

小麦对条锈病水平抗性育种方法研究 ——准水平抗性材料的搜集和筛选^①

杨作民^②

(植物科学技术学院)

摘 要 根据前人思路及经验,从量的概念出发,搜集到准水抗材料 170 份。抗性鉴定结果表明,其中 59 份表现高抗及良好水平特性。33 份表现 p,s/0 型反应,水平特性较好。17 份表现垂直特性。9 份表现苗期高感。并对各种类型的准水抗材料的应用前景进行了讨论。

关键词 小麦; 条锈; 准水抗材料

中图分类号 S332.2

Studies on Breeding for Horizontal Resistance Against Wheat Stripe Rust —— Collection of and Screening for Materials That Might Possess Horizontal Resistance

Yang Zuomin

(College of Plant Science and Technology)

Abstract Based on the idea and experience of previous authors, as well as the concept of quantitative resistance, 170 candidate entries of wheat that might possess horizontal resistance against stripe rust (*Puccinia striiformis*) were collected and tested with different races of the pathogen. Results of seedling and adult plant (some entries) tests for resistance indicated that 59 entries were highly resistant, with no or little race specificity, 33 entries gave p,s/0 type reaction, showing horizontal tendency. 17 entries showed vertical resistance, and 9 entries were highly susceptible during the seedling stage. The prospect of the utilization of different types of candidate horizontally resistant materials was also discussed.

Key words wheat; stripe rust; candidate horizontally resistant material

作物品种抗病性的丧失从来是困扰着育种工作者的一大难题。自 Vanderplank 于 1963 年发表其水平抗性学说^[1]以来,人们普遍认识到抗病性之所以丧失,关键在于抗病性的小种特异性(race-specificity)。因而寻求并利用非小种特异性的水平抗性似乎是最理想的选择。

但是,许多年过去了,至今对大多数作物而言,仍无一套公认的、完整的、行之有效的水平抗性品种选育方法。究其原因,主要是除定义上的概念(即非小种特异性)清楚外,对于水

收稿日期: 1996-11-12

①自然科学基金资助项目 39230260

②杨作民,北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区),100094

平抗性究竟还具备哪些特点可以作鉴定指标,人们的看法并不一致,因而具体作法也各不相同。归纳起来,有关水平抗性材料(定义以外的)其它特点的概念,大都是从垂直抗性材料的特点出发,反其道而行之,推论认为凡具有与它们相反特点的材料,可能具有水平特性。但是,基于“逆定理”不一定成立的道理,这些论点还有待实验的证实。

较早期的一种看法是:由于垂直抗性是质量性状,在遗传上是单基因或寡基因遗传,由主效基因所控制,因而由微效基因所决定的,多基因遗传的数量性状抗性则应是水平的。但文献上也有相反的报道;有些水平抗性是由主效基因决定的。

另一种观点是根据发病程度的轻重来界定两种抗性。由于垂直抗性常表现“绝对”抗病,即苗期/成株均表现高度抵抗(称全期抗病,暂以 0/0 代表苗期/成株反应,下同),因而凡介于它与绝对感染(S/S)之间的各种层次的抗病反应均有可能是水平抗性,包括 S/0 型的成株抗性、田间抗性(field resistance)或一般抗性(general resistance, Hooker, 1967);和 S/R 型的相对抗性(relative resistance, Zadoks, 1972)数量抗性(quantitative resistance, Zadoks, 1972)或部分抗性(partial resistance, Turkersteen, 1973)^[2]。推而广之,R/0 型或 R/R 型的抗性亦应属于此类。

再有一种观点是从流行学的理论出发,认为病害慢发性有可能是非小种特异性的。关于慢锈性(slow rusting)、慢粉性(slow mildewing)的报道,早有文献记载。这类特性其实属于感染范畴。只有由于它们发展较慢,有利于降低病害为害程度,可减少病害所造成的损失。从垂直或水平的角度分析,垂直抗性之所以容易丧失,关键在于它们的应用、推广能够对病原物生理小种群产生选择压力,引起小种群组成比重的变化,使老小种比重下降,新小种比重上升,最后导致抗病性丧失。而慢发性反应由于它本身属于感染类型,不会产生选择压力,因而也不会引起小种群组成比重的变化,故可能也不易丧失。

另外一种抗性可称之为温敏型抗性,Sharp(1968)在高低两种不同昼/夜温度层次下鉴定小麦对条锈病的抗性。发现有些材料在高、低两种温度条件下均表现抗病,另外一些则在低温条件下表现感染,在高温条件下表现抗病。他认为后一种抗性可能是水平的。

以上几种抗性,不论是轻病型、慢病型或高温型,均带有相对的,量的特点,因而均应归属于数量抗性范畴,也可视作广义的部分抗性。

最后一种观点是英国剑桥的 Roy Johnson 提出的。他于 1979 年首先使用“持久抗性(durable resistance)”一词。认为不论抗性的机制为何,是垂直或水平的,决定它的基因是主效或微效的,只要某一品种在较大面积上在较长时间内无丧失抗性迹象,即可认为它具有持久抗性,就值得利用。这一名词虽然带有实用主义色彩,但却更直观,更有目的性,因而近年渐为人们所认同。

数十年来人们对水平抗性育种的探索可用下列工作代表。

1)一般抗性选育 据 Loegering 1984 年介绍,美国有人进行一般抗性育种。采用等距点播,在田间进行多次成株抗性记载的办法,选择 5%病害发展最慢的单株,兼顾农艺性状,进行轮回选择。

2)微效基因抗性选择

①1970 年 Lupton 和 Johnson 以严重度(叶片上孢子堆所占面积%)为指标,进行小麦成株抗条锈病选择。用低严重度的 Little Joss 与农艺性状好但高严重度的 Nord Desprez 杂

交,连续3年选择低严重度单株,最后使后代群体严重度分布明显降低^[3]。

②1979年Sharp等以中感条锈病小麦为材料,用感病亲本×感病亲本。连续5年从分离群体中选择最轻病株,最后在F6代得到抗病材料^[4]。

3)轻病型材料的选育—与2类似。

①Robinson(1976)的工作采用随机多交、轮回选择的办法选育对条锈病具水平抗性的小麦^[5]。他的策略是用强毒性小种接种,在克服了主效基因抗性的条件下选择轻病株(不选感病株)。

②Winzeler的工作(1992)抗病对象为小麦条锈病。他的作法与Robinson的作法有类似之处,但他采用弱毒性小种接种,在后代中选择轻病株,不选无病株。

CIMMYT的作法与上述两者类似,即用多小种混合接种,选择轻病株,不选无病株及感病株。

4)慢病型材料的选育

Villarel(1984)从IRRI的大量水稻种质材料中选择慢瘟性水平最高的8个材料,研究它们的慢瘟性指标,包括孢子堆多寡、大小、潜育期长短、产孢期长短、产孢量大小等,发现它们在这些指标上比感稻瘟病材料大为改善。并认为为了简化工作,可以只用最大孢子堆面积和积累产孢量两个指标。

5)高温抗性材料的选育

Sharp等(1968)在常温(夜/昼温2°/18C)和高温(15°/24C)责任中温度范围下鉴定小麦的抗条锈性。选择只在高温范围下表现抗病的材料。

6)持久抗性的研究

Rajaram等(1993)发现Lr34及Yr18(两者均系主效基因)均具持久抗性。两者均在成株期表现低严重度和中感反应型。且所带有的微效抗病基因越多,严重度也减轻。Lr34与Yr18紧密连锁,因此某一材料如果含有其中之一,很可能也含有另一个基因。此外两基因也与叶尖坏死基因紧密连锁,可以用叶尖坏死性状作为两基因是否存在之指标。

以上各种努力,均获得不同程度的成就。但从至今尚无突破性进展报道,可见水平抗性育种尚未最后成功。

我校曾士迈等自1979年起连续多年对小麦抗条锈病水平抗性进行研究^[6~8],发现平原50麦、陕西蚂蚱麦、农大198、保加利亚E1616等S/MS或S/R型材料多年来抗性变化不大,在方块圃表现蔓延速度较慢。“水抗联鉴”结果表现抗性与年度及地点间互作较小。也曾进行过一些育种工作,但因材料农艺性状不够理想而未能在生产上起作用。

在本研究课题(1993~1996)中,我组分工负责小麦抗条锈病水平抗性育种部分。由于育种工作需要较长年限,目前工作尚处于准水平抗性材料(即可能含有水平抗性的材料)的搜集和筛选阶段。本文是1993年~1995年两年工作初步结果的报道。

1 材料和方法

1)综合前人思路,从量的概念出发,搜集各种层次的准水抗材料及已知水抗材料。

2)对上述材料采用苗期分小种鉴定及成株混小种鉴定以观察它们是否具有水平特点。

其中许多英国材料及以色列材料由于种子到达时间较晚,植株生长不良,未得到成株鉴定结果。以色列材料由于种子量过少未能进行多小种鉴定。鉴定用菌种由中国农科院植保所提供,1993年包括条中25,28,29;1994年包括条中23,25,29及31。接种、鉴定及记载标准依常规,但在苗期鉴定中加用两个符号“s”和“p”。s代表慢,即发病较慢,例如4s表示虽然最后能达到4级,但在对照充分发病时该材料尚处于发展过程中。p代表淡,表现孢子堆稀而小,较同级色淡。我们认为s与p表现量的差异,可能是水平抗性的线索,因而给予较大注意。此外,为了简便起见,用××/××来表示材料的苗期侵染型和成株期侵染型。

3)用少数准水抗材料试配了11个抗×感组合,供进一步研究之用。

2 试验结果

2.1 准水抗材料的收集

根据上述思路,两年共收集到水抗及准水抗材料170份。包括从瑞士联邦农业研究站Winzeler引入的6份,从英国剑桥Johnson引入的33份,从以色列Amitai及Nevo引入的野生二粒小麦92份,及从本校育种材料选出的39份。

2.2 准水抗材料的核查—苗期分小种鉴定及成株鉴定

3年鉴定结果,根据材料苗期及成株期对不同小种的反应,可将它们划分为以下6种类型:

第一类可称为全期高抗型,它们苗期及成株均表现高抗,以0/0表示之。例如表1中的S598及FAP74961,它们对不同小种的反应一致,不表现小种特异性。

表1 1994年水平抗性材料筛选结果举例

类型	名称或代号	系谱	苗鉴小种				成株混小种鉴定
			CYR23	CYR25	CYR29	CYR31	
1. 全期高抗	S598 高代	7 蚰/ M. Huntsman	O(6)	O(5)O;(1)	O(6)	O(7)	0
	FAP74961		O(1)O;- (6)	O;- (7)	O;- (7)	O(6)	0
2. 近全抗	Brigand		O(3)1(3)	2p(6)	-	O;(5)O;+3(1)	0
	Prophet		1(6)2(2)	O;(2)1(4)	O;(8)	O;(6)3(1)	0
3. 近P,S型	T480.2.1	双10//015/Poet	1~2p(6)4(1)	1~2p(5)3p(2)	O(3)2p(1)3p(3)	O(2)2p(3)4-(2)	10 T 1
	T480.2.1.2	双10//015/Poet	O(1)O;(2)1(4)2p(3)	3p(7)	O;- (1)O;~1(4)	O;+(1)3p(4)4p(2)	0
4. P,S型	T480.2.1.1.1	双10//015/Poet	3p(7)	3p(7)	2p(4)	3p(6)4p(1)	0
	T480.2.1.1.2	双10//015/Poet	3ps(6)	2p(7)	2p(7)	3p(6)	0
5. 高感	Norman/411		4ps(7)	4-(6)4(1)	4(6)	1(4)2p(3)	0
	无芒1号		4(2)	4(4)	-	O;- (1)4-(4)	-

第二类接近全期高抗型,但侵染型稍高,且株间、小种间亦有小的差异,以0~2/0表示之。如表1中的Brigand和Prophet。统计时归入第一类。

第四类苗期呈p或s反应,成株呈0级,株间、小种间差异较小,呈水平倾象,以p、s/o表示之。如表1中的T480.2.1.1.1和T480.2.1.1.2。

第三类接近 p, s 型, 但株间及小种间差异较大, 统计时暂归入第四类。

由于第三、四类材料表现年度间有差型, 说明它们可能对不同环境条件敏感, 故亦可称之为环境敏感型。

第五类苗期呈现 4 级, 成株呈 0 级, 小种间差异较小, 以 4/0 表示之, 如表 1 中的 Norman/411 和无芒 1 号。

第六类材料表现明显的小种间差异, 故归入垂直抗性型。

供试材料具体鉴定结果如下:

1993 年对 6 份瑞士材料鉴定结果表明, 其中 4 份苗期表现小种特异性, 成株表现免疫。只有两份材料, FAP 74961 及 75493, 未表现小种特异性, 但表现全期高抗(0/0)。1994 年结果相同(表 2)。两个 F₁ 组合成株反应亦为 0, 它们究竟是否真正具有水平抗性, 尚有待用更多小种鉴定。

表 2 1994 年一些据称对条锈菌具水平抗性或持久抗性材料的分小种鉴定结果

材料	苗 鉴 小 种					成株混菌 小种鉴定
	CYR23	CYR25	CYR28	CYR29	CYR31	
瑞士 Winzeler 水抗材料						
FAP 74961	0(1) ³ 0;-(6)	0;-(7)		0;-(7)	0(6)	0
FAP 75141 ^①		0(5)1(1)	4-(7)	0;(7)		0
FAP 75428 ^①	0;(6)3p(1)	3-4(7)	0;-(5)0;(2)	0		
FAP 75481 ^①	0;=(4)0;(2)	4(6)	0;-(7)	0		
FAP 75493	0(6)	0(3)0;=(6)		0(4)0;=(3)	0(6)0;-(1)	0
FAP 75517 ^①		0;(3)3-(4)	4-(6)4(1)	0(3)0;(3)		0
美国 Johnson 持久抗性材料						
Avocet(3)	3(1)	3(1)		-	0;(3)	0
Bezostaia 1(4)	4(2)	4(4)		-	0;-(1)4-(4)	-
Bounty	0;(1)	1(1)		-	0;-(2)	0
Fenman		1(1)2(1)			0;(1)	0
Maris						
Huntsman	0;(1)1(1)	-		-	0;(2)	0
Mercia	1(6)4(1)	0;(6)		0(2)0;-(4)	0;-(5)0;(2)	0

注:(1)为 1993 年鉴定结果;(2)()内数字为株数;(3)是 Anza 之姊妹系, WW15 之衍生物, 因而可能含有连锁持久抗性基因 Yr18 及 Lr34;(4)含有 Lr34, 因而可能含有 Yr18。

英国材料中有 6 份据说含有持久抗性。鉴定结果(表 2)除 Avocet 苗期表现 3 级, Bezostaia 1 苗期表现 4 级外, 其余 4 份均表现全期高抗(0/0 或 0~1/0)。其余 27 份的苗期鉴定结果是苗期全抗的 13 份, 全感或大部感染的 3 份, 表现 2p 或 3p 的 3 份。呈明显小种特异性的 8 份。

野生二粒小麦苗期鉴定结果见表 3。92 份材料中表现 0~0 的 24 份, 2~3p 级 5 份, 4p-4s 级 13 份, 4 级 50 份。

表3 1994年92份野生二粒小麦苗期抗条鉴定结果

来源	小种	总数	0~0;	2~3p	4p,4s,4-	4
Amitai*	CYR29	77	23	2	8	44
Nevo**	CYR31	15	1	3	5	6
小计		92	24	5	13	50

* 以色列 Bet Dagan Volcani Center 植保所 ** 以色列 Haifa 大学

本校 39 份育种材料中全期高抗材料 16 份,大部感染材料 4 份,呈明显小种特异性材料 5 份,呈 p,s 反应的 12 份,抗性分离的 2 份。特别应注意的是 1993 年与肖悦岩共同选择的 3 个组合 10 个水抗单株后代,大部呈列 p,s 反应,且水平特性表现较明显,有可能是一种新的水平抗性类型。

3 讨论

1) 综观 170 份准水抗材料的鉴定结果,全期高抗的(0/0 或 0~1/0 型)占 59 份,它们表现很好的水平特性。但由于它们表现全期抗病,究竟是否没有小种特异性,还有待用更多小种测定。

2) p,s/o 型材料用不同小种鉴定结果,表现一定的水平趋势。但它们大多表现成株免疫,是否会因选择压力而导致抗性丧失还需进一步研究。

3) 苗期感染型材料只有 9 个(另 50 个野生二粒小麦由于缺乏成株鉴定结果无法评论),这可能与过去选择材料时偏重高抗材料有关。鉴于含有持久抗性基因的 Avocet 和 Bezostaia 1 苗期反应大多属于高侵染型类型,今后搜集材料应扩大范围,注重 S/O 或 S/R 型材料的选择。对 p,s/o 型材料应继续选株纯化,应用更多小种鉴定。亦要采用多记次载的办法观察病情发展快慢的差异。

参 考 文 献

- 1 Vanderplank J E. Disease resistance in plant. Academic Press New York, 1969
- 2 Jacobs T, Parlevliet J E. Durability of disease resistance. Kluwer Academic Publishers. Wageningen, 1993
- 3 Lupton F G H, Johnson R. Breeding for mature plant resistance to yellow rust in wheat. Appl Biol, 1970,60:137~143
- 4 Sharp 农牧渔业部科技司、中国农业科学院植保所,国外农业科技资料,小麦条锈病及其它病害研究,1983
- 5 Robinson, R. A. Plant pathosystems Berlin; Springer-Verlag. 1976
- 6 曾士迈. 小麦对条锈病的水平抗性研究初报. 植物保护学报,1979,(6):1~10
- 7 曾士迈. 小麦条锈病水平抗性多点联合鉴定方法的研究初报. 中国农业科学,1981,(4):58~67
- 8 曾士迈. 小麦条锈病水平抗性育种方法研究之一:随机多交(简报),北京农业大学学报,1990,16(增刊):149~150