

## 小麦品种 Libellula 和咸农4号数量抗条锈病的 抗性组分遗传研究

王海红 李国辉 冯晶 周宇 郭庆港 孙剑 张忠军

(中国农业大学 农学与生物技术学院, 北京 100094)

**摘要** 为明确小麦对条锈菌 (*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici*) 数量抗性的几个抗性组分的遗传, 并确定有效的抗性组分, 对 Libellula 和咸农 4 号杂交组合的 7 个世代进行了组织病理学和培养性状观察; 运用遗传估计、路径分析和联合尺度检验的方法进行遗传力、显性度和基因数的估计, 以及组分间的因果关系和基因互作方式的探讨。发现菌落长度和宽度的遗传力较高, 分别为 0.79 和 0.57, 而显性度很低, 分别为 0.02 和 0.11; 两者对菌落面积建成的直接效应分别为 0.55 和 0.40, 间接效应分别为 0.45 和 0.32, 远大于其他组分的直接和间接效应; 尺度检验只有控制菌落长度和宽度的抗病基因才符合加性 (m[d]) 模型。因此, 在 5 个抗性组分中, 菌落长度和宽度可以作为有效的选育抗性材料的抗性组分, 同时筛选工作大大提高了抗性材料的选育和基基标记的效率。

**关键词** 抗性组分; 遗传; 菌落宽度和长度

**中图分类号** S 432.21; S 435.121.42

**文章编号** 1007-4333(2006)05-0021-04

**文献标识码** A

## Components inheritance of quantitative resistance to stripe rust in wheat cultivars, Libellula and Xiannong 4

Wang Haihong, Li Guohui, Feng Jing, Zhou Yu, Guo Qinggang, Sun Jian, Zhang Zhongjun

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract** In order to determine the components inheritance of quantitative resistance to stripe rust and the useful components in two wheat cultivars, seven populations derived from a cross of Libellula and Xian nong 4 which have resistance to *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici*, were studied histopathologically. Heritability, degree of dominance and number of genes were estimated for these characters using genetic estimation. Causality of components and gene action of resistance were also studied using path analyses and joint scaling test. We found that colony length and width had higher heritability (0.79 and 0.57) and lower degree of dominance (0.02 and 0.11). The direct effect of the two components on the area of colony were 0.55 and 0.40 while the indirect effects were 0.45 and 0.32 respectively. These effects exceeded those of the others and only the two components fit the m[d] models. These results indicate that the length and width of colony could be useful among the five resistant components in breeding.

**Key words** resistant component; inheritance; length and width of colony

小麦条锈病是我国小麦的第一大病害,选育和推广种植抗病品种成为控制病害流行的首要措施。几十年来,主要利用质量抗性控制小麦病害,然而,由于新的毒性小种的不断出现,使得这类抗性容易丧失。由微效基因控制的数量抗病性其抗性较为持久<sup>[1-8]</sup>,具有重要的利用价值。

对于谷类作物锈病的数量抗性组分遗传研究认

为控制数量抗性的基因有若干个,它们是微效加性的,且遗传力较高,为 0.6~0.9<sup>[1]</sup>,如 Sharner 等对潜育期的遗传研究发现,有 4 个基因以非平衡的上位互作控制潜育期的遗传<sup>[2]</sup>,但是大多数遗传分析着眼于 AUDPC(病害流行曲线下面积)、严重度等田间指标<sup>[3-8]</sup>,这些性状是由多个组分构成的,例如,AUDPC 包含多个抗性组分的综合形状,它包含

收稿日期: 2006-03-03

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270905)

作者简介: 王海红,硕士研究生;张忠军,教授,通讯作者,主要从事小麦抗病性的遗传研究,zhangzj@cau.edu.cn

了潜育期、侵染频率、病斑大小、产孢量等组分。在一般的田间抗病性鉴定筛选试验和抗病育种工作中,这些性状相对容易调查,简便并节省时间,所以反应性、严重度和 AUDPC 被广泛地用作量测病情程度或抗病性程度的尺度。但是,小麦对条锈病慢锈类型抗病品种,在显症之前不同品种之间就在阻止条锈菌侵入和/或限制菌落扩展方面存在差异,这些差异是品种抗病性的重要组分,尤其是抗病程度比较高的 2 个品种之间杂交情况下,其后代所分离出来的超亲抗病个体植株难以通过肉眼可见的严重度等尺度准确地加以测量。

另外,使病菌菌丝生长受到抑制,菌落形成迟缓或败育,菌落吸器形成量减少等组织学表现是一些比较细化的抗性组分<sup>[9-11]</sup>。根据观察,对于同一品种的抗病性程度(例如抗侵入或抗扩展程度)来说,用组织透明方法观测的性状其精确度高于田间调查的反应型和严重度等,对于表现型进行精确测量用多方面意义,例如精确测量可以更有效地揭示其遗传机制,可以提高用 DNA 标记技术定位基因的效率,也可以提高抗病育种的选择效率;但是至今对于小麦抗条锈病的组织透明研究,仅限于品种之间的比较研究,对分离世代(例如 F<sub>2</sub> 和回交世代)组织透明以及遗传等缺乏研究。除此之外,数量抗性品种 Libellula 和咸农 4 号在抗病性组分方面有一定的互补性,2 个品种间的遗传距离较大,不属于同一聚类群,而且两者抗性虽然持久,但是它们的抗性中等,农艺性状也不理想,因此两者杂交获得超亲遗传的可能性比较大<sup>[12-13]</sup>。

鉴于此,本实验旨在明确各个抗性组分的遗传结构,确定有效的抗性组分。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试小麦品种为 Libellula (LB) 和咸农 4 号 (XN)。XN 和 MX 的系谱未知,XN 的种子是从甘肃省南部地区生产田收集来的;LB 的种子来源于甘肃南部地区生产田和美国农业部,2002—2004 年在北京东北旺试验田对 Libellula 和咸农 4 号杂交,获得 7 个世代(P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、F<sub>3</sub>、BC<sub>P1</sub>和 BC<sub>P2</sub>)的植株,所获种籽于 2004 年播种,试验为随机区组设计,2 次重复。每个重复包括亲本和 F<sub>1</sub> 各 1 行,正反回交各 4 行,10 行 F<sub>2</sub>;诱发行种于小区周围。于 2005 年 4 月初进行接种,条锈菌为条中 32 号生理小种

(CY32),由中国小麦条锈菌生理小种鉴定协作组提供,经本实验室单孢分离纯化。

### 1.2 方法

接种后约 42 天,对田间植株进行取样,所取叶片为旗叶或倒二叶。取样染色后观察<sup>[14]</sup>:菌落跨叶脉间距数 (Svn);每 cm<sup>2</sup> 叶片上气孔下泡囊数 (Dssv);菌落长度和宽度 (ClI, Clw)。最后按椭圆面积公式  $S = \pi a \times b$  计算出的菌落面积 (Cla)。据上,对所得 7 个世代的数据进行以下分析:

1) 显性度 (h/d)。参照 Burton 的方法<sup>[15]</sup>。

2) 广义遗传力 ( $h_B^2$ )。参照 Chen 的方法<sup>[7-8]</sup>。

3) 计算 F<sub>2</sub>、F<sub>3</sub>、BC<sub>P1</sub> 和 BC<sub>P2</sub> 所含的基因数 (Gn),参照 Chen 的方法<sup>[7-8]</sup>。

4) 通径分析。由各组分间相关系数出发,以菌落面积为结果因子,以菌落长度、菌落宽度、菌落跨叶脉间距数、以及每 cm<sup>2</sup> 叶片上气孔下泡囊数目为原因因子,进行通径系数的分析,计算原因因子的直接和间接效应。

5) 联合尺度检验<sup>[16]</sup>。包括:所有纯合子的平均值 (m),加性遗传组分 (d),显性遗传组分 (h),加性组分和加性组分的互作 (i),显性组分和显性组分的互作 (l) 以及加性组分和显性组分的互作 (j)。以均值和方差为基础,对前 4 项进行 12 个模型的检验<sup>[16]</sup>。用  $\chi^2$  检验对模型的适合性进行检测,当  $\chi^2$  的概率值大于等于 0.25 ( $P > 0.05$ ) 时,则认为这个模型符合;用  $t$  检验对模型中的每一个组分的适合性进行检验,当  $t$  的概率小于等于 0.05 ( $P < 0.05$ ) 时,该组分显著存在于模型中。也只有当这个模型和组成它的遗传组分通过检验时,数据才符合模型。此外,进行检验前,要对亲本的差异性进行检验,亲本存在显著差异的才能够进行联合尺度检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 表现型、显性度、遗传力和基因数

咸农 4 号与 Libellula 的抗性都表现为抗扩展,其中 Libellula 的菌丝被限制在侵染点的周围,菌落未扩展开,部分受侵染组织出现了变黄和变褐的现象;相对来说,咸农 4 号表现得较为感病,菌落扩展较大。

显性度和遗传力对 ClI、Clw 和 Cla 比较一致,这 3 个组分的遗传力较高,而显性度较低;但 Dssv 与之相反,它的显性度高,遗传力低;与前四者相比, Svn 的遗传力很高,达到了 0.95,显性度为 1.37,表

现出超显性(表 1)。

表 1 5 个组分的显性度、遗传力和基因数

Table 1 h/d, H and number of genes for five components

项 目	Clw	ClI	Cl <sub>a</sub>	Dssv	Svn
显性度	0.11	0.02	0.03	0.39	1.37
遗传力	0.57	0.79	0.80	0.19	0.95
基因数					
F <sub>2</sub>	2.97	2.67	1.83	4.52	— <sup>a</sup>
F <sub>3</sub>	1.02	1.54	1.54	0.62	— <sup>a</sup>
BC <sub>P1</sub>	1.06	1.12	1.20	4.40	— <sup>a</sup>
BC <sub>P2</sub>	0.76	0.69	0.47	4.46	— <sup>a</sup>

注:a 计算无意义

与 Clw、ClI 和 Cl<sub>a</sub> 相关的基因数,在每个世代都大致相等,如 F<sub>3</sub> 基因数分别为:1.02、1.54 和 1.54(表 1),4 个世代的基因数在这 3 个组分间相差不大,意味着控制这 3 个组分的基因可能相同。以 Dssv 为指标得到的基因数与前 3 个组分的相差较大,其中 F<sub>3</sub> 的基因数明显少于其他世代。总体上, F<sub>2</sub> 的基因数总是大于 F<sub>3</sub> 的基因数。

## 2.2 通径分析

Clw、ClI 和 Cl<sub>a</sub> 之间的相关系数很高,都大于 0.8;它们和 Dssv 的相关系数在 0.13~0.18;Clw、ClI 和 Cl<sub>a</sub> 与 Dssv 的相关系数较它们与 Svn 的相关系数高,分别为 0.36、0.31 和 0.33(表 2)。

表 2 5 个组分的相关系数

Table 2 Relativity of the five components

组分	Svn	Dssv	Clw	ClI	Cl <sub>a</sub>
Svn	1				
Dssv	-0.03	1			
Clw	0.36	0.15	1		
ClI	0.31	0.18	0.81	1	
Cl <sub>a</sub>	0.33	0.13	0.85	0.87	1

表 4 卡方适合性检验及模型中遗传组分的显著性检验

Table 4 Chi-square goodness-of fit test and significance of genetic components in models

组分	模型	<sup>2</sup> 值	自由度	概率	遗传组分	组分值	t	概率
ClI	m[d]	0.89	5	>0.75	[d]	0.60	8.09	<0.001
Clw	m[d]	4.52	5	0.50~0.25	[d]	0.17	3.57	<0.001

## 3 讨 论

### 3.1 遗传力与环境的影响

Clw、ClI 和 Cl<sub>a</sub> 是条锈菌在侵染过程中的扩展性状,遗传力较高,其中 Clw 的遗传力相对较低,遗传方差小而环境方差大。环境方差取决于栽培管理条件,变化较大的条件降低遗传力,较一致的条件提高遗传力,所以 Clw 较 ClI 和 Cl<sub>a</sub> 更容易受环境影响。Clw 是菌落横向扩展的尺度,横向扩展可能会

通径分析发现(表 3),对于菌落面积,只有 Clw 和 ClI 的直接效应较大,为 0.55 和 0.40,同时它们分别通过对方的间接效应也较大,为 0.45 和 0.32;它们各自的直接和间接效应之和与它们分别与 Cl<sub>a</sub> 的相关系数接近;不管是间接还是直接效应,ClI 的效应总是大于 Clw。Svn 和 Dssv 对于 Cl<sub>a</sub> 的直接和间接效应都很小。所以,Clw 和 ClI 是菌落形成的最大的建成因子,在选育时,兼顾两者,会得到较好的抗性材料。除去菌落长宽之外还有 0.43 的剩余效应,应该有其他因子的存在对菌落面积的建成起作用,这需要进一步的试验。

表 3 组分对菌落面积(Cl<sub>a</sub>)建成的直接(对角线)和间接效应

Table 3 Direct (diagonal) and indirect effect of four components on area of colony(Cl<sub>a</sub>)

组分	Svn	Dssv	Clw	ClI	与 Cl <sub>a</sub> 的相关性
Svn	0.01	0.00	0.14	0.17	0.33
Dssv	0.00	-0.03	0.06	0.10	0.13
Clw	0.01	-0.00	0.40	0.45	0.85
ClI	0.00	-0.01	0.32	0.55	0.87

### 2.3 世代均值的联合尺度检验

差异性检验发现,除了 Svn 之外,ClI、Clw、Cl<sub>a</sub> 和 Dssv 在 2 个亲本之间都存在显著差异,因此后 4 个组分能够进行联合尺度检验。ClI 和 Clw 符合加性模型 m[d](表 4),控制菌落长和宽的基因是以加性效应的方式起作用的,不涉及显性和互作效应。而 Cl<sub>a</sub> 和 Dssv,却没有一个模型适合(数据未发表)。

受到叶片上大量存在的叶脉的限制。气孔下泡囊的遗传力很小,它的形成可能会受气孔物理性状、昼夜变化等的影响。也有研究证明菌落生长受侵染叶片的营养状况,受侵染组织附近的光强、温度等环境因子的影响<sup>[1]</sup>。田间 Libellula 和咸农 4 号肉眼可见的病斑较小,在显微镜下出现了大量的菌落有黄色和棕色组织,这与菌丝生长、吸器及乳突形成受抑有关<sup>[1]</sup>。

### 3.2 菌落扩展作为重要的抗性组分

菌落扩展作为重要的抗性组分,对于叶锈病、花

生锈病和大豆锈病以及条锈病都很重要,都可以作为选育的标准。小麦抗叶锈病重要的抗性组分是叶面积;花生锈病叶片上剩余绿色部分的面积是选育抗性材料的重要标准;大豆锈病受侵染叶片的面积也是大豆抗锈性的选育标准;本研究发现发现病斑长度、宽度和反应型是度量包括 LB 和 XN 在内的几个持久抗性品种抗病程度比较好的调查项目;本试验中的菌落长度和宽度也是较好的抗性组分。

### 3.3 联合尺度检验的意义

根据数量遗传学理论,由微效多基因控制的性状其遗传组分包括加性组分[d]、显性组分[h]和上位性互作组分([i]、[j]、[l])。联合尺度检验中的模型即是由这些组分构成,如加性模型就是  $m[d]$ 。检验以至少 6 个世代的均值和方差为基础,对模型进行  $\chi^2$  和  $t$  测验。与之相似,质量遗传中也有自己的模型,如 3 1、9 3 3 1、15 1 和 9 7 性状分离比等。

对于像小麦这种自交作物的纯合育种来说,加性组分和加性-加性互作组分是可以在自交纯化过程中加以固定的,其他组分或互作则在自交纯化过程中逐渐消失而对于育种没有价值。联合尺度检验发现控制菌落长度和宽度的基因以加性效应的方式起作用,不存在显性和互作效应,鉴于它们又是菌落建成的重要的直接和间接原因因子,遗传力高,显性度低,因此可以以它们为标准进行早代选育。同时 Libellula 属于矮化品种,咸农 4 号的产量较高,结合两者的优点,可兼顾农艺性状进行协同选择。

## 4 小 结

本试验对 Libellula 和咸农 4 号组合的 5 个抗性组分进行了研究,只有侵染点上的菌落长度和宽度可以作为有效的抗性组分;它们的遗传比较简单,遗传力高、显性度低,基因数为 0.5~3 个,尺度测验满足遗传的加性模型,而且也是菌落面积的有效建成因子。这与一些研究结果一致<sup>[1,11]</sup>。因此菌落长度和菌落宽度可以作为抗性选育的组分。

## 参 考 文 献

[1] Singh R P, Huerta Espino J, William H M, et al. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rust in wheat[J]. Turk J Agric For, 2005, 29:121-127  
 [2] Messmer M M, Serfarth R, Keller M, et al. Genetic analysis of durable leaf rust resistance in winter wheat [J].

Theor Appl Genet, 2000, 100:419-431  
 [3] Bjarko M E, Line R F. Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance in four cultivars of wheat [J]. Phytopathology, 1988, 78:457-461  
 [4] Chen X M, Line R F. Gene action in wheat cultivars for durable, high-temperature adult-plant resistance and interaction with race specific seedling resistance to *Puccinia striiformis* [J]. Phytopathology, 1995a, 85:567-572  
 [5] Chen X M, Line R F. Gene number and heritability of wheat cultivars with durable, high-temperature, adult-plant resistance to *Puccinia striiformis* [J]. Phytopathology, 1995b, 85:573-578  
 [6] Milus E A, Line R F. Number of genes controlling high-temperature, adult-plant resistance to stripe rust in wheat [J]. Phytopathology, 1986a, 76:93-96  
 [7] Milus E A, Line R F. Gene action for inheritance of durable, high-temperature, adult-plant resistance to stripe rust in wheat [J]. Phytopathology, 1986b, 76:425-441  
 [8] Sharner G, Buechley G. Inheritance of latent period of *Puccinia recondita* in wheat [J]. Crop Science, 1997, 37:748-756  
 [9] 康振生,王瑶,黄丽丽,等.小麦品种对条锈菌低反应抗性的组织学和超微结构研究[J].中国农业科学, 2003, 36(9):1026-1031  
 [10] Jacobs T. Germination and appressorium formation of wheat leaf rust on susceptible, partially resistant and resistant wheat seedlings and on seedlings of Gramineae [J]. Neth J Pl Path, 1989, 95:65-71  
 [11] Niks R E. Effect of germ tube length on the fate of sporelings of *Puccinia hordei* in susceptible and resistant barley [J]. Phytopathology, 1990, 80(1):57-60  
 [12] Zhang Z J. Evidence of durable resistance in nine Chinese land races and one Italian cultivar of *Triticum aestivum* to *Puccinia striiformis* [J]. European Journal of Plant Pathology, 1995, 101:405-409  
 [13] Zhang Z J, Yang G H, Li G H, et al. Transgressive segregation, heritability and number of genes controlling durable resistance to stripe rust in one Chinese and two Italian wheat cultivars [J]. Phytopathology, 2001, 91:680-685  
 [14] Catherine A F, Roger W I. An *Arabidopsis* mutant with enhanced resistance to powdery mildew [J]. Plant Cell, 1998, 10:947-956  
 [15] Burton G W. Quantitative inheritance in pearl millet (*Penisetum glaucum*) [J]. Agron J, 1951, 43:409-417.  
 [16] Mather K, Jinks J L. Biometrical Genetics: the Study of Continuous Variation [M]. 3rd ed. London: Chapman & Hall, 1982:65-94