

中国小麦条锈菌鉴别寄主维尔 抗条锈性遗传分析

赵文生^{1,2} 徐世昌^{1*}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094;
2. 中国农业大学植物病理学系, 北京 100094)

摘要: 小麦品种维尔是中国小麦条锈菌重要鉴别寄主。将该品种分别与完全感病品种铭贤 169 和其它抗病品种杂交, 获得各组合的 F_1 、 BC_1 和 F_2 代群体及部分 F_3 家系。在温室对各组合亲本及 F_1 、 BC_1 和 F_2 代群体进行了苗期抗性鉴定。结果表明, 维尔对 CY17 和 CY23 菌系的抗性由 1 对主效隐性基因控制。等位性分析表明, 维尔中抗 CY17 和 CY23 菌系的基因与 *Triticum spelta album* 中的 1 对抗性基因等位或紧密连锁, 将其命名为 *YrVir1*。而维尔对 Su-1 的抗性则由 1 对显性基因控制, 将其命名 *YrVir2*。同时采用 CY17 和 CY23 菌系对铭贤 169/维尔组合的 48 个 F_3 家系进行了苗期抗性鉴定, 根据平均抗性指数和样本方差将这些家系分为 3 组, 卡方测验验证了维尔对上述两菌系的抗性由 1 对主效基因控制, 同时还可能受微效基因的影响。

关键词: 小麦; 鉴别寄主; 抗条锈性; 遗传分析

Genetics of stripe rust resistance in wheat cultivar Virgilio

ZHAO Wen-sheng^{1,2} XU Shi-chang^{1*}

(1. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China;
2. Department of Plant Pathology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: Virgilio, one of the wheat cultivars used to differentiate races of *Puccinia striiformis* West. in China, was crossed with susceptible cultivar Mingxian 169 and cultivars with different genes to determine the genetic basis of its stripe rust resistance. Seedlings of the parents, F_1 , F_2 , BC_1 and some F_3 progenies were evaluated for resistance to Chinese pathotypes of *P. striiformis*. It was indicated that Virgilio has one recessive gene for resistance to Chinese pathotype CY17 and CY23, and one dominant gene for resistance to pathotype Su-1. When inoculated with CY17 or CY23, 48 F_3 families of cross Mingxian 169/Virgilio could be separated into three groups and fit the 1:2:1 of theoretical ratio, this result inferred that Virgilio have any minor genes for resistance to CY17 and CY23 except for one major gene. Based on the results of linkage analysis, the gene that confers resistance to CY17 and CY23 was allele or closely linked to one gene in *Triticum spelta album* and was denominated as *YrVir1*. The gene that confers resistance to Su-1 was denominated as *YrVir2*.

Key words: Wheat; differential cultivar; stripe rust resistance; genetic analysis

中国是世界上最大的、相对独立的小麦条锈病 不断监测小种的消长动态是进行病害预测预报和抗
流行区系^[1]。由于条锈菌变异及品种布局的改变, 病育种的重要基础。小麦条锈菌属专性寄生菌, 尚

基金项目: 国家“973”课题(TG2000016202)和国家自然科学基金项目(30270867, 30471131)资助

作者简介: 赵文生, 男, 1971 年生, 讲师, 研究方向为分子植物病理学, email: mppzhaws@cau.edu.cn

* 通讯作者(Author for correspondence), email: shichangxu317@163.com

收稿日期: 2005-01-11

未发现性阶段,利用寄主抗病基因成为鉴定小种致病基因的唯一途径。鉴别寄主不仅能准确地反映条锈菌的毒性差异,其中很多还是抗病育种中的重要抗源。因此,明确鉴别寄主中的抗条锈基因组成及遗传特点对于抗病品种选育和病菌变异监测均有重要意义。目前我国鉴别寄主的抗条锈遗传研究比较落后,多数品种所含的抗性基因不清楚^[2,3],必须加强其抗性遗传基础研究^[4]。

维尔是对我国小麦条锈菌具有特别鉴别能力的鉴别寄主之一,杨华安等^[2]通过基因推导分析认为其含有未知抗条锈基因。但缺乏更为详尽的遗传分析。

1 材料与方法

1.1 材料

各供试小麦品种均由中国农业科学院植物保护研究所条锈组繁殖保存。供试的条锈菌系 CY17、CY23 和 Su-1(水源致病类型 1)均为液氮中储存的

单孢菌系,在铭贤 169 上繁殖备用。各菌系在供试品种上的抗性表型见表 1。

1.2 杂交组合配制

供试品种(系)种子精选纯化后播于田间,待测品种维尔分别与其它供试品种(系)配制杂交组合;并以铭贤 169 为母本或父本与维尔进行正反交,获各组合 F₁ 代种子。F₁ 代经回交、自交,获得 BC₁ 和 F₂ 代群体。铭贤 169/维尔组合的部分 F₂ 单株移栽大田,套袋自交,收获 F₃ 家系。

1.3 苗期抗性鉴定

将供试各世代种子经 1% (V/V) H₂O₂ 液浸种催芽后均匀点播于 9 cm 口径的塑料钵内,每钵 15 ~ 17 粒。待麦苗第一叶完全展开时,采用扫抹法接种,置 10 ℃ 下黑暗保湿 20 h,转入低温室内(昼 15 ~ 18 ℃,夜 12 ~ 14 ℃)潜育发病。待感病对照铭贤 169 充分发病时调查侵染型。调查标准在传统的 6 级基础上,用“+”、“-”进一步详细划分为 11 级^[5]。

表 1 供试小麦品种对供试条锈菌系的抗性表现

Table 1 Responses of tested wheat cultivars for resistance to tested pathotypes of *P. striiformis*

品 种 Cultivars	所含 Yr 基因 Yr gene(s)	抗性表型 Resistance phenotypes		
		CY17	CY23	Su-1
<i>Triticum spelta album</i>	Yr5	R	R	R
铭贤 169 Mingxian 169	不含抗性基因 No	S	S	S
Hybrid 46	Yr4b, +	R	R	R
Moro	Yr10, YrMor	R	R	R
C591	YrC591	R	R	R
水源 11 Suwon 11	YrSu	R	S	S
Spaldings Prolific	YrSpP	R	R	R
抗引 655 Kangyin 655	Yr1, +	R	R	R
Heines VII	Yr2, YrHVII	R	S	R
洛夫林 13 Lovrin 13	Yr9, +	R	R	R
Compair	Yr8, Yr19	R	R	R
Strubes Dickkopf	YrSD	R	R	R
中国 166 Chinese 166	Yr1	S	S	S
VPM1	Yr17	R	R	S
维尔 Virgilio	+	R	R	R

注:R 示抗病,S 示感病;+ 示未知基因。Note:R:resistant,S:susceptible,+ indicates unknown Yr gene(s).

2 结果与分析

2.1 维尔的抗条锈性基因组成及遗传特点

根据 F₁ 代的抗病表现及 F₂、BC₁ 代的抗感分离情况,将 0 ~ 3 侵染型植株划为抗病类型,3⁺ ~ 4 划为感病类型,结果如表 2 所示。铭贤 169/维尔组合的 F₂ 代群体对 CY17 和 CY23 的抗感分离符合 1R:3S 的理论比例($\chi^2=0.07$),结合其 F₁ 代和 BC₁

代的抗病表现,可断定其对 CY17 和 CY23 的抗性由 1 对隐性基因控制。用 Su-1 菌系鉴定时,铭贤 169/维尔组合的 F₁ 代表现抗病, F₂ 代群体的抗感分离符合 3R:1S 的理论比例,BC₁ 代符合 1R:1S 的理论比例,表明维尔对 Su-1 菌系的抗性由 1 对显性基因控制。此外,维尔与感 Su-1 菌系的中国 166 和水源 11 两个杂交组合的 F₂ 代群体对 Su-1 菌系的抗感分离也符合 3R:1S 的理论比例(数据未列),进一步证

表 2 维尔与铭贤 169 杂交组合各世代对供试菌系的抗性表现、分离比例及卡平方测验

Table 2 Seedlings resistance of parents, F₁, BC₁ and F₂ generations from Mingxian169/Virgilio to tested pathotypes of *P. striiformis*

菌系 Pathotypes	亲本及组合 Parents & crosses	世代 Generations	侵染型 Infection types											理论比例 Expected ratio	卡方值 χ^2 value	P 值 Probability
			0	0 ⁻	0 ⁺	1	1 ⁺	2	2 ⁺	3 ⁻	3	3 ⁺	4			
CY17	铭贤 169 Mingxian169	P ₁											25			
	维尔 Virgilio	P ₂	19													
	铭贤 169/维尔	F ₁											7	0:1		
	Mingxian169/Virgilio	F ₂	29			2	1	3		11	16	9	170	1:3	0.07	>0.75
		BC ₁											71	0:1		
CY23	铭贤 169 Mingxian169	P ₁											27			
	维尔 Virgilio	P ₂	16													
	铭贤 169/维尔	F ₁									3	2	2	0:1		
	Mingxian169/Virgilio	F ₂	12	5	9	2	15	11	5	13	23	27	86	1:3	2.73	>0.05
		BC ₁										2	34	0:1		
Su-1	铭贤 169 Mingxian169	P ₁											14			
	维尔 Virgilio	P ₂	11													
	铭贤 169/维尔	F ₁	13											1:0		
	Mingxian169/Virgilio	F ₂	142	4								12	26	3:1	1.86	>0.10
		BC ₁	7	6		3	2		1		1	2	15	1:1	0.24	>0.50

明了维尔对 Su-1 菌系的抗性由 1 对显性基因控制。
2.2 维尔对 CY17 和 CY23 菌系抗性遗传分析的后裔测验

铭贤 169/维尔组合的 F₂ 代群体对 CY17 和 CY23 菌系的抗感分离不十分明显,抗感类型组界比较模糊。在遗传上这种性状可能是同时受到少数主效基因和大量微效基因的控制,即属于具有主效基因效应的数量性状或称质量-数量性状。对于这种质量-数量性状,由于很难准确地划分抗感类型,所以直接在 F₂ 代分离群体中区分主效基因型有时会造成分析不准确。在上述分析中,按质量性状的分析方法,根据 F₁ 代的抗病表现及 F₂、BC₁ 代的分离情况划分抗感类型,分析出维尔对 CY17 和 CY23 菌系的抗性由 1 对主效基因控制。参照莫惠栋^[6]的方法,将铭贤 169/维尔的 F₂ 代单株套袋自交获得的 48 个 F₃ 家系进行苗期抗性鉴定,测定每一家系中单株的侵染型(每一家系 30 株以上),再将侵染型转化为抗性指数。方法:0~0⁺ 侵染型对应于 6, 1 对应于 5, 1⁺~2 对应于 4, 2⁺~3⁻ 对应于 3, 3~3⁺ 对应于 2, 4 对应于 1。求得每一家系的平均抗性指数和样本方差。如果维尔对 CY17 和 CY23 的抗性由 1 对主效基因控制,那么其 F₃ 家系即可分为 3 组。其中组 F₃(1) 家系具有较高的抗性指数和较小的样本方差,组 F₃(2) 具有不确定的抗性指数和较大的样本方差(由于主效基因分离),组 F₃(3) 具有较低的抗性指数和较小的样本方差。由此对 F₃ 家

系的平均抗性指数和样本方差进行分类,结果如图 1 和图 2 所示。

根据 F₃ 家系对 CY17 和 CY23 菌系的抗性指数和样本方差,基本可将 48 个家系分为 3 组。对于 CY17,组 F₃(1) 包含 7 个家系,组 F₃(2) 包含 23 个家系,组 F₃(3) 包含 18 个家系。卡方测验符合 1:2:1 的理论比例($\chi^2 = 5.13 < 5.99$)。对于 CY23,组 F₃(1) 包含 6 个家系,组 F₃(2) 包含 30 个家系,组 F₃(3) 包含 12 个家系。卡方测验符合 1:2:1 的理论比例($\chi^2 = 4.5 < 5.99$),故推断维尔对 CY17 和 CY23 菌系的抗性除 1 个主效基因外,还有微效基因的作用。同时也进一步证明了本试验 F₂ 代群体的抗感类型划分标准是正确的。

2.3 维尔的主效基因与已知抗条锈基因的比较

以维尔为母本,分别与其它抗 CY17 菌系的品种 HeinesVII、Hybrid46、洛夫林 13、Moro、水源 11 和抗引 655 杂交,所获的 F₂ 代群体均发生了抗感分离(表 3),说明维尔与这些品种所含抗 CY17 的基因不同。维尔/HeinesVII、维尔/水源 11 及维尔/抗引 655 组合 F₂ 代群体抗感分离符合 63R:1S 的理论比例,表明在这些组合中有 3 对显性基因重叠或独立控制对 CY17 菌系的抗性。其中 1 对基因来自维尔,另外 2 对显性基因可能分别来自 HeinesVII、水源 11 和抗引 655。维尔/Hybrid46、维尔/Moro 及维尔/洛夫林 13 组合的 F₂ 代群体抗感分离符合 61R:3S 的理论比例,表明在这些组合中有 2 对显性和 1 对

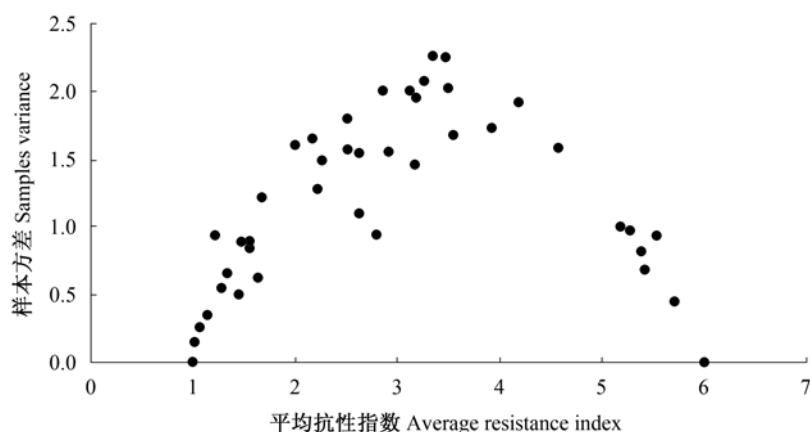


图 1 铭贤 169/维尔组合 F_3 家系对 CY17 的抗性指数和样本方差

Fig. 1 Average resistance index and samples variance of F_3 progeny of cross between Mingxian 169 and Virgilio tested with pathotype CY17 of *P. striiformis*

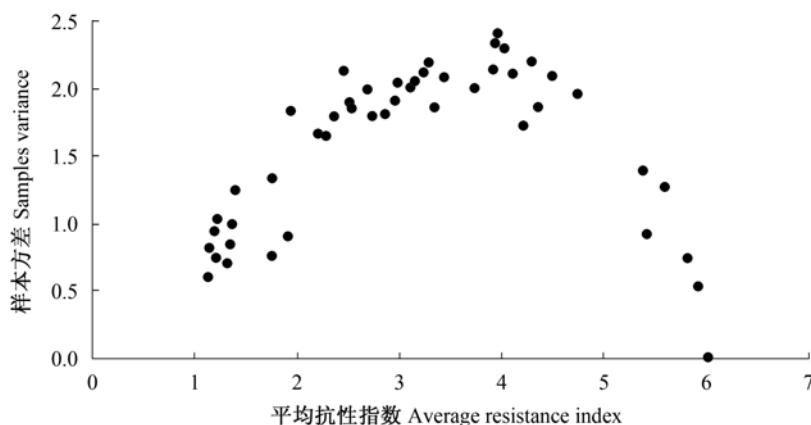


图 2 铭贤 169/维尔组合 F_3 家系对 CY23 的抗性指数和样本方差

Fig. 2 Average resistance index and samples variance of F_3 progeny of cross between Mingxian 169 and Virgilio tested with pathotype CY23 of *P. striiformis*

隐性基因重叠或独立控制对 CY17 菌系的抗性。其中 1 对显性基因来自维尔,另外 1 对显性和 1 对隐性基因可能分别来自 Hybrid46、Moro 及洛夫林 13^[2,7]。维尔/*T. spelta album* 组合的 F_2 代群体未发生抗感分离,说明二者至少有 1 对相同或紧密连锁的抗性基因。

用 CY23 鉴定时,维尔/抗引 655 组合的 F_2 代 222 株群体中抗感分离符合 15R : 1S 的理论比例 ($\chi^2 = 0.27$) (观察值为 210R : 12S),表明其抗性由 2 对显性基因重叠或独立控制,其中 1 对来自维尔,另外 1 对来自抗引 655。

用 Su-1 菌系鉴定时,维尔与其它抗病品种 HeinesVII、Hybrid46、Compair、洛夫林 13、Moro 及 Strubes Dickkopf 杂交组合的 F_2 代群体均发生了抗感分离,表明维尔中抗 Su-1 的基因不同于上述几个品种的抗性基因^[2,7~10]。

3 讨论

研究结果显示,维尔对 Su-1 菌系的抗性由 1 对显性基因控制,而对 CY17 和 CY23 的抗性则由 1 对隐性基因控制。等位性分析表明,维尔对 Su-1 菌系的抗性基因不同于抗 CY17 和 CY23 的基因。因此,维尔中可能至少存在 2 对抗条锈主效基因,即 *YrVir1* 和 *YrVir2*。其中 *YrVir1* 抵抗 CY17 和 CY23,不抵抗 Su-1。*YrVir2* 抵抗 Su-1,不抵抗 CY17 和 CY23。

F_2 代群体抗感类型的划分是进行品种抗性遗传分析、确定基因数目的关键。但对于在 F_2 代群体抗感分离不明显、组界模糊的品种,往往除了含有少数主效基因外,可能还有微效基因,其划分标准很难掌握。简单地将 F_2 代群体划为抗感两个类型,不仅忽略了微效基因的作用,即使是分析主效基因,也会导致错误的结论^[6]。本研究中维尔与感病品种铭

表 3 利用 2 个条锈菌系鉴定维尔与其它抗病品种杂交组合 F₂ 代群体的抗感分离情况Table 3 F₂ seedlings resistance of crosses from Virgilio with other resistant cultivars to tested pathotypes of *P. striiformis*

菌系 Pathotypes	组合 Crosses		侵染型 Infection types		F ₂ 抗感分离比例(R: S) Segregation ratios of F ₂ population (R: S)		卡方值 χ^2 value	P 值 Probability	基因数目及 显隐性 Number Genes and mode of inheritance
	母本 female parent	父本 male parent	母本 female parent	父本 male parent	观察值 Observed ratio	理论值 Expected ratio			
CY17	维尔 Virgilio	Heines VII	0;	0	197 : 4	63 : 1	0.24	0.75 ~ 0.50	3D
	维尔 Virgilio	Hybrid 46	0;	0	194 : 8	61 : 3	0.24	0.75 ~ 0.50	2D1R
	维尔 Virgilio	<i>T. spelta album</i>	0;	0	198 : 0				
	维尔 Virgilio	洛夫林 13 Lovrin 13	0;	0	197 : 12	61 : 3	0.52	0.50 ~ 0.25	2D1R
	维尔 Virgilio	Moro	0;	0	256 : 12	61 : 3	0.03	0.90 ~ 0.75	2D1R
	维尔 Virgilio	水源 11 Suwon 11	0;	0	249 : 7	63 : 1	1.96	0.25 ~ 0.10	3D
	维尔 Virgilio	抗引 655 Kangyin 655	0;	0	247 : 5	63 : 1	0.29	0.75 ~ 0.50	3D
Su-1	维尔 Virgilio	Heines VII	0;	0	175 : 10	61 : 3	0.21	0.75 ~ 0.50	2D1R
	维尔 Virgilio	Hybrid 46	0;	0	161 : 9	61 : 3	0.14	0.75 ~ 0.50	2D1R
	维尔 Virgilio	Compair	0;	0 ~ 0;	189 : 14	61 : 3	2.22	0.25 ~ 0.10	2D1R
	维尔 Virgilio	洛夫林 13 Lovrin 13	0;	0 ~ 0;	166 : 20	55 : 9	1.69	0.25 ~ 0.10	1D2R
	维尔 Virgilio	Moro	0;	0	233 : 9	61 : 3	0.51	0.50 ~ 0.25	2D1R
	维尔 Virgilio	Strubes Dikkopf	0;	0 ~ 0;	130 : 21	13 : 3	2.32	0.25 ~ 0.10	1D1R

注: D 示显性, R 示隐性。Note: D: Dominant and R: Recessive.

贤 169 杂交的 F₁ 对 CY17 和 CY23 菌系的抗性表现差异显著, 但 F₂ 代群体抗感分离不明显, 按质量性状分析, 维尔对上述两菌系的抗性由 1 对主效基因控制。进一步通过测验 F₃ 家系的平均抗性指数和样本方差, 鉴别出维尔对 CY17 和 CY23 的抗性确由 1 个主效基因位点控制, 证明对 F₂ 代群体的抗感类型划分在遗传上是正确的, 同时也证明其中有微效基因的作用。这一结果提示我们, 对于这种质量 - 数量性状, 可通过统计学方法进行主基因型鉴别。主基因型鉴别出来后, 可按照数量遗传学的方法进一步估计主效、微效基因的遗传效应。

参 考 文 献 (References)

- 李振岐, 商鸿生. 小麦锈病及其防治. 上海: 上海科技出版社, 1989
- 杨华安, Stubbs R W. 中国小麦条锈菌鉴别寄主抗条锈基因初步分析. 植物保护学报, 1990, 17(1): 67 - 72
- 王凤乐, 吴立人, 谢水仙, 等. 我国小麦重要抗源材料抗条锈基因推导及其成株抗病性分析. 植物病理学报, 1994, 24(2): 175 - 180
- 汪可宁, 谢水仙, 刘孝坤, 等. 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
- 张敬原, 徐世昌, 张书绅, 等. 重要抗源京核 8811 品系抗小麦条锈病主效基因的单体分析. 作物学报, 2001, 27(3): 273 - 277
- 莫惠栋. 质量 - 数量性状的遗传分析 I. 遗传组成和主基因基因型鉴别. 作物学报, 1993, 19(1): 1 - 6
- Chen X M, Line R F. Inheritance of stripe rust resistance in wheat cultivars postulated to have resistance genes at *Yr3* and *Yr4* loci. Phytopathology, 1993, 83(4): 382 - 388
- Chen X M, Line R F, Jones S S. Chromosomal location of genes for resistance to *Puccinia striiformis* in winter wheat cultivars Heines-VII, Clement, Moro, Tyee, Tres, and Daws. Phytopathology, 1995, 85(11): 1362 - 1367
- Chen X M, Jones S S, Line R F. Chromosomal location of genes for stripe rust resistance in spring wheat cultivars Compair, Fielder, Lee, and Lemhi and interactions of aneuploid wheats with races of *Puccinia striiformis*. Phytopathology, 1995, 85(3): 375 - 381
- McIntosh R A. Catalogue of gene symbols for wheat. Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium, 1998, 5: 139 - 141
- 曾士迈. 抗病育种. 蔡旭主编. 植物遗传育种学. 北京: 科学出版社, 1988, 649 - 710