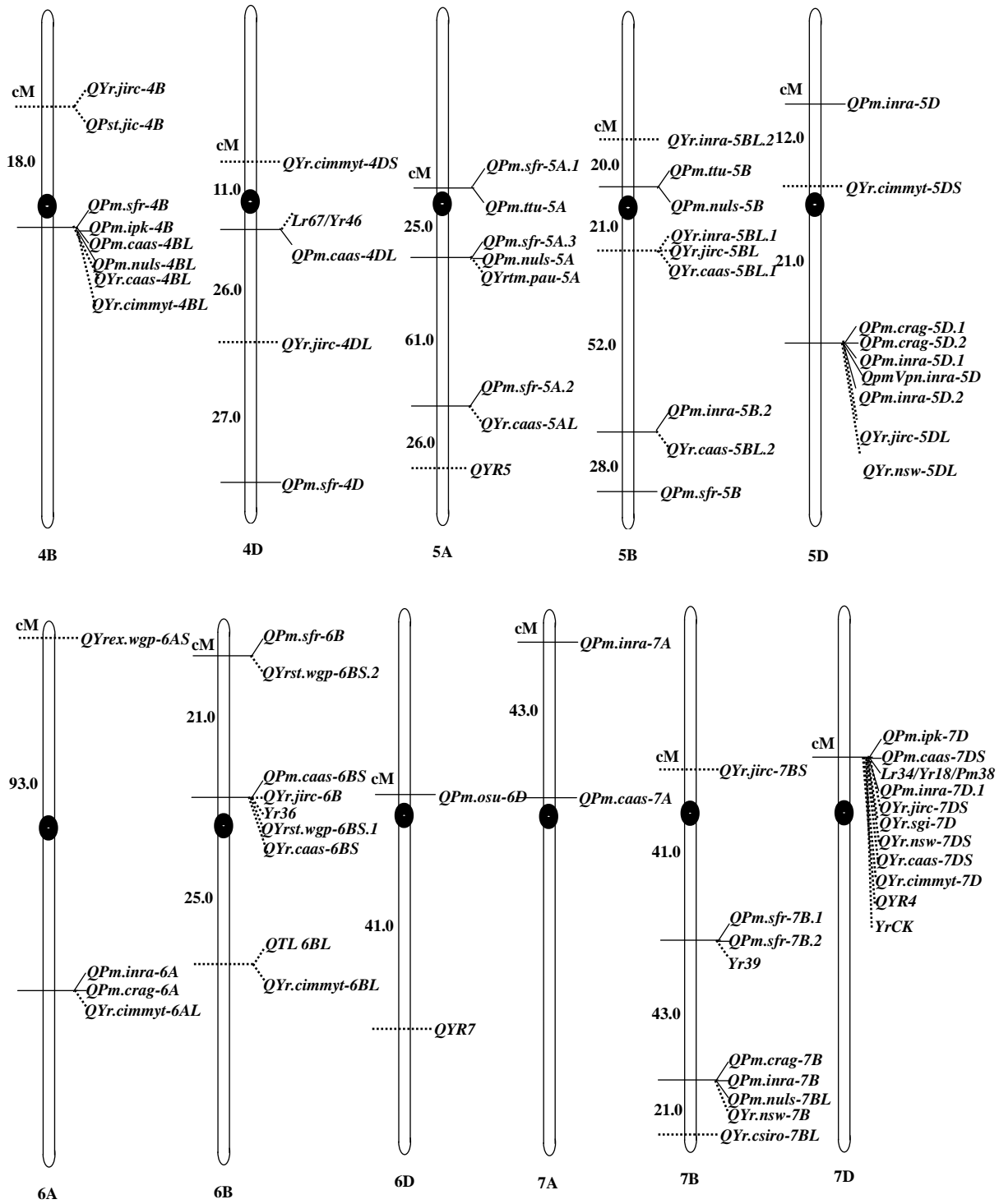
小麦条锈病主效抗性基因 *Yr27*^[76]、*Yr31*^[77] 和 *Yr41*^[78] 及叶锈病主效抗性基因 *Lr23*^[77] 紧密连锁并位于 2BS 染色体上的基因簇 (如 *Qpm.crag-2B* 等 5 个 QTL), 其中, *Yr41* 存在于小麦品系 Ch377/Cn19 中, 苗期对条锈菌强毒性生理小种 CYR32 表现为抗病, *Yr27* 和 *Yr31* 分别来自小麦品种 Opata 85 和 Pastor, 但苗期对 CYR32 表现感病^[78]。此外, Rosewarne 等^[44]在抗病品种 Attila 中检测到的条锈病成株抗性 QTL *QYr.csiro-2BS* 对病原菌生理小种的反应型与 *Yr27* 相同, 因此推测该 QTL 效应可能源于 *Yr27* 抗性基因。由此可知, 位于 2BS 染色体上的基因簇可能是 *Yr27* 或 *Yr31* 的残留效应, 当然这还有待于进一步研究证实, 该位点对白粉病、秆锈病和叶锈病同样具有一定的抗性。

位于 2BL 染色体基因簇 (如 *Qpm.caas-2B* 等 8 个 QTL) 的苗期抗性基因有白粉病主效抗性基因 *Pm6*^[79] 和 *Pm33*^[80]、条锈病主效抗性基因 *Yr5*^[81] 和 *Yr7*^[81] 及秆锈病主效抗性基因 *Sr9g*^[81], 其中, *Pm6*、*Pm33* 和 *Yr5* 分别来源于小麦近缘种 *T. timopheevi*、*T. carthlicum* 和 *T. spelta album*, 而 *Yr7* 源于普通小麦, 该基因在苗期对 CYR32 表现为感病^[82], Mallard 等^[48]认为 *QYr.inra-2BL* 可能位于一个含有 *Yr7* 的基因簇中, 从而表现抗性。目前, 该基因簇研究相对较少, 至于这些 QTL 是 *Yr7* 的残留效应还是位于同一位点的不同抗性基因, 有待于进一步证实。

2.2.2 3BS 和 6BS 染色体的抗病基因成簇分布

位于 3BS 染色体基因簇 (如 *Qpm.inra-3B* 等 6 个 QTL) 的小麦条锈病成株抗性基因 *Yrns-B1* 与 *Yr30*^[54]、秆锈病成株抗性基因 *Sr2*^[26,83]、叶锈病抗性基因 *Lr27*^[84]、





——— : 白粉病成株抗性QTL OTL for adult-plant resistance to powdery mildew
 : 条锈病成株抗性 QTL QTL for adult-plant resistance to stripe rust ● : 染色体的着丝点 The centromere of chromosome

QTL间的距离 (cM) 是分子标记图谱中标记间遗传距离的累加值 The distances (cM) between QTLs in a linkage group are the accumulated genetic distances between molecular markers in wheat consensus linkage map (Somers等^[71]; <http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml>)

图 1 整合的小麦条锈病和白粉病成株抗性 QTL/基因连锁图谱

Fig. 1 Integrated linkage map of QTLs/genes for adult-plant resistance to stripe rust and powdery mildew in wheat

叶锈病成株抗性QTL^[65]及赤霉病抗性QTL^[85]紧密连锁,显示该位点同时具有抗条锈病、白粉病、秆锈病、叶锈病和赤霉病的特点。Crossa等^[86]在60多个国际环境下,利用连锁不平衡对170份CIMMYT春小麦品种进行秆锈病、叶锈病、条锈病、白粉病和产量相关分析,进一步证实*Sr2*、*Yr30*为非小种专化抗性基因,并在不同环境下均表达中度抗性,目前认为*Sr2*和*Yr30*可能是同一基因,或者是紧密连锁的2个基因,其作用方式类似一个基因(Singh,个人交流)。由此推测,3BS染色体上的基因可能存在一因多效现象,这也有待于进一步研究利用。

在位于6BS染色体上基因簇(如*Qpm.caas-6BS*等5个QTL)中,高温成株抗性基因*Yr36*及籽粒蛋白基因*Gpc-B1*^[87]紧密连锁^[88],条锈病抗性基因*Yr35*^[89]与叶锈病抗性基因*Lr53*^[89]紧密连锁,不过*Yr36*来源于野生二粒小麦^[56],而许多成株抗性QTL存在于普通小麦中。由此看出,该基因簇中至少存在2个条锈病成株抗性基因,其中1个基因可能同时发挥着白粉病成株抗性,并且该基因簇对小麦抗病性及品质改良有一定影响。

2.2.3 4BL和5DL染色体的抗病基因成簇分布 依据Crossa等^[86]分析结果,位于4BL染色体上的基因簇(如*Qpm.sfr-4B*等6个QTL)与叶锈病主效抗性基因*Lr30*^[90]、白粉病主效抗性基因*Pm7*^[91]和2个与高产相关的QTL^[92-93]紧密连锁,但由于*Pm7*来源于黑麦,因此,该基因簇的白粉病抗性效应并非*Pm7*的残留效应。由此可知,4BL染色体上的基因簇不仅对条锈病、叶锈病和白粉病发挥抗性作用,同时对提高产量也有一定效应。此外,位于4BL染色体基因簇的QTL *Qpm.caas-4BL*、*QYr.cimmyt-4BL*和*QPm.nuls-4BL*分别来源于感病亲本*Oligoculm*和*Avocet S*^[32,38,46],从分子水平上进一步证实了在育种实践中利用中度感病品种进行抗病性改良的有效性。

由表1和表2还可以看出,小麦5DL染色体上存在4个效应较大的白粉病成株抗性QTL,即*QPm.crag-5D.1*、*QPm.crag-5D.2*、*QPm.inra-5D.1*和*QPm.inra-5D.2*,该位点对条锈病成株抗性同样发挥一定作用,并且与叶锈病主效抗性基因*Lr1*^[94]和春化基因*Vrn-A3*^[95]紧密连锁,但该基因簇目前研究尚少,有待于进一步发掘利用。

综上所述,条锈病和白粉病成株抗性QTL及二者所构成的基因簇广泛分布于小麦基因组的21条染色体。由于大量的QTL只是粗略地定位于染色体的特定区域,并且所用的作图群体和不同环境下田间发病情

况均不尽相同,加之QTL间等位性测定的困难,因此,实际存在的QTL个数可能少于已命名的基因位点。为了进一步澄清基因簇内各个QTL间的关系,对这些QTL进行精细定位及克隆显得尤为重要。

3 成株抗性基因克隆及分子标记发掘

近年来,随着分子标记技术的广泛应用,一些效应较大的成株抗性基因在染色体上的位置逐步明确^[25,56,96-97],为进一步基因克隆奠定了基础。Krattinger等^[72]和Fu等^[88]利用图位克隆法,分别克隆了成株抗性基因*Yr18/Lr34/Pm38*和*Yr36*。序列分析显示,在*Yr18/Lr34/Pm38*BAC跨叠群中含有8个编码蛋白的开放阅读框,其中包括1个ATP结合位点转移酶(ABC)、2个细胞色素P450、2个血凝素激酶、1个半胱氨酸蛋白酶和1个糖基转移酶,功能验证显示,ABC区域即为*Yr18/Lr34/Pm38*^[75]。*Yr36*分析表明,该区域含有3个基因,即*WKS1*、*WKS2*和*IBR1*;突变体分析显示,*WKS1*即为*Yr36*,包括1个激酶和1个脂质结合区域(START),二者缺一不可^[88]。由此可知,成株抗性基因分子结构与主效抗性基因所具有的保守结构域NBS-LRR^[98-100]完全不同,并且*Yr18/Lr34/Pm38*和*Yr36*之间没有相同的结构域。

3.1 *Yr18/Lr34/Pm38*

20世纪早期,*Yr18/Lr34/Pm38*在中国、意大利、北美和南美及欧洲的小麦品种中广泛分布^[101],特别是在中国小麦地方品种中的频率较高,已保持了70多年的抗性^[11,102-103]。目前在CIMMYT种质中分布频率较高^[18]。据报道,在发展中国家,含有*Yr18/Lr34/Pm38*的小麦品种约有2600万hm²,在病害流行年份对稳产发挥着重要作用^[104]。在分子水平上,该位点的初步定位始于21世纪初,检测到SSR标记*Xgwm295.1*和*Xgwm1220*与*Yr18/Lr34/Pm38*紧密连锁^[42,97]。随后,Lagudah等^[96]依据小麦与水稻基因序列的共线性原理,选用小麦表达序列标签(wEST)进行分析,开发的STS标记*csLV34*与*Yr18/Lr34/Pm38*间连锁距离缩短到0.4cM。Spielmeier等^[97]通过诱导突变产生更多变异,再次利用wEST标记进行筛选,从而获得与*Yr18/Lr34/Pm38*连锁更为紧密的分子标记*csLVMS1*(0.13cM)。Krattinger等^[72]利用同样的方法,筛选到与*Yr18/Lr34/Pm38*的连锁距离仅为0.03cM的分子标记,随后利用3个不同来源的品种群体对该基因进行图位克隆,结果显示,该基因含有24个外显子,编码1401个氨基酸。携带*Yr18/Lr34/Pm38*和不携带

Yr18/Lr34/Pm38 的小麦品种在基因序列上存在 3 个易变区, 即 2 个 SNP (第 4 内含子和第 12 外显子) 和 1 个位于第 11 外显子上的 3 bp 缺失; 最近, 在 Jagger 中发现第 22 外显子的 1 个 SNP 变异可导致品种感病^[105]。通过 RT-PCR 以及基因突变等方法, 证实 *Lr34*、*Yr18*、*Pm38* 和 *Ltn1* 是同一基因, 控制多种病害的抗性。目前该基因的功能标记已经开发完成^[101], 可以鉴定大部分国外材料, 85% 的中国小麦农家品种含有该基因特异性扩增片段^[103], 但其中 25.8% 品种在田间的条锈病最终严重度达到 100%, 说明中国农家品种在该基因位点含有新的等位变异或存在抑制基因。

3.2 *Yr36*

条锈病高温成株抗性基因 *Yr36* 来源于野生二粒小麦^[56], 高温条件下 (25—35℃) 在田间表现为广谱抗性, 低温下 (15℃) 则感病, 并且与高产显著相关^[56]。该基因的克隆思路基于已检测到与 *Yr36* 紧密连锁的分子标记 *Xucw71* 和 *Xbarc136*, 对 4 500 个 F₂ 单株进行检测, 发现 121 个单株发生重组, 同样利用小麦与水稻基因组序列的共线性, 进行精细定位, 获得与其紧密连锁的分子标记 (0.14 cM), 最后利用图位克隆法得到 *Yr36*。Alpy 等^[106]报道, 在人类中, START 区域蛋白在脂质运输、新陈代谢和人的感观中起重要作用。所以, Fu 等^[88]推测, 在高温条件下, *WKS1* 结合脂质使其远离病原物, 同时激活激酶, 最终导致病原菌细胞死亡实现抗病^[88]。此外, 将 *Yr36* 导入含有 *Yr18* 的小麦品种中, 其抗性有所提高^[88], 所以将成株抗性基因进行聚合对持久抗病育种极其重要。

综上所述, 相对于主效基因固有的保守区域如 NBS-LRR, 成株抗性基因结构较为复杂, 没有特定结构域, 致使成株抗性基因作用机理和通用功能标记的开发等研究受到限制。随着分子标记在基因定位中的广泛应用和 QTL 精细定位的不断发展, 估计在不久的将来, 会有更多的成株抗性基因被分离、克隆, 将有助于揭示成株抗性基因的功能、信号传导途径及其进化的分子机制, 为病害防治提供新的育种策略^[107-108], 特别是通过分析已克隆抗病基因在抗、感材料中的等位变异, 依据基因序列设计特异性的功能标记, 将为育种实践提供更有效的分子标记, 大大提高分子标记辅助选择的准确性和实用性。

4 中国小麦成株抗性研究与应用

中国小麦条锈病成株抗性研究始于 20 世纪 70 年

代, 针对小麦品种抗锈性丧失现象, 曾士迈率先介绍植物水平抗性的概念^[109], 指出在育种过程中由于过分强调垂直抗性而忽略了水平抗性, 人为造成植物抗性丧失, 并提出小麦条锈病水平抗性综合鉴定方法。Shaner^[110]报道了白粉病成株抗性小麦品种 Knox 抗性较持久稳定, 引起小麦育种界的高度重视。20 世纪 80 年代中期到 21 世纪初, 中国学者对条锈病和白粉病成株抗性进行了鉴定, 现将主要结果分别列于表 3 和表 4。

由表 3 和表 4 可知, 同时对条锈病和白粉病具有成株抗性的小麦品种有成农 4 号、小偃 6 号和 Libellula, 生产上大面积推广的成株抗性小麦品种有豫麦 2 号、小偃 6 号、豫麦 47、百农 64 和鲁麦 21^[112,114,117,119]。表 3 和表 4 还显示, 多个小麦成株抗性品种 (系) 含有共同亲本, 说明其成株抗性基因来源可能相同。

4.1 豫麦 2 号成株抗性

豫麦 2 号为豫麦 47 和鲁麦 21 的共同亲本, 多年生产应用和抗性鉴定皆表明, 豫麦 2 号为白粉病成株抗性小麦品种, 由此可以初步推测, 豫麦 47 和鲁麦 21 的白粉病成株抗性可能来源于豫麦 2 号。倪小文等^[119]利用数量遗传学方法对鲁麦 21/京双 16 进行白粉病成株抗性遗传分析, 显示该品种至少含有 3 个白粉病成株抗性基因; Lan 等^[64]利用分子标记对鲁麦 21/京双 16 的 F₂ 衍生混合群体进行白粉病成株抗性 QTL 分析, 发现 3 个白粉病成株抗性 QTL, 位于小麦基因组 2B 和 2D 染色体, 因此, 选用已获得的紧密连锁分子标记对豫麦 47 和豫麦 2 号进行检测, 即可明确 3 个白粉病成株抗性小麦品种的抗性来源。豫麦 2 号的组合为 65(14)₃/抗锈辉县红, 由于 2 个亲本对条锈和白粉都有一定的抗性, 因此, 其成株抗性来源还值得进一步研究。

4.2 San Pastore 成株抗性

Libellula 和 Strampelli 含有共同亲本 San Pastore。殷学贵等^[123-124]分别对 Strampelli 和 Libellula 进行持久抗条锈病遗传机制研究, 表明这 2 个品种的抗性至少由 2 个基因所控制。Lu 等^[11]分别对 252 个 Libellula/辉县红 F_{2,3} 家系和 255 个 Strampelli/辉县红 F_{2,3} 家系进行条锈病成株抗性 QTL 分析, 在 Libellula/辉县红群体中检测到 5 个条锈病成株抗性 QTL, 均由抗病亲本 Libellula 所提供, 其中 *QYr.caas-4BL*、*QYr.caas-5BL.1* 和 *QYr.caas-7DS* 同样稳定地存在于 Strampelli 中, 进一步证实了含有共同亲本小麦品种的成株抗性基因在一定程度上是一致的。此外, 在 Libellula、Strampelli

表 3 国内鉴定的条锈病成株抗性品种

Table 3 Presence of the adult-plant resistance to stripe rust in Chinese wheat cultivars

品种(系)名 Cultivar	系谱 Pedigree	参考文献 Reference
阿桑 San pastore	/	[111]
保加利亚 10 号 Bulgarian 10	/	[111]
保加利亚 14 号 Bulgarian 14	/	[111]
东方红 3 号 Dongfanghong 3	农大 45 选系 Nongda 45 "S"	[111]
邯郸蚰子麦 Handan Youzimai	地方品种 Landrace	[111]
农大 168 Nongda 168	/	[111]
农大 198 Nongda 198	/	[111]
农大 4356 Nongda 4356	/	[111]
农大 6085 Nongda 6085	/	[111]
平原 50 Pingyuan 50	地方品种 Landrace	[111]
徐州 8 号 Xuzhou 8	碧蚂 1 号/苏联早熟 1 号 Bima 1/Skorospelka L1	[111]
陕西蚂蚱麦 Shaanxi Mazhamai	地方品种 Landrace	[111]
草帽黄选系 Line of caomaohuangxuan	地方品种 Landrace	[112]
岐山蚂蚱麦 Qishan Mazhamai	地方品种 Landrace	[112]
望水白 Wangshuibai	地方品种 Landrace	[112]
无名 7 号 Wuming 7	/	[112]
咸农 4 号 Xiannong 4	/	[112]
小偃 6 号 Xiaoyan 6	郑引 4 号/小偃 96 St2422/464 /Xiaoyan 96	[112]
里勃留拉 Libellula	Tevere/Giuliari(1482-54-3)//San-Pastore	[113]
斯特拉姆佩列 Strampelli	Libero//San-Pastore-14/Jacometti-19	[113]
清农 1 号 Qingnong 1	/	[113]
清农 3 号 Qingnong 3	山前麦/6922 Predgornia 2 /6922	[113]
中梁 5 号 Zhongliang 5	/	[113]

/: 系谱不详 Pedigrees of the lines/cultivars are not available

中分别检测到QTL间上位性效应,但在作用方式上 2 个品种存在明显差异。如在Libellula中,条锈病成株抗性QTL对表现型主要以加性效应为主, QTL间上位性效应较小,而Strampelli品种中, QTL间加性效应和上位性效应对表现型起着同等重要的作用^[11]。

4.3 小偃 6 号和矮早 781 成株抗性

表 4 显示, 陕 213 的一个亲本为小偃 6 号, 而小偃 6 号为典型的白粉病成株抗性, 由此可以初步推测, 陕 213 的成株抗性可能源于小偃 6 号。周麦 17 和豫麦 57 的共同亲本为矮早 781, 而矮早 781 即为豫麦 18, 来源于郑州 761/偃师 4 号, 而周 8846 的亲本之一为偃师 4 号, 这可能暗示周麦 17、周 8846 和豫麦 18 的共同抗源为偃师 4 号。由于小偃 6 号和偃师 4 号的共同亲本为 St2422/464, 也许上述品种的成株抗性来自 St2422/464。San Pastore 和 St2422/464 皆来自意大利,

它们是否有共同的亲本和抗源也值得进一步研究。

4.4 其它成株抗性品种遗传分析

平原 50 曾是中国黄淮海麦区推广的一个重要地方品种, 在生产上保持 50 多年条锈病抗性。Lan等^[51]对平原 50/铭贤 169 的 137 个DH系进行条锈病成株抗性QTL分析, 检测到 3 个条锈病成株抗性QTL, 位于 2BS、5AL和 6BS染色体上, 分别命名为*QYr.caas-2BS*、*QYr.caas-5AL*和*QYr.caas-6BS*, 这 3 个QTL均来源于抗病亲本平原 50。王竹林等^[125]利用数量遗传学方法对生产上保持抗性 15 年的小麦品种百农 64 进行白粉病成株抗性遗传分析, 该品种含有 3 个白粉病成株抗性基因。随后, Lan等^[33]在百农 64/京双 16 的DH群体中共检测到 4 个白粉病成株抗性QTL, 分别位于 1A、4DL、6BS和 7A染色体上, 命名为*QPm.caas-1A*、*QPm.caas-4DL*、*QPm.caas-6BS*和

表 4 国内鉴定的白粉病成株抗性品种

Table 4 Presence of the adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese wheat cultivars

品种(系)名 Cultivar	系谱 Pedigree	参考文献 Reference
豫麦 2 号 Yumai 2	65(14) ₃ /抗锈辉县红 65(14) ₃ /Resistant line selected from Huixianhong	[114]
周 8846 Zhou 8846	偃师 4 号/盘江 3 号 Yanshi 4/Panjiang 3	[114]
里勃留拉 Libellula	Evere/Giuliari(1482-54-3)/San-Pastore	[115]
阿勃 Abbondanza	Autonomia/Fontantonco	[115]
咸农 4 号 Xiannong 4	/	[115]
小偃 6 号 Xiaoyan 6	郑引 4 号/小偃 96 St2422/464/Xiaoyan 96	[115]
25413-23-4-5	百农 3217/CA8065 Bainong 3217/CA8065	[116]
521021	矮孟牛/辐 663/矮孟牛 2//高 38/726294//矮孟牛高 38//辐 63 Aimengniu/Fu 663// Aimengniu 2//Gao 38/726294//Aimengniu-Gao 38//Fu 63	[116]
435209	矮孟牛/辐 66 Aimengniu/Fu 66	[116]
435775	矮孟牛/辐 66 Aimengniu/Fu 66	[116]
临远 85-7053 Linyuan 85-7053	米西切尔//太古 286/矮丰四号 Mithell//Taigu 286/Aifeng 4	[116]
临远 85-60495 Linyuan 85-60495	73(29)2/郑州 7308 73(29)2/Zhengzhou 7308	[116]
临远 85-6015 Linyuan 85-6015	20301/72-629-26/伏 2845 20301/72-629-26/Fu 2845	[116]
86-5144	石 81-4474/90354 Shi 81-4474/90354	[116]
豫麦 16 Yumai 16	郑州 761/无芒 77 Zhengzhou 761/Wumang 77	[116]
鲁麦 13 Lumai 13	[洛夫林 13/3/岫选 57//小罌粟/欧柔]莱阳 584 [Lovrin 13/3/Youxuan 57//Xiaoyingsu/ Orofen]Laiyang 584	[116]
平遥 27 Pingyang 27	平遥 79391/平遥 76262 Pingyang 79391/Pingyang 76262	[116]
唐麦 4 号 Tangmai 4	7201-1/74060-0-2-2-3-1//北京 5123 7201-1/74060-0-2-2-3-1//Beijing 5123	[116]
陕 213 Shaan 213	山前/郑洲 721//TJB259-29/6521-2/3/小偃 6 号 Shanqian/Zhengzhou 721//TJB259-29/6521-2/3/Xiaoyan 6	[116]
98301	/	[117]
CA8686	丰抗 4 号//百泉 5 号-有芒白 4 号/有芒红 7 号-洛夫林 10 Fengkang 4//Baiquan 5-Youmangbai 4/Yonmanghong 7-Lovrin 10	[117]
CA9550	CA8695/C39//京 411 CA8695/C39//Jing 411	[117]
CA9641	CA8695/C39//京 411 CA8695/C39//Jing 411	[117]
YE-2416-7A	/	[117]
百农 64 Bainong 64	百农 8717[百农 84-4046-1//偃大 72-629-52/石 82-5594] Bainong 8717/[Bainong 84-4046-1//Yanda 72-629-52/Shi 82-5594]	[117]
山东 418 Shandong 418	/	[117]
兴麦 99 Xingmai 99	C39/庆 30 C39/Qing 30	[117]
豫麦 47 Yumai 47	豫麦 2 号/百泉 3199 Yumai 2/Baiquan 3199	[117]
周麦 17 Zhoumai 17	矮早 781/周 8425B//周麦 9 号 Aizao 781/Zhou 8425B//Zhoumai 9	[117]
花培 3 号 Huapei 3	花 953350-1-2/花 962437-1-1 Hua 953350-1-2/Hua 962437-1-1	[118]
豫麦 57 Yumai 57	矮早 781/80(6)-3-3-10 Aizao 781/80(6)-3-3-10	[118]
鲁麦 21 Lumai 21	鲁麦 13/豫麦 2 号 Lumai 13/Yumai 2	[119]

/: 系谱不详 Pedigrees of the lines/cultivars were not available

QPm.caas-7A, 单个QTL可解释表型变异的 6.3%—22.7%, 这 4 个QTL均由抗病亲本百农 64 所提供, 与这些QTL紧密连锁的分子标记在一定程度上可应用于分子辅助选择。Liu等^[126]通过对*Yr10*的近等基因系和感病品种 Avocet S 间的多态性分析, 发现一个 homeobox 类基因 *TaHLRG*, 该基因不仅对条锈病苗期

有一定抗性, 并且与条锈病和白粉病成株期抗性有关。此外, Liang等^[32]对 Fukuho-komugi/Oligoculm 的 DH 群体进行分析, 检测到 4 个白粉病成株抗性QTL, 其中, 位于 1AS、2BL 和 7DS 染色体上QTL 的抗性均由 Fukuho-komugi 所提供, 4BL 染色体上的QTL 来源于 Oligoculm, 单个QTL 可解释表现型变异变化在 5.7%

—26.6%。张坤普等^[118]利用SSR标记在花培3号/豫麦57的DH群体中检测到1个白粉病成株抗性QTL,位于小麦基因组4DS染色体上。

此外,小麦白粉病成株抗性品系521021、435209和435775均含有共同亲本矮孟牛,CA9550、CA9641和兴麦99含有共同亲本C39,由于相关遗传分析研究尚少,多个成株抗性品系虽含有共同亲本,但其抗性是否均来自同一亲本,还有待于进一步研究证实。

4.5 成株抗性的育种实践

CIMMYT的成株抗性育种已有40多年的历史,方法比较成熟,具体做法见图2(Ravi Singh, 个人交

流)。与选择全生育期抗性不同的是,在BC₁至F₄选择农艺性状的同时,选择中感到中抗类型,淘汰高感和高抗(主基因抗性)类型,到F₄对抗性的要求提高到中抗到高抗。但国内有目的地进行成株抗性育种尚未见报道,为此笔者在抗条锈病和抗白粉病育种中进行了尝试,目的是积累经验,为大范围应用起示范作用。

中国与CIMMYT合作进行小麦穿梭育种已有25年的历史,从2000年开始,将目标转向培育具有成株抗性的小麦品种,四川省农业科学院的进展相对较快。具体做法是选用CIMMYT成株抗性种质与四川小麦

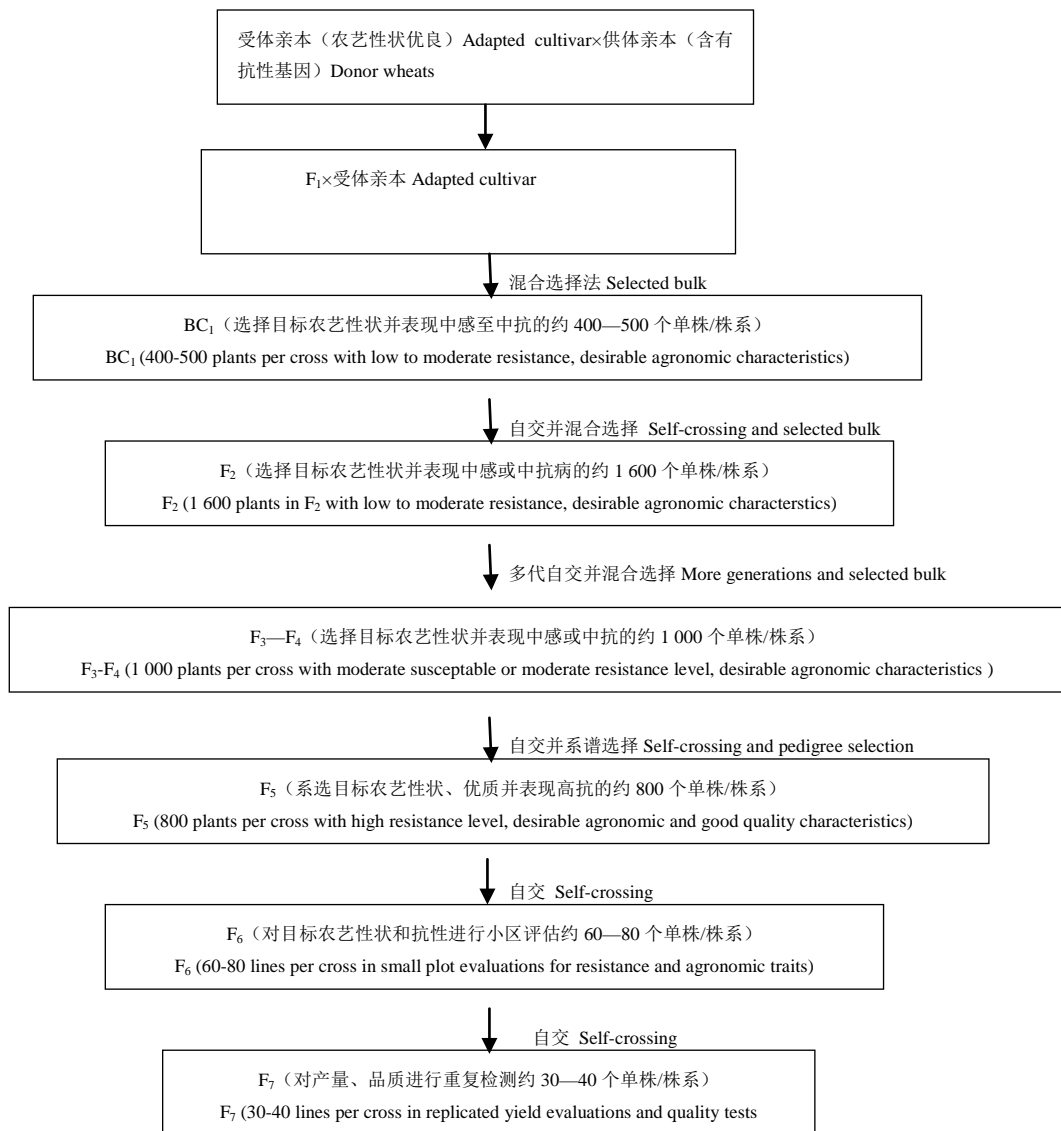


图2 单粒回交混合选择育种策略

Fig. 2 Single-backcross selected bulk breeding strategy

品种杂交，并用四川小麦品种回交，将成株抗性基因导入农艺性状优良、丰产性高及广适性好的四川小麦品种（图 2）。目前，表现突出的 3 份成株抗性品系已参加长江上游区试和四川省区试，均优于对照品种川麦 42（Syn-CD769/SW89-3243/川 6415）和绵麦 37（SW2148/绵阳 90-100）（表 5）。

由表 5 可知，08RC2525（川麦 32*2/Chapio）在预试中增产 15.1%，苗期表现为感病，田间则对条锈病表现为高抗（5HR）；07RC3941（SW119*2/Tukuru）

和 07RC3929（SW119*2/Tukuru）苗期同样表现为高感，但成株期则为中抗（20MR）；08RC2525 和 07RC3941 对白粉病和赤霉病分别表现为中感，而 07RC3929 为高抗。此外，云南省农业科学院粮食作物所于 2001 年从 CIMMYT 引入的 F₄（四川品种与 CIMMYT 材料杂交后代）中选育出 1 份小麦条锈病成株抗性新品种云选 3 号，在多个区域试验点均表现为高抗条锈病、白粉病、耐寒、耐旱、抗倒伏，目前已进入生产试验。上述工作进一步证实了培育成株抗性

表 5 2010 年四川省 3 个成株抗性品系的产量和抗性表现^{1),2)}

Table 5 Performance of 3 lines in yield and disease in 2010 in Sichuan

品种名 Cultivar	长江上游预试 PYTYR ³⁾		四川省区试A组 PYTS ^{4)(A)}		四川省区试B组 PYTS ^{4)(B)}	
	08RC2525	川麦 42(CK)	07RC3941	绵麦 37(CK)	07RC3929	绵麦 37(CK)
平均产量 Averaged yield (kg·hm ⁻²)	6114	5450	5757	5654	5787	5652
增产 Increase (%)	+15.1		+1.8		+2.4	
田间条锈病 ^a Stripe rust under natural infection	高抗 (5HR)	高感(95HS)	中-高抗(20MR)	高抗 (1HR)	中-高抗 (20MR)	高抗(1HR)
条锈病接种鉴定 Stripe rust under artificial inoculation	-	-	高抗 HR	高抗 HR	高抗 HR	高抗 HR
田间白粉病 Powdery mildew under natural infection	中感 MS	中抗 MR	中感 MS	高抗 HR	高抗 HR	高抗 HR
白粉病接种鉴定 Powdery mildew under artificial inoculation	-	-	中感 MS	高抗 HR	高抗 HR	高抗 HR
田间赤霉病 Scab under natural infection	中感 MS	中抗 MR	中感 MS	中抗 MR	中抗 MR	中抗 MR
赤霉接种鉴定 Scab under artificial inoculation	-	-	中感 MS	中抗 MR	中抗 MR	中抗 MR

¹⁾2010 年因干旱总体发病轻，但成都点发病重，因此田间条锈病为成都点的资料，其它为长江上游预试和四川省区试汇总；²⁾资料由四川省农业科学院作物研究所朱华忠研究员提供；³⁾长江上游区试试验点；⁴⁾四川省区试试验点

¹⁾Disease data was only from Chengdu, because the disease severities were very low in other locations except in Chengdu for drought in 2011. The other parameters were the summaries of preliminary yield trial in Yangtze River Region and yield trial in Sichuan Province; ²⁾Data was provided by Prof. Zhu Huazhong from Crop Research Institute of Sichuan Academy of Agricultural Sciences; ³⁾PYTYR: Preliminary yield trial in Yangtze Region; ⁴⁾PYTS: Provincial yield trial in Sichuan

与高产相结合的品种是可行的。

在前期对鲁麦 21 和百农 64 遗传分析的基础上^[119,125]，中国农业科学院国家小麦改良中心对这 2 个品种进行白粉病成株抗性基因聚合，在 21 个 F₆ 家系中，C181、C219 和 C263 分别聚合 5 个白粉病成株抗性 QTL，含有 4 个白粉病成株抗性 QTL 的家系有 11 个（表 6）。这 3 个系的田间农艺性状和抗病性均优于亲本，为小麦白粉病成株抗性品种选育提供了重要的材料，证实了利用连锁分子标记进行成株抗性 QTL 聚合的可行性及其有效性，进一步说明 4—5 个白粉病成株抗性 QTL 足以在田间表达高水平抗性。

5 结论与展望

由于气候变化等原因，在过去 10 年，无论在美国、澳大利亚、欧洲还是中国，均出现了毒性更强、毒谱更广的新小麦条锈菌生理小种。2010 年，英国、中东

和中国再次出现可以克服已有抗性基因的新条锈菌生理小种，导致一些垂直抗性基因丧失抗性，如前几年表现高抗条锈病的川麦 42 于 2010 年在成都表现为高感，验证了 McIntosh 教授几年前的预测。与此同时，2009 年河南省及北部冬麦区的一些白粉病抗性品种也变为感病品种，虽然尚未见到国内相关白粉菌新生理小种的报道，但育种家需启用新的抗源。反思国内外条锈病和白粉病抗性育种的历史经验，预计育种家与新生理小种的博弈还将继续，但更重要的是现在必须改变观念，人类与病原菌必须和平相处，实现和谐发展。

中国近几十年抗条锈育种的实践已清楚表明，育种工作总是在被动地追赶病原菌小种的变化，新品种（系）的抗性在出圃前后就开始变样，大面积推广 3—5 年后抗性就明显丧失，有的品种还未审定抗性就已丧失。另外，由于所用国外抗源的农艺性状明显较

表 6 7 个白粉病成株抗性 QTL 紧密连锁分子标记对 24 份试验材料的检测结果及 2010 年北京田间表现型

Table 6 Performance of 24 lines with SSR markers closely linked to 7 adult-plant resistance QTLs and their maximum disease severities (MDS) in Beijing in 2010

株系 Line	<i>QPm.caas-1A</i>	<i>QPm.caas-4DL</i>	<i>QPm.caas-6BS</i>	<i>QPm.caas-7A</i>	<i>QPm.caas-2BS</i>	<i>QPm.caas-2BL</i>	<i>QPm.caas-2DL</i>	QTL 汇总 Total number of QTL	MDS
京双 16 Jingshuang 16	-	-	-	-	-	-	-	0	80
百农 64 Bainong 64	+	+	+	+	-	-	-	4	3
鲁麦 21 Lumai 21	-	-/?	-/?	-/?	+	+	+	3	3
C181	+	+	+/?	+	+	-	-	5	2
C191	+	+	+/?	-	-	-	-	3	6.5
C197	+	+	+/?	-	-	-	-	3	6.5
C209	+	+/?	?	-/?	+	+	-	4	3
C219	+	+/?	?	-/?	+	+	+	5	2
C233	+	+/?	?	-	+	+	-	4	2
C237	+	+/?	?	-	+	-	-	3	7.5
C249	-	+/?	-	-/?	+	-	-	2	15
C251	+	+	?	-	-	-	+	3	5.5
C255	+	+	+	-	-	-	+	4	1
C259	+	+	+	-	-	-	-	3	6.5
C263	+	+/?	?	+	+	-	+	5	1
C265	+	+	?	+	-	-	+	4	4
C269	+	+	?	+	-	-	+	4	4
C271	+	+/?	?	+	-	-	+	4	2
C275	+	+/?	?	+	-	-	+	4	3
C281	+	+/?	?	+	-	-	+	4	5.5
C289	+	+	?	+	-	-	+	4	1
C291	+	+	?	+	-	-	+	4	8
C293	+	+	?	+	-	-	+	4	5
C301	+	+	?	+	-	-	+	4	6.5

+: 可能含有对应的白粉病成株抗性 QTL With resistance QTL; -: 可能不含有对应的白粉病成株抗性 QTL Without resistance QTL; ? : 该位点含有未知带型 With unknown band

差（很晚熟、成穗少、抗逆性差、红皮等），杂交后早期世代材料综合性状明显下降，通过连续几年的定向选择才能勉强恢复到本地推广品种的产量水平，因此，新品种的增产幅度往往有限。若能培育和推广抗性更持久一些的成株抗性品种，育种家则可把更多的精力用于产量和品质等性状的改良，全面提高新品种的水平。笔者建议两条腿走路，两类抗性同时并举，在病害的偶发区要加强成株抗性育种研究，小种专业化育种已有较多经验，仍要发挥其应用作用，将来转向以“持久”抗性为主的轨道，这对生产没有不良影响，而对提高育种效率、节约人力及各方面资源都

十分有利；病害常发区则仍以小种专业抗性为主，但也要注意“持久抗性”的利用，对于甘肃西南部的一些地区则以不种或少种小麦作为将来的奋斗目标。

本文对国外的总结分析已清楚表明，利用成株抗性是实现品种兼抗和持久抗性的最佳选择。当然育种中还可继续发掘和利用垂直抗性基因，通过分子标记辅助选择可有目的地进行垂直抗性基因累加，但其前提是明确亲本中抗病基因的分布及其等位关系，抗病基因的精细定位是基础。没有与目的基因紧密连锁的分子标记，很难进行基因累加，因此，必须加强抗病基因精细定位这一基础性工作。除此之外，普及

分子标记知识，分子标记发掘与主流育种项目的密切合作也很关键。

笔者更主张利用成株抗性来实现持久抗病性，对条锈病和白粉病的抗性育种更是如此，主要原因有三，第一，成株抗性的理论和应用问题已基本解决。现有的理论研究和育种实践都表明，持久抗性成株抗性比原来估计要简单的多，聚合3—5个效应相对较大的微效基因，即可培育出接近免疫的持久抗性品种，尽管还不能证实所有成株抗性基因都是持久抗性基因，但至少相当一部分成株抗性品种已保持50年以上抗性，足以满足育种家对持久抗性的需求，目前成株抗性的育种方法已经成熟。第二，现有成株抗性基因容易做到兼抗与持久抗性的结合。育种家的目标是多方面的，改良产量、品质和适应性比抗病性更难，有时还要兼抗几种病害，对中国大部分麦区来说，兼抗条锈病和白粉病至关重要。而本文分析表明 $Yr18$ 、 $Yr29$ 和 $Yr46$ 等对条锈病、叶锈病和白粉病等皆表现成株抗性，利用这些基因可取得事半功倍的成效。第三，只要具备成株抗性亲本，所有育种单位均可进行品种选育。上述基因的分子标记已具备，没有太多经验的育种家可利用标记聚合这些基因；对于经验丰富的育种家，即便标记使用条件不具备，只要稍微降低一下选择标准（ F_2 — F_4 选择中感到中抗类型），不再盲目追求高抗或免疫，用常规方法也能培育出具成株抗性的多抗品种。

总体来说，国内成株抗性的研究与应用还处于起步阶段，为了进一步加强条锈病和白粉病成株抗性育种工作，建议加强以下3方面的工作。首先，要从国内外（尤其是国内农艺性状优良的）品种和材料中发掘更多的成株抗性基因和亲本资源，据观察，中国小麦品种和CIMMYT品种中的成株抗性基因较为丰富，由于工作量较大，过去对成株抗性基因的鉴定和定位较少；其次，不断改进和利用新的分子标记技术，将其广泛用于抗病育种。随着分子标记类型的增加和测序技术的改进，小麦全基因组测序也已取得很大进展，今后3—5年定会有更多的成株抗性基因被克隆，从而使基于SNP标记的基因芯片开发成为可能。由图1可知，同时拥有2种病害抗性的基因簇颇多，通过遗传分析显示，大多数成株抗性基因具有加性效应，即随着微效基因数目的增加，其抗性水平有所提高^[127]。因此，将所有的条锈病、白粉病和叶锈病等病害的SNP标记集成到一个芯片上，商品化生产，将显现出基因芯片的快捷与高通量优势。实现只需提取DNA，即可

快速检测其含有或欠缺哪些基因的设想，从而提高分子育种效率；最后，有针对性地培育成株抗性品种。特别是将含有 $Yr18$ 、 $Yr29$ 和 $Yr46$ 的品种及鲁麦21和百农64分别与条锈病或白粉病易发区的主栽感病品种杂交，并用主栽感病品种回交1—2次，在回交后代结合农艺性状选择，利用已获得的紧密连锁分子标记进行条锈病或白粉病成株抗性基因聚合，可在最短时间内获得农艺性状优良并具有持久抗性的小麦新品种。

References

- [1] 赵中华. 2003年全国小麦条锈病的流行特点及治理策略. 中国植保导刊, 2004(2): 16-18.
Zhao Z H. The character and control strategy for stripe rust epidemic in China 2003. *China Plant Protection*, 2004(2): 16-18. (in Chinese)
- [2] 张跃进, 王建强, 姜玉英, 夏冰. 2005年全国农作物重大病虫害发生趋势预报. 中国植保导刊, 2005(4): 28-30.
Zhang Y J, Wang J Q, Jiang Y Y, Xia B. Forecast the trend of big crop diseases in China 2005. *China Plant Protection*, 2005(4): 28-30. (in Chinese)
- [3] 张跃进, 王建强, 姜玉英, 冯晓东, 夏冰. 2006年全国农作物重大病虫害发生趋势预报. 中国植保导刊, 2006(4): 5-8.
Zhang Y J, Wang J Q, Jiang Y Y, Feng X D, Xia B. Forecast the trend of big crop diseases in China 2006. *China Plant Protection*, 2006(4): 5-8. (in Chinese)
- [4] 张跃进, 王建强, 姜玉英, 冯晓东, 夏冰, 刘宇. 2007年全国农作物重大病虫害发生趋势预报. 中国植保导刊, 2007(2): 32-35.
Zhang Y J, Wang J Q, Jiang Y Y, Feng X D, Xia B, Liu Y. Forecast the trend of big crop diseases in China 2007. *China Plant Protection*, 2007(2): 32-35. (in Chinese)
- [5] 张跃进, 王建强, 姜玉英, 冯晓东, 夏冰, 刘宇. 2008年全国农作物重大病虫害发生趋势预报. 中国植保导刊, 2008(3): 38-40.
Zhang Y J, Wang J Q, Jiang Y Y, Feng X D, Xia B, Liu Y. Forecast the trend of big crop diseases in China 2008. *China Plant Protection*, 2008(3): 38-40. (in Chinese)
- [6] 张跃进, 姜玉英, 冯晓东, 夏冰, 曾娟, 刘宇. 2009年全国农作物重大病虫害发生趋势. 中国植保导刊, 2009(3): 33-35.
Zhang Y J, Jiang Y Y, Feng X D, Xia B, Zeng J, Liu Y. Forecast the trend of big crop diseases in China 2009. *China Plant Protection*, 2009(3): 33-35. (in Chinese)
- [7] 李振岐, 曾士迈. 中国小麦锈病. 北京: 中国农业出版社, 2002: 180-190.
Li Z Q, Zeng S M. *Stripe Rust in Chinese Wheat*. Beijing: China

- Agriculture Press, 2002: 180-190. (in Chinese)
- [8] Line R F, Chen X M. Success in breeding for and managing durable resistance to wheat rusts. *Plant Disease*, 1995, 79: 1254-1255.
- [9] Singh R P, Huerta-Espino J, Rajaram S. Achieving near-immunity to leaf and stripe rusts in wheat by combining slow rusting resistance genes. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica Hungary*, 2000, 35: 133-139.
- [10] Chhuneja P, Kaur S, Garg T, Ghai M, Kaur S, Prashar M, Bains N S, Goel R K, Keller B, Dhaliwal H S, Singh K. Mapping of adult plant stripe rust resistance genes in diploid A genome wheat species and their transfer to bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 313-324.
- [11] Lu Y M, Lan C X, Liang S S, Zhou X C, Liu D, Zhou G, Lu L Q, Jing J X, Wang M N, Xia X C, He Z H. QTL mapping for adult-plant resistance to stripe rust in Italian common wheat cultivars Libellula and Strampelli. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119: 1349-1359.
- [12] Roberts J, Caldwell R. General resistance (slow mildewing) to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* in Knox wheat. *Molecular Genetics*, 1970, 60: 1310.
- [13] Qayoum A, Line R F. High-temperature, adult-plant resistance to stripe rust of wheat. *Phytopathology*, 1985, 75: 1121-1125.
- [14] Gustafson G, Shaner G. Influence of plant age on the expression of slow-mildewing resistance in wheat. *Phytopathology*, 1982, 72: 746-749.
- [15] Chen X M, Line R F. Inheritance of stripe rust resistance in wheat cultivars used to differentiate races of *Puccinia striiformis* in North America. *Euphytica*, 1993, 71: 107-113.
- [16] Chen X M, Line R F. Gene action in wheat cultivars for durable high-temperature adult-plant resistance and interactions with race-specific, seedling resistance to stripe rust caused by *Puccinia striiformis*. *Phytopathology*, 1995, 85: 567-572.
- [17] Hautea R, Coffman W, Sorrels M, Bergstrom G. Inheritance of partial resistance to powdery mildew in spring wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1987, 73: 609-615.
- [18] Singh R P, Huerta-Espino J, William H M. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2005, 29: 1-7.
- [19] Bennett F. Resistance to powdery mildew in wheat: A review of its use in agriculture and breeding programmes. *Plant Pathology*, 1984, 33: 297-300.
- [20] 何中虎, 夏先春, 罗 晶, 辛志勇, 孔秀英, 景蕊莲, 吴振录, 李杏普. 国际小麦育种研究趋势分析. 麦类作物学报, 2006, 26(2): 154-156.
- [21] Marasas C N, Smale M, Singh R P. The impact of agricultural maintenance research: The case of leaf rust resistance breeding in CIMMYT-related spring bread wheat//*CD-ROM Proceeding Internal Congress on Impacts of Agricultural Research and Development*. San Jose, Costa Rica, 2002. (CIMMYT, Mexico)
- [22] Singh R P, William H M, Huerta-Espino J, Rosewarne G. Wheat rust in Asia: Meeting the challenges with old and new technologies//*New Directions for a Diverse Planet. Proceedings of the 4th International Crop Science Congress*, 2004, 26, Brisbane, Australia.
- [23] Singh R P, Rajaram S. Genetics of adult-plant resistance to leaf rust in 'Frontana' and three CIMMYT wheats. *Genome*, 1992, 35: 24-31.
- [24] Singh R P, Kazi-Mujeeb A, Huerta-Espino J. *Lr46*: A gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Phytopathology*, 1998, 88: 890-894.
- [25] William H M, Singh R P, Huerta-Espino J, Ortiz-Islas S, Hoisington D. Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust resistance gene *Yr29* in wheat. *Phytopathology*, 2003, 93: 153-159.
- [26] Bariana H S, Kailasapillai S, Brown G N, Sharp P J. Marker assisted identification of *Sr2* in the National Cereal Rust Control Program in Australia//Slinkard A E. *Proceedings of 9th International Wheat and Genetic Symposium*. University of Extension Press, University of Saskatchewan, Saskatoon, 1998, 3: 83-91.
- [27] Keller M, Keller B, Schachermayr G, Winzeler M, Schmid J E, Stamp P, Messmer M M. Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat×spelt population. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98: 903-912.
- [28] Boukhatem N, Baret P V, Mingeot D, Jacquemin J M. Quantitative trait loci for resistance against yellow rust in two wheat-derived recombinant inbred line populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 111-118.
- [29] Bjarko M E, Line R F. Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance in four cultivars of wheat. *Phytopathology*, 1988, 78: 457-461.
- [30] Donini P, Koeber R M D, Ceoloni C. Cytogenetic and molecular mapping of the wheat-*Aegilops longissima* chromatin breakpoints in powdery mildew resistant introgression lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 91: 738-743.
- [31] Wang Z L, Li L H, He Z H, Duan X Y, Zhou Y L, Chen X M, Lillemo

- M, Singh R P, Wang H, Xia X C. Seeding and adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese bread wheat cultivars and lines. *Plant Disease*, 2005, 89: 457-463.
- [32] Liang S S, Suenaga K, He Z H, Wang Z L, Liu H Y, Wang D S, Singh R P, Sourdile P, Xia X C. Quantitative trait loci mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in bread wheat. *Phytopathology*, 2006, 96: 784-789.
- [33] Lan C X, Liang S S, Wang Z L, Yan J, Zhang Y, Xia X C, He Z H. Quantitative trait loci mapping for adult-plant resistance against powdery mildew in Chinese wheat cultivar Bainong 64. *Phytopathology*, 2009, 99: 1121-1126.
- [34] McIntosh R A, Dubcovsky J, Rogers W J, Morris C F, Appels R, Xia X C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 (suppl). 2010, <http://www.wheat.pw.usda.gov/GG2/pubs.shtml>.
- [35] Liu S X, Griffey C A, Saghai-Marouf M A. Identification of molecular markers associated with adult plant resistance to powdery mildew in common wheat cultivar Massey. *Crop Science*, 2001, 41: 1268-1275.
- [36] Lin F, Chen X M. Genetics and molecular mapping of genes for race specific and all-stage resistance and non-specific high temperature adult-plant resistance to stripe rust in spring wheat cultivar Alpowa. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114: 1277-1287.
- [37] Herrera-Foessel S A, Lagudah E S, Huerta-Espino J, Hayden M, Bariana H S, Singh R P. New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance gene *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122: 239-249.
- [38] Lillemo M, Asalf B, Singh R P, Huerta-Espino J, Chen X M, He Z H, Bjørnstad Å. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 1155-1166.
- [39] McDonald B A, Linde C. The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica*, 2002, 124: 163-180.
- [40] Skinnes H. Breakdown of race specific resistance to powdery mildew in Norwegian wheat. *Cereal Rusts and Powdery Mildew Bulletin* vol. 30 online, publication [<http://www.crpmb.org>] 2002/1201skinnes. 2002.
- [41] Young N D. QTL mapping and quantitative disease resistance in plants. *Annual Review Phytopathology*, 1996, 34: 479-501.
- [42] Suenaga K, Singh R P, Huerta-Espino J, William H M. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat. *Phytopathology*, 2003, 93: 881-890.
- [43] Lin F, Chen X M. Quantitative trait loci for non-race-specific, high-temperature adult-plant resistance to stripe rust in wheat cultivar express. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 118: 631-642.
- [44] Rosewarne G M, Singh R P, Huerta-Espino J, Rebetzke G J. Quantitative trait loci for slow-rusting resistance in wheat to leaf rust and stripe rust identified with multi-environment analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 1027-1034.
- [45] Melichar J P E, Berry S, Newell C, MacCormack R, Boyd L A. QTL identification and microphenotype characterization of the developmentally regulated yellow rust resistance in the UK wheat cultivar Guardian. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117: 391-399.
- [46] 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.
- [47] Christiansen M J, Feenstra B, Skovgaard I M, Andersen S B. Genetic analysis of resistance to yellow rust in hexaploid wheat using a mixture model for multiple crosses. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 581-591.
- [48] Mallard S, Gaudet D, Aldeia A, Abelard C, Besnard A L, Sourdille P, Dedryver F. Genetic analysis of durable resistance to yellow rust in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110: 1401-1409.
- [49] 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.
- [50] Guo Q, Zhang Z J, Xu Y B, Li G H, Feng J, Zhou Y. Quantitative trait loci for high-temperature adult-plant and slow-rusting resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in wheat cultivars. *Phytopathology*, 2008, 98: 803-809.
- [51] Lan C X, Liang S S, Zhou X C, Liu D, Zhou G, Lu Q L, Xia X C, He Z H. Identification of genomic regions controlling adult plant stripe rust resistance to in Chinese wheat landrace Pingyuan 50 through bulked segregant analysis. *Phytopathology*, 2010, 100: 313-318.
- [52] Börner A, Röder M S, Unger O, Meinel A. The detection and molecular mapping of a major gene for non-specific adult-plant disease resistance against stripe rust (*Puccinia striiformis*) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 1095-1099.
- [53] Khlestkina E K, Röder M S, Unger O, Meinel A, Börner A. More precise map position and origin of a durable non-specific adult plant disease resistance against stripe rust (*Puccinia striiformis*) in wheat.

- Euphytica*, 2007, 153: 1-10.
- [54] Singh R P, Nelson J C, Sorrells M E. Mapping *Yr28* and other genes for resistance to stripe rust in wheat. *Crop Science*, 2000, 40: 1148-1155.
- [55] Imtiaz M, Ahmad M, Cromey M G, Griffin W B, Hampton J G. Detection of molecular markers linked to the durable adult plant stripe rust resistance gene *Yr18* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Breeding*, 2004, 123: 401-404.
- [56] 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.
- [57] Santra D K, Chen X M, Santra M, Campbell K G, Kidwell K K. Identification and mapping QTL for high-temperature adult-plant resistance to stripe rust in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar stephens. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117: 793-802.
- [58] Navabi A, Tewari J P, Singh R P, McCallum B, Laroche A, Briggs K G. Inheritance and QTL analysis of durable resistance to stripe and leaf rusts in an Australian cultivar, *Triticum aestivum* 'Cook'. *Genome*, 2005, 48: 97-107.
- [59] Chen Y H, Hunger R M, Carver B, Zhang H L, Yan L L. Genetic characterization of powdery mildew resistance in U.S. hard winter wheat. *Molecular Breeding*, 2009, 24: 141-152.
- [60] Mingeot D, Chantret N, Baret P V, Dekeyser A, Boukhatem N, Sourdille P, Doussinault G, Jacquemin J M. Mapping QTL involved in adult plant resistance to powdery mildew in the winter wheat line RE714 in two susceptible genetic backgrounds. *Plant Breeding*, 2002, 121: 133-140.
- [61] Jakobson I, Peusha H, Timofejeva L, Jarve K. Adult plant and seedling resistance to powdery mildew in a *Triticum aestivum*×*Triticum militinae* hybrid line. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 760-769.
- [62] Tucker D M, Griffey C A, Liu S, Brown-Guedira G, Marshall D S, Saghai Maroof M A. Confirmation of three quantitative trait loci conferring adult plant resistance to powdery mildew in two winter wheat populations. *Euphytica*, 2007, 155: 1-13.
- [63] Bougot Y, Lemoine J, Pavoine M T, Guyomarc'h H, Gautier V, Muranty H, Barloy D. A major QTL effect controlling resistance to powdery mildew in winter wheat at the adult plant stage. *Plant Breeding*, 2006, 125: 550-556.
- [64] Lan C X, Ni X W, Yan J, Zhang Y, Xia X C, Chen X M, He Z H. Quantitative trait loci mapping of adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese wheat cultivar Lumai 21. *Plant Breeding*, 2010, 25: 615-622.
- [65] Börner A, Schumann E, Fürste A, Cöster H, Leithold B, Röder M S, Weber W E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105: 921-936.
- [66] Chantret N, Mingeot D, Sourdille P, Bernard M, Jacquemin J M, Doussinault G. A major QTL for powdery mildew resistance is stable over time and at two development stages in winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103: 962-971.
- [67] Yahiaoui N, Srichumpa P, Dudler R, Keller B. Genome analysis at different ploidy levels allows cloning of the powdery mildew resistance gene *Pm3b* from hexaploid wheat. *The Plant Journal*, 2004, 37: 528-538.
- [68] Islam M R, Shepherd K W. Present status of genetics of rust resistance in flax. *Euphytica*, 1991, 55: 255-267.
- [69] Ellis J G, Lawrence G J, Finnegan E J, Anderson P A. Contrasting complexity of two rust resistance loci in flax. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1995, 92: 4185-4188.
- [70] Yang Z, Sun X, Wang S, Zhang Q. Genetic and physical mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 1467-1472.
- [71] 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.
- [72] Krattinger S G, Lagudah E S, Spielmeier W, Singh R P, Huerta-Espino J, McFadden H, Bossolini E, Selter L L, Keller B. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science*, 2009, 323: 1360-1363.
- [73] Rosowarne G M, Singh R P, Huerta-Espino J, William H M, Bouchet S, Cloutier S, McFadden H, Lagudah E S. Leaf tip necrosis, molecular markers and β -proteasome subunits associated with the slow rusting resistance gene *Lr46/Yr29*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 500-508.
- [74] Singh R P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult plant resistance to stripe rust in bread wheat. *Phytopathology*, 1992, 82: 835-838.
- [75] Dyck P L, Kerber E R, Aung T. An interchromosomal reciprocal translocation in wheat involving leaf rust resistance gene *Lr34*. *Genome*, 1994, 37: 556-559.
- [76] McDonald D B, McIntosh R A, Wellings C R, Sing R P, Nelson J C. Cytogenetical studies in wheat XIX. Location and linkage studies on gene *Yr27* for resistance to stripe rust. *Euphytica*, 2004, 136: 239-248.

- [77] Singh R P, William H M, Huerta-Espino J, Crosby M. Identification and mapping of gene *Yr31* for resistance to stripe rust in *Triticum aestivum* cultivar Pastor//*Proceedings 10th International Wheat Genetics Symposium*, Instituto Sperimentale per la Cerealicoltura, Rome, Italy, 2003, 1: 411-413.
- [78] Luo P G, Hu X Y, Ren Z L, Zhang H Y, Shu K, Yang Z J. Allelic analysis of stripe rust resistance genes on wheat chromosome 2BS. *Genome*, 2008, 51: 922-927.
- [79] Tao W, Liu D, Liu J, Feng Y, Chen P. Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat by RFLP analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 564-568.
- [80] Zhu Z D, Zhou R H, Kong X Y, Dong Y C, Jia J Z. Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat. *Genome*, 2005, 48: 585-590.
- [81] McIntosh R A, Luig N H, Johnson R, Hare R A. Cytogenetical studies in wheat. XI. *Sr9g* for reaction to *Puccinia graminis tritici*. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 1981, 87: 274-289.
- [82] Li Z F, Xia X C, Zhou X C, Niu Y C, He Z H, Zhang Y, Li G Q, Wan A M, Wang D S, Chen X M, Lu Q L, Singh R P. Seedling and slow rusting resistance to stripe rust in Chinese common wheats. *Plant Disease*, 2006, 90: 1302-1312.
- [83] Spielmeier W, Sharp P J, Lagudah E S. Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Science*, 2003, 43: 333-336.
- [84] Nelson J C, Singh R P, Autrique J E, Sorrells M E. Mapping genes conferring and suspecting leaf rust resistance in wheat. *Crop Science*, 1997, 37: 1928-1935.
- [85] Zhou W C, Kolb F L, Bai G H, Domier L L, Boze L K, Smith N J. Validation of a major QTL for scab resistance with SSR markers and use of marker assisted selection in wheat. *Plant Breeding*, 2003, 122: 40-46.
- [86] Crossa J, Burgueño J, Dreisigacker S, Vargas M, Herrera-Foessel SA, Lillio M, Singh R P, Trethowan R, Warburton M, Franco J, Reynolds M, Crouch J H, Ortiz R. Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. *Genetics*, 2007, 177: 1889-1913.
- [87] Chen X M, Luo Y H, Xia X C, Xia L Q, Chen X, Ren Z L, He Z H, Jia J Z. Chromosomal location of powdery mildew resistance gene *Pm16* in wheat using SSR marker analysis. *Plant Breeding*, 2005, 124: 225-228.
- [88] Fu D L, Uauy C, Distefeld A, Blechl A, Epstein L, Chen X M, Sela H, Fahima T, Dubcovsky J. A kinase-start gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust. *Science*, 2009, 323: 1357-1360.
- [89] Marais G F, Pretorius Z A, Wellings C R, McCallum B, Marais A F. Leaf and stripe rust resistance genes transferred to common wheat from *Triticum dicoccoides*. *Euphytica*, 2005, 143: 115-123.
- [90] Dyck P L. The inheritance of leaf rust resistance in the wheat cultivar Pasqua. *Canada Journal Plant Science*, 1993, 73: 903-906.
- [91] Friebe B, Jiang J, Raupp W J, McIntosh R A, Gill B S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to disease and pests: current status. *Euphytica*, 1996, 91: 59-87.
- [92] Kirigwi F M, Van Ginkel M, Brown-Gedira G, Gill B S, Paulsen G M, Fritz A K. Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Molecular Breeding*, 2007, 20: 401-413.
- [93] Kumar N, Kulwal P L, Balyan H S, Gupta P K. QTL mapping for yield and yield contribution traits in two mapping populations of bread wheat. *Molecular Breeding*, 2007, 19: 163-177.
- [94] Ling H Q, Qiu J W, Singh R P, Keller B. Identification and characterization of an *Aegilops tauschii* ortholog of the wheat leaf rust disease resistance gene *Lr1*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1230-1236.
- [95] Bonnin I, Rousset M, Madur D, Sourdille P, Dupuits C, Brunel D, Goldringer I. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 383-394.
- [96] Lagudah E S, McFadden H, Singh R P, Huerta-Espino J, Bariana H S, Spielmeier W. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114: 21-30.
- [97] Spielmeier W, Singh R P, McFadden H, Wellings C R, Huerta-Espino J, Kong X, Appels R, Lagudah E S. Fine scale genetic and physical mapping using interstitial deletion mutants of *Lr34/Yr18*: A disease resistance locus effective against multiple pathogens in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 481-490.
- [98] Feuillet C, Travella S, Stein N, Albar L, Nublait A, Keller B. Map-based isolation of the leaf rust disease resistance gene *Lr10* from the hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2003, 100: 15253-15258.
- [99] Li H, Brooks S A, Li W L, Fellers J P, Trick H N, Gill B S. Map-based cloning of leaf rust resistance gene *Lr21* from the large and polyploid genome of bread wheat. *Genetics*, 2003, 164: 655-664.
- [100] Yahiaoui N, Srichumpa P, Dudler R, Keller B. Genome analysis at different ploidy levels allows cloning of the powdery mildew

- resistance gene *Pm3b* from hexaploid wheat. *The Plant Journal*, 2004, 37: 528-538.
- [101] Lagudah E S, Krattinger S G, Herrera-Foessel S, Singh R P, Huerta-Espino J, Spielmeier W, Brown-Guedira G, Selter L L, Keller B. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119: 889-898.
- [102] Kolmer J A, Singh R P, Garvin D F, Viccars L, William H M, Huerta-Espino J, Ogonnaya F C, Raman H, Orford S, Bariana H S, Lagudah E S. Analysis of the *Lr34/Yr18* rust resistance region in wheat germplasm. *Crop Science*, 2008, 48: 1841-1852.
- [103] 杨文雄, 杨芳萍, 梁 丹, 何中虎, 尚勋武, 夏先春. 中国小麦育成品种和农家种中慢锈基因 *Lr34/Yr18* 的分析检测. 作物学报, 2008, 34: 1109-1113.
- Yang W X, Yang F P, Liang D, He Z H, Shang X W, Xia X C. Molecular characterization of slow-rusting genes *Lr34/Yr18* in Chinese wheat cultivars. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34: 1109-1113. (in Chinese)
- [104] Marasas C N, Smale M, Singh R P. The economic impact of productivity maintenance research: Breeding for leaf rust resistance in modern wheat. *Agricultural Economics*, 2003, 29: 253-263.
- [105] Cao S H, Carver B F, Zhu X K, Fang T L, Chen Y H, Hunger R M, Yan L L. A single-nucleotide polymorphism that accounts for allelic variation in the *Lr34* gene and leaf rust reaction in hard winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121: 385-392.
- [106] Alpy F, Tomasetto C. Give lipids a start: The StAR-related lipid transfer (START) domain in mammals. *Journal of Cell Science*, 2005, 118: 2791-2801.
- [107] Hammond-Kosack K E, Jones J D G. Plant disease resistance genes. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48: 575-607.
- [108] Friedman A R, Baker B J. The evolution of resistance genes in multi-protein plant resistance systems. *Current Opinion in Genetics and Development*, 2007, 17: 493-499.
- [109] 曾士迈. 关于植物的水平抗病性. 中国学术期刊电子出版社, 1994: 1-6.
- Zeng S M. *The Horizontal Resistance to Diseases in Crop*. China Academic Journal Electronic Press, 1994: 1-6. (in Chinese)
- [110] Shaner G. Reduced infectability and inoculum production as factors of slow-mildewing in Knox wheat. *Phytopathology*, 1973, 69: 1307-1311.
- [111] 曾士迈, 王沛有, 武修英, 张万义, 王吉庆, 宋位中, 王生元. 小麦对条锈病的水平抗病性研究初报. 植物保护学报, 1979, 6(1): 1-10.
- Zeng S M, Wang P Y, Wu X Y, Zhang W Y, Wang J Q, Song W Z, Wang S Y. Analysis of horizontal resistance against stripe rust in wheat. *Plant Protection*, 1979, 6(1): 1-10. (in Chinese)
- [112] 汪可宁, 谢水仙, 刘孝坤, 吴立人, 王剑雄, 陈杨林. 我国小麦条锈病防治研究的进展. 中国农业科学, 1988, 21(2): 1-8.
- Wang K N, Xie S X, Liu X K, Wu L R, Wang J X, Chen Y L. Progress in studies on control of wheat stripe rust in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 1988, 21(2): 1-8. (in Chinese)
- [113] 周祥椿, 杜久元. 陇南小麦生产品种抗条锈病持久性研究. 麦类作物学报, 2006, 26(1): 108-112.
- Zhou X C, Du J Y. Study on resistance durability of commercial wheat cultivars grown in southern region of Gansu province to stripe rust. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(1): 108-112. (in Chinese)
- [114] 王锡锋, 何文兰, 何家泌. 小麦品种的慢白粉性田间鉴定. 植物保护学报, 1991, 18(3): 230.
- Wang X F, He W L, He J M. The identification of slow-mildewing resistance in common wheat. *Acta Phytophylacica Sinica*, 1991, 18(3): 230. (in Chinese)
- [115] 张志德, 李振岐, 刘 卿. 四个小麦品种的慢白粉病抗性研究. 植物病理学报, 1994, 21(3): 197-201.
- Zhang Z D, Li Z Q, Liu Q. Slow-mildewing resistance in four wheat cultivars. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1994, 21(3): 197-201. (in Chinese)
- [116] 李丽华. 北方冬麦区小麦慢白粉病品种的筛选与鉴定[D], 北京: 中国农业科学院, 2001: 10.
- Li L H. Identification of slow-mildewing varieties in common wheat from north China [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2001: 10. (in Chinese)
- [117] Wang Z L, Li L H, He Z H, Duan X Y, Zhou Y L, Chen X M, Lillemo M, Singh R P, Wang H, Xia X C. Seeding and adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese bread wheat cultivars and lines. *Plant Disease*, 2005, 89: 457-463.
- [118] 张坤普, 赵 亮, 海 燕, 陈广凤, 田纪春. 小麦白粉病成株抗性和抗倒伏性及穗下节长度的 QTL 定位. 作物学报, 2008, 34(8): 1350-1357.
- Zhang K P, Zhao L, Hai Y, Chen G F, Tian J C. QTL mapping for adult-plant resistance to powdery mildew, lodging resistance and internode length below spike in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(8): 1350-1357. (in Chinese)
- [119] 倪小文, 阎 俊, 陈新民, 夏先春, 何中虎, 张 勇, 王德森, Lillemo M. 鲁麦 21 慢白粉病抗性基因数目和遗传力分析. 作物学报, 2008, 34(8): 1317-1322.
- Ni X W, Yan J, Chen X M, Xia X C, He Z H, Zhang Y, Wang D S,

- Lillemo M. Heritability and number of genes controlling slow-mildewing resistance in wheat cultivar Lumai 21. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34: 1317-1322. (in Chinese)
- [120] 李万隆, 李振声, 穆素梅. 小偃 6 号小麦旗叶直立基因的染色体定位. *遗传学报*, 1992, 19(1): 71-73.
- Li W L, Li Z S, Mu S M. Chromosomal location of genes for erect flag leaves of common wheat variety Xiaoyan No.6. *Acta Genetica Sinica*, 1992, 19(1): 71-73. (in Chinese)
- [121] 吴政卿, 雷振生, 杨会民, 章家长, 刘媛媛. 豫麦 47 号示范推广及其产业化开发. *河南农业科学*, 2001, 6: 9-10
- Wu Z Q, Lei Z S, Yang H M, Zhang J Z, Liu Y Y. Demonstration release and industrial development of Yumai 47. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2001, 6: 9-10. (in Chinese)
- [122] 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(1): 129-134.
- 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)
- [123] 殷学贵, 张莹花, 阎秋洁, 尚勋武. 小麦持久抗条锈品种斯汤佩利的遗传机制研究. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(4): 390-393.
- Yin X G, Zhang Y H, Yan Q J, Shang X W. Resistant characteristics to stripe rust and genetic analysis of durable resistance on wheat cultivar *N. strampelli*. *Journal of Plant Genetics Resources*, 2005, 6(4): 390-393. (in Chinese)
- [124] 殷学贵, 尚勋武, 宋建华, 张莹花, 阎秋洁. 小麦品种里勃留拉的持久抗条锈病遗传机制. *麦类作物学报*, 2006, 26(2): 147-150.
- 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)
- [125] 王竹林, 刘曙东, 王 辉, 何中虎, 夏先春, 陈新民, 段霞瑜. ‘百农 64’慢白粉性的遗传分析. *西北植物学报*, 2006, 26: 0332-0336.
- Wang Z L, Liu S D, Wang H, He Z H, Xia X C, Chen X M, Duan X Y. Genetic analysis of the resistance of the wheat cultivar Bainong 64 to powdery mildew. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26: 0332-0336. (in Chinese)
- [126] Liu D, Xia X C, He Z H, Xu S X. A novel homeobox-like gene associated with reaction to stripe rust and powdery mildew in common wheat. *Phytopathology*, 2008, 98: 1291-1296.
- [127] Singh R P, Rajaram S. Genetics of adult plant resistance to stripe rust in ten spring bread wheats. *Euphytica*, 1994, 72: 1-7.

(责任编辑 李 莉)