

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.00827

## 小麦骨干亲本繁 6 条锈病成株抗性特异位点及其在衍生品种中的遗传解析

陈国跃 刘 伟 何员江 苟璐璐 余 马 陈时盛 魏育明 郑有良\*

四川农业大学小麦研究所, 四川成都 611130

**摘 要:** 基于已获得的控制小麦条锈病成株抗性“一致性”QTL 区段 80 个 SSR 标记, 结合小麦骨干亲本繁 6 及其衍生的 39 个后代小麦品种进行田间条锈病成株期抗性表型鉴定, 揭示了骨干亲本繁 6 遗传物质及其成株抗性在其衍生品种的遗传规律。结果表明, 骨干亲本繁 6 在条锈病条中 31、32 和 33 混合生理小种诱导下表现成株抗性, 7 个衍生后代品种表现全生育期抗性; 用控制小麦条锈病成株抗性 QTL 区段的 80 个 SSR 标记对繁 6 及其后代衍生品种的其他亲本进行分子扫描, 共发现 9 个来自繁 6 基因组的特异 SSR 标记, 即 *Xwmc631*、*Xgwm359*、*Xwmc407*、*Xgwm501*、*Xgwm148*、*Xgwm539*、*Xgwm533*、*Xgwm299* 和 *Xgwm639*, 其中, *Xwmc631*、*Xgwm359*、*Xgwm501*、*Xgwm299* 和 *Xgwm639* 在繁 6 衍生后代的 4 个子代中表现较高的遗传贡献率。以 SSR 标记与小麦条锈病成株抗性的关联分析发现 6 个 SSR 标记与小麦条锈病成株抗性显著相关, 其中来自繁 6 的特异 SSR 等位变异 *Xgwm539-2D* 和 *Xgwm299-3B* 与严重度、反应型、普遍率、病情指数及病程曲线下面积(AUDPC)均具显著相关性, 表明繁 6 的成株抗性及其控制遗传位点在其衍生后代品种选育过程中得到了很好的定向选择, 并在西南麦区小麦条锈病抗性育种中发挥了重要作用。

**关键词:** 繁 6; 骨干亲本; 条锈病; 成株抗性; 关联分析

## Specific Loci for Adult-Plant Resistance to Stripe Rust in Wheat Founder Parent Fan 6 and Their Genetic Dissection in Its Derivatives

CHEN Guo-Yue, LIU Wei, HE Yuan-Jiang, GOU Lu-Lu, YU Ma, CHEN Shi-Sheng, WEI Yu-Ming, and ZHENG You-Liang\*

Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

**Abstract:** Fan 6 is one of the most important founder parents of common wheat in China. The objective of this study was to reveal the genetic structure of Fan 6 and the transmission of its specific loci for adult-plant resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, *Pst*) in 39 derivatives. The resistance was evaluated using 80 SSR markers associated with the consensus QTLs for adult-plant resistance to *Pst* and the phenotypic assessment was conducted at seedling and adult stages after mixed inoculation with *Pst* races CYR31, CYR32, and CYR33. Fan 6 and seven derivatives showed resistance to *Pst* in the whole growth stage. Nine SSR alleles, *Xwmc631*, *Xgwm359*, *Xwmc407*, *Xgwm501*, *Xgwm148*, *Xgwm539*, *Xgwm533*, *Xgwm299*, and *Xgwm639*, were identified to be specific to Fan 6, of which *Xwmc631*, *Xgwm359*, *Xgwm501*, *Xgwm299*, and *Xgwm639* exhibited high inheritability in the four derivative generations of Fan 6. The result of marker-trait association analysis showed that six SSR loci were significantly correlated with adult-plant resistance to *Pst* in Fan 6 and its derivatives. Among them, alleles from Fan 6 on loci *Xgwm539* and *Xgwm299* were responsible for disease severity, infection type, incidence, disease index, and area under the disease progress curve (AUDPC). These results indicated that the slow stripe-rusting resistance in Fan 6 has been intensively selected in breeding programs using Fan 6 as the founder parent, which will play an important role in Southwestern wheat area of China.

**Keywords:** Fan 6; Founder parent; Stripe rust; Adult-plant resistance; Association analysis

在农作物新品种选育过程中, 一些优良作物品种(或品系)因其表现出良好的丰产性、抗病性和广

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2011CB100100)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 郑有良, E-mail: ylzhang@sicau.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: guoyuech74@hotmail.com

Received(收稿日期): 2012-11-22; Accepted(接受日期): 2013-01-15; Published online(网络出版日期): 2013-02-22.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130222.1712.004.html>

泛的适应性,且作为杂交亲本,具有配合力高、优良性状的遗传力强等优点,并能由此衍生出许多具有广泛应用价值的新品种,这类材料被作物遗传育种学家称为骨干亲本<sup>[1]</sup>。多年的育种经验表明,骨干亲本的使用对于提高作物育种水平、促进作物品种的更新换代和保证国家粮食安全具有核心的支撑作用,因而从某种意义上讲,作物育种历史也就是骨干亲本利用的历史,对骨干亲本的遗传研究也越来越引起育种家的重视。目前,已明确了蚂蚱麦、燕大1817、江东门、成都光头、蚰子麦、碧蚂4号、北京8号、西农6028、五一麦、南大2419、欧柔、阿夫、阿勃、早洋麦、洛夫林10号、墨巴66、繁6、矮孟牛、小偃6号和周8425B等20个小麦骨干亲本。近几年来,阐明小麦骨干亲本的成因和遗传本质,解析小麦骨干亲本性状的基因组水平留下的“足迹”,挖掘其优异基因已成为研究热点之一<sup>[2-8]</sup>。目前,已有大量关于小麦骨干亲本遗传多样性<sup>[2,5-7,9-13]</sup>、重要染色体区段的系谱追踪<sup>[6-7,14-17]</sup>、数量性状基因定位<sup>[3-4,18-19]</sup>、基于连锁不平衡的重要基因发掘<sup>[19-24]</sup>等的报道。

繁6(伊博1828/印度824/3/五一麦//成都光头/中农483/4/中农28B/伊博1828//印度824//阿夫)是四川农业大学颜济教授培育的重要抗条锈品种,通过“聚敛杂交法”聚合了7个亲本的10个目的基因。繁6及其姊妹系携带的优良性状都是显性性状,其多花多粒性突出、抗条锈力强,传递性好,又有一定矮化能力,是优良的丰产亲本和抗源。20世纪70年代初开始广泛种植,覆盖了整个西南小麦生态区,年种植面积超过230万公顷<sup>[25]</sup>。由繁6及其姊妹系衍生出一大批优良品种,如绵阳、川麦、川育系列。据统计,20世纪70~90年代以来绝大部分四川省小麦育成品种都含有繁6的血缘。自20世纪70年代初起,繁6及其衍生品种先后在条锈病常发区四川、陇南和陕南等地连续种植,年种植面积150~270万公顷,使四川小麦单产水平从20世纪60年代的7.5~9.0 t hm<sup>-2</sup>上升到10.5~12.0 t hm<sup>-2</sup><sup>[25-26]</sup>,是四川省第5和第6次大面积更换的品种,同时还扩展到其他十余省。这些品种及其主要衍生品种经受了多个条锈菌生理小种和生理型的考验,抗性维持长达20年<sup>[27]</sup>。

小麦对条锈病的抗性可分为小种专化抗性和非小种专化抗性。前者在植株的整个生育期都表现抗性,因此也称全生育期抗性,这种抗性常因病原菌

生理小种的变化而丧失;后者通常在苗期不表达,成株期通过延迟病菌浸染、生长和繁殖而表现抗病,故称成株期抗性<sup>[28]</sup>。由于非小种专化抗性不受小种变化的影响,抗性持久,因此培育和利用成株抗性品种已经成为预防小麦条锈病最重要、最经济有效的措施。繁6小麦品种在生产上保持抗性主要是成株抗性,其优异的条锈病抗性,已经成为我国最重要的抗条锈支柱品种,引起育种学家和植物病理学家的高度重视<sup>[29]</sup>。迄今,国内外还未见利用小麦条锈病成株抗性QTL区段分子标记分析骨干亲本繁6条锈病成株抗性遗传规律的研究报道。本研究利用基于已获得的控制小麦条锈病成株抗性“一致性”QTL区段的80个SSR标记和繁6及其39份衍生后代品种,从分子水平揭示骨干亲本繁6条锈病成株抗性遗传规律,并发掘与繁6条锈病成株抗性显著关联的标记位点或优异等位变异,为骨干亲本利用和抗条锈病基因克隆及分子育种提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料和条锈病菌

繁6及其衍生品种(系)39份中,子一代12份,子二代13份,子三代7份,子四代6份(表1);繁6衍生后代品种(系)系谱中涉及的中间亲本材料16份。苗期室内和田间成株期抗病性鉴定中所用条锈菌优势生理小种CYR31、CYR32和CYR33的混合小种由甘肃农业科学院植物保护研究所贾秋珍研究员提供,均为当前的主要毒力小种。

### 1.2 抗病性鉴定方法

1.2.1 苗期抗病性 参照Roelfs等<sup>[30]</sup>方法,在四川农业大学小麦研究所温室中,接种条锈病菌混合生理小种,以台长29为感病对照。接种后15~20 d待感病对照充分发病时记载反应型,此后每3 d重复鉴定一次,鉴定3次,按照0~4级标准记载反应型<sup>[31]</sup>。

1.2.2 成株期抗病性 2011和2012年分别播种供试材料于四川农业大学成都校区温江试验基地抗病圃和雅安校区农场。温江点采用人工接种法,雅安点采用田间自然病圃法鉴定。

两试验点每份材料均设3次重复,3行区,每行20粒种子,行长2.0 m,行距20 cm,每间隔20行设置一行感病对照(台长29),在鉴定圃周围种植2行用于条锈病诱发的感病品系SY95-71。温江点于2011年12月小麦三叶一心期时用涂抹法进行接种,

待对照台长29旗叶的条锈病害严重度达100%时进行第1次调查记载。第1次调查日期,温江点为3月27日,雅安点为3月29日;此后每5d重复鉴定一次,共鉴定3次,在乳熟期按照0~4级标准记载反应型<sup>[30]</sup>。4月15日确定最终反应型、平均严重度和平均普遍率。随机选每份供试材料5个单株调查旗叶的严重度和普遍率,取平均值用于计算病情指数及病程曲线下面积(AUDPC)<sup>[32]</sup>。

### 1.3 DNA提取及SSR分子标记检测

选每份材料代表性植株5株,每株取1片新鲜嫩叶,采用改进的酚—氯仿法提取DNA<sup>[33-34]</sup>。

SSR分子标记为基于获得的小麦条锈病成株抗性“一致性”QTL区段内的SSR分子标记(数据另文发表),或选自<http://wheat.pw.usda.gov/>、<http://www.scabusa.gov/>数据库以及Röder等<sup>[35]</sup>、Pestsova等<sup>[36]</sup>的报道,引物均由生工生物工程(上海)有限公司合成。PCR在PTC-220扩增仪上进行(MJ Research, Waltham, Mass, USA)。PCR反应体积为25  $\mu\text{L}$ ,其中包括10  $\text{mmol L}^{-1}$  Tris-HCl (pH 8.3), 1.8  $\text{mmol L}^{-1}$   $\text{MgCl}_2$ , 5  $\text{mmol L}^{-1}$  KCl, dNTP各200  $\mu\text{mol L}^{-1}$ , 240  $\text{nmol L}^{-1}$  引物, 1.5 U *Taq* 酶, 约80 ng基因组DNA。PCR反应程序为94 预变性4 min; 94 预变性30 s, 50~60 退火1 min, 72 延伸1 min, 30个循环;最后72 延伸10 min。扩增产物经聚丙烯酰胺凝胶电泳分离后银染显影、照相。

在每个SSR位点,相同迁移率位置上有扩增条带赋值为1、无带赋值为0,从而形成0-1矩阵。以设定的第1行样品作为对照,带型记为1 1,之后的带型与之相同的为1 1,每出现一种新带型分别赋值“2 2”、“3 3”、“4 4”,以此类推。如出现第M种带型和第N种带型时,记为“M N”。当出现缺失时,记为“-9 -9”,采用TASSEL2.1的一般线性模型(GLM),对条锈病成株抗性表型鉴定数据和SSR分子标记数据进行关联分析,显著水平设为 $P<0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 繁6及其衍生后代品种条锈病成株抗性分析

在CYR31、CYR32、CYR33混合生理小种侵染情况下,繁6苗期的反应型(IT)为4,表现感病;但成株期表现抗病特性,其平均严重度为18.03%,平均普遍率为32.00%,病情指数为11.53、IT为2, AUDPC小于1.66。综合分析苗期和田间成株期病害

反应,将绵阳12、川麦45、川农16和良麦2号鉴定为“成株抗性”或“慢病性”;另7份繁6衍生品种(川育19、川育18、川育17、内麦8号、内麦9号、科成麦2号和川麦47)在苗期和成株期均表现抗病反应,具全生育期抗性(表2)。

### 2.2 小麦成株抗性QTL区段SSR等位变异在繁6及其衍生群体的遗传贡献

利用80对与小麦条锈成株抗性QTL相关的SSR引物对繁6及其衍生品种(系)进行分子扫描,结果32对引物在供试材料间表现多态性,多态位点频率为40.0%。多态性引物共扩增出131个等位变异,等位变异范围为2~12个,平均每个多态性引物可扩增出4.1个等位变异。

这32个SSR标记用于繁6及其衍生后代品种(系)群体的遗传贡献率分析(表3),表明繁6的SSR等位位点在衍生后代品种中的遗传贡献率为0~100%,其中22%的繁6等位位点的遗传贡献率大于80%,10%的繁6等位位点的遗传贡献率小于40%,44%的等位位点的遗传贡献率小于60%。18个SSR标记(占多态性标记的56.0%)扩增的18个等位位点在繁6衍生后代品种中的遗传贡献率大于60%。由于这些SSR等位位点均来自控制小麦条锈病成株抗性“一致性”QTL区段,很可能与小麦条锈病抗性有关。因此,推测这些与小麦条锈病成株抗性位点有关的高频率位点在繁6衍生后代品种选育过程中可能受到育种家较强程度的定向选择作用。与繁6衍生后代品种(系)系谱中涉及的16份中间亲本材料相比,共检测到9个来自小麦骨干亲本繁6的特异SSR位点,分别是*Xwmc631*、*Xgwm359*、*Xwmc407*、*Xgwm501*、*Xgwm148*、*Xgwm539*、*Xgwm533*、*Xgwm299*和*Xgwm639*。在这些位点中,*Xwmc631*、*Xgwm359*、*Xgwm501*、*Xgwm299*和*Xgwm639*在繁6衍生后代的4个子代中均表现较高的遗传贡献率。

### 2.3 小麦条锈病成株抗性位点的关联分析

利用性状—标记关联分析技术,共鉴定出6个SSR标记与小麦条锈病成株抗性相关,包括与严重度相关的1个,与反应型相关的3个,与普遍率相关的5个,与病情指数相关的1个,与病程曲线下面积(AUDPC)相关的2个。其中,*Xgwm539*与严重度、反应型、普遍率、病情指数及病程曲线下面积(AUDPC)均相关,*Xgwm334*与反应型、普遍率及病程曲线下面积(AUDPC)相关,*Xgwm382*、*Xwmc170*和*Xgwm299*均与普遍率相关。*Xgwm539*不仅与所

表 1 小麦骨干亲本繁 6 和 39 份衍生品种(系)及其系谱  
Table 1 The founder parent Fan 6 and the pedigrees of its 39 derivatives

编号 No.	品种(系) Variety (line)	世代 Generation	系谱 Pedigree
1	繁 6	FP	伊博 1828/印度 824/3/四川五一麦//成都光头/中农 483/4/中农 28B/伊博 1828/印度 824//阿夫
2	川育 5 号	1st	繁 6 姊妹系 69-1776/大粒早
3	川育 6 号	1st	繁 6/川麦 10 号
4	川育 7 号	1st	繁 6/原 110//阿 170-8
5	绵阳 12	1st	406C3-4-5/繁 6
6	绵阳 15	1st	70-5858/繁 6
7	绵阳 11	1st	70-5858/繁 6
8	巴麦 18	1st	内江 31/繁 6
9	川育 14	1st	川育 9 号/黔花 1 号//川育 8 号/4/繁 7/高加索//川育 5 号/3/川育 9 号
10	川麦 45	1st	绵阳 11//川麦 22/川辐 3 号/3/PC17//繁 6/川麦 18
11	川麦 28	1st	万雅 2 号/繁 6//高加索/繁 6//绵阳 19
12	蜀万 831	1st	蜀万 761/繁 6
13	80-8	1st	繁六变异株
14	川育 19	2nd	川育 5 号/墨 460//绵阳 26
15	川育 8 号	2nd	阿二矮/川育 7 号
16	绵阳 19	2nd	绵阳 11 选系
17	绵阳 20	2nd	绵阳 11 选系
18	绵阳 21	2nd	绵阳 11 选系
19	绵阳 29	2nd	绵阳 11/江油 83-5
20	川农麦 1 号	2nd	绵阳 11/川雅 84-1
21	川麦 21	2nd	绵阳 11/77 中 2882
22	川麦 22	2nd	绵阳 11/川麦 20
23	渝麦 4 号	2nd	77 中 2882/巴麦 18
24	川辐 1 号	2nd	同位素 P34, $\beta$ 射线处理川育 5 号种子
25	川辐 3 号	2nd	巴麦 18/799-6007
26	川育 18	2nd	川育 5 号/墨 460/94F <sub>2-4</sub>
27	川育 12	3rd	川育 8 号/83-4516
28	绵阳 26	3rd	川育 9 号/绵阳 20
29	川麦 24	3rd	8282-15/绵阳 19
30	川辐 2 号	3rd	R 射线诱变川辐 1 号(77 中 2882)F <sub>1</sub>
31	川辐 4 号	3rd	R 射线 2 万伦琴处理川辐 1 号(77 中 2282)
32	绵农 3 号	3rd	75-21-4/76-19//绵农 1 号
33	绵农 4 号	3rd	75-21-4/76-19//绵农 1 号
34	川农 16	4th	川育 12/87-429
35	川育 17	4th	绵阳 26/G295-4
36	内麦 8 号	4th	绵阳 26/92R178
37	内麦 9 号	4th	绵阳 26/92R178
38	良麦 2 号	4th	绵阳 26/异源 2 号
39	科成麦 2 号	4th	咸阳大穗/E//多花-1/3/贵农 20/4/绵阳 26
40	川麦 47	4th	Syn-CD786/绵阳 26//绵阳 26

FP: 骨干亲本; 1st: 子一代; 2nd: 子二代; 3rd: 子三代; 4th: 子四代。

FP: founder parent; 1st: first generation; 2nd: second generation; 3rd: third generation; 4th: fourth generation.

表 2 小麦骨干亲本繁 6 及其衍生品种(系)条锈病苗期和成株抗性鉴定  
Table 2 Resistance to stripe rust at seedling and adult stages in founder parent Fan 6 and its derivatives

品种(系) Variety (line)	苗期反应型 Infection type of seedling	成株期抗性 Resistance response of adult plant					抗性评价 Evaluation on resistance
		平均严重度 Average severity (%)	平均普遍率 Average incidence (%)	病情指数 Disease index	病程曲线下面积 AUDPC	反应型 Infection type	
繁 6 Fan 6	4	18.03	32.00	11.53	0.28	2	APR
川育 5 号 Chuanyu 5	4	7.69	81.00	7.30	0.54	4	NR
川育 6 号 Chuanyu 6	4	35.99	74.50	35.17	2.52	3	NR
川育 7 号 Chuanyu 7	4	46.11	88.00	45.47	3.23	4	NR
绵阳 12 Mianyang 12	3	0.85	29.00	0.38	0.06	1	APR
绵阳 15 Mianyang 15	4	22.91	66.00	21.68	1.60	4	NR
绵阳 11 Mianyang 11	3	15.18	62.50	14.32	1.06	3	NR
巴麦 18 Bamai 18	4	18.97	42.00	12.09	1.33	4	NR
川育 14 Chuanyu 14	3	24.24	76.50	23.65	1.70	3	NR
川麦 45 Chuanmai 45	3	1.30	51.00	0.80	0.09	1	APR
川麦 28 Chuanmai 28	4	31.37	79.00	31.09	2.20	4	NR
蜀万 831 Shuwan 831	4	27.62	75.50	26.65	1.93	4	NR
80-8	4	34.01	82.00	33.61	2.38	4	NR
川育 19 Chuanyu 19	0;	0	0	0	0	1	ASR
川育 8 号 Chuanyu 8	3	26.80	74.50	26.53	1.88	3	NR
绵阳 19 Mianyang 19	3	16.67	72.00	16.54	1.17	3	NR
绵阳 20 Mianyang 20	3	25.77	73.00	23.83	1.80	3	NR
绵阳 21 Mianyang 21	3	15.11	80.00	14.60	1.06	3	NR
绵阳 29 Mianyang 29	4	1.80	57.50	1.12	0.13	3	NR
川农麦 1 号 Chuannongmai 1	3	13.89	76.50	13.76	0.97	3	NR
川麦 21 Chuanmai 21	4	41.28	94.50	40.69	2.89	4	NR
川麦 22 Chuanmai 22	4	43.88	93.50	43.56	3.07	4	NR
渝麦 4 号 Yumai 4	4	44.31	89.00	43.81	3.10	4	NR
川辐 1 号 Chuanfu 1	3	15.11	69.00	13.57	1.06	3	NR
川辐 3 号 Chuanfu 3	4	29.71	81.00	29.42	2.08	4	NR
川育 18 Chuanyu 18	0	0	0	0	0	0	ASR
川育 12 Chuanyu 12	3	15.83	71.00	14.62	1.11	3	NR
绵阳 26 Mianyang 26	3	11.98	62.00	9.71	0.84	3	NR
川麦 24 Chuanmai 24	3	16.35	65.50	14.79	1.14	3	NR
川辐 2 号 Chuanfu 2	4	30.70	87.00	28.76	2.15	4	NR
川辐 4 号 Chuanfu 4	3	25.42	81.00	25.10	1.78	3	NR
绵农 3 号 Miannong 3	4	18.73	81.00	18.49	1.31	4	NR
绵农 4 号 Miannong 4	3	21.71	79.00	21.44	1.52	3	NR
川农 16 Chuannong 16	2	7.78	68.00	7.38	0.54	3	APR
川育 17 Chuanyu 17	0	0.49	28.00	0.27	0.03	0;	ASR
内麦 8 号 Neimai 8	0;	0	0	0	0	0	ASR
内麦 9 号 Neimai 9	0;	0	0	0	0	0	ASR
良麦 2 号 Liangmai 2	3	2.18	13.50	0.58	0.15	1	APR
科成麦 2 号 Kechengmai 2	0	0	0	0	0	0	ASR
川麦 47 Chuanmai 47	0	0	0	0	0	0;	ASR

APR: 成株抗性; NR: 无抗性; ASR: 全生育期抗性。

APR: adult-plant resistance; NR: no resistance; ASR: all-stage resistance.

表 3 SSR 标记对繁 6 衍生品种的遗传贡献率  
Table 3 Genetic contribution of SSR markers of the founder parent Fan 6 in its derivatives

标记 Marker	染色体 Chromosome	贡献率 Contribution ratio (%)			
		子一代 First generation	子二代 Second generation	子三代 Third generation	子四代 Fourth generation
<i>Xwmc631</i>	1D	91.67	69.23	71.43	85.71
<i>Xgwm382</i>	2A	58.33	84.62	57.14	42.86
<i>Xgwm356</i>	2A	75.00	46.15	57.14	57.14
<i>Xbarc122</i>	2A	100.00	69.23	57.14	85.71
<i>Xgwm282</i>	2A	75.00	75.00	71.43	100.00
<i>Xgwm359</i>	2A	58.33	50.00	57.14	71.43
<i>Xwmc407</i>	2A	58.33	58.33	42.86	14.29
<i>Xwmc170</i>	2A	75.00	53.85	28.57	57.14
<i>Xwmc198</i>	2A	83.33	75.00	85.71	71.43
<i>Xgdm93</i>	2B	25.00	33.33	28.57	14.29
<i>Xwmc149</i>	2B	41.67	66.67	71.43	42.86
<i>Xgwm501</i>	2B	50.00	66.67	71.43	71.43
<i>Xgwm47</i>	2B	58.33	50.00	42.86	42.86
<i>Xwmc154</i>	2B	66.67	92.31	100.00	100.00
<i>Xcfd50</i>	2B	91.67	76.92	57.14	85.71
<i>Xgwm148</i>	2B	25.00	30.77	0	0
<i>Xbarc13</i>	2B	91.67	91.67	100.00	100.00
<i>Xgwm349</i>	2D	75.00	76.92	100.00	85.71
<i>Xgwm539</i>	2D	41.67	58.33	57.14	14.29
<i>Xwmc111</i>	2D	83.33	84.62	85.71	85.71
<i>Xgwm261</i>	2D	66.67	76.92	85.71	14.29
<i>Xgwm533</i>	3B	33.33	46.15	57.14	42.86
<i>Xgwm299</i>	3B	75.00	66.67	42.86	28.57
<i>Xgwm493</i>	3B	75.00	83.33	71.43	42.86
<i>Xwmc415</i>	5B	91.67	100.00	57.14	85.71
<i>Xgwm639</i>	5B	66.67	92.31	85.71	85.71
<i>Xbarc142</i>	5B	25.00	38.46	42.86	42.86
<i>Xgwm604</i>	5B	58.33	50.00	57.14	57.14
<i>Xwmc215</i>	5D	91.67	76.92	42.86	100.00
<i>Xgwm334</i>	6A	83.33	69.23	57.14	42.86
<i>Xwmc617</i>	6A	58.33	61.54	57.14	85.71
<i>Xbarc136</i>	6B	50.00	30.77	71.43	57.14

有小麦条锈病成株抗性性状相关, 且对普遍率解释的表型变异达到 29.2% (表 4)。对与小麦条锈病成株抗性相关联的 6 个 SSR 标记与繁 6 特异 SSR 位点的比较分析发现, 2 个来自繁 6 特异 SSR 位点(*Xgwm539* 和 *Xgwm299*)与小麦条锈病成株抗性严重度、反应型、普遍率、病情指数及病程曲线下面积(AUDPC)相关。对这 2 个特异 SSR 位点在繁 6 衍生后代品种中的遗传传递分析发现, *Xgwm539* 位点在繁 6 的 4 个衍生子代均有较高的遗传频率; *Xgwm299* 位点在繁 6 的 4 个衍生子代中均能传递, 且在其子一代和

子二代的遗传频率均高于 60% (表 3)。

3 讨论

前人已经展开过较多针对繁 6 抗条锈病的研究, 其在生产上保持的抗性主要是成株抗性<sup>[28]</sup>, 及温敏抗性或高温抗性<sup>[26,38-39]</sup>。1991 年起, 四川、陕西、甘肃、贵州等地小麦生产田中繁 6 及其衍生后代品种成株开始感病。经鉴定, 侵染繁 6 及其衍生后代品种成株期抗病性变异的主要是对 Hybrid 46 有毒菌系 91-1 (条中 30)和 93-1 (条中 31)致病类型的出

表 4 骨干亲本繁 6 及其衍生品种条锈病成株抗性位点的关联分析  
Table 4 Association analysis for adult-plant resistance to stripe rust in founder parent Fan 6 and its derivatives

条锈病成株抗性相关组分 Related traits of APR	染色体 <sup>1)</sup> Chromosome <sup>1)</sup>	标记 Marker	P 值 P-value	R <sup>2</sup> (%)
平均严重度 Average severity	2D	<i>Xgwm539</i>	0.0372	18.61
反应型 Infection type	2D	<i>Xgwm539</i>	0.0291	19.48
	2D	<i>Xgwm261</i>	0.0039	23.40
	6A	<i>Xgwm334</i>	0.0334	16.50
	2A	<i>Xgwm382</i>	0.0108	20.22
平均普遍率 Average incidence	2A	<i>Xwmc170</i>	0.0475	12.68
	2D	<i>Xgwm539</i>	0.0013	29.20
	3B	<i>Xgwm299</i>	0.0474	12.69
	6A	<i>Xgwm334</i>	0.0089	20.82
病情指数 Disease index	2D	<i>Xgwm539</i>	0.0360	18.73
病程曲线下面积 AUDPC	2D	<i>Xgwm539</i>	0.0131	19.82
	6A	<i>Xgwm334</i>	0.0263	17.53

<sup>1)</sup> 标记位置依照 Somers 等<sup>[37]</sup>整合的遗传图谱。  
<sup>1)</sup> Locations of markers based on the genetic linkage map of Somers et al.<sup>[37]</sup> AUDPC: area under the disease progress curve.

现<sup>[40]</sup>。到 1996 年春,四川盆地小麦条锈病流行,发病面积约 15 万公顷,繁 6 及其后代衍生品种严重感染条锈病,其反应型、严重度、普遍率分别达 4、80% 和 100%。至此,骨干亲本繁 6 确已在生产上丧失了抗条锈性<sup>[26]</sup>。有意思的是,本研究通过对繁 6 及其衍生后代品种在田间接种 CYR31、CYR32 和 CYR33 的混合小种鉴定发现,骨干亲本繁 6 对混合生理小种表现成株抗性,即苗期表现感病(IT=4),而成株期表现抗病(平均严重度 18.03%,平均普遍率 32.00%,病情指数 11.53,IT=2,AUDPC<1.66)。其原因可能有二,一是环境条件的影响,二是小种间互作。近年来,四川盆地,特别是成都地区,气候出现了明显的热岛效应和干旱岛效应,成都地区气候正逐年增暖<sup>[41]</sup>,由于繁 6 具有温敏性微效基因或高温抗性,使其在高温条件下抗性充分表达,从而表现出对条锈病菌的成株抗性。另外,研究表明条锈菌小种间的互作表现独立作用、拮抗作用、协生作用和互补作用,不同小种间的互作也可影响病菌与寄主相互关系的变化<sup>[42-43]</sup>。条中 30 生理小种的出现导致繁 6 丧失条锈病抗性<sup>[26]</sup>;本研究中利用 3 个条锈病生理小种进行等量混合接种,发现繁 6 表现成株抗性,推测可能生理小种之间存在拮抗作用,缩小其毒性谱,减弱其对繁 6 成株的毒性。迄今尚未报道条中 32 和条中 33 对繁 6 成株的致病性和适合度。由于条中 31、条中 32 和条中 33 已成为当前小麦生产中的强毒性生理小种,因此,需要进一步明确繁 6 的条锈病成株抗性的遗传本质。

标记—性状关联分析(association analysis 或 association mapping)的理论依据是遗传标记与性状的连锁分析,以连锁不平衡为基础,以自然种质群体作为研究对象,能够把候选基因的遗传变异与目标性状联系起来,直接鉴定出与表型变异紧密相关的等位基因位点,已经成为一种剖析复杂数量性状、寻找最有育种价值的基因或 QTL 的有效、可行的途径<sup>[44-45]</sup>。Brescghello 等<sup>[20]</sup>利用 SSR 引物在 95 个小麦品种组成的群体中,通过关联分析发现 14 个位点与粒重和粒长相关,6 个与品质相关,且这些位点与它们利用连锁作图群体定位的结果一致。Crossa 等<sup>[23]</sup>利用 813 个 DArT 标记和 831 个其他遗传标记对 170 份 CIMMYT 春小麦的产量性状和秆锈、叶锈、条锈及白粉病进行全基因组关联分析,发现大部分产量性状和抗病基因位点与已报道的结果一致。以上研究充分证实标记—性状关联分析在小麦基因定位中的有效性。近年来,利用这一技术已发掘大量小麦重要育种基因或 QTL 位点。李小军等<sup>[11]</sup>利用关联分析发现 30 对 SSR 引物与小麦农艺性状相关,多数位点已报道存在重要基因或 QTL。肖永贵等<sup>[19]</sup>利用 DArT 和 SSR 标记,从小麦骨干亲本“周 8425B”及其衍生品种中发现 4 个条锈病成株期抗性位点,其中 2 个与已报道的抗条锈病基因 *Yr7* 和 *YrZH84* 在相同染色体区段,另一个抗性位点与抗叶锈基因 *LrZH84* 位置相同,推测该位点与 *LrZH84* 紧密连锁或者一因多效;在 3A 染色体长臂末端发现一个与标记 *wPt-0398* 关联的条锈病抗性位

点,可能是一个新基因,能解释22.9%的表型变异。Ge等<sup>[24]</sup>通过SSR标记并结合农艺性状对St2422/464及其衍生系品种、阿勃及其衍生系品种进行关联分析,发现1个位点与有效分蘖相关,4个位点与穗粒数相关,6个位点与千粒重相关,以及与产量三要素有关的相关位点分别有5、14和21个。本研究基于小麦骨干亲本繁6及其衍生后代品种在接种混合条锈病生理小种下的抗性表型,结合已获得的控制小麦条锈病成株抗性“一致性”QTL区段中的80个SSR标记,对其条锈病成株抗性相关组分进行关联分析,共获得6个SSR标记与条锈病成株抗性相关组分关联,其中位于2D染色体上的Xgwm539与平均严重度、平均普遍率、病情指数及反应型均显著相关(表4)。进一步分析发现,本研究中获得的所有与小麦条锈病成株抗性相关联的SSR特异位点,均与已报道的结果一致<sup>[46-52]</sup>。这些与条锈病成株抗性关联的特异SSR位点在骨干亲本繁6的衍生后代群体中均能稳定地、高频率地传递,进一步证实繁6衍生后代品种育种中存在对这些条锈病抗性位点的强烈选择作用。因此,结合繁6在接种强毒性流行条锈病混合生理小种表现成株抗性,其抗病性和高遗传力等性状将在西南麦区育种和生产过程中进一步发挥重要作用。

#### 4 结论

骨干亲本繁6在接种条中31、32和33混合生理小种后表现条锈病成株抗性。筛选出6个SSR标记与小麦条锈病成株抗性显著相关,其中2个来自繁6的特异SSR等位变异(Xgwm539和Xgwm299)与严重度、反应型、普遍率、病情指数及病程曲线下面积(AUDPC)有不同程度的关联性,并能稳定地高频率传递到衍生后代,可用于控制小麦骨干亲本繁6条锈病成株抗性遗传位点的分子辅助选择。

#### References

- [1] Zhuang Q-S(庄巧生). 2003. Chinese wheat improvement and pedigree analysis (中国小麦品种改良及系谱分析). Beijing: China Agriculture Press, 2003 (in Chinese)
- [2] Zhang X-Y(张学勇), Dong Y-C(董玉琛), You G-X(游光霞), Wang L-F(王兰芬), Li P(李培), Jia J-Z(贾继增). Allelic variation of *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1* in Chinese commercial wheat varieties in the last 50 years. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2001, 34(4): 355-362 (in Chinese with English abstract)
- [3] Lin F, Xue S L, Zhang Z Z, Kong C Q, Yao Z X, Tian G Q, Zhu D G, Li H L, Cao C J. Mapping QTL associated with resistance to Fusarium head blight in the Nanda 2419 × Wangshuibai population: II. Type I resistance. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 528-535
- [4] Su J Y, Xiao Y M, Li M, Liu Q Y, Li B, Tong Y P, Jia J Z, Li Z S. Mapping QTL for phosphorus-deficiency tolerance at wheat seedling stage. *Plant Soil*, 2006, 281: 25-36
- [5] Wang S-S(王珊珊), Li X-Q(李秀全), Tian J-C(田纪春). Genetic diversity of main parent of wheat 'Aimengniu' and its pedigree on SSR markers. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2007, 5(4): 485-490 (in Chinese with English abstract)
- [6] Li Q(李琼), Wang C-Y(王长有), Liu X-L(刘新伦), Gao D-L(高冬丽), Ji W-Q(吉万全). Genetic diversity of Xiaoyan 6 and its derivatives by SSR. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2008, 28(6): 950-955 (in Chinese with English abstract)
- [7] Si Q-L(司清林), Liu X-L(刘新伦), Liu Z-K(刘智奎), Wang C-Y(王长有), Ji W-Q(吉万全). SSR analysis of Funo wheat and its derivatives. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(4): 615-619 (in Chinese with English abstract)
- [8] Li H-Q(李红琴), Xiang J-S(相吉山), Guo Q-Y(郭青云), Yang X-M(杨欣明), Li X-Q(李秀全), Liu W-H(刘伟华), Li L-H(李立会). Analysis of HMW-GS evolution in Funo and its derived varieties. *J Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2009, 10(1): 37-41 (in Chinese with English abstract)
- [9] Wang Q-Z(王庆专), Yuan Y-Y(袁园园), Cui F(崔法), Zhao C-H(赵春华), Du B(杜斌), Zhang J-T(张景涛), Wang H-G(王洪刚). Genetic differentiation analysis on the wheat backbone parent Bima No.4 and its four sib-lines. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2009, 7(6): 1100-1105 (in Chinese with English abstract)
- [10] Zhao C-H(赵春华), Cui F(崔法), Li J(李君), Ding A-M(丁安明), Li X-F(李兴锋), Gao J-R(高居荣), Wang H-G(王洪刚). Genetic difference of sibs derived from winter wheat germplasm "Aimengniu". *Acta Agron Sin* (作物学报), 2011, 37(8): 1333-1341 (in Chinese with English abstract)
- [11] Li X-J(李小军), Xu X(徐鑫), Liu W-H(刘伟华), Li X-Q(李秀全), Li L-H(李立会). Genetic diversity of the founder parent Orofen and its progenies revealed by SSR markers. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(10): 3397-3404 (in Chinese with English abstract)
- [12] Liu X-L(刘新伦), Wang C-Y(王长有), Wang Y-J(王亚娟), Zhang H(张宏), Ji W-Q(吉万全). Evolution trend of important characters of wheat core parents Funo and its derived varieties. *J Northwest A&F Univ* (Nat Sci Edn) (西北农林科技大学学报: 自然科学版), 2011, 39(1): 96-102 (in Chinese with English abstract)
- [13] Li X J, Xu X, Yang X M, Li X Q, Liu W H, Gao A N, Li L H.



- Genetic diversity among a founder parent and widely grown wheat cultivars derived from the same origin based on morphological traits and microsatellite markers. *Crop Pasture Sci*, 2012, 63: 303–310
- [14] Pestsova E, Röder M. Microsatellite analysis of wheat chromosome 2D allows the reconstruction of chromosomal inheritance in pedigrees of breeding programmes. *Theor Appl Genet*, 2002, 106: 84–91
- [15] Han J(韩俊), Zhang L-S(张连松), Li J-T(李静婷), Shi L-J(石丽娟), Xie C-J(解超杰), You M-S(尤明山), Yang Z-M(杨作民), Liu G-T(刘广田), Sun Q-X(孙其信), Liu Z-Y(刘志勇). Molecular dissections of core parental cross “Triumph/Yanda 1817” and its derivatives in wheat breeding program. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(8): 1395–1404 (in Chinese with English abstract)
- [16] Xu X(徐鑫), Li X-J(李小军), Li X-Q(李秀全), Yang X-M(杨欣明), Liu W-H(刘伟华), Gao A-N(高爱农), Li L-H(李立会). Inheritance of IBL/IRS of founder parent Lovrin 10 in its progeny. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2010, 30(2): 221–226 (in Chinese with English abstract)
- [17] Yuan Y-Y(袁园园), Wang Q-Z(王庆专), Cui F(崔法), Zhang J-T(张景涛), Du B(杜斌), Wang H-G(王洪刚). Specific loci in genome of wheat milestone parent Bima 4 and their transmission in derivatives. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2010, 36(1): 9–16 (in Chinese with English abstract)
- [18] Ma Z Q, Zhao D M, Zhang C Q, Zhang Z Z, Xue S L, Lin F, Kong Z X, Tian D G, Luo Q Y. Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F<sub>2</sub> populations. *Mol Gen Genomics*, 2007, 277: 31–42
- [19] Xiao Y-G(肖永贵), Yin G-H(殷贵鸿), Li H-H(李慧慧), Xia X-C(夏先春), Yan J(阎俊), Zheng T-C(郑天存), Ji W-Q(吉万全), He Z-H(何中虎). Genetic diversity and genome-wide association analysis of stripe rust resistance among the core wheat parent Zhou 8425B and its derivatives. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2011, 44(19): 3919–3929 (in Chinese with English abstract)
- [20] Breseghello F, Sorrells M E. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Genetics*, 2006, 172: 1165–1177
- [21] Breseghello F, Sorrells M E. QTL analysis of kernel size and shape in two hexaploid wheat mapping populations. *Field Crops Res*, 2007, 101: 172–179
- [22] Zhang X-Y(张学勇), Tong Y-P(童依平), You G-X(游光霞), Hao C-Y(郝晨阳), Ge H-M(盖红梅), Wang L-F(王兰芬), Li B(李滨), Dong Y-C(董玉琛), Li Z-S(李振声). Hitchhiking effect mapping: a new approach for discovering agronomic important genes. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2006, 39: 1526–1535 (in Chinese with English abstract)
- [23] Crossa J, Burgueño J, Dreisigacker S, Vargas M, Herrera-Foessel S A, Lillemo M, Singh R P, Trethowan R, Warburton M, Franco J, Reynolds M, Crouch J H, Ortiz R. Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. *Genetics*, 2007, 177: 1889–1913
- [24] Ge H M, You G X, Wang L F, Hao C Y, Dong Y S, Li Z S, Zhang X Y. Genome selection sweep and association analysis shed light on future breeding by design in wheat. *Crop Sci*, 2012, 52: 1218–1228
- [25] Yan J(颜济). History and prospect of study on wheat breeding of fifty years in Sichuan. *J Sichuan Agric Univ* (四川农业大学学报), 1999, 17(1): 108–113 (in Chinese with English abstract)
- [26] Niu Y-C(牛永春), Wu L-R(吴立人). The breakdown of resistance to stripe rust in fan 6-mianyang wheat cultivars and strategies for its control. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 1997, 27(1): 5–8 (in Chinese with English abstract)
- [27] Rao S-D(饶世达), Pu Z-J(蒲宗君), Liu Z-Q(刘仲齐). Review of wheat breeding in Sichuan Province based on the case of two best resources. *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 1998, 11(S2): 35–37 (in Chinese with English abstract)
- [28] Johnson R. Chapter 6: Durable resistance to yellow (stripe) rust in wheat and its implications in plant breeding. In: Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. Mexico: CIMMYT, 1988: 63–75
- [29] Yang H-A(杨华安), Wu L-R(吴立人), Stubbs R W. The nature of the resistance in Mianyang wheat cultivars to *Puccinia striiformis tritici*. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1990, 23(6): 1–5 (in Chinese with English abstract)
- [30] Roelfs S A P, Singh R P, Saari E E. Rust Diseases of Wheat. Mexico, CIMMYT, 1992
- [31] Li Z-Q(李振岐), Zeng S-M(曾士迈). Wheat Stripe Rust in China. Beijing: China Agriculture Press, 2002 (in Chinese)
- [32] Boukhatem N, Baret P V, Mingeot D, Jacquemin J M. Quantitative trait loci for resistance against yellow rust in two wheat-derived recombinant inbred line populations. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 111–118
- [33] Sharp P J, Kresis M, Shewry P, Gale M D. Location of beta-amylase sequences in wheat and its relatives. *Theor Appl Genet*, 1989, 75: 286–290
- [34] Devos K M, Alkinson M D, Chinoy C N, Liu C J, Gale M D. RFLP-based genetic map of the homologous group 3 chromosomes of wheat and rye. *Theor Appl Genet*, 1992, 83: 931–939

- [35] Röder M S, Korzun V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier M H, Leroy P, Ganal M W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, 149: 2007–2023
- [36] Pestsova E, Ganal M W, Röder M S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome*, 2000, 43: 689–697
- [37] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1105–1114
- [38] Lu H-P(陆和平), Shang H-S(商鸿生), Li Z-Q(李振岐). Studies on the resistance of Mianyang 11 wheat cultivars to stripe rust of wheat. *Acta Univ Agric Boreali-Occident* (西北农业大学学报), 1991, 19(suppl): 6–10 (in Chinese with English abstract)
- [39] Shang H-S(商鸿生), Lu H-P(陆和平), Li Z-Q(李振岐). The further studies on resistance of wheat variety Mianyang 11 and 15 to stripe rust wheat variety. *Acta Agric Boreali-Occident Sin* (西北农业学报), 1994, 3(2): 59–62 (in Chinese with English abstract)
- [40] Wang F-L(王凤乐), Wu L-R(吴立人), Xu S-C(徐世昌), Jing D-L(金社林), Jia Q-Z(贾秋珍). The discovery and studies on new races CYR30 and CYR31 of wheat stripe rust in China. *Acta Phytophyl Sin* (植物保护学报), 1996, 23(1): 39–44 (in Chinese with English abstract)
- [41] Hao L-P(郝丽萍), Fang Z-F(方之芳), Li Z-L(李子良), Liu Z-Q(刘泽全), He J-H(何金海). The inter-annual climate change and heat island effect of Chengdu during the recent fifty years. *Sci Meteorol Sin* (气象科学), 2007, 27(6): 648–654 (in Chinese with English abstract)
- [42] Dong J-Z(董金琢), Zeng S-M(曾士迈), Ma Q-X(马奇祥). Epidemic processes of wheat yellow rust, leaf rust and powdery mildew when they occur together in the field. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1989, 22(3): 67–71 (in Chinese with English abstract)
- [43] Jing J-X(井金学), Shang H-S(商鸿生), Li Z-Q(李振岐), Wang M-N(王美南). A preliminary study on the differentiation of the resistance in wheat cultivar to stripe rust (*Puccinia striiformis*). *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 1997, 27(1): 9–16 (in Chinese with English abstract)
- [44] Gupta P K, Rustgi S, Kulwal P L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: present status and future prospects. *Plant Mol Biol*, 2005, 57: 461–485
- [45] Flint-Garcia S A, Thuillet A C, Yu J, Pressoir G, Romero S M, Mitchell S E, Doebley J, Kresovich S, Goodman M M, Buckler E S. Maize association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *Plant J*, 2005, 44: 1054–1064
- [46] Mallard S, Gaudet D, Aldeia A, Abelard C, Besnard A L, Sourdille P, Dedryver F. Genetic analysis of durable resistance to yellow rust in bread wheat. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1401–1409
- [47] Melichar J P E, Berry S, Newell C, MacCormack R, Boyd L A. QTL identification and microphenotype characterization of the developmentally regulated yellow rust resistance in the UK wheat cultivar Guardian. *Theor Appl Genet*, 2008, 117: 391–399
- [48] Suenaga K, Singh R P, Huerta-Espino J, William H M. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat. *Phytopathology*, 2003, 93: 881–890
- [49] Lu Y, Lan C, Liang S, Zhou X, Liu D, Zhou G, Lu Q, Jing J, Wang M, Xia X, He Z. QTL mapping for adult-plant resistance to stripe rust in Italian common wheat cultivars Libellula and Strampelli. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 1349–1359
- [50] Boukhatem N, Baret P V, Mingeot D, Jacquemin J M. Quantitative trait loci for resistance against yellow rust in two wheat-derived recombinant inbred line populations. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 111–118
- [51] Lin F, Chen X M. Quantitative trait loci for non-race-specific, high-temperature adult-plant resistance to stripe rust in wheat cultivar express. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 631–642
- [52] Christiansen M J, Feenstra B, Skovgaard I M, Andersen S B. Genetic analysis of resistance to yellow rust in hexaploid wheat using a mixture model for multiple crosses. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 581–591