

三个小麦-簇毛麦易位系抗条锈性遗传 及基因间关系分析

侯 璐¹ 丁朋辉² 胡茂林¹ 贺苗苗¹ 周新立¹ 井金学^{1*}

(1. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 陕西省烟草公司延安市公司, 延安 716000)

摘要: 采用8个我国当前流行的条锈菌生理小种(菌系)对三个易位系进行抗锈性评价,并用CYR30、CYR31、Su-4和单孢菌系CYR32-6对三个易位系与感病品种铭贤169配制的 F_1 、 BC_1F_1 和 F_2 代株系以及三个易位系之间双列杂交的 F_2 株系进行遗传分析和等位性分析。结果表明:三个易位系是优秀的小麦抗条锈病资源;V9128-1对CYR30、CYR32-6和Su-4的抗病性由1对显性基因控制,对CYR31的抗病性由1显1隐2对基因独立控制,V9128-3对四个菌系的抗病性均由1对显性基因控制,V3对CYR32-6和Su-4的抗病性均由2对显性基因互补作用控制,对CYR31的抗病性由1显1隐2对基因独立控制或由1对显性基因控制;V9128-1与V9128-3对CYR31、CYR32-6和Su-4有相同或紧密连锁的抗病基因,且对CYR30、CYR32-6和Su-4的抗病基因与V3都不同,但与V3含有相同或紧密连锁的抗CYR31基因。

关键词: 小麦;簇毛麦;易位系;抗条锈性;遗传分析

Genetic analysis and allelism test of three translocation lines from *Triticum aestivum*-*Hayaldia villosa* resistance to stripe rust

Hou Lu¹ Ding Penghui² Hu Maolin¹ He Miaomiao¹ Zhou Xinli¹ Jing Jinxue^{1*}

(1. College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi Province, China; 2. Tobacco Company of Shaanxi Province Yan'an Affiliated Company, Yan'an 716000, Shaanxi Province, China)

Abstract: Three *Triticum aestivum*-*Hayaldia villosa* translocation lines were inoculated with eight dominant races (or single spore strains) of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* prevalent in China. Three translocation lines, susceptible cultivar Mingxian 169 and their F_1 , F_2 , BC_1F_1 cross combinations and F_2 generations of set dialleds crosses among these three translocation lines were tested with races CYR30, CYR31, Su-4 and the single spore strains CYR32-6, respectively, allelism tests of these three translocation lines were also done. It showed that three translocation lines were excellent resource resistance. The V9128-1 resistance to CYR30, CYR32-6 and Su-4 were all controlled by one dominant gene, resistance to CYR31 were controlled by one dominant gene and one recessive gene, independently, single dominant gene conferring resistance to these four dominant races (or single spore strains) in V9128-3, two complementary dominant genes conferring resistance to both CYR32-6 and Su-4, one dominant gene and one recessive gene conferring independently or single dominant gene to confer resistance to CYR31 in V3; V9128-1 and V9128-3 contain same or tightly linked genes conferring resistance to CYR31, CYR32-6 and Su-4, V9128-1 and V9128-3 contain different genes conferring resistance to CYR30, CYR32-6 and

基金项目: 教育部长江学者和创新团队发展计划(No. 200558)

作者简介: 侯璐, 女, 1983年生, 博士研究生, 研究方向为植物抗病遗传, email: mantou428@163.com

* 通讯作者(Author for correspondence), email: jingjinxue@163.com, Tel: 029-87092434; 收稿日期: 2008-06-27

Su-4 to V3, and contain one same or tightly linked gene confer resistance to CYR31.

Key words: wheat; *Haynaldia villosa*; translocation lines; resistance to stripe rust; genetic analysis

小麦条锈病是由小麦条锈菌 *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* 引起的全球性重要病害之一,具有分布广泛,大面积爆发流行的特点,其多次间歇性爆发曾使我国小麦严重减产^[1-2]。大量研究和实践证明,品种抗锈性的丧失是导致我国小麦条锈病周期性大流行的最主要原因^[3],因此,寻找新抗源、选育新的抗条锈病品种,并保持持久抗病性,已成为小麦抗条锈病研究的焦点^[4]。

小麦的野生近缘植物是小麦宝贵的基因资源库,通过远源杂交培育小麦异附加系、代换系和易位系,是利用外源种质改良小麦的重要途径,簇毛麦(*Hayaldia villosa* 2n=14VV)对全蚀病、眼斑病、小麦条斑病毒(WSMV)的传媒癭蚜、叶枯病和大麦黄矮病(BYDV)具有较高的抗性,特别是对绝大多数白粉病生理小种免疫或高抗,是小麦品种改良的重要外源基因供体,也是近年来育种工作者比较关注的野生物种^[5-7]。

南京农业大学细胞遗传实验室于20世纪70年代中期即开始致力于将簇毛麦的多种抗病性导入普通小麦,在育成抗小麦白粉病异附加系6V和异代换系6V(6A)的基础上^[8-10],又进一步育成了高抗白粉病的6VS/6AL易位系,并将抗白粉病基因 *Pm21* 定位于6AS上^[11-12],刘萍等^[13]和李桂萍等^[14]报道了小麦-簇毛麦6VS/6AL易位系抗病性及易位染色体在不同小麦遗传背景中的传递规律。傅杰等^[15]通过普通小麦与簇毛麦杂交形成一系列的代换系、易位系和附加系,成为开发利用这一优秀种质资源基础试材;井金学等^[16]对其中一些杂交后代进行了抗条锈性分析,认为簇毛麦的抗条锈基因有较强的传递性,可从杂交后代中选出稳定的抗锈个体;周新立等^[17-18]对两个易位系进行遗传学分析后,将其中一个易位系的抗条锈基因利用SSR分子标记定位于3BS上;侯璐等^[19]也对两个小簇麦易位系进行了遗传分析,发现其中含有丰富的抗条锈病基因。本研究对三个小麦-簇毛麦易位系的抗条锈病基因进行遗传和基因关系分析。

1 材料与方法

1.1 供试材料

小麦-簇麦易位系V9128-1和V9128-3是从小簇麦杂交后代中筛选出的一些具有簇毛麦农艺性状

和高抗条锈病白粉病的株系^[15],小麦-簇毛麦易位系V3来自南京农业大学;感病对照品种铭贤169由本研究室保存,三个易位系与铭贤169正反交获得F₁、F₂及BC₁F₁代群体,V9128-1、V9128-3、V3半双列杂交获得F₂代群体。

条锈菌生理小种CYR29、CYR30、CYR31、CYR32和水源致病类型Su-4、Su-11、Su-14以及单孢菌系CYR32-6,由本研究室提供。应用单孢分离法^[20]得到单孢菌系,经中国鉴别寄主鉴定确认,并选取合适单孢菌系繁殖供试。

1.2 方法

1.2.1 育苗:亲本、F₁代各播10~20粒,遗传分析所用F₂代材料每份播种约200粒,BC₁F₁代材料每份约40粒。所有供试植物材料种子先用1:100的双氧水溶液浸种24h,待其萌芽后播种在口径为10cm的小花盆内,每盆种15~20粒,置于温室按常规方法培育。

1.2.2 接种与培育:待小麦幼苗第1片叶充分展开、第2片叶露尖时采用涂抹接种法。接种完成后,将小麦幼苗放置于温度为10±1℃保湿箱内24h,移至温室培养,温室温度控制在16±1℃,相对湿度为80%,光照时间16h/d,光照强度9000lx。

1.2.3 调查与统计分析:待对照感病品种铭贤169充分发病时调查反应型。反应型调查根据11级标准,即0、0⁻、0⁺、1、1⁺、2、2⁺、3⁻、3、3⁺、4,根据双亲、F₁、F₂和BC₁F₁代侵染级别及各级侵染数目划分抗感类型^[21]。统计F₂和BC₁F₁各株系植株的抗感分离比例,实测比值与期望比值的符合程度用 χ^2 ($\leq \chi^2_{0.05}$)进行适合性测验,确定最适合的分离比率,明确供试品种对特定小种抗条锈性的基因数目及遗传特点,进而确定各易位系品种所含的抗条锈病基因数目及其关系^[22]。

2 结果与分析

2.1 三个小麦-簇毛麦易位系的抗条锈性评价

用CYR29、CYR30、CYR31、CYR32、CYR32-6、Su-4、Su-11和Su-14接种各供试材料,鉴定结果表明,易位系V9128-1、V9128-3和V3除对CYR32表现抗病性分化^[23]外,对八个条锈菌生理小种(菌系)均表现良好的抗病性,是一类优秀的抗病种质资源(表1)。

表 1 小麦-簇毛麦易位系的抗条锈性评价

Table 1 Resistance evaluation of translocation lines to stripe rust

亲本 Parent	菌系 Pathotype							
	CYR29	CYR30	CYR31	CYR32	CYR32-6	Su-4	Su-11	Su-14
V9128-1	0	0	0	0(3),1(1),2(7)	0	0	0	0
V9128-3	0,0;	0;	0,0;	0(5),1(3),2(3)	0	0	0,0;	0,0;
V3	0;	0;	0	0;(5),1(2)	0	0;	0;	0,0;
铭贤 169 Mingxian169	4	4	4	4	4	4	4	4

2.2 易位系 V9128-1 对四个条锈菌生理小种的抗病性遗传分析

分析结果表明, V9128-1 的反应型均为 0 型, 呈抗病反应, 感病亲本铭贤 169 (以下表格中均以 M169 表示) 为 4 型, 呈高感病反应, F_1 代呈抗病反应, 反应型为 0~0; 型, F_2 代抗感分离明显, 抗病类型多为 0~0; 型, 感病类型多为 3~4 型。V9128-1 接种 CYR30 的 F_2 群体卡方测验符合 3R:1S 的分离比例, F_1 与感病亲本杂交 BC_1F_1 群体卡方测验符合 1R:1S 的理论比例, 与抗病亲本杂交 BC_1F_1 代群体

全部呈抗病反应; 接种 CYR32-6 的 F_2 群体卡方测验亦符合 3R:1S 的分离比例; 接种 CYR31 的两个 F_2 群体卡方测验均符合 13R:3S 的分离比例, F_1 与感病亲本杂交创建的 BC_1F_1 代群体的抗感分离比符合 1R:1S 比例, 与抗病亲本杂交 BC_1F_1 代群体全部呈抗病反应; 接种 Su-4 的 F_2 群体卡方测验亦符合 3R:1S 的分离比例(表 2)。从以上结果可以看出, V9128-1 对 CYR30、CYR32-6 和 Su-4 的抗病性由 1 对显性基因控制, 对 CYR31 的抗病性由 1 显 1 隐 2 对基因独立控制。

表 2 V9128-1 对四个条锈菌系的抗病性遗传分析结果

Table 2 Inheritance analysis of V9128-1 resistance to the four dominant races

亲本及组合 Parent and cross combination	世代 Generation	菌系 Pathotype	抗/感株数 No. of R/S plants	期望比 Expected ratio	卡方/概率值 χ^2/P value
V9128-1	P_1	CY30	11/0		
M169	P_2		0/9		
V9128-1/M169	F_1		10/0		
V9128-1/M169	F_2		247/92	3:1	0.7168, $P > 0.25$
V9128-1/M169//M169	BC_1F_1		21/19	1:1	0.0250, $P > 0.75$
V9128-1/M169//V9128-1	BC_1F_1		23/0		
V9128-1	P_1	CY31	15/0		
M169	P_2		0/10		
V9128-1/M169	F_1		16/0		
M169/V9128-1	F_1		12/0		
V9128-1/M169	F_2		165/35	13:3	0.1300, $P > 0.50$
M169/V9128-1	F_2		200/48	13:3	0.0270, $P > 0.75$
V9128-1/M169//M169	BC_1F_1		23/20	1:1	0.0930, $P > 0.75$
V9128-1/M169//V9128-1	BC_1F_1		15/0		
V9128-1	P_1	CY32-6	15/0		
M169	P_2		0/13		
V9128-1/M169	F_1		11/0		
V9128-1/M169	F_2		183/62	3:1	0.0014, $P > 0.90$
V9128-1	P_1	Su-4	9/0		
M169	P_2		0/7		
V9128-1/M169	F_1		8/0		
M169/V9128-1	F_1		9/0		
V9128-1/M169	F_2		210/70	3:1	0.0000, $P \geq 0.95$

Note: $\chi^2_{0.05} = 3.84$. The same as below.

2.3 易位系 V9128-3 对四个条锈菌生理小种的抗病性遗传分析

分析结果表明, V9128-3 的反应型为 $0 \sim 0$; , 呈抗病反应, 感病亲本铭贤 169 为 4 型, 呈高感病反应, F_1 代呈抗病反应, 反应型为 $0 \sim 0$; , F_2 代抗感分离明显, 抗病类型多为 $0 \sim 0$; , 感病类型多为 $3 \sim 4$ 型(表 3)。V9128-3 接种 CYR30 的三个 F_2 群体(二个正交, 一个反交)卡方测验均符合 3R:1S 的分离比例, F_1 与感病亲本杂交 BC_1F_1 群体卡方测验符合 1R:1S 理论比例, 与抗病亲本杂交 BC_1F_1 代群体全部呈抗病反应; 接种 CYR32-6 的 F_2 群体卡方测验亦

符合 3R:1S 的分离比例; 接种 CYR31 的两个 F_2 群体卡方测验均符合 3R:1S 的分离比例, F_1 与感病亲本杂交创建的 BC_1F_1 代群体的抗感分离比符合 1R:1S 比例, 与抗病亲本杂交 BC_1F_1 代群体全部呈抗病反应; 接种 Su-4 的五个 F_2 群体(三个正交, 二个反交)卡方测验亦均符合 3R:1S 的分离比例, F_1 与感病亲本杂交创建的 BC_1F_1 代群体的抗感分离比符合 1R:1S 比例, 与抗病亲本杂交 BC_1F_1 代群体全部呈抗病反应(表 3)。以上结果表明, V9128-3 对 CYR30、CYR32-6、CYR31 和 Su-4 的抗病性均由 1 对显性基因控制。

表 3 V9128-3 对四个条锈菌系的抗病性遗传分析结果

Table 3 Inheritance analysis of V9128-3 resistance to the four dominant races

亲本及组合 Parent and cross combination	世代 Generation	菌系 Pathotype	抗/感株数 No. of R/S plants	期望比 Expected ratio	卡方/概率值 χ^2/P value
V9128-3	P_1	CYR30	15/0		
M169	P_2		0/11		
V9128-3/M169	F_1		14/0		
M169/V9128-3	F_1		11/0		
V9128-3/M169	F_{2-1}		265/98	3:1	0.6700, $P > 0.50$
	F_{2-2}		242/96	3:1	1.9100, $P > 0.10$
M169/V9128-3	F_2		300/94	3:1	0.2200, $P > 0.50$
V9128-3/M169//M169	BC_1F_1		25/23	1:1	0.0210, $P > 0.75$
V9128-3/M169//V9128-3	BC_1F_1		21/0		
V9128-3	P_1	CYR31	14/0		
M169	P_2		0/10		
V9128-3/M169	F_1		15/0		
M169/V9128-3	F_1		17/0		
V9128-3/M169	F_{2-1}		134/45	3:1	0.0019, $P > 0.90$
	F_{2-2}		262/84	3:1	0.0620, $P > 0.75$
V9128-3/M169//M169	BC_1F_1		27/24	1:1	0.0780, $P > 0.75$
V9128-3/M169//V9128-3	BC_1F_1		27/0		
V9128-3	P_1	CYR32-6	10/0		
M169	P_2		0/10		
V9128-3/M169	F_1		13/0		
M169/V9128-3	F_1		17/0		
V9128-3/M169	F_2		118/47	3:1	0.8900, $P > 0.50$
V9128-3	P_1	Su-4	15/0		
M169	P_2		0/11		
V9128-3/M169	F_1		16/0		
M169/V9128-3	F_1		13/0		
V9128-3/M169	F_{2-1}		140/57	3:1	1.4200, $P > 0.10$
	F_{2-2}		232/90	3:1	1.3400, $P > 0.10$
	F_{2-3}		302/114	3:1	1.1600, $P > 0.25$
M169/V9128-3	F_{2-1}		132/43	3:1	0.0019, $P > 0.90$
	F_{2-2}		159/60	3:1	0.5500, $P > 0.25$
V9128-3/M169//M169	BC_1F_1		33/34	1:1	0.0150, $P > 0.90$
V9128-3/M169//V9128-3	BC_1F_1		33/0		

2.4 易位系 V3 对条锈菌生理小种 CYR31、CYR32-6 和 Su-4 的抗病性遗传分析

分析结果表明, V3 的反应型为 0~0₂, 呈抗病反应, 感病亲本铭贤 169 为 4 型, 呈高感病反应。接种 CYR32-6 的 F₂ 群体卡方测验符合 9R:7S 的分离比例; 接种 CYR31 的 F₂ 群体卡方测验既符合 13R:3S ($\chi^2 = 1.024 < \chi^2_{0.05} = 3.84$) 的分离比例, 又符合 3R:1S

($\chi^2 = 1.062 < \chi^2_{0.05} = 3.84$) 的分离比例; 接种 Su-4 的 F₂ 群体卡方测验符合 9R:7S 的分离比例(表 4)。从以上结果可以看出, V3 对 CYR32-6 和 Su-4 的抗病性都是由 2 对显性基因互补作用控制; 对 CYR31 的抗病性由 1 显 1 隐 2 对基因独立控制或由 1 对显性基因控制。

表 4 V3 对 CYR31、CYR32-6 和 Su-4 的抗病性遗传分析结果

Table 4 Inheritance analysis of V3 resistance to the stripe rust CYR31、CYR32-6 and Su-4

亲本及组合 Parent and cross combination	世代 Generation	菌系 Pathotype	抗/感株数 No. of R/S plants	期望比 Expected ratio	卡方/概率值 χ^2/P value
V3	P ₁	CYR31	10/0		
M169	P ₂		0/12		
V3/M169	F ₂		166/46	13:3/3:1	1.0240, $P > 0.1$ / 1.0620, $P > 0.1$
V3	P ₁	CYR32-6	11/0		
M169	P ₂		0/8		
V3/M169	F ₂		217/195	9:7	2.0000, $P > 0.1$
V3	P ₁	Su-4	11/0		
M169	P ₂		0/9		
V3/M169	F ₂		113/87	9:7	0.0051, $P > 0.9$

2.5 三个易位系抗条锈性基因关系分析

V9128-1 与 V9128-3 杂交创建的 F₂ 群体分别接种 CYR32-6、CYR31 和 Su-4 后全部表现为抗病而没有出现感病; V9128-1 与 V3 杂交创建的 F₂ 群体分别接种 CYR30、CYR32-6 和 Su-4 后均出现了抗感分离, 接种 CYR31 后全部表现为抗病, 利用 CYR30、CYR32-6 和 Su-4 菌系分析时, V9128-1/V3 组合的 F₂ 代群体卡方测验均符合 57R:7S 的分离比例, 即符合 3 对显性基因(其中 2 对基因表现累加作用)的分离比; V9128-3/V3 组合的 F₂ 代群体分别接种 CYR30、CYR32-6 和 Su-4 后都出现了抗感分离, 接种 CYR31 后全部表现为抗病, 接种 CYR30 卡方测验符合 57R:7S ($\chi^2 = 1.37 < \chi^2_{0.05} = 3.84$) 和 55R:9S ($\chi^2 = 0.076 < \chi^2_{0.05} = 3.84$) 的分离比例, 既符合 3 对显性基因(其中 2 对基因表现累加作用)的分离比, 又符合 1 对显性基因和 2 对隐性基因作用的分离比, 接种 CYR32-6 和 Su-4 卡方测验均符合 57R:7S 的分离比例, 即符合 3 对显性基因(其中 2 对基因表现累加作用)的分离比(表 5)。

以上结果表明, V9128-1 与 V9128-3 对 CYR32-6、CYR31 和 Su-4 都含有相同或紧密连锁的抗病基因, 两者与 V3 抗菌系 CYR30、CYR32-6 和 Su-4 的基因都不同, 均含有相同或紧密连锁的抗 CYR31 的基因。

3 讨论

本试验所用材料小麦-簇毛麦易位系 V9128-1、V9128-3 和 V3 的全称和系谱尚不清楚, 还有待进一步研究。

对后代群体抗、感类型的划分是进行品种抗性遗传、确定基因数目的关键, 在常规抗性鉴定中, 通常简单地采用 0~2 型作为抗病, 3~4 型作为感病类型的标准进行小种鉴定和抗源筛选, 这种机械的划分忽视了微效基因的作用, 是一种人为的实用性标准, 实践证明该标准不可套用于遗传分析中^[24], 本研究参考刘孝坤^[21]的抗、感类型的划分标准, 根据双亲、F₁、F₂ 和 BC₁F₁ 代侵染级别及各级侵染数目划分抗、感类型。

表 5 三个易位系间双列杂交组合 F_2 代群体对四个条锈菌系的抗感分离情况Table 5 F_2 seedlings resistance of diallels crosses from three translocation lines to tested pathotypes of four dominant races

组合 Cross combination	菌系 Pathotype	抗/感株数 No. of R/S plants	期望比 Expected ratio	卡方/概率值 χ^2/P value
V9128-1/V3	CY30	252/26	57:7	0.560, $P>0.25$
V9128-3/V3		241/37	57:7/55:9	1.370, $P>0.10/0.076$, $P>0.75$
V9128-1/V9128-3	CY31	223/0		
V9128-1/V3		256/0		
V9128-3/V3		247/0		
V9128-1/V9128-3	CY32-6	163/0		
V9128-1/V3		290/27	57:7	1.670, $P>0.10$
V9128-3/V3		326/36	57:7	0.270, $P>0.50$
V9128-1/V9128-3	Su-4	230/0		
V9128-1/V3		295/30	57:7	0.085, $P>0.75$
V9128-3/V3		190/21	57:7	0.120, $P>0.50$

两亲本杂交可以互为父母本,在小麦品种抗条锈基因遗传分析中通常是以抗病亲本作母本,也有学者是以感病亲本作母本。作者认为如果抗病亲本的抗病性状的遗传不受细胞质控制,无论用抗病亲本或感病亲本作母本,理论上差异很小。本研究主要以抗病亲本作母本,多处遗传分析中同时使用了正交和反交后代群体,结果一致,且本研究进行了 BC_1F_1 代群体验证,证明了结果的可靠性。

本研究采用多小种分别接种鉴定分析 V9128-1、V9128-3、V3 中抗条锈基因组成,明确各易位系对于不同的条锈菌小种所对应的抗病基因不同。对四个菌系的遗传分析结果表明,V9128-1 中至少含有 1 显 1 隐 2 对抗条锈病基因,V9128-3 至少含有 1 对显性抗条锈病基因,V3 中至少含有 2 对抗条锈病基因,且 V9128-1 和 V9128-3 抗病基因间仅在所测小种 CYR31 上有差别,其余相同,而两者与 V3 抗病基因存在较大差异;等位性分析表明,V9128-1 与 V9128-3 对 CYR32-6、CYR31 和 Su-4 都含有相同或紧密连锁的抗病基因,尽管不确定 V3 中抗 CYR31 的隐性基因,仍可推测 V9128-1 和 V9128-3 中的抗 CYR31 的显性基因与 V3 中的抗 CYR31 的显性基因相同或连锁,两者与 V3 抗病基因间仅有 1 对相同或连锁。总之这三个易位系所包含的抗条锈性基因不尽相同。此外,这三个易位系各自所含的抗病基因复杂,其中两个品种的抗病基因聚合在一起时的相互关系,还有待进一步研究。采用多小种评价

和等位性分析相结合的分析方法可以使寄主品种的抗病性基因更加明确。V9128-1 与 V9128-3 为姊妹系,其抗病基因大多相同,但其在自交过程中由于变异也产生一些彼此不同的基因,而 V3 则是完全不同的易位系,其抗病基因与前两者存在较大的差异。

参 考 文 献(References)

- [1] 李振岐,曾士迈. 中国小麦锈病. 北京:中国农业出版社, 2002:41-50
- [2] Wan A M, Zhao Z H, Chen X M, et al. Wheat stripe rust epidemic and virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China in 2002. *Plant Disease*, 2004, 88(8): 896-904
- [3] 万安民,牛永春,吴立人,等. 1991~1996 年我国小麦条锈菌生理专化研究. *植物病理学报*,1999,29(1):15-20
- [4] 杨作民,唐伯让,沈克全,等. 小麦抗病育种的战略问题——小麦对条锈病、白粉病第二线抗源的建立和利用. *作物学报*, 1994,20(4):385-394
- [5] 李洪杰,朱至清. 簇毛麦的利用价值和染色体操作. *植物学通报*,1999,16(5):504-510
- [6] Zhong G Y, Qualset C O. Allelic diversity of high-molecular weight gluten in protein subunits in natural populations of *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 86(7): 851-858
- [7] Blanco A, Simeone R, Resta P, et al. Genomic relationships between *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy and *D. hordeaceum* (Cosson et Durieu) Candargy. *Genome*, 1996, 39: 83-92
- [8] 刘大钧,陈佩度,吴沛良,等. 硬粒小麦-簇毛麦双倍体. *作物学报*,1986,12(3):155-162

- [9] 裴广铮,陈佩度,刘大钧. 小麦与簇毛麦杂种后代抗白粉病株系的细胞遗传学分析. 南京农业大学学报,1986(1):1-9
- [10] 董凤高,陈佩度,刘大均,等. 普通小麦-簇毛麦异附加系和异代换系的 C-分带鉴定. 遗传学报,1992,19(6):510-512
- [11] 齐莉莉,陈佩度,刘大钧,等. 小麦白粉病新抗原——基因 Pm21. 作物学报,1995,21(3):257-262
- [12] Chen P D, Qi L L, Zhou B, et al. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91 (6/7): 1125-1128
- [13] 刘萍,杨宝军,陈佩度,等. 普通小麦-簇毛麦 6VS/6AL 易位系抗病性在不同小麦遗传背景中的传递. 南京农业大学学报,2004,27(2):1-5
- [14] 李桂萍,陈佩度,张瑞奇,等. 小麦-簇毛麦 6VS/6AL 易位染色体在不同小麦背景中的遗传稳定性及其在配子中的传递. 麦类作物学报,2007,27(2):183-187
- [15] 傅杰,周荣华,陈漱阳,等. 小簇麦新种质的品质、抗病性及分子细胞遗传学研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2001,29(6):1-8
- [16] 井金学,傅杰,商鸿生,等. 三个小麦野生近缘种抗条锈性传递的初步研究. 植物病理学报,1999,29(2):147-150
- [17] 周新力,胡茂林,邵军民,等. 小麦-簇毛麦易位系的抗条锈性遗传分析. 植物遗传资源学报,2008,9(1):51-54
- [18] 周新力,吴会杰,张如佳,等. 来自簇毛麦抗条锈病新基因的 SSR 标记. 植物病理学报,2008,38(1):69-74
- [19] 侯璐,杨敏娜,丁朋辉,等. 两个小簇麦易位系的苗期抗条锈性遗传分析. 麦类作物学报,2008,28(3):393-396
- [20] 李振岐,商鸿生. 小麦条锈病及其防治. 上海:上海科学技术出版社,1989:214
- [21] 刘孝坤. 小麦抗源对条锈病的抗性遗传研究初报. 植物保护学报,1988,15(1):33-39
- [22] 何家泌. 植物抗病遗传学. 北京:中国农业出版社,1994:215-222
- [23] 井金学,商鸿生,李振岐,等. 小麦品种抗条锈性分化的初步研究. 植物病理学报,1997,27(1):9-16
- [24] 淦爱华,蔺瑞明,徐世昌,等. 中国小麦条锈菌鉴别寄主丰产 3 号抗条锈性遗传分析. 植物保护学报,2006,33(4):369-373