

CIMMYT 小麦品种 Saar 的叶锈成株抗性 QTL 分析

张利军¹, 李在峰¹, Morten Lillemo², 夏先春³, 刘大群¹, 杨文香¹, 罗家传⁴, 王海燕¹

(¹河北农业大学植物保护学院植物病理系/河北省农作物病虫害生物防治工程技术研究中心, 河北保定 071001, 中国; ²Department of Plant and Environmental Sciences, Norwegian University of Life Sciences, P.O. Box 5003, N-1432 Ås, Norway; ³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, 中国; ⁴河南省国营黄泛区农场, 河南西华 466632, 中国)

摘要: 【目的】小麦品种 Saar 由 CIMMYT 育成, 在欧洲、亚洲和南美洲对小麦叶锈、条锈和白粉病均表现出很高的成株抗性, 发掘其成株抗叶锈 QTL 对于选育持久抗锈品种有重要作用。【方法】以 Avocet 与 Saar 杂交的 109 个 F₆ 代重组自交系为材料, 利用 142 个 SSR 标记和 209 DaRT (Diversity Arrays Technology) 标记构建连锁图, 对 Saar 和 Avocet 的成株抗性进行 QTL 分析。试验材料于 2006-2007 年度种植在河北保定和河南新乡两个试验点, 调查各个家系对叶锈病的成株抗性。【结果】由 351 个位点组成的遗传连锁图, 覆盖小麦 21 个连锁群, 全长 3 083 cM。采用复合区间作图法进行叶锈成株抗性的 QTL 分析, 在 1BL、2DS、5BL、6AL 和 7DS 染色体上发现了 5 个抗叶锈病 QTL, 分别解释 4.5%~6.4%、12.2%~12.5%、4.9%~11.2%、4.9%~7.8% 和 14.0%~67.6% 的表型变异。【结论】叶锈成株抗性基因及其紧密连锁分子标记的发掘, 将为小麦抗叶锈病育种的分子标记辅助选择 (MAS) 提供理论和技术支持。

关键词: 普通小麦; 叶锈病; 成株抗性; QTL 分析

QTL Mapping for Adult-Plant Resistance to Leaf Rust in CIMMYT Wheat Cultivar Saar

ZHANG Li-jun¹, LI Zai-feng¹, Morten LILLEMO², XIA Xian-chun³, LIU Da-qun¹, YANG Wen-xiang¹, LUO Jia-chuan⁴, WANG Hai-yan¹

(¹Department of Plant Pathology, College of Plant Protection, Agricultural University of Hebei / Biological Control Center of Plant Disease and Plant Pests of Hebei Province, Baoding 071001, Hebei, China; ²Department of Plant and Environmental Sciences, Norwegian University of Life Sciences, P.O. Box 5003, N-1432 Ås, Norway; ³Institute of Crop Science / National Wheat Improvement Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ⁴The State Huangfanqu Farm of He'nan, Xihua 466632, He'nan, China)

Abstract: 【Objective】The CIMMYT wheat cultivar Saar has exhibited a high level of adult-plant resistance to leaf rust, stripe rust and powdery mildew in Europe, Asia, and South America, and identification of its QTL for leaf rust resistance will play an important role in breeding wheat cultivars for durable resistance. 【Method】A total of 142 SSR and 209 DaRT markers were used to map QTL for resistance to leaf rust in a recombinant inbred line (RIL) population with 109 F₆ families derived from the cross Avocet/Saar. The field trials were conducted in Baoding, Hebei province and Xinxiang, Henan province in 2006-2007 cropping season. 【Result】Linkage analysis indicated that the genetic map consisting of 142 SSR markers and 209 DaRT markers covered 21 wheat linkage group with a total genetic distance of 3083 cM. Using composite interval mapping (CIM), five QTLs for resistance to leaf rust were detected on chromosomes 1BL, 2DS, 5BL, 6AL and 7DS, explaining 4.5%-6.4%, 12.2%-12.5%, 4.9%-11.2%,

收稿日期: 2008-01-20; 接受日期: 2008-05-07

基金项目: 国家“十一五”攻关计划 (2006BAD08A05) 和国家自然科学基金项目 (30700505)

作者简介: 张利军 (1981-), 男, 河北石家庄人, 硕士研究生, 研究方向为分子植物病理学。Tel: 0312-7528502; Fax: 0312-7528500; E-mail: zhanglijun51@yahoo.com.cn; 通信作者刘大群 (1958-), 男, 河北灵寿人, 教授, 博士, 研究方向为分子植物病理学。Tel: 0312-7528500; Fax: 0312-7528500; E-mail: ldq@hebau.edu.cn. 通信作者李在峰 (1975-), 男, 河南卫辉人, 副教授, 博士, 研究方向为小麦抗叶锈遗传。Tel: 0312-7528500; Fax: 0312-7528500; E-mail: lzf7551@yahoo.com.cn

4.9%-7.8%, and 14.0%-67.6% of phenotypic variance, respectively. 【Conclusion】 The QTLs and their closely linked molecular markers identified in this study will benefit to marker-assisted selections and wheat germplasm enhancement in breeding wheat cultivars for leaf rust resistance.

Key words: common wheat (*Triticum aestivum* L.); leaf rust; adult-plant resistance; QTL mapping

0 引言

【研究意义】小麦叶锈病是由小麦叶锈菌 (*Puccinia tirticina*) 引起的真菌病害, 该病害在世界许多国家及中国的不同小麦主产区均有不同程度的发生, 是影响中国小麦生产的重要因子, 严重时可造成 5%~15% 甚至更大的产量损失^[1]。选育和利用抗病品种是控制小麦叶锈病最经济有效且对环境安全的重要手段。加强小麦品种及其遗传资源的抗病性研究, 对于病害持续控制、确保小麦安全生产至关重要。小麦品种抗病基因研究是抗病育种及抗病基因合理布局的基础工作, 探明品种和抗源所具有的抗病基因, 对了解抗源的遗传多样性具有重要意义。【前人研究进展】小麦对叶锈病的抗性有两种, 目前研究最多的防卫体系是小种专化抗性 (race-specific resistance), 即宿主的一个抗性基因与病原生理小种的一个无毒基因之间产生的特异性相互作用, 从而限制该病原菌小种的进一步侵染, 属单基因抗性。这种抗性一般很脆弱, 经常因病原菌的变化而丧失; 另一种是非小种专化抗性, 一般在成株期表现, 又叫成株抗性 (adult-plant resistance, APR) 或慢锈性 (slow rusting resistance)。这种抗性一般受多基因控制, 表现为数量性状, 没有明显的生理小种专化性, 也被称作“水平抗性”或“田间抗性”^[2]。这些控制数量性状的基因构成数量性状位点 (quantitative trait loci), 具有多基因抗性的品种对多数生理小种都有一定的抗性, 但都不是完全免疫的。对于每个生理小种, 其选择压力大大降低, 寄主与病原菌处于共存状态, 不易引起病原菌发生新的变异, 因而, 慢病性品种的抗性较小种专化抗性更持久。在流行组分上, 慢病性表现出侵染率低、潜育期长、孢子堆小、产孢量少等特点^[3]。遗传研究表明慢病性抗性受多基因控制^[4-5], 表现为持久抗病性 (durable resistance)^[6]。如中国的地方品种平原 50 及美国北部的地方品种 Anza 和来自于墨西哥的 Pavon76 均对小麦条锈病显示出良好、稳定、持久的抗性。美国小麦品种 Knox 及其衍生系 (如 Massey) 在大规模推广之后保持抗性长达 20 年^[7-8], 表现出持久的白粉病抗性。目前已知的小麦慢叶锈性基因有 *Lr34*^[9]和 *Lr46*^[10]。

Lr34 来自南美洲巴西的一个老品种 Frontana, 与 *Yr18* 以及一个抗大麦黄矮病毒侵染的基因连锁^[11-12]。Singh 等^[13]的研究证实, 慢锈基因 *Lr34* 与其它 2~3 个加性微效基因共同作用可以提供很好的抗性, 而且这种抗性比较持久。Dyck^[14]将 *Lr34* 定位在 7D 染色体, Nelson 等^[15]检测出两个抗叶锈 QTL, 其中一个在 7DS 上 *Lr34* 位置处, 另一个在 2BS 上, 每 1 个都能解释 45% 的表型变异。Schnurbusch 等^[16]利用对叶锈具有较高抗性的瑞士冬小麦品种 Forno 进行 QTL 分析, 把主效 QTL 定位于 7DS 的 *Lr34* 处, 可解释表型变异的 32.6%。Messmer 等^[17]发现了来自于 Forno 的另一个主效 QTL, 并将其定位于 7BL, 可解释 35% 的表型变异, 同时, William 等^[18]和 Faris 等^[19]也在各自的试验中检测到了位于 7BL 上的抗叶锈 QTL。Singh 等^[10]通过对 Pavon76 和感病亲本杂交的 F₃、F₅ 代及 F₃ 与感病亲本回交的 BC₂F₃、BC₃F₃ 代进行抗性分析, 将一慢叶锈基因定位在 1B 染色体上, 定名为 *Lr46*, 这是第二个正式命名的慢叶锈基因。William 等^[20]发现了一个与 *Lr46* 连锁的 AFLP 标记 *PstAAgMseCTA-1*, 并将 *Lr46* 定位到 1B 染色体长臂的末端, 同时发现 *Lr46* 与慢条锈基因 *Yr29* 紧密连锁。虽然 *Lr34* 和 *Lr46* 具有持久抗性, 但随着病原菌的长期发展, 其也有被克服的危险^[21], 虽然这种克服不像小种专化抗性那样迅速的出现, 但发掘新的慢锈性抗病资源也很重要。将不同成株抗性基因如 *Lr12*、*Lr22a*、*Lr22b* 等聚合到品种中将产生更为持久的叶锈抗性^[22]。分子标记的不断发展为筛选叶锈成株抗性材料提供了有利工具, 特别是近年来分子标记和 BSA 分析方法的发展和应用, 在小麦抗病性 QTL 研究方面取得了长足进展。【本研究切入点】与质量抗病基因比, 目前所发现的数量抗叶锈 QTL 很有限, 与其在抗病育种中的重要作用和广阔的应用前景很不相称, 所以有必要开发更多更有效的 QTL 及其相关分子标记。【拟解决的关键问题】小麦品种 Saar 由 CIMMYT 育成, 在欧洲、亚洲和南美洲对叶锈病、条锈病和白粉病均表现出很高的成株抗性, 是一个很好的小麦抗性资源^[23]。Lillemo 等^[23-24]在 Avocet/Saar 中发现了 4 个与慢白粉性有关的 QTL, 其中 3 个来自 Saar, 同时对来自 Avocet/Saar 的 113 个

F₆重组自交系进行研究,发现这些家系对叶锈病、条锈病和白粉病的抗性有很高的相关性,表明这些抗性可能受控于相关的遗传因子。由于 Saar 表现叶尖坏死症状,推测其中含有 *Lr34*,而 *Lr34* 可能具有一因多效的作用。本研究旨在发掘在国内尚未大面积种植和鉴定抗性的 Saar 叶锈成株抗性 QTL 及其紧密连锁的分子标记,为中国小麦抗病育种提供优良的抗源。

1 材料与方法

1.1 试验材料

澳大利亚小麦品种 Avocet 和 CIMMYT 小麦品种 Saar 杂交的 109 个 F₆重组自交系(RILs)由挪威生命科学技术大学 Lillemo 博士提供。Saar 苗期感叶锈菌小种 THTT (04-15-8),成株期表现中抗或中感(侵染型),具有较低的严重度。Avocet 苗期成株期均高感叶锈菌 THTT 小种。

1.2 田间试验

2006—2007 年度将 109 个家系及亲本种植在河北保定河北农业大学试验地和河南新乡农业科学院试验地,采用完全随机区组设计,3 次重复,单行区,行长 1.5 m,每行点播 100 粒,行距 0.3 m。每 10 行种植 1 行高感品种 Thatcher 作对照,与试验材料垂直种植 Thatcher 作诱发行以保证充分接种。保定试验点春播,新乡试验点秋播。

1.3 叶锈菌接种

在两个试验点的田间小麦拔节后(新乡点在 4 月初,保定点在 4 月中旬),将叶锈菌小种 THTT 配制成 0.05%吐温 20(Tween-20)的孢子悬浮液,傍晚时用微量喷雾器均匀喷洒在诱发行的麦株上,立即盖上塑料薄膜保湿,次日晨揭开薄膜。接种后多次浇水,保持田间湿度,并增施氮肥为发病创造有利条件。

1.4 叶锈病鉴定

接种 1 个月后,待对照品种 Thatcher 发病严重度

(锈菌病斑面积占叶片总面积的百分率)达 50%以上时进行田间叶锈发病调查。新乡、保定分别于 5 月 16 日、5 月 24 日开始第一次调查,按常规分级标准目测病害平均严重度和侵染型,侵染型按 0、0;、1、2、3、4 划分为 6 级。每隔 7 d 调查 1 次,共调查 3—5 次,到叶片严重度不再变化为止。

病程曲线下面积(area under the disease progress curve, AUDPC)用下列公式^[6]计算:

$$AUDPC = \sum_{i=1}^n [(X_{i+1} + X_i) / 2] [T_{i+1} - T_i]$$

其中, n=总调查次数, X_i=第 i 次调查的严重度, T_i为第 i 次调查的时间。

发病高峰时最后一次调查的严重度即最终严重度(final disease severity, FDS)和相对 AUDPC(各株系 AUDPC/对照 AUDPC)用于统计分析和 QTL 分析。

1.5 遗传图谱的构建

用 142 个 SSR 标记和 209 个 DArT 标记对群体进行分析。用软件 Map Manager QTXb20 进行连锁分析,用 Kosambi 函数将标记间的重组交换率转换为遗传图距单位(cM)。

1.6 统计分析和 QTL 分析

用 SAS 软件进行基本统计分析和方差分析。用 QTL Cartographer2.5 软件进行 QTL 分析, LOD 阈值为 2.5。

2 结果与分析

2.1 群体叶锈抗性分析

2006—2007 年度保定和新乡两个试验点重组自交系群体的鉴定结果见表 1 和图 1。保定试验点总体发病较新乡重,但总发病趋势基本一致。保定和新乡两个试验点 FDS 的方差分析见表 2,群体各株系间和地点间差异均极显著,说明基因型和环境共同影响小麦对叶锈病抗性的表达。

表 1 (Avocet×Saar) RILs 群体田间叶锈病 FDS 统计参数

Table 1 The final disease severity of leaf rust from the population of (Avocet × Saar) RILs in Baoding and Xinxiang

地点 Location	性状 Trait	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变幅 Range	均值 Mean	变异系数 CV (%)	偏斜度 Skewness
保定 Baoding	FDS	30.0	100.0	70.0	78.3	19.0	-0.67
	AUDPC	303.0	1 120.0	817.0	812.4	21.3	-0.44
新乡 Xinxiang	FDS	4.0	95.0	91.0	55.0	59.6	-0.16
	AUDPC	27.0	925.0	898.0	433.4	68.0	0.09

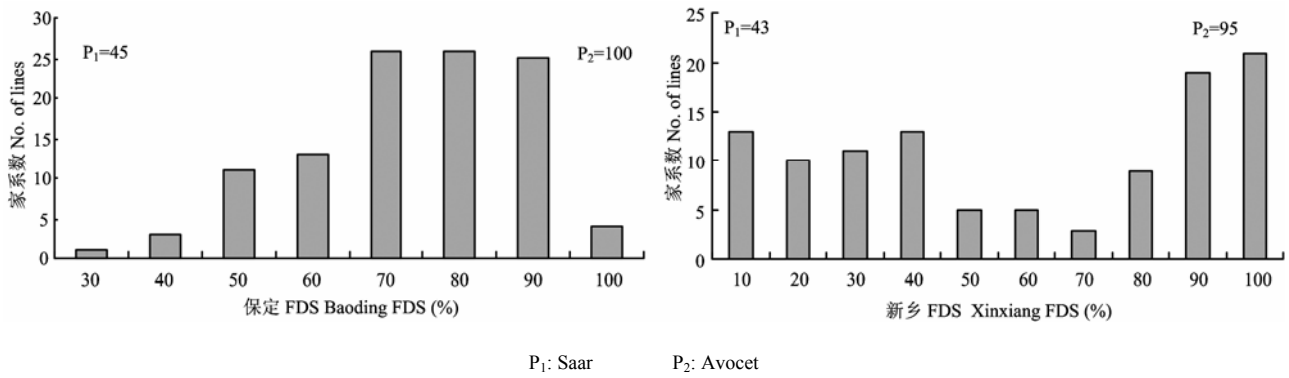
图 1 F₆重组自交系的 FDS 分布图Fig. 1 Distribution of FDS in F₆ RIL population

表 2 两地最终严重度的方差分析

Table 2 Analysis of variance of leaf rust severity between the two locations

变异来源	自由度	方差	F 值	P
Source	df	MS	F value	
环境 Environment	1	88550.61	483.42**	<0.000 1
重复 Replicate	2	424.68	2.32	0.099 6
基因型 Genotype	108	3131.95	17.1**	<0.000 1
基因型×环境 Genotype × Environment	108	753.91	4.12**	<0.000 1
误差 Error	434	183.18		

**表示差异达 1%显著水平 ** Significance at the 1% level

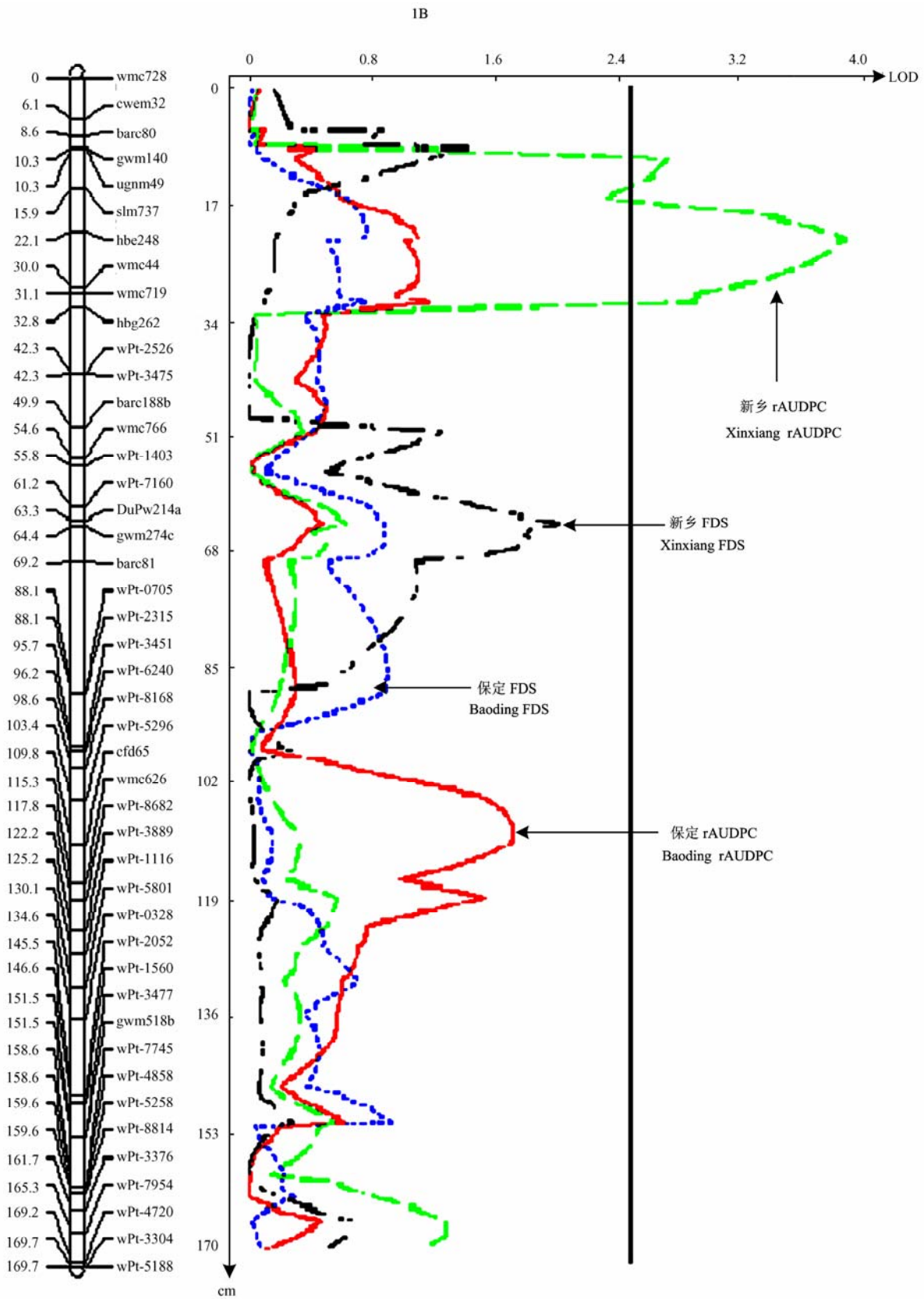
2.2 叶锈成株抗性 QTL 分析

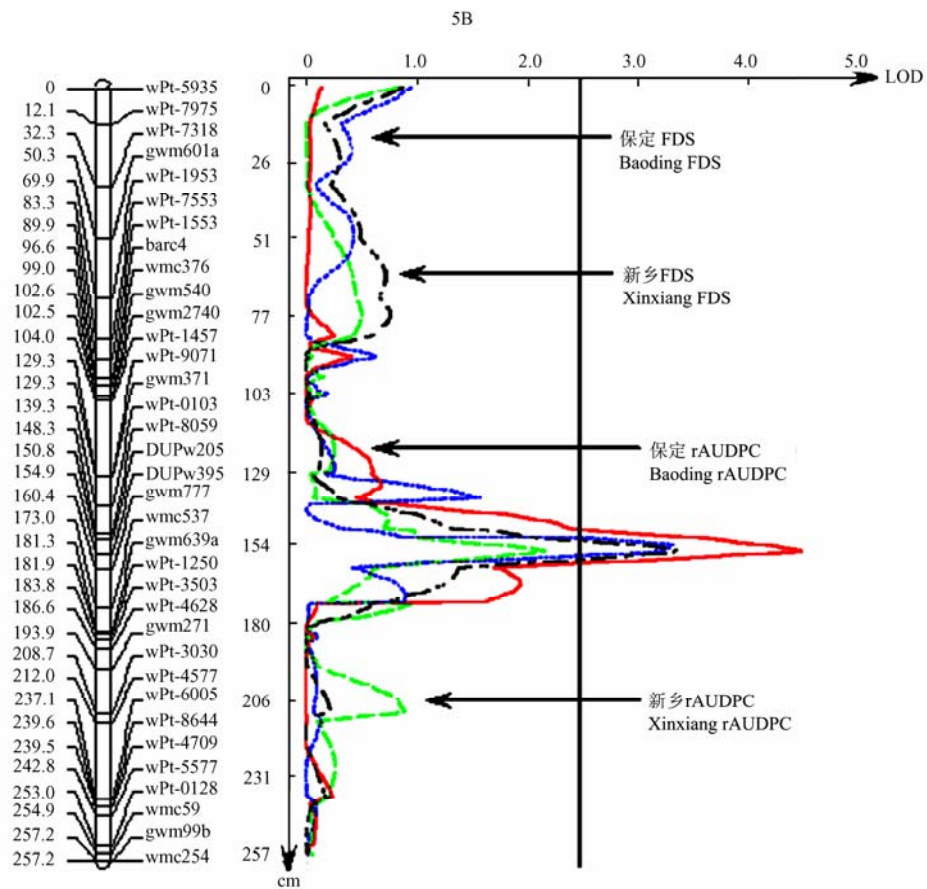
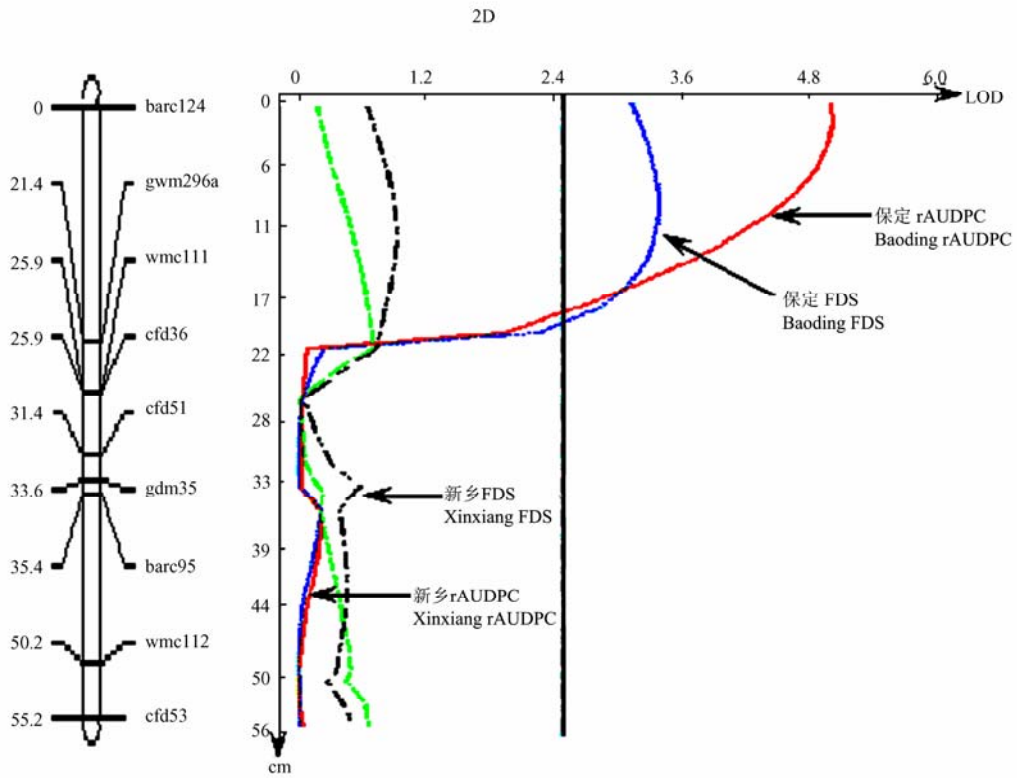
根据河北保定和河南新乡两个试验点的 rAUDPC 和 FDS,用 QTL Cartographer 2.5 分别进行 QTL 分析,共发现了 5 个控制小麦叶锈成株抗性的 QTL 位点,分别位于 1BL、2DS、5BL、6AL、7DS 上(参考相应标记在染色体上的位置,见网站: <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/DEM/ggtabledefs.html>)。在两种环境下都可检测到的 QTL 为 3 个,分别位于 5BL、6AL 和 7DS,只能在保定检测到的一个 QTL 位于 2DS,只能在新乡检测到的一个 QTL 位于 1BL。各位点对抗病性的影响及其遗传效应见表 3, QTL 在染色体上的位置如图 2 所示。以 FDS 为鉴定指标,保定检测到的 QTL 分别位于 2DS (标记区间 *Xbarc124-Xgwm296a*)、5BL (标记区间 *XDuPw205-XDuPw395*)、7DS (标记区间 *Xgwm1220-wPt3328*) 上,加性效应分别为-5.88、-7.32 和-8.36,分别解释 12.2%、11.2%和 16.4%的表型变异;新乡检测到的 QTL 分别位于 5BL (标记区间 *DuPw395-Xgwm777*)、6AL (标记区间 *Xgwm617a-Xgwm169*)、7DS (标记区间 *Xbarc126*

-*Xgwm295*)上,加性效应分别为-7.27、9.82 和-28.34,分别解释 4.9%、7.8%和 67.6%的表型变异。以 rAUDPC 为鉴定指标,保定检测到的 QTL 分别位于 5BL (标记区间 *XDuPw395-Xgwm777*)、6AL (*wPt8011-wPt8124*)、2DS (标记区间 *Xbarc124-Xgwm296a*)、7DS (标记区间 *Xgwm1220-wPt3328*) 上,加性效应分别为-0.59、0.46、-0.70 和-1.28,分别解释 8.7%、4.9%、12.5%和 41.0%的表型变异;新乡检测到的 QTL 分别位于 1BL (标记区间 *Xhbe248-Xwmc44*)、6AL (标记区间 *Xgwm617a-Xgwm169*)、7DS (标记区间 *Xgwm1220-wPt3328*) 上,加性效应分别为-1.00、1.12 和-3.34,分别解释表型变异的 6.4%、7.0%和 65.7%。在这 5 个抗叶锈病 QTL 中,6AL 上的来自母本 Avocet,其它 4 个均来自父本 Saar。

3 讨论

(1) 本研究对 CIMMYT 小麦品种 Saar 进行叶锈成株抗性 QTL 分析,不同环境下都能检测到的 QTL 分别位于 5BL、6AL 和 7DS 染色体上,这 3 个 QTL 受





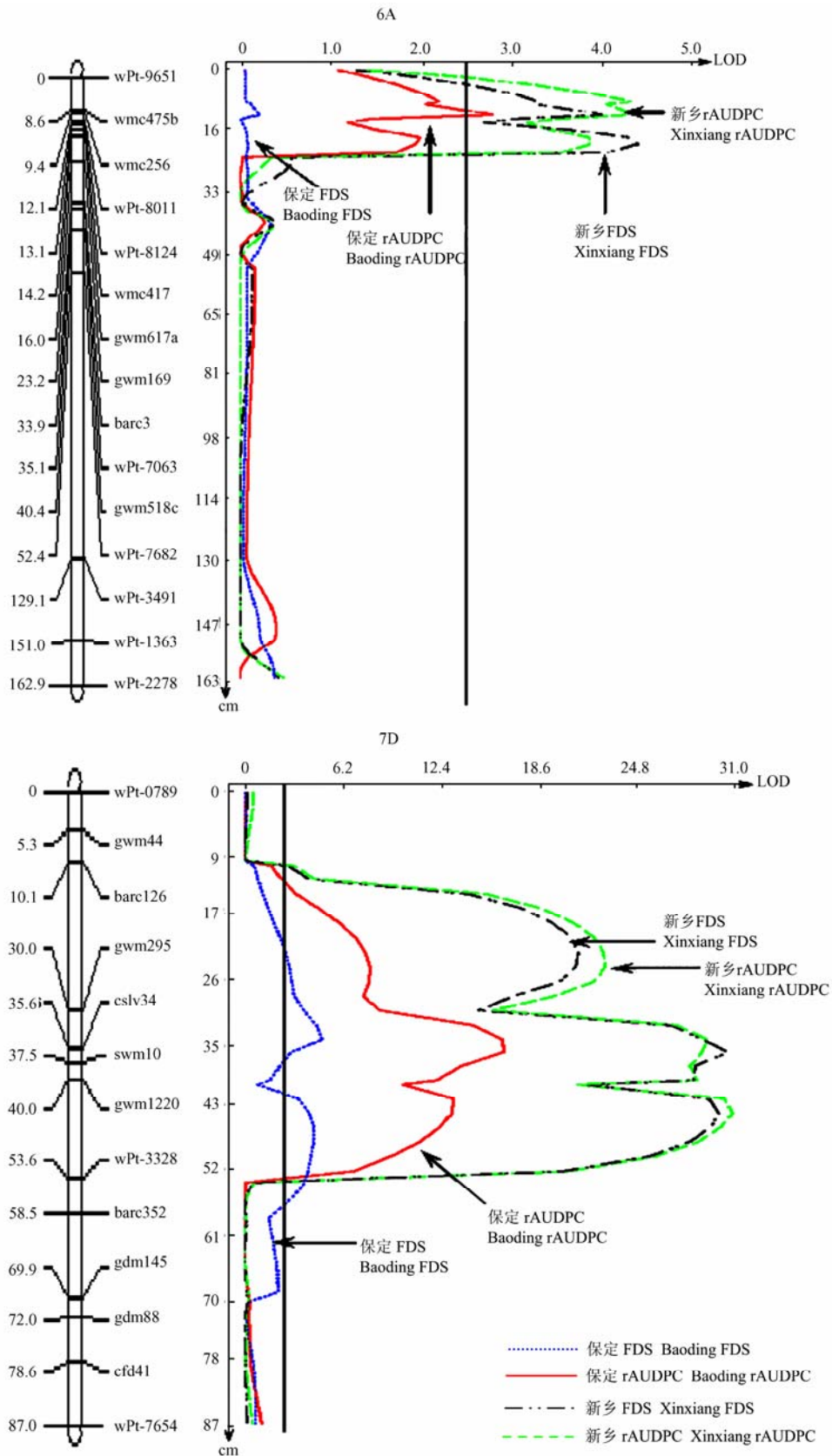


图 2 控制叶锈成株抗性 QTL 的位置

Fig. 2 The positions of the quantitative trait loci (QTLs) conferring adult-plant resistance to leaf rust

表 3 复合区间作图法检测 rAUDPC 和 FDS 的 QTL

Table 3 QTLs for rAUDPC and FDS based on the composite interval mapping analysis

病情指标 Disease parameter	染色体 Chr.	标记区间 Inter. & marker	位置 Pos.(cM)	LOD 值 LOD score	加性效应 Additive	贡献率 Var.(%)
保定 FDS Baoding FDS	2DS	<i>Xbarc124</i> — <i>Xgwm296a</i>	8.0	3.4	-5.88	12.2
	5BL	<i>XDuPw205</i> — <i>XDuPw395</i>	152.8	3.3	-7.32	11.2
	7DS	<i>Xgwm295</i> — <i>XcsLV34</i>	34.0	4.9	-7.46	14.0
	7DS	<i>Xgwm1220</i> — <i>wPt3328</i>	46.0	4.4	-8.36	16.4
新乡 FDS Xinxiang FDS	5BL	<i>XDuPw395</i> — <i>Xgwm777</i>	154.9	3.4	-7.27	4.9
	6AL	<i>wPt8011</i> — <i>wPt8124</i>	12.1	4.0	7.92	5.3
	6AL	<i>Xgwm617a</i> — <i>Xgwm169</i>	20.0	4.4	9.82	7.8
	7DS	<i>Xbarc126</i> — <i>Xgwm295</i>	22.1	21.1	-28.34	67.6
	7DS	<i>XcsLV34</i> — <i>Xswm10</i>	35.7	30.7	-26.10	61.3
	7DS	<i>Xgwm1220</i> — <i>wPt3328</i>	44.0	30.0	-28.50	67.5
保定 rAUDPC Baoding rAUDPC	2DS	<i>Xbarc124</i> — <i>Xgwm296a</i>	2.01	5.0	-0.70	12.5
	5BL	<i>XDuPw395</i> — <i>Xgwm777</i>	154.9	4.5	-0.59	8.7
	6AL	<i>wPt8011</i> — <i>wPt8124</i>	12.1	2.8	0.46	4.9
	7DS	<i>Xbarc126</i> — <i>Xgwm295</i>	24.1	7.98	-1.20	37.2
	7DS	<i>XcsLV34</i> — <i>Xswm10</i>	35.7	16.4	-1.23	38.7
	7DS	<i>Xgwm1220</i> — <i>wPt3328</i>	42.0	13.2	-1.28	41.0
新乡 rAUDPC Xinxiang rAUDPC	1BL	<i>Xgwm140</i> — <i>Xstm737</i>	10.8	2.7	-0.86	4.5
	1BL	<i>Xhbe248</i> — <i>Xwmc44</i>	22.7	3.9	-1.00	6.4
	1BL	<i>Xhbg262</i> — <i>wPt2526</i>	32.9	2.9	-0.87	4.8
	6AL	<i>Xwmc475b</i> — <i>Xwmc256</i>	8.6	4.3	1.08	6.3
	6AL	<i>Xwmc256</i> — <i>wPt8011</i>	11.4	4.3	1.05	6.2
	6AL	<i>Xgwm617a</i> — <i>Xgwm169</i>	20.0	3.9	1.12	7.0
	7DS	<i>Xbarc126</i> — <i>Xgwm295</i>	24.1	22.9	-3.32	65.9
	7DS	<i>Xgwm295</i> — <i>XcsLV34</i>	34.0	29.4	-3.22	63.3
	7DS	<i>Xswm10</i> — <i>Xgwm1220</i>	39.5	28.7	-3.17	61.8
	7DS	<i>Xgwm1220</i> — <i>wPt3328</i>	44.0	30.9	-3.34	65.7

环境影响较小, 表达稳定。只能在保定点检测到的 1 个 QTL 位于 2DS 染色体上, 而只能在新乡点检测到的 1 个 QTL 位于 1BL 上, 这些 QTL 受环境影响较大。基因型与环境的互作导致一些 QTL 在不同的环境下表达水平不一致, 在某些环境下能检测到, 但在另外一些环境中则检测不到。

(2) 在发现的 5 个成株抗性 QTL 中, 位于 7DS 上的 QTL 贡献率最大, 在新乡点能解释表型变异的 61.3%~67.6%, 可能为主效基因, 从标记 *Xbarc126* 到 *wPt-3318* 附近约 20 cM 的距离内最多检测到了 4 个峰值 (图 2)。Navabi 等^[25]以 *Cook*×*Avocet* 的 F_6 重组自交系为材料, 在 7DS 染色体上检测到一个成株抗锈 QTL, 与本研究发现的 QTL 位点相同。Suenaga 等^[26]对 *Fukubo-komugi* 进行研究, 发现了 1 个与 *Lr34/Yr18* 紧密连锁的 SSR 标记 *Xgwm295*, 确定其对叶锈和条锈成株抗性 QTL 很可能是 *Lr34/Yr18*。本研究在 7DS 上此标记附近也检测到 1 个明显的 QTL (图 2) 可解释表型变异的 67.6%, 因此在此范围内出现的

一系列峰值可能都归因于 *Lr34* 的慢锈性。Lillemo 等^[23-24]对 *Avocet*×*Saar* 进行研究发现了 3 个与慢白粉性有关的 QTL, 其中 *Lr34* 位点可能与慢白粉性有关, 并进一步证明了各个家系对锈病和白粉病的抗性有很高的相关性, *Lr34* 位点可能对多种小麦病害都有抗病效应。

(3) William 等^[27]在分析 *Avocet*×*Pavon76* 的 $F_{5.6}$ 时发现 4 个与叶锈成株抗性相关的 QTL, 分别位于 1BL、4BL、6AL 和 6BL, 并把位于 1BL 的 QTL 定位于 SSR 标记 *Xgwm259* 和 *Xgwm140* 之间, 与 *Xgwm140* 相距 14.2 cM, 认为此 QTL 可能是 *Lr46* 所在位点。本研究在 1BL 染色体上 23 cM 的距离内检测到 3 个峰, 范围覆盖了 *Lr46* 位点, 其中效应最明显的 QTL 与 *Xgwm140* 相距 11.9 cM, 该位点很有可能就是 *Lr46*。

(4) 本研究在两个环境条件下都检测到位于 5BL 染色体上的 QTL, 可解释表型变异的 4.9%~11.2%, 为中等效应 QTL。此位点在不同环境条件下表现稳定, 可能是一个新的慢锈基因位点, 可作为有效的 QTL 应用于抗病育种研究当中。位于 6AL 来自母本

Avocet 的 QTL 在两个试验点也都能检测出来, 贡献率为 4.9%~7.8%, William^[27]等在 6AL 上也检测到一个来自于亲本 Avocet 的 QTL 位于 Xgwm617 和 Xgwm169 之间, 与本试验检测到的位点基本一致。位于 2DS 上的 QTL 只能在保定试验点检测出来, 说明这个位点受环境因子影响较大, 但效应也比较明显, 能解释表型变异的 12.2%~12.5%, 对此 QTL 的有效性还需要进一步试验加以验证。

(5) 对小麦叶锈成株抗性进行 QTL 分析一般采用 FDS、AUDPC、侵染型等作为鉴定指标, 本研究中由于侵染型在家系间分离不明显, 故只采用 FDS 和 AUDPC 作为田间抗病性的鉴定指标, 两种指标的 QTL 分析结果基本一致。Xu 等^[28]在成株抗性研究中也发现 FDS 与 AUDPC 相关极显著。AUDPC 需要多次调查严重度, 此法鉴定成株抗性费时费力, 而 FDS 只需在发病最重时调查 1 次, 所以在小麦育种和成株抗性研究上利用 FDS 作为鉴定指标简单可靠。

(6) 成株抗性或慢病性品种较小种专业化抗病品种抗性持久, 但由于成株抗性大多属于数量性状, 田间选择必须接种且有良好的发病条件, 分子标记为成株抗性品种选育和基因聚合提供了依据。本研究共发现了 9 个与 QTL 紧密连锁的标记, 它们分别是 1BL 上的 Xwmc719、2DS 上的 Xbarc124、5BL 上的 XDuPw395、6AL 上的 Xgwm617a、Xgwm169 和 7DS 上的 XcsLV34、Xgwm295、Xswm10、Xgwm1220, 这些标记可直接应用于慢叶锈基因的聚合和慢锈品种的选育。

4 结 论

本研究利用分子标记和两点的田间抗病试验数据, 在 CIMMYT 小麦品种 Saar 中发现了 5 个叶锈成株抗性 QTL 位点, 分别位于 1BL、2DS、5BL、6AL 和 7DS 染色体上, 其中位于 2DS 和 5BL 上的 QTL 可能是新的叶锈成株抗性基因, 位于 7DS 上和 1BL 上的 QTL 分别是 *Lr34* 和 *Lr46*。这些 QTL 紧密连锁的分子标记可直接应用于慢叶锈品种的选育。

References

[1] Komer J A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annual Review of Phytopathology*, 1996, 34: 435-455.

[2] Ribeiro Do Vale F X, Parlevliet J E, Zambolim L. Concepts in plant disease resistance. *Fitopatologia Brasileira*, 2001, 26: 577-589.

[3] Caldwell R M. Breeding for general and/or specific plant disease resistance. In: Finlay K W, Shepherd K W (eds). *Proceedings of the*

Third International Wheat Genetics Symposium. Canberra, Australia: Australian Academy of Sciences, 1968: 263-272.

[4] Johnson R, Law C N. Cytogenetic studies in the resistance of the wheat variety Bersée to *Puccinia striiformis*. *Cereal Rusts Bulletin*, 1973, 1: 38-43.

[5] Das M K, Rajaram S, Mundt C C, Kronstad W E, Singh R P. Inheritance of slow rusting resistance in wheat. *Crop Science*, 1992, 32: 1452-1456.

[6] 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.

[7] Shaner G. Evaluation of slow-mildewing resistance of Knox wheat in the field. *Phytopathology*, 1973, 63: 867-872.

[8] Starling T M, Roane C W, Camper H M. Registration of Massey wheat. *Crop Science*, 1984, 24: 1000.

[9] Dyck P L. Genetics of leaf rust reactions in three introductions of common wheat. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1977, 19: 711-716.

[10] 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.

[11] Singh R P. Genetic association of gene *Bdv1* for tolerance to barley yellow dwarf virus with genes *Lr34* and *Yr18* for adult plant resistance to rusts in bread wheat. *Plant Disease*, 1993, 77: 1103-1106.

[12] McIntosh R A. Close genetic linkage of genes conferring adult plant resistance to leaf rust and stripe rust in wheat. *Plant Pathology*, 1992, 41: 523-527.

[13] 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.

[14] Dyck P L. The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat. *Genome*, 1987, 29: 467-469.

[15] Nelson J C, Singh R P, Autrique J E, Sorrells M E. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. *Crop Science*, 1997, 37: 1928-1935.

[16] Schnurbusch T, Paillard S, Schori A, Messmer M, Schachermayr G, Winzeler M, Keller B. Dissection of quantitative and durable leaf rust resistance in Swiss winter wheat reveals a major resistance QTL in the *Lr34* chromosome region. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 477-484.

[17] Messmer M M, Seyfarth S, Keller M, Schachermayr G, Winzeler M, Zanetti S, Feuillet C, Keller B. Genetic analysis of durable leaf rust

- resistance in winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 419-431.
- [18] William H M, Hosington D, Singh R P, Gonzalez-de-Leon D. Detection of quantitative trait loci associated with leaf rust resistance in bread wheat. *Genome*, 1997, 40: 253-260.
- [19] Faris J D, Li W L, Liu D J, Chen P D, Gill B S. Candidate gene analysis of quantitative disease resistance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98: 219-225.
- [20] William 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.
- [21] McDonald B A, Linde C. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 2002, 40: 349-379.
- [22] Roelfs A P. Resistance to leaf and stem rust in wheat. In: Simmonds N W, Rajaram S (eds). *Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. Mexico, DF, CIMMYT, 1988: 10-22.
- [23] Lillemo M, Skinnes H, Singh R P, van Ginkel M. Genetic analysis of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Plant Disease*, 2006, 90: 225-228.
- [24] Lillemo M, Singh R P, Huerta-espino J, Chen X M, He Z H, Brown J K M. Leaf rust resistance gene *Lr34* is involved in powdery mildew resistance of CIMMYT bread wheat line Saar. In: Buck H T, Nisi J E, Salomón N (eds). *Wheat Production in Stressed Environment*. Mar del Plata, Argentina, 2007: 97-102.
- [25] 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.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] Xu X Y, Bai G H, Carver B F, Shaner G E, Hunger R M. Molecular characterization of slow leaf-rusting resistance in wheat. *Crop Science*, 2005, 45: 758-765.

(责任编辑 于 竞)

更正启事

因印刷错误, 本刊 2009 年 42 卷第 1 期封面年号错印为 2008, 现更正为 2009。收到年号错误期刊的订户, 请直接与编辑部联系。联系电话: 010-82106279; 联系人: 王璐涵。

《中国农业科学》编辑部