

小麦随机多交后代中抗条锈 (*Puccinia striiformis*)性的选择*

冯 锋** 曾士迈 张树榛

(北京农业大学)

提 要

本试验用 16 个被认为可能具有水平抗性的小麦品种为基础材料, 采用乙烯利化学杀雄或太谷核不育为手段进行随机多交, 以相对抗病性综合指数(RRCI)表示抗病性强度, 研究了小麦条锈病水平抗性的遗传力及人工选择下的遗传进度, 结果指出: 1) 随机多交的后代系统中, 出现了一些抗条锈性显著高于优良亲本的系统。2) 抗条锈性的遗传力较高: 化杀多交为 80.45%, 雄不育多交为 75.30%。3) 经一代选择, 群体的抗条锈性获得了一定的遗传进度: 化杀多交为 8.93%, 雄不育多交为 6.47%。4) 化杀多交的后代中出现了少数抗条锈性、小区产量、千粒重三者或其中两者皆高于优亲对照的系统。因此应用随机多交方法累积微效抗病基因, 培育水平抗性的小麦品种将是可行的。

关键词 水平抗性, 随机多交, 遗传进度

小麦条锈病是威胁我国广大冬麦区小麦的重要病害; 近 30 年来, 小麦条锈病抗病育种主要利用的是垂直抗性, 而垂直抗性品种的大面积、单一化推广往往导致条锈菌新小种的出现和流行, 使品种抗锈性丧失。本世纪六十年代, Van der Plank 提出了水平抗性(Horizontal resistance) 和垂直抗性(Vertical resistance) 的概念, 认为前者不具有小种—品种专化性互作, 大多数不表现完全免疫, 但发病轻、流行慢、减产少, 并认为这类抗性一般都受“多基因”或“微效基因”控制^[1]。许多学者分别从不同角度研究了抗病性的机理^[8,9,11], 都认为客观上存在着较稳定持久的抗性。

水平抗性、垂直抗性的概念提出之后, 植病学家、植物育种学家为摸索水平抗性或持久抗性品种的选育方法做了大量的试验研究工作。现在西欧、北美一些植病工作者已把小麦条锈病的抗病育种转向利用水平抗性^[1]。联合国粮农组织(FAO)自 1975 年起也组织实施了水平抗性育种的国际性计划^[9]。国外对水平抗性的概念、遗传力、育种方法已做了一些探讨^[7], 但对遗传进度、抗病性与产量的共同提高尚缺乏定量化研究。

国内对小麦条锈病、赤霉病等也开展了一些水平抗性的研究工作^[2,3,4], 已鉴定出一些小麦品种可能具有水平抗条锈性^[2,3]。本研究以可能具有水平抗条锈性的小麦品种为材料, 对

* 本研究得到北京农业大学王沛有老师、孔繁玲付教授、北京师范学院生物系郭平仲教授的热心指导, 特此致谢。

** 为北京农业大学研究生, 现在北京市植物细胞工程实验室工作。

小麦水平抗条锈性的遗传力及选择下的遗传进度作了定量化研究，同时对抗条锈性和产量的共同提高作了定量、综合分析，以便为今后的小麦条锈病水平抗性育种工作提供参考。

材料与方法

本试验选取经多年、多点联合鉴定和经生产上多年种植表现为可能具有水平抗性的16个小麦品种(平原50、陕西蚂蚱、东方红3号、农大168、农大198、有芒白4号、有芒白14号、天选17、保加利亚10号、阿桑、农大4356、农大6058、邯郸蚰子麦、武都白茧麦、E₂₃、E₁₃₄)为基础材料；主试验I(化学杀雄处理，简称C)以16个品种的等量种子混合播种，自1978年起连续3年应用乙烯利间行杀雄、随机多交，1981—1985年随机多交的后代材料自交5代，每年选留发病较轻、农艺性状较好的材料混合留种，1985年夏得到随机多交3次、自交5代的原始群体；主试验II(引进Ta1基因，简称T)：1982—1985年春连续3年以具有显性核不育Ta1基因的材料为母本，以上述16个品种的等量种子混合为父本，父母本间行种植，随机多交，1985年夏得到随机多交3次、自交一代的原始群体。

1985—1988年，试验C、试验T两部分随机多交的后代材料(分别包括系统、系统群、原始群体S₀、经一代选择的群体S₁、经二代选择的群体S₂)及4个亲本对照(平原50、陕西蚂蚱、天选17、农大198)和感病对照“燕大1817”，播种于小麦条锈病的常发易变地区(甘肃甘谷)，随机区组设计，以中国农科院植保所锈病室提供的混合菌种(条中22、25、26、27、28号小种)接种诱发行“铭贤169”，人工创造适宜的发病条件，发病盛期调查病情，反应型以0，1，2，3，4分级标准记载，普遍率、严重度的记载据本试验要求以株为单位目测记载。

将病情资料转化成相对抗病性综合指数RRCI(详见另文，待发表)，采用单因素随机区组设计的遗传力分析方法^[5]，求得抗病性的遗传力及选择下的遗传进度。

结果与分析

一、主试验I(C材料)

1. C材料后代系统抗病性遗传力的分析

1987年春40个高代系统的病情转化成RRCI，然后方差分析得：

表1 C材料后代系统RRCI的方差分析
Table 1 Analysis of the variance of RRCI in the progeny lines of C-material

变因 Source of variation	df	SS	MS	EMS	F
重复间 Among duplications	2	0.04278	0.02139	$\sigma_e^2 + 40\sigma_t^2$	1.7061
系统间 Among lines	39	6.5441	0.1678 (M ₁)	$\sigma_e^2 + 3\sigma_g^2$	13.3940**
误差 Error	78	0.98062	0.01257 (M ₂)	σ_e^2	
总变异 Total variation	119	7.5675			

注：** 代表达1%显著水平。 Note: ** significant at 1%.

据方差分析理论, 以小区为单位有:

$$\begin{aligned} \sigma_e^2 &= M_2, \quad \sigma_e^2 + 3\sigma_g^2 = M_1, \quad \sigma_g^2 = \frac{1}{3} (M_1 - M_2) \\ \text{故遗传力} \quad h^2 &= \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2) \times 100\% \\ &= (M_1 - M_2) / [M_1 + (3-1)M_2] \times 100\% \\ &= (0.1678 - 0.01257) / (0.1678 + 2 \times 0.01257) \times 100\% = 80.45\% \end{aligned}$$

即 C 材料后代系统抗病性的遗传力为 80.45%, 此遗传力虽为广义遗传力, 但世代数已为 F_7 , 显性方差已很少, 遗传方差中主要为加性方差, 由于抗病性 (RRCI) 的遗传力较高 (80.45%), 在高代对抗病性作选择, 将是十分可靠的。

2. 选择条件下C材料群体抗病性的遗传进度及 S_0 、 S_1 、 S_2 群体抗病性的分布

表 2 C 材料 S_0 、 S_1 、 S_2 群体 1986、1987、1988 年春 RRCI 值

Table 2 The RRCI values in the progenies of the S_0 、 S_1 、 S_2 populations of C-material in 1986, 1987, 1988 respectively

	1986年春RRCI值 RRCI in 1986	1987年春RRCI值 RRCI in 1987	1988年春RRCI值 RRCI in 1988
S_0	$RRCI_{S_0} = 0.8575$	$RRCI_{S_0} = 0.5021$	$RRCI_{S_0} = 0.4052$
S_1	$RRCI_{S_1} = 0.9999$	$RRCI_{S_1} = 0.5914$	$RRCI_{S_1} = 0.4797$
S_2		$RRCI_{S_2} = 0.9257$	$RRCI_{S_2} = 0.5531$
入选率 Selection percentage	$S_0 \rightarrow S_1 : q = 20\%$	$S_1 \rightarrow S_2 : q = 5\%$	
选择差 Selection differential	$S_0 \rightarrow S_1 : i_1 = 0.1424$	$S_1 \rightarrow S_2 : i_2 = 0.3339$	

分析 1986、1987、1988 年各群体病情资料得:

1986—1987 年度: 经一代选择, 实得遗传进度

$$\begin{aligned} GS &= 1987 \text{ 年春} (RRCI_{S_1} - RRCI_{S_0}) \\ &= 0.5914 - 0.5021 = 8.93\% \end{aligned}$$

1987—1988 年度: 群体 $S_0 \rightarrow S_1$ 之间的实得遗传进度

$$\begin{aligned} GS_1 &= 1988 \text{ 年春} (RRCI_{S_2} - RRCI_{S_1}) \\ &= 0.4797 - 0.4052 = 7.45\% \end{aligned}$$

群体 $S_1 \rightarrow S_2$ 之间的实得遗传进度

$$\begin{aligned} GS_2 &= 1988 \text{ 年春} (RRCI_{S_2} - RRCI_{S_1}) \\ &= 0.5531 - 0.4797 = 7.34\% \end{aligned}$$

由上述分析知, 化学杀雄、随机多交的后代材料, 以抗病性为目标连续进行群体选择, 抗病性可望得到不断提高, 其遗传上的解释可能是累积了微效抗病基因, 提高了抗病基因频率。

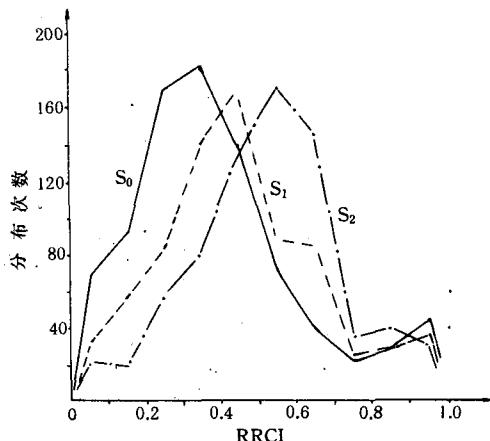


图 1 C 材料群体 S_0 、 S_1 、 S_2 的 RRCI 次数分布图 (1988 年, 甘谷)

Fig.1 The quantitative distribution of RRCI in C-material S_0 、 S_1 、 S_2 populations (1988, Gan Gu)

表3 C材料后代系统及对照品种的抗病性(RRCI)、小区产量及千粒重(1987, 甘谷)
Table 3 The resistance (RRCI), plot yield and 1000 grain weight of C-material progeny
lines and CK cultivar (1987, Gan Gu)

系统号 Line No.	抗病性 (RRCI) Resistance (RRCI)			小区产量(克) Plot yield (g)			千粒重(克) 1000 grain weight (g)		
	RRCI值	名次	与最优亲比较	小区产量	名次	与最优亲比较	千粒重	名次	与最优亲比较
1	0.1645	43		228.33	21		31.83	18	
2	0.3205	33		233.33	18		29.17	31	
3	0.5666	13	。	212.33	29		32.17	17	
4	0.8333	7	**	243.67	12	。	26.5	37	
5	0.5238	15	。	166.67	39		31	21	
6	0.9099	5	**	256	6	。	35	6	。
7	0.2581	39		187.33	36		28.67	34	
8	0.2466	40		163.33	40		31.16	20	
9	0.2848	37		198.33	33		29.83	26	
10	0.3387	30		202.33	31		29.83	27	
11	0.4633	20		242.33	13	。	32.83	13	
12	0.4712	17		239.33	14		24.83	41	
13	0.3945	25		257.33	4	。	31	22	
14	0.5449	14	。	250	8	。	41.33	1	**
15	0.6249	11	。	202.67	30		29.67	28	
16	0.3961	24		235.33	16		27.33	36	
17	0.8494	6	**	246.67	11	。	32.67	16	
18	0.3336	31		201.33	32		29	22	
19	0.7370	9	**	220	24		25.67	39	
20	0.4565	22		129.33	44		36	5	。
21	0.3326	32		237.67	15		33.37	11	。
22	0.2866	36		222.67	22		28.17	35	
23	0.3633	28		234.33	17		34.17	8	。
24	0.9561	2	**	256.67	5	。	32.83	14	
25	0.9876	1	**	259.67	3	。	32.83	15	
26	0.4690	18		221	23		31	23	
27	0.5985	12	。	280	1	**	29.17	30	
28	0.2452	41		195	35		33.33	12	
29	0.3066	34		196	34		25.67	40	
30	0.3866	27		218	26		34.5	7	。
31	0.3906	26		150.33	41		22.33	44	
32	0.4346	23		181.33	37		36	19	
33	0.6680	10	*	248.33	10	。	37.5	2	。
34	0.9323	3	**	216	28		24.33	42	
35	0.2713	38		230.33	20		34	9	。
36	0.3618	29		218.33	25		31	24	
37	0.9201	4	**	253.33	7	。	33.5	10	。
38	0.4854	16	。	261.33	2	。	36.33	4	。
39	0.2964	35		149.67	42		22.67	43	
40	0.4591	21		249	9	。	30.33	25	
41	0	45		111.83	45		19.83	45	
42	0.4646	19		231	19		36.5	3	。
43	0.7555	8	**	216.33	27		25.67	38	
44	0.1610	44		137.67	43		29	33	
45	0.2248	42		178	38		29.3	29	

注：**示极显著地高于最优亲，*显著地高于最优亲，。高于最优亲，但差异并不显著。7—农大198；12—陕西蚂蚱；16—平原50；28—东3；41—燕大1817。

Note **, * significant at 1%、5% respectively. 7—Nang Da 198; 12—Shaan Xi Ma Zha; 16—Ping Yuan 50
28—Dong Fang Hong No. 3; 41—Yan Da 1817.

1988年春群体 S_0 、 S_1 、 S_2 的抗病性分布如图1所示,由图示可以看出:在中度感病的群体中选择发病轻的个体,对提高群体的抗病性是有效的。

3. C后代系统与对照品种抗病性(RRCI)、小区产量、千粒重的综合评定

本试验对C后代系统和对照亲本的抗病性(RRCI)、小区产量、千粒重分别进行了方差分析,三类性状的F值均达到极显著水平,以最优亲本(抗病性—陕西蚂蚱,小区产量—陕西蚂蚱,千粒重—东方红3号)为对照,采用最小显著差数法对三种性状分别进行多重比较(见表3),结果指出:C后代系统中出现了一些抗病性(RRCI)、小区产量、千粒重三者皆高于亲本对照中优亲的系统,如系统号为6、14、33、37、38的5个系统,另外还出现了一些小区产量、RRCI值两项高于优亲的系统。因此,化学杀雄、随机多交的方法,对于提高小麦品种的抗病性、增加产量,进行小麦条锈病水平抗性育种,是非常有效的。

二、主试验II(T材料)

1. T材料后代系统抗病性遗传力的分析

1987年春75个后代系统的病情转化成RRCI,然后方差分析得:

表4 T材料后代系统RRCI方差分析表
Table 4 Analysis of the variance of RRCI in progeny lines of T-material

变 因 Source of variation	df	SS	MS	EMS	F
重复间 Among duplication	3-1	1.2918	0.6459	$\sigma_e^2 + 75\sigma_f^2$	67.5627
系统间 Among lines	75-1	7.1785	0.09701 (M_1)	$\sigma_e^2 + 3\sigma_g^2$	10.1475 **
误差 Error	148	1.4149	0.009560 (M_2)	σ_e^2	
总变异 Total variation	224	9.8853			

注: ** 达1% 显著水平。 Note: ** significant at 1%.

据方差分析理论知:

$$\text{抗病性的遗传力: } h^2 = (0.09701 - 0.00956) / [0.09701 + (3-1) \times 0.00956] \times 100\% \\ = 75.30\%$$

即T材料后代系统抗病性的遗传力为75.30%,此遗传力属于中偏上水平,因此在高代对抗病性作选择是可靠的。

2. T后代系统与对照品种抗病性的比较

本试验对1987年春T后代系统与对照品种的抗病性进行了方差分析,F测验知系统间抗病性有极显著差异,以抗病性表现最好的亲本(平原50)为对照,进行多重比较(表5),结果指出:T材料后代系统中有9个系统RRCI值极显著地高于“平原50”,亦即T材料中出现了一些抗病性超亲的系统。故应用太谷核不育、随机多交的方法,可以有效地提高小麦对条锈病的水平抗性。

3. 选择下T材料群体抗病性的遗传进度及 S_0 、 S_1 、 S_2 群体的抗病性分布: 分析1986、1987、1988年春各群体病情资料得

表5 T材料后代系统与对照品种的 RRCI 值 (1987. 甘谷)
Table 5 The RRCI values of the progeny lines of T-material and CK cultivars

系号 Line No.	RRCI 值 RRCI value						
10	0.9353**	70	0.5125	13	0.4129	44	0.3221
62	0.9260**	39	0.5025	23	0.4111	69▲	0.3206
78	0.8926**	43	0.4990	72	0.4076	3	0.2881
59	0.872**	45	0.4954	64	0.3989	9	0.2874
49	0.7861**	27	0.4948	57	0.3957	48	0.2797
20	0.7641**	35	0.4916	42	0.3895	32	0.2722
66	0.7342**	17	0.4718	67	0.3873	34	0.2702
52	0.7339**	47	0.4713	77	0.3826	75	0.2614
19	0.7265**	73	0.4673	18	0.3824	24	0.2563
50	0.6990*	79	0.4644	29▲	0.3754	68	0.2533
15	0.6559*	54	0.4585	11	0.3655	46	0.2416
36	0.642	40	0.4584	26	0.3602	33	0.2399
30	0.6221	53	0.4572	41	0.3582	14	0.2252
6	0.6136	21	0.4566	55	0.3561	51	0.1972
22	0.5855	25	0.4498	18	0.3523	60	0.1832
31	0.5630	27	0.4482	1	0.3421	28	0.1753
80	0.5495	56▲	0.4349	4	0.3376	5	0.1555
65	0.5255	76	0.4246	16	0.3375	2	0.1525
61	0.5198	38▲	0.4233	63	0.3296	12	0.142
37	0.5166	7	0.4162	58	0.3275	74▲	0

注 : ** 极显著地高于最抗病亲本 ; * 显著地高于最抗病亲本。

69 : 农大 198, 29 : 陕西蚂蚱, 56 : 平原 50 38 : 东方红 3 号, 74 : 燕大 1817, ▲ : 对照

Note: **, * Significant at 1% and 5%, respectively.

69 : Nong Da 198, 29 : Shaan Xi Ma Zha, 56 : Ping Yuan 50, 38 : Dong Fang Hong No.3 ,

74 : Yan Da 1817, ▲ : CK .

表6 T材料 S₀、S₁、S₂ 群体1986、1987、1988年春 RRCI 值

Table 6 The RRCI values in the progenies of the S₀, S₁, S₂ populations of T-material in 1986, 1987, 1988 respectively

	1986年春 RRCI 值 RRCI in 1986	1987年春 RRCI 值 RRCI in 1987	1988年春 RRCI 值 RRCI in 1988
S ₀	RRCI _{S₀} =0.7615	RRCI _{S₀} =0.4142	RRCI _{S₀} =0.3835
S ₁	RRCI _{S₁} =0.9882	RRCI _{S₁} =0.4789	RRCI _{S₁} =0.4563
S ₂		RRCI _{S₂} =0.8361	RRCI _{S₂} =0.5235
入选率 Selection percentage	S ₀ → S ₁ ; q=5%	S ₁ → S ₂ ; q=5%	
选择差 Selection differential	S ₀ → S ₁ ; i ₁ =0.2272	S ₁ → S ₂ ; i ₂ =0.3572	

1986—1987 年度: 经一代选择, 实得遗传进度

$$GS = 1987 \text{ 年春} (RRCI_{S_1} - RRCI_{S_0}) = 0.4789 - 0.4142 = 6.47\%$$

$$\begin{aligned} 1987-1988 \text{ 年度: } S_0 \rightarrow S_1, GS_1 &= 1988 \text{ 年春} (RRCI_{S_1} - RRCI_{S_0}) = 0.4563 - 0.3835 \\ &= 7.28\% \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} S_1 \rightarrow S_2, GS_2 &= 1988 \text{ 年春} (RRCI_{S_2} - RRCI_{S_1}) = 0.5235 - 0.4563 \\ &= 6.72\%, \end{aligned}$$

由上述分析知, 太谷核不育、随机多交的后代材料经一代、二代选择, 群体的抗病性有所提高。因此在中度感病的群体中对发病较轻的个体进行选择, 对提高群体的抗病性是有效的。1988年春 S_0 、 S_1 、 S_2 群体的抗病性分布图(图2)也直观地证实了上述结论。

问 题 与 讨 论

一、随机多交结合选择在抗条锈育种中的应用

利用对条锈病感染或中抗的冬小麦杂交, 经过后代选择, 能够选育出抗病性超亲或高抗条锈性的品系(E.L. Sharp, 1976; J. M. Krupinsky, 1978)^[10]。

研究采用随机多交的杂交方法, 得到了相似的结论。小麦中度抗条锈性往往是由微效多基因控制的(J. M. Krupinsky, 1979)^[6], 利用随机多交可以累积微效抗病基因, 经过选择可以提高抗性基因在群体中的频率。本试验结合农艺性状对抗病性进行了选择, 获得了抗病性(RRCI)、产量、千粒重三项皆高于对照优亲的系统。这一结果对将来的抗条锈育种工作具有一定的参考价值。

二、随机多交方法在抗条锈育种中的作用

本试验将随机多交方法应用于小麦条锈病水平抗性育种, 选育出了抗病性、产量、千粒重皆超过优亲的系统。应用化学杀雄或雄性不育进行随机多交培育小麦水平抗性品种较人工杂交方法具有许多优点, 它可以节省大量人工去雄所需的劳动力, 使用较多的亲本, 创造丰富的变异类型。但化学杀雄方法亦有其局限性, 必须选择有效的药剂、适宜的剂量、合适的杀雄时期, 不然则会产生药害或杀雄效果不理想, 另外因生育期的差异施用化学杀雄措施不及时亦可能造成部分自交。应用雄性不育方法亦非十全十美, 必须适时地彻底地拔除可育株。尽管有上述缺点, 应用化学杀雄或雄性不育随机多交仍不失为累积微效抗病基因的有效方法。

化学杀雄、太谷核不育随机多交方法可以与轮回选择、群体改良相结合进行小麦条锈病水平抗性育种。一般认为, 小麦对条锈病水平抗性是由多基因控制的, 应用化学杀雄、太谷核不育随机多交可以打破小麦自花授粉的限制, 累积微效多基因, 而轮回选择、群体改良是改良多基因性状的有效手段。因此, 可将随机多交与轮回选择结合起来, 对多基因控制的小麦条锈病水平抗性进行群体改良, 以培育具有水平抗条锈性的小麦品种。

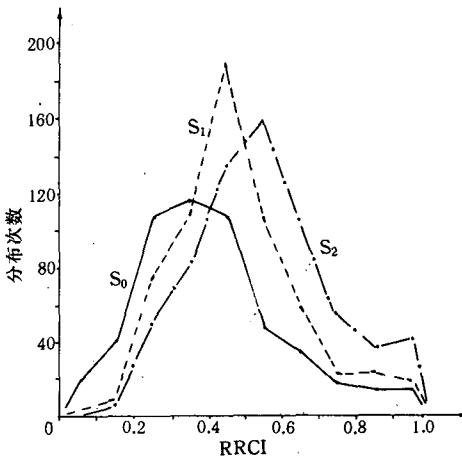


图 2 T 材料 S_0 、 S_1 、 S_2 群体的 RRCI 次数分布图 (1988 甘谷)

Fig. 2 The distribution of the RRCI in the S_0 、 S_1 、 S_2 populations frequency of T-material (1988 Gan Gu)

参考文献

- [1] 曾士迈, 1986, 世界农业, (7), 29—31.
- [2] 曾士迈、王沛有等, 1979, 植物保护学报, 6(1), 1—9.
- [3] 骆勇、曾士迈, 1988, 中国科学, B辑, (1), 51—59.
- [4] 顾佳清, 1983, 中国农业科学, (6), 61—64.
- [5] 马育华, 1982, 植物育种的数量遗传学基础, 江苏科学技术出版社, 苏州。
- [6] Krupinsky, J. M. and E. L. Sharp, 1979, Phytopathology, 69(4), 408—409.
- [7] Milus, G. and R. F. Line, 1984, Phytopathology, 74(7), 794.
- [8] Nelson, R. R., 1978, Ann. Rev. Phytopathol., 16, 359—379.
- [9] Robinson, R.A. 1977, FAO Plant Protection Bulletin, 25(4), 197—200.
- [10] Sharp, E. L., 1976 Phytopathology, 66 (6), 794—797.
- [11] Van der Plank J. E., 1963, Plant Disease: Epidemic and Control, Academic Press, New York.

The Selection of Resistance to Stripe Rust (*Puccinia striiformis*) from Progenies of Random Poly-Crosses of Wheat (*Triticum aestivum* L.)

Feng Feng Zeng Shimai Zhang Shuzhen

(Beijing Agricultural University)

Abstract

Sixteen wheat cultivars with partial resistance to stripe rust were randomly poly-crossed for three successive years, using chemical emasculation or T_a1 male sterility. The F₆ generation of chemically emasculated material and the F₄ generation of T_a1 male sterile material, referred to as CS₀ and TS₀ respectively, were subjected to successive mass selection and selfing. Populations CS₁ and TS₁ were obtained from CS₀ and TS₀ in 1986—1987, with selection intensities of 20% and 5%, respectively. Further mass selection with a selection intensity of 5% lead to CS₂ and TS₂ in 1987—1988. Heritability for stripe rust resistance was estimated to be 80.45% and 75.30% in C— and T— progeny, respectively. Under the adopted selection pressures, genetic advance was 8.93% and 6.47% for CS and TS population, respectively, in 1986—1987. In 1987—1988, genetic advance was 7.45% and 7.34% for CS populations and 7.28% and 6.27% for TS populations, for the steps S₀→S₁ and S₁→S₂, respectively. Some of the descendant lines were proved to be more resistant to stripe rust than the most resistant one among the 16 parents, indicating the existence of transgressive inheritance for stripe rust resistance.

It was concluded that random poly-cross combined with mass selection is effective for quantitative disease-resistance breeding. Shortcomings of the experiments and prospects for the application of random poly-cross are also discussed.

Key words Horizontal resistance, Random poly-cross, Genetic advance