

10 份小麦持久抗性资源和 6 份新品系抗条锈病的遗传特点分析

魏 婷^{1,2,5}, 朱孟杰^{2,3}, 郎晓威², 王 震^{2,3}, 顾紫琼^{2,3}, 潘伟頔^{2,3},
王科宇^{2,4}, 贾 湘^{2,6}, 冯 晶², 王凤涛², 郭青云^{1,5*}, 蔺瑞明^{2*}

(1. 青海大学农林科学院, 西宁 810016; 2. 植物病虫害生物学国家重点实验室, 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; 3. 河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002; 4. 河北北方学院农林科技学院, 张家口 075000;
5. 青海省农林科学院植物保护研究所, 西宁 810016; 6. 河北农业大学植物保护学院, 保定 071001)

摘要 小麦条锈病是长期威胁我国小麦生产安全的重要气传病害。由于病原菌(*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, *Pst*)群体毒性结构高度变异,我国小麦条锈病防治工作经常面临严峻挑战。培育和广泛利用抗病品种是防治小麦条锈病最为经济有效的措施。因此,鉴定抗源和探究持久抗病基因型的遗传模式能为抗病育种提供抗病新基因和理论指导,具有重要意义。我国部分持久抗条锈病的小麦品种和新育成抗病品系的抗性遗传特点尚未明确,本研究中以这些抗病品种或品系作父本,高感病品种‘Taichung 29’或‘铭贤 169’作为母本进行有性杂交,构建遗传群体,在成株期利用条锈菌优势小种 CYR32 进行接种鉴定,分析其抗病性遗传组分及遗传特点。在 10 个持久抗条锈病品种中,多数品种(8 个)由 1 对或 2 对隐性遗传基因控制;6 个新育成抗病品系中,多数(4 个)含有单个抗病基因,隐性或显性遗传偏向性不明显。因此,隐性遗传抗病基因在持久抗条锈病品种中发挥更重要的作用。另外,新育成品系‘WJ10-97’对 CYR32 号小种具有慢条锈性特点,可作为新抗源用于小麦品种选育。

关键词 小麦条锈病; 持久抗性; 抗性鉴定; 遗传分析

中图分类号: S 435, 121.42 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2020342

Genetic trait analyses of the stripe rust resistance of ten durable resistant wheat germplasm resources and six new lines

WEI Ting^{1,2,5}, ZHU Mengjie^{2,3}, LANG Xiaowei², WANG Zhen^{2,3}, GU Ziqiong^{2,3}, PAN Weidi^{2,3},
WANG Keyu^{2,4}, JIA Xiang^{2,6}, FENG Jing², WANG Fengtao², GUO Qingyun^{1,5*}, LIN Ruiming^{2*}

(1. Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 4. College of Agriculture and Forestry Science and Technology, Hebei North University, Zhangjiakou 075000, China; 5. Institute of Plant Protection, Qinghai Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Xining 810016, China; 6. College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China)

Abstract Stripe rust has been one of the most important airborne diseases threatening wheat production security in China for a long history. Due to the high variability of virulence structures among populations of the pathogen *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (*Pst*), the disease control of wheat stripe rust in China has been severely challenging. It is the most economical and effective control strategy against stripe rust to develop and widely use disease resistance wheat varieties. As a result, it is valuable to provide new resistance genes and theoretical instructions for disease resistance breeding through identification of resistant germplasm resources and genetic

收稿日期: 2020-07-01

修订日期: 2020-08-28

基金项目: 国家自然科学基金(31871949, 31871923);国家重点研发计划(2018YFD0200500)

* 通信作者 E-mail:郭青云 guoqingyunqh@163.com; 蔺瑞明 linruiming@caas.cn

model characterization of the durable resistance varieties. The genetic characteristics of several durable resistant wheat varieties and new lines in China are unknown. In this study, these resistant varieties or lines were used as male parents to cross highly susceptible female parents of ‘Taichung 29’ or ‘Mingxian 169’ to set up genetic populations. The offspring plants of the crosses were inoculated with the predominant race of *Pst* CYR32 at the adult-plant stage for phenotype rating, and their resistant components and genetic traits were analyzed. The resistance of most of the ten durable varieties (eight varieties) against stripe rust was dominated by one or two gene (s) inherited recessively, while most of the six lines (four lines) developed recently contained only one resistance gene, and their propensity of genetic dominance of recessiveness was not significant. Consequently, the resistance gene (s) inherited recessively might play more important roles in the durable resistance varieties. In addition, the new line ‘WJ10-97’ showed slow rusting to *Pst* race CYR32 and could be used in wheat breeding programs as a resistant parent.

Key words wheat strip rust; persistent resistance; resistance identification; genetic analysis

小麦条锈病是由条形柄锈菌小麦专化型 *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (*Pst*) 侵染引起的真菌病害, 主要危害小麦叶部, 也能侵染叶鞘、麦芒和颖片。它是典型的跨大区流行性气传病害, 病原菌群体的毒性变异频率高, 可随高空气流远距离传播^[1]。全球各小麦栽培区域均有条锈病发生, 但在我国条锈病危害尤为严重, 严重威胁着我国粮食生产安全。由于条锈菌新优势小种不断产生, 主栽品种抗病基因较单一, 遗传背景较为相似, 导致新审定的小麦品种大面积推广应用几年后便会“丧失”抗条锈性, 不仅缩短了品种有效使用期限, 还极易引起条锈病大流行^[2]。最新出现的条锈菌 CYR34 小种已克服了 *Yr10*、*Yr24* 和 *Yr26* 等已知抗病基因, 是目前毒性谱最宽、毒性最强的小种, 能侵染大部分绵麦系、绵农系、蜀麦系、川育系、川麦系、兰天系、天选系、中梁系、洮字系和小偃系等我国西北和西南麦区小麦主栽品种, 可能在今后一段时间内仍将是主要优势小种之一^[3]。其他品种如洛类衍生系、Su11 系、阿夫系、陇鉴系和繁 6 衍生系等大批品种也对 CYR32 和 CYR33 优势小种感病^[4]。选育并广泛使用持久抗病品种是防治小麦条锈病最经济有效的措施^[5-9]。目前多数已知抗条锈病基因已被病原菌克服, 故需要不断发掘新的抗病基因并引入育种体系, 是实现主栽品种中抗病基因多样化和持久抗病性的有效途径。作物品种的持久抗病性为现代育种指明了一个延缓抗性丧失的育种新方向^[10-11], 特别是对于持久稳定控制小麦条锈病尤为重要。

抗病基因的遗传特点及互作模式决定基因的功

能和持久性。我国部分利用多年的小麦种质资源至今仍保持稳定的抗条锈性, 是重要的抗源材料, 但其对当前条锈菌流行小种 CYR32 的抗性遗传模式尚不清楚。本研究中分析具有稳定抗条锈性的 10 个代表性品种(‘新洛 8 号’、‘长武 131’、‘陕优 225’、‘Libellula’、‘宁 9144’、‘京农 79-13’、‘平原 50’、‘西农 1376’、‘济南 13 号’和‘武都白茧儿’)^[5] 和近年育成的 6 个新品系(‘WJ10-152’、‘WJ14-9’、‘WJ09-22’、‘WJ10-24’、‘WJ10-83’和‘WJ10-97’) 的遗传组分和遗传模式, 初步明确这些品种的基本遗传特点, 为发掘抗病新基因提供材料, 对进一步丰富我国小麦抗条锈病基因资源具有重要的理论意义和潜在的应用价值。

1 材料与方法

1.1 材料

具有持久稳定抗条锈病的小麦品种及新育成的抗病品系(表 1) 作为抗病基因供体父本, 感病材料 ‘Taichung29’ 和 ‘铭贤 169’ 作为感病受体母本, 采用常规有性杂交方法配制组合, 获得 F_1 代杂交种, 经自交和回交分别得到 F_2 和 BC_1 代种子。利用条锈菌小种 CYR32 的单孢菌系在成株期进行田间接种鉴定, 遗传分析群体及亲本的抗病性。

1.2 成株期抗病鉴定方法

将构建群体的亲本, F_1 、 F_2 和 BC_1 代材料播种于中国农业科学院植物保护研究所廊坊试验基地抗病鉴定圃, 小区行长 3 m。亲本播种 1 行, F_1 和 BC_1 播种 2 行, F_2 群体播种 20 行, 每行播种 30 粒种子。小区四周种植感病品种 ‘铭贤 169’ 作为诱发行。采

表 1 小麦抗条锈病品种的基本信息

Table 1 Primary information of the resistant wheat varieties to stripe rust

品种名称 Variety name	系谱 Pedigree	抗条锈病特点 Resistance to <i>Pst</i>	育成年份 Release year
新洛 8 号 Xinluo 8	内乡 5 号/阿勃	高抗	1979
长武 131 Changwu 131	(7014-5/中苏 68)/F16-71	高抗	1989
陕优 225 Shaanyou 225	小偃 6 号/NS2761	高抗	1992
Libellula	Tevere/Giuliani//San Pastore	高抗	1963
宁 9144 Ning 9144	扬麦 5 号/扬麦 6 号	中抗	1996
京农 79-13 Jingnong 79-13	芒白 7 号/洛夫林 10	中抗	1989
平原 50 Pingyuan 50	地方品种	高抗	—
西农 1376 Xinong 1376	西农 84G6/比 16	高抗	1995
济南 13 号 Jinan 13	阿勃/辉县红//欧柔白	中抗	1977
武都白蚬儿 Wudubaijianer	地方品种	高抗	—
WJ10-152	—	高抗	2010
WJ14-9(川 11145) WJ14-9(Chuan 11145)	01-3570/R138	高抗	2014
WJ09-22(华 2459) WJ09-22(Hua 2459)	(鄂恩 1 号/华 9515)//(加引 178/川农 6280)	中抗	2009
WJ10-24(镇 05185) WJ10-24 (Zhen 05185)	苏麦 6 号/97G59	中抗	2010
WJ10-83(YB 66180)	太谷核不育/济 93-5031	高抗	2010
WJ10-97(冀麦 679) WJ10-97 (Jimai 679)	冀 1066/冀 9411	慢锈	2010

用小麦条锈菌小种 CYR32 的单孢菌系接种用于抗病性鉴定。于 4 月上旬田间喷雾接种诱发行‘铭贤 169’,接种前对待接种的诱发行浇水。在三角瓶中配制条锈菌夏孢子悬浮液母液(含 0.025% 吐温 20),稀释后在气温较低的傍晚(低于 18℃)喷雾接种诱发行,接种后用塑料薄膜覆盖保湿过夜^[13]。接种后应及时浇水,保证地面潮湿,促进条锈菌再侵染传播扩散。在 5 月下旬,当感病对照‘铭贤 169’发病充分,上部叶片病害严重度达 80%以上时进行抗病性调查,间隔 1 周后进行第 2 次调查。成株期侵染型调查采用“0~4”级共划分为 6 级的基本标准,即 0、0₁、1、2、3 和 4,并用“+”和“-”进一步详细划分为 12 级^[14],调查倒数第 2 叶、倒数第 3 叶和旗叶的侵染型及严重度。依据双亲、F₁、F₂ 及 BC₁ 代植株侵染型级别及各级侵染型的株数划分抗感类型,计算卡方(χ^2)值,根据 F₁ 代植株抗病表型以及 BC₁ 代植株和 F₂ 代群体抗感分离情况进行遗传统计分析。

2 结果与分析

2.1 抗性持久的种质资源抗条锈病遗传分析

对一些已经验证的具有持久稳定抗条锈病特点的品种进行遗传分析结果显示,‘济南 13 号’‘京农 79-13’‘宁 9144’‘平原 50’‘西农 1367’和‘Libellula’对 CYR32 小种的抗病性均由 2 对隐性基因控制,‘长武 131’由 1 对隐性基因控制,‘陕优 225’由 1 对显性基因和 1 对隐性基因互补作用控制,‘新洛

8 号’和‘武都白蚬儿’对条锈病抗性分别由 1 对和 2 对显性基因控制。10 个抗性老品种中,8 个品种对 CYR32 小种的抗性受隐性遗传基因控制,同时有 8 个品种对 CYR32 小种的抗性受 2 对基因控制。因此,多数抗性持久稳定的品种对 CYR32 小种抗病性由 1 对或 2 对隐性遗传抗病基因控制(表 2,表 4)。

2.2 新育成小麦品系的抗条锈病遗传分析

对新育成的 6 个小麦品系遗传分析结果显示,‘WJ10-152’和‘WJ14-9’对供试菌系的抗条锈性均由 1 对主效显性基因控制,‘WJ09-22’和‘WJ10-24’抗条锈性受 1 对主效隐性基因控制,‘WJ10-83’抗条锈性由 2 对显性基因互补作用控制,‘WJ10-97’的抗条锈性由 2 对隐性基因重叠或独立作用控制。因此,3 个新育成品系对 CYR32 小种的抗病性受隐性遗传基因控制,另外 3 个新育成品系对 CYR32 小种的抗性受显性遗传基因控制;4 个新育成品系的抗病性由 1 对主效基因控制,其他 2 个品系由 2 对基因调控(表 3,表 4)。因此,供试新育成品种对 CYR32 生理小种的抗性主要受单基因控制,抗病基因显性或隐性遗传特点的偏向性不明显。

3 讨论

根据病害发生和流行特点以及流行区域的生态气候条件差异,可将我国小麦条锈病流行区划分为 8 个主要区域^[12],其中甘肃天水、陇南以及四川西北部是条锈菌关键的越冬区和主要的秋季菌源地,也

Table 2 Genetic analysis of the durable resistant wheat varieties to *Pst* race CYR32

[illegible]

续表 2 Table 2(Continued)

亲本及组合 Parent & cross	世代 Generation	侵染型 Infection type								理论比例 Expected ratio	χ^2 (<i>n</i> =1)	<i>P</i>			
		0	0；	0；+	1	1+	2-	2	2+				3-	3	3+
T 29 武都白蚩儿 Wudubaijianer T 29/武都白蚩儿 T 29/Wudubaijianer	P ₁												20		
	P ₂	8	4												
	F ₁	9	6	2		3	2							全部抗病	
	F ₂	168	21	52	7	13	18	11	9	8	3	2		15R：1S	0.304

1) M 169; 铭贤 169; T 29; Taichung 29。
M 169; Mingxian 169; T 29; Taichung 29.

表 3 新育成的小麦品系对条锈菌 CYR32 小种的抗性遗传分析¹⁾

Table 3 Genetic analysis of wheat lines developed recently to Pst race CYR32

亲本及组合 Parent & cross	世代 Generation	侵染型 Infection type								理论比例 Expected ratio	χ^2 (<i>n</i> =1)	<i>P</i>			
		0	0;	0 ⁺	1	1 ⁺	2 ⁻	2	2 ⁺				3 ⁻	3	3 ⁺
M 169	P ₁												20		
WJ10-152	P ₂	10			12			2							
M 169/WJ10-152	F ₁	8			5	6									
M 169/F ₁	BC ₁ F ₁	1													
	F ₂	53			60	1		64	1	37	53	11	9		0. 900~0. 950
M 169	P ₁												20		
WJ14-9	P ₂	12													
M169/WJ14-9	F ₁	12			5	7									
M 169/F ₁	BC ₁ F ₁	3			5	1		2							
	F ₂	130		2	49	5	3	29	3	16	42	38			0. 900~0. 950
M 169	P ₁												20		
WJ09-22	P ₂						9	2							
M 169/WJ09-22	F ₁												2		
M 169/F ₁	BC ₁ F ₁												1		
	F ₂	0		1			3	36	31	73	41	26	95		0. 250~0. 750
M 169	P ₁												20		
WJ10-24	P ₂					1	7	1							
M 169/WJ10-24	F ₁														
	F ₂	5	1	32	2	2	1	40	11	22	122	100			0. 250~0. 750
M 169	P ₁												20		
WJ10-83	P ₂	5			2	1									
M 169/WJ10-83	F ₁	1			1										
M 169/F ₁	BC ₁ F ₁														
	F ₂	8	81	30	5	5	1	13	15	12	56	5	32		0. 250~0. 750
M 169	P ₁												20		
WJ10-97	P ₂														
M 169/WJ10-97	F ₁														
M 169/F ₁	BC ₁ F ₁														
	F ₂	22		33	5	5	13	46	3	14	105	59	13		0. 900~0. 950

1) M 169; 铭贤 169。
M 169; Mingxian 169.

表 4 持久抗性小麦品种及新育成品系抗条锈病遗传规律分析

Table 4 Genetic patterns of the stripe rust resistance of durable resistant wheat varieties and new lines developed recently

品(系)种名称 Name of variety or line	侵染型 Infection type	严重度 Severity	抗病基因数量及显隐性 R gene(s) and dominant/recessive	遗传互作模式 Genetic and interactive model
新洛 8 号 Xinluo 8	0;	5	1 对,显性	独立
长武 131 Changwu 131	0;	5	1 对,隐性	独立
陕优 225 Shaanyou 225	0;	5	1 对显 1 对隐	互补
Libellula	0;	1	2 对,隐性	重叠或独立
宁 9144 Ning 9144	1	1	2 对,隐性	重叠或独立
京农 79-13 Jingnong 79-13	2 ⁻	5	2 对,隐性	重叠或独立
平原 50 Pingyuan 50	0;	1	2 对,隐性	重叠或独立
西农 1376 Xinong 1376	0;	1	2 对,隐性	重叠或独立
济南 13 号 Jinan 13	1	10	2 对,隐性	重叠或独立
武都白茧儿 Wudubaijianer	0;	0	2 对,显性	重叠或独立
WJ10-152	0;	1	1 对,显性	独立
WJ14-9(川 11145) WJ14-9 (Chuan 11145)	0;	1	1 对,显性	独立
WJ09-22(华 2459) WJ09-22 (Hua 2459)	2	5	1 对,隐性	独立
WJ10-24(镇 05185) WJ10-24 (Zhen 05185)	2	10	1 对,隐性	独立
WJ10-83(YB66180)	0;	1	2 对,显性	互补
WJ10-97(冀麦 679) WJ10-97 (Jimai 679)	3	5	2 对,隐性	重叠或独立

是病原菌的冬繁区域。病原菌群体在局部生态区连续侵染和大量扩繁非常有利于突变个体的存活。另外,流行区自然环境条件的多样性极大增加了条锈菌群体毒性变异频率。目前生产上主栽品种中抗病基因过度单一化增加了对病原菌群体毒性变异定向选择的压力,从而加速新致病类型的产生及其大规模流行,引发条锈病大规模流行,造成了严重的经济损失^[13]。因此,发掘具有抗病谱宽而且抗性持久稳定的新基因位点、培育抗性持久稳定的新品种是有效防控条锈病首选措施。另外,抗性持久稳定的小麦基因型有利于延缓条锈菌毒性变异进程,减少经济损失。因此,分析抗源材料的遗传组成及其遗传特点可对培育抗性持久稳定的新品种提供重要的参考信息^[14-15]。

本研究中对具有抗性稳定持久的小麦品种和近年来选育的抗条锈病新品系进行遗传组分和遗传特点分析,并比较这两类材料的抗条锈病遗传特点差异。例如 10 个抗性稳定持久的小麦老品种中,多数品种对 CYR32 小种的抗性是由隐性遗传基因控制,而且其中 8 个品种抗条锈病至少由 2 对主效基因控制(表 2,表 4);4 个新育成品系的抗病性由 1 对主效基因控制,其他 2 个品系由 2 对基因调控(表 3,表 4);而新育成品种对 CYR32 生理小种的抗病性主要受单个主效基因控制,显性或隐性遗传的偏向性不

突出(表 3,表 4)。对条锈病抗性持久稳定的小麦基因型的遗传分析表明,这类材料具有主效抗病基因多为隐性遗传而且含有 2 对或多对主效抗病基因的特点,与我国抗条锈病地方品种的遗传特点相似,如‘小红芒’对 CYR32 小种的成株抗条锈性是由 1 对隐性基因控制^[16],‘红疙瘩’和‘疙瘩糙’对 CYR32 小种的抗性分别由 3 对隐性互补基因和 1 对隐性基因控制^[17-18]。农家品种具有丰富的抗条锈等位基因,其群体遗传多样性水平较高^[19]。目前多数抗性持久稳定的品种是从农家品种经多代系选或杂交改良后再经系选方式获得,其抗条锈基因遗传组成及遗传特点对农家品种具有一定的继承性。

mlo 是隐性遗传的持久抗病基因的范例,已在欧洲及世界其他大麦种植区域广泛应用多年,特别是在欧洲利用该基因已基本控制了白粉病的发生和流行^[20]。这些自然突变的隐性遗传抗病基因可能是丧失功能的感病因子的等位位点,目前正在从麦族及其他作物中鉴定出这类隐性遗传基因^[21]。大麦广谱抗秆锈病基因 *rpg4*^[22] 以及水稻抗稻瘟菌多个生理小种的抗病基因 *pi21*^[23] 等隐性遗传基因都具有抗性持久稳定的特点。相对于隐性遗传抗病基因,显性遗传的抗病基因更易被克服从而丧失抗性^[24]。

此外,在对条锈菌 CYR32 小种成株期抗病性鉴

定中发现,‘WJ10-97’侵染型为 3 型,严重度为 5%,具有高侵染型、低严重度和产孢量少的典型慢条锈性抗性特点^[25]。慢条锈性作为小麦成株期一种特殊的抗病类型,对病原菌毒性变异的选择压力较小,也可以降低病害所造成的经济损失^[26]。因此,慢条锈品种‘WJ10-97’可作为抗性品种选育的重要种质资源。同时应该注意的是,小麦慢条锈品种的抗病性受环境影响较大,其抗病性的研究可能因鉴定地区、鉴定年份的不同而有所差别^[27]。所以,对慢条锈品种的研究应以多地、多年的大量数据为基础。此外,在病原菌的自然选择压力条件下,具有持久抗性特点的地方品种及少数人工选育的品种中抗病基因隐性遗传方式与抗条锈病持久稳定性之间的关联性,还有待进一步深入研究。

参考文献

[1] 谢水仙,汪可宁,陈杨林,等. 我国小麦条锈病菌传播与高气流关系的初步研究[J]. 植物病理学报, 1993,23(3): 203-209.

[2] 陈万权,康振生,马占鸿,等. 中国小麦条锈病综合治理理论与实践[J]. 中国农业科学, 2013, 46(20): 4254-4262.

[3] 刘博,刘太国,章振羽,等. 中国小麦条锈菌条中 34 号的发现及其致病特性[J]. 植物病理学报, 2017, 47(5): 681-687.

[4] 张勃,贾秋珍,黄瑾,等. 小麦条锈菌新菌系贵 22-9 和贵 22-14 发展趋势与毒性分析[J]. 西北农业学报, 2015, 24(7): 125-130.

[5] 李振岐,曾士迈. 中国小麦锈病[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002.

[6] STUBBS R W. Stripe rust [M]//ROELFS A P, BUSHNELL W R. The cereal rusts II: diseases, distribution, epidemiology and control. London: Academic Press, (London) Ltd, 1985: 61-101.

[7] WAN Anmin, ZHAO Zhonghua, CHEN Xianming, et al. Wheat stripe rust epidemic and virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China in 2002 [J]. Plant Disease, 2004, 88 (8): 898-904.

[8] LUPTON F G H. Wheat breeding: its scientific basis [M]. London: Chapman and Hali Ltd, 1987.

[9] LINE R F. Stripe rust of wheat and barley in North America: a retrospective historical review [J]. Annual Review Phytopathology, 2002, 40: 75-118.

[10] JOHNSON R. Genetic background of durable resistance [M]//LAMBERTI F, WALLER J M, VAN DER GRAAFF N A. Durable resistance in crops. New York: Plenum Press, 1983: 5-26.

[11] 冯晶,章振羽,蔺瑞明,等. 小麦持久抗条锈病品种 Cham-

plein 的抗性遗传分析[J]. 植物保护, 2010, 36(6): 31-35.

[12] CHEN Wanquan, WELLINGS C, CHEN Xinming, et al. Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* [J]. Molecular Plant Pathology, 2014, 15(5): 15 (5): 433-446.

[13] 陈万权,徐世昌,吴立人. 中国小麦条锈病流行体系与持续治理研究回顾与展望[J]. 中国农业科学, 2007, 40 (S1): 177-183.

[14] 邱亭池,王琪琳,何雨洁,等. 秦农 142 抗条锈病特征与成株期抗性遗传分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(6): 63-68.

[15] SINGH R P, HUERTA-ESPINO J, WILLIAM H M. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat [J]. Turkish Journal of Agriculture and Forestry, 2005, 29: 121-127.

[16] 王建超,冯晶,王凤涛,等. 我国小麦农家品种‘小红芒’成株抗条锈性遗传分析[J]. 植物保护, 2015, 41(1): 154-157.

[17] 魏春娣. 重要小麦农家品种抗条锈性遗传分析及 RAPD 分子标记[D]. 长春: 吉林农业大学, 2005.

[18] 代君丽,井金学,李振岐,等. 中国小麦农家品种抗条锈性评价及抗病品种的遗传分析[J]. 麦类作物学报, 2008, 28(1): 144-149.

[19] 王吐虹. 小麦不同类型品种对条锈菌的抗性组成及遗传特点研究[D]. 西宁: 青海大学, 2015.

[20] JØRGENSEN J H. Discovery, characterization and exploitation of *Mlo* powdery mildew resistance in barley [J]. Euphytica, 1992, 63: 141-152.

[21] SCHWEIZER P. Gene-based approaches to durable disease resistance in *Triticeae* cereals [M]//MIEDANER T, KORZUN V. Applications of genetic and genomic research in cereals. Duxford: Woodhead Publishing, 2019: 165-182.

[22] STEFFENSON B J, JIN Y, BRUEGGEMAN R S, et al. Resistance to stem rust race TTKSK maps to the *rpg4/Rpg5* complex of chromosome 5H of barley [J]. Phytopathology, 2009, 99(10): 1135-1141.

[23] FUKUOKA S, SAKA N, KOGA H, et al. Loss of function of a proline-containing protein confers durable disease resistance in rice [J]. Science, 2009, 325(5943): 998-1001.

[24] 何家泌. 小麦抗锈性遗传与抗锈育种[J]. 中国农业科学, 1980(4): 53-64.

[25] 骆勇,曾士迈. 小麦条锈病(*Puccinia striiformis*)慢锈品种抗性组份的研究 I [J]. 中国科学(B辑), 1988(1): 51-59.

[26] 王万军,曹世勤. 小麦慢条锈品种鉴定及筛选[J]. 甘肃农业科技, 2014(5): 19-21.

[27] 梁传静,蒋选利,洪元洪. 贵州小麦慢条锈品种资源的鉴定[J]. 贵州农业科学, 2015, 43(5): 91-94.

(责任编辑: 田 喆)