

28 份人工合成小麦对禾谷孢囊线虫、纹枯病、条锈病和叶锈病的抗性

武小菲¹, 李洪杰¹, 王晓鸣¹, 陈怀谷², 徐世昌³, 刘天国³

(¹中国农业科学院作物科学研究所 / 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081;

²江苏省农业科学院植物保护研究所, 南京 210014; ³中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要:本研究采用田间病圃法和人工接种法,对 28 份人工合成小麦的禾谷孢囊线虫、纹枯病、条锈病和叶锈病进行了抗性鉴定。人工合成小麦对这些病害表现不同程度的抗性反应。C2 和 C20 对鉴定的 4 种病害都具有抗性,C5、C10 和 C25 对这些病害都表现感病。8 份材料对 *Heterodera avenae* 和 *H. filipjevi* 两种病原线虫都表现抗性反应型,有的材料只抗 1 种线虫。供试材料对纹枯病的抗性表现较好,其中 19 份材料表现抗性反应型。9 份材料对接种的条锈菌小种 CY30、CY31、CY32 和 CY33 均表现抗性反应型,5 份材料对叶锈菌小种 THT 和 PHT 都具抗性。

关键词:人工合成小麦;抗病性;禾谷孢囊线虫;纹枯病;条锈病;叶锈病

Reactions of Synthetic Wheat to Cereal Cyst Nematode, Sharp Eyespot, Stripe Rust, and Leaf Rust

WU Xiao-fei¹, LI Hong-jie¹, WANG Xiao-ming¹, CHEN Huai-gu², XU Shi-chang³, LIU Tai-guo³

(¹Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources and

Genetic Improvement, Beijing 100081; ²Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural

Sciences, Nanjing 210014; ³Institute of Plant Protection, Chinese Academy of

Agricultural Sciences, Beijing 100193)

Abstract: Using field and artificial inoculation tests, reactions of 28 synthetic wheat accessions from CIMMYT to cereal cyst nematodes (*Heterodera avenae* and *H. filipjevi*), sharp eyespot (caused by *Rhizoctonia cerealis*), stripe rust, and leaf rust (caused by *Puccinia striiformis* and *P. recondita*, respectively) were determined. Various levels of resistance were observed in reaction to these pathogens. Lines C2 and C20 were resistant but lines C5, C10, and C25 were susceptible to all the four diseases tested. Eight lines displayed resistant reaction to both species of *Heterodera*. However, some lines were only resistant to either *H. avenae* or *H. filipjevi*. The synthetic wheats tested exhibited good resistance to sharp eyespot, and 19 lines showed resistant reaction. Eight lines were resistant to *P. striiformis* races CY30, CY31, CY32, and CY33, and 5 lines were resistant to both *P. triticulturae* races of THT and PHT.

Key words: synthetic wheat; resistance; *Heterodera avenae* and *H. filipjevi*; *Rhizoctonia cerealis*; *Puccinia striiformis*; *P. recondita*

普通小麦 (*Triticum aestivum*, 2n = 42, AABBDD 28, AABB 基因组) 与粗山羊草 (*Aegilops squarrosa*, 基因组) 是由四倍体小麦 (*Triticum turgidum*, 2n = 2n = 14, DD 基因组) 杂种演化而来。在长期的品种

收稿日期:2013-09-22 修回日期:2013-09-26 网络出版日期:2013-10-23

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131023.1508.002.html>

基金项目:国家自然科学基金项目(31171545 和 30971775); 国家小麦产业技术体系专项(CARS-3-1); 作物种质资源保护项目主要作物抗病虫、抗逆和品质性状鉴定评价(NB7013-2130135-25-15)

第一作者研究方向为作物抗病性。E-mail: wuxiaofei@caas.cn

通信作者:李洪杰,研究方向为作物抗病性。E-mail: lihongjie@caas.cn

选育过程中,普通小麦的遗传基础不断变得狭窄。利用普通小麦基因组的供体野生近缘种是拓宽普通小麦品种遗传基础的重要措施,特别是野生近缘种抗病和抗逆性强,为普通小麦改良提供了丰富的抗性基因。为此,CIMMYT 通过四倍体小麦与粗山羊草杂交、染色体加倍培育出人工合成小麦^[1]。这些材料成为多种小麦病虫害的抗源。

在人工合成小麦的抗性研究中,大多数只针对 1~2 种病害进行抗性鉴定,例如条锈病(*Puccinia striiformis*)^[2]、叶锈病(*P. recondita*)^[3]、秆锈病(*P. graminis*)^[4]、白粉病(*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)^[5],只有少数研究对地上和地下多种病害同时进行抗性鉴定^[6]。我国小麦生产上常常受到多种病害的危害,不同的病原菌或其他病原既可危害植株地上部的叶片和茎秆,也可危害地下生长的根系^[7]。本研究鉴定了 CIMMYT 的人工合成小麦对禾谷孢囊线虫(*Heterodera avenae* 和 *H. filipjevi*)、纹枯病(*Rhizoctonia cerealis*)、条锈病和叶锈病的反应,以期小麦抗病育种提供兼抗多种病害的种质。

1 材料与方法

1.1 试验材料

28 份 CIMMYT 人工合成小麦的系谱列于表 1。禾谷孢囊线虫抗性鉴定的感病对照品种为温麦 19,抗病对照品种为 Madsen。纹枯病抗性鉴定的感病对照为苏麦 3 号和扬麦 158,抗病对照为安农 8455 和宁麦 9 号。条锈病和叶锈病抗性鉴定的感病对照品种分别为铭贤 169 和 Thatcher。

1.2 禾谷孢囊线虫抗性鉴定

采用田间病圃法对人工合成小麦进行禾谷孢囊线虫抗性鉴定^[8]。田间病圃设在河南省许昌市、荥阳市禾谷孢囊线虫发生多年的小麦田,两地的病原线虫分别为 *H. filipjevi* 致病型 Hfc-1 和 *H. avenae* 致病型 Ha43。品种排列采用随机区组设计,单行区,行长 2 m,每行播种 60 粒,3 次重复。小麦乳熟期,从每个小区中随机选取 2 个取样点,考察 10 个植株根系上的孢囊数目。根据每个品种平均单株孢囊数目,分为高抗(HR, < 5 个孢囊)、中抗(MR, 5 ~ 10 个孢囊)、中感(MS, 11 ~ 14 个孢囊)、感(S, 15 ~ 25 个孢囊)和高感(HS, > 25 个孢囊)^[9]。

1.3 纹枯病抗性鉴定

采用田间病圃法鉴定人工合成小麦对纹枯病的抗性^[10]。病圃设在江苏省农业科学院试验田

(南京)。小麦返青时,采用麦粒接种法接种,*R. cerealis* 菌株从该试验点田间病圃分离。小麦乳熟期,按照 0~5 级标准每个品种考察 50 个茎的发病情况:病情指数 = $[\Sigma(\text{各级病茎数} \times \text{相应病级}) / (\text{总茎数} \times \text{最高病级})] \times 100$ 。根据病情指数的大小,将供试品种分为:免疫(病情指数为 0);高抗($\leq 20.0\%$)、抗($20.1\% \sim 40.0\%$)、中抗($40.1\% \sim 50.0\%$)、中感($50.1\% \sim 60.0\%$)、感($61.0\% \sim 80.0\%$)和高感($80.0\% \sim 100\%$)^[11]。

1.4 条锈病和叶锈病的抗性鉴定

条锈病菌小种采用 CY30、CY31、CY32 和 CY33,叶锈病菌小种为 THT 和 PHT。小麦植株 2 叶期时接种病菌孢子,条锈病鉴定的植株生长条件为 12 °C,叶锈病鉴定的植株生长条件为 21 ± 3 °C 接种后约 15 d 感病对照品种充分发病时,采用 0~4 级标准调查植株对条锈病菌小种^[12]和叶锈病菌小种的反应型^[13]。根据反应型,植株可分为免疫(0)、近免疫(0;)、高抗(1)、中抗(2)、中感(3)和高感(4)。

1.5 数据处理和统计分析

对于禾谷孢囊线虫和纹枯病抗性鉴定数据进行统计分析。平均单株孢囊数进行 $\log(x + 1)$ 对数转换^[14],然后进行方差分析;纹枯病抗性鉴定的病情指数直接进行方差分析。采用 Fisher's 最小显著差数(LSD)比较供试材料之间单株孢囊数和病情指数的差异显著性。统计分析采用 SAS 软件(SAS Institute, Raleigh, NC, USA)。

2 结果与分析

2.1 28 份人工合成小麦对禾谷孢囊线虫的抗性

鉴定的人工合成小麦对 *H. avenae* 和 *H. filipjevi* 表现不同的反应型,平均单株孢囊数之间的差异具有统计学意义($P < 0.05$)。抗病对照品种 Madsen 的平均单株孢囊数分别为 1.6 (*H. avenae*) 和 2.9 (*H. filipjevi*),表现高抗,感病对照品种温麦 19 为 28.9 (*H. avenae*) 和 26.9 (*H. filipjevi*),表现高感(表 1)。人工合成小麦的平均单株孢囊数变化范围为 0.5 ~ 30.4 (*H. avenae*) 和 1.9 ~ 74.0 (*H. filipjevi*)。C2、C7、C8、C12、C14、C18、C20 和 C22 对 2 种线虫都表现高抗或中抗。C4、C6、C16 和 C21 高抗 *H. filipjevi*,但不抗 *H. Avenae*,而 C1、C11、C19、C24 和 C25 高抗 *H. avenae*,但不抗 *H. filipjevi*。C3、C5、C9、C10、C15、C17、C23、C26 和 C27 对 2 种线虫都不具抗性(表 1)。C13 和 C28 因种子在田间没有发芽而没有进行鉴定。

表 1 28 份人工合成小麦系谱与 *H. filipjevi* 和 *H. avenae* 田间病圃中单株孢囊平均数Table 1 Pedigrees and mean number of cysts per plant of 28 synthetic hexaploid wheat accessions in field reactions to *H. filipjevi* and *H. avenae*

品种 Variety	系谱 Pedigree	<i>H. avenae</i>		<i>H. filipjevi</i>	
		单株孢囊数 No. of cysts per plant	反应型 Reaction type	单株孢囊数 No. of cysts per plant	反应型 Reaction type
C1	68. 111/RGB-U//WARD/3/ <i>Ae. squarrosa</i> (326)	2.0	HR	23.7	S
C2	68. 111/RGB-U//WARD/3/ <i>Ae. squarrosa</i> (511)	5.5	MR	5.0	MR
C3	68. 111/RGB-U//WARD Resel/3/Stil/4/ <i>Ae. squarrosa</i> (783)	20.4	S	13.9	MS
C4	ALTAR84/ <i>Ae. squarrosa</i>	30.4	HS	4.6	HR
C5	ALTAR84/ <i>Ae. squarrosa</i>	23.8	S	43.5	HS
C6	ALTAR84/ <i>Ae. squarrosa</i> (193)	20.0	S	3.6	HR
C7	ALTAR84/ <i>Ae. squarrosa</i> (198)	7.9	MR	9.5	MR
C8	ALTAR84/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)	6.8	MR	3	HR
C9	ALTAR84/ <i>Ae. squarrosa</i> (219)	12.4	MS	19.5	S
C10	BOTNO/ <i>Ae. squarrosa</i> (617)	10.5	MS	35.4	HS
C11	BOTNO/ <i>Ae. squarrosa</i> (620)	1.2	HR	22.7	S
C12	Cpi/Gediz/3/Goo//J069/CRA/4/ <i>Ae. squarrosa</i> (208)	2.9	HR	9.7	MR
C13	CROC-1/ <i>Ae. squarrosa</i> (518)	—	—	—	—
C14	D67. 2/P66. 270// <i>Ae. squarrosa</i>	1.3	HR	7.3	MR
C15	D67. 2/P66. 270// <i>Ae. squarrosa</i> (217)	24.4	S	16.0	S
C16	D67. 2/P66. 270// <i>Ae. squarrosa</i> (218)	26.8	HS	2.6	HR
C17	D67. 2/P66. 270// <i>Ae. squarrosa</i> (220)	20.4	S	74.0	HS
C18	D67. 2/P66. 270// <i>Ae. squarrosa</i> (221)	1.1	HR	5.0	MR
C19	D67. 2/P66. 270// <i>Ae. squarrosa</i> (659)	2.4	HR	14.8	S
C20	DOY1/ <i>Ae. squarrosa</i> (447)	5.2	MR	1.9	HR
C21	DVERD 2/ <i>Ae. squarrosa</i> (221)	26.6	HS	2.1	HR
C22	GREEN/ <i>Ae. squarrosa</i> (458)	3.6	HR	3.5	HR
C23	Rok/Kml// <i>Ae. squarrosa</i> (214)	13.0	MS	21.0	S
C24	SCOOP-1/ <i>Ae. squarrosa</i> (358)	0.5	HR	11.3	MS
C25	YAR/ <i>Ae. squarrosa</i> (518)	3.7	HR	15.4	S
C26	YAV-1/TEZ// <i>Ae. squarrosa</i> (249)	15.0	S	14.8	MS
C27	YAV3/Sco//J069/Cra/3/YAV79/4/ <i>Ae. squarrosa</i> (498)	12.7	MS	13.8	MS
C28	YUK/ <i>Ae. squarrosa</i> (217)	—	—	—	—
Madsen	抗病对照	1.6	HR	2.9	HR
温麦 19	感病对照	28.9	HS	26.9	HS

2.2 28 份人工合成小麦对纹枯病的抗性

供试的 28 份人工合成小麦的平均病情指数为 $38.1\% \pm 6.3\%$, 变化范围为 30.5% (C13) ~ 54.8% (C7) (图 1)。除 C7 (54.8%) 外, 27 份材料的病情指数小于感病对照品种苏麦 3 号 (56.9%) 和扬麦 158 (52.5%), 其中绝大多数品种与感病对照品种的差异有统计学意义 ($P < 0.05$)。与抗病对照相比, 19 份材

料的病情指数较小, 其中 C10、C13、C15、C16、C26 和 C28 的病情指数显著低于抗病对照安农 8455 (39.4%) 和宁麦 9 号 (39.5%) ($P < 0.05$); 9 份材料的病情指数高于抗病对照, 其中 C7、C8、C19、C21 和 C27 与抗病对照的差异具有统计学意义 ($P < 0.05$)。根据病情指数的大小, 19 份材料表现抗病, 8 份材料表现中抗, 1 份材料表现中感。

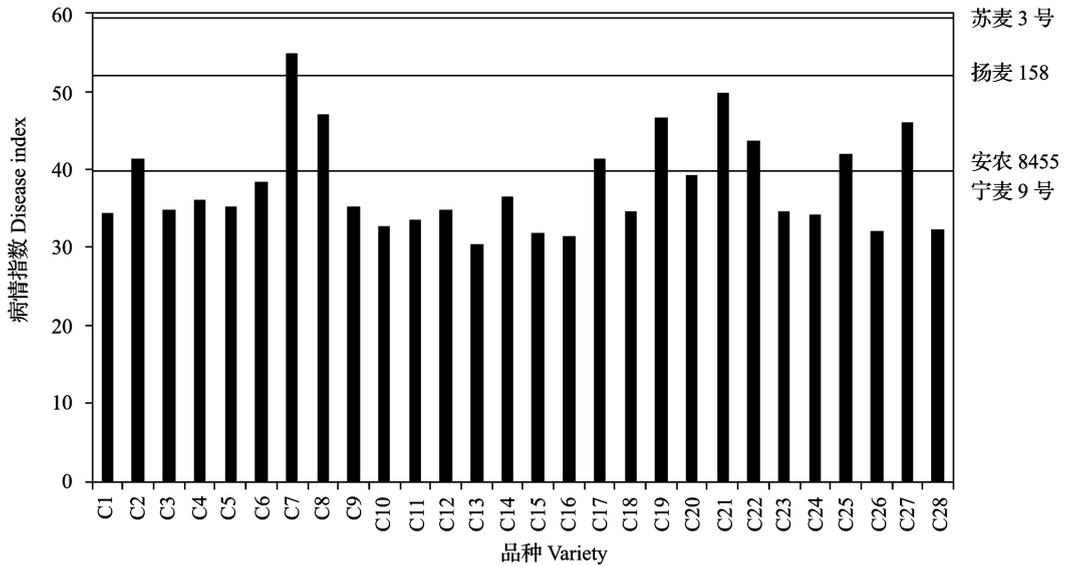


图 1 28 份人工合成小麦对纹枯病 (*Rhizoctonia cerealis*) 反应的病情指数

Fig. 1 Disease indices of 28 synthetic hexaploid wheat accessions in reaction to *Rhizoctonia cerealis*

2.3 28 份人工合成小麦对条锈病和叶锈病的抗性

参试的人工合成小麦对 4 个条锈菌小种表现较好的抗性,除了 C10 和 C25 之外,其他品种能够抗 1~4 个小种(表 2)。C2、C3、C4、C6、C12、C15、C16、C20 和 C21 对 CY30、CY31、CY32 和 CY33 都表现抗性反应,反应型为 0~2+,其中 C4、C6 和 C12 对 4 个菌株的反应型均为 0、0;或 0+。C1、C7、C17 和 C27 可抗 3 个小种,C8 和 C28 鉴定了 3 个小种,表现型均为 0;或 0+,其他品种可抗 1 或 2 个小种。感病对照品种铭贤 169 对 4 个条锈病菌小种都表现感病。

对于 THT 和 PHT 两个叶锈菌小种,C2、C14、C17、C18 和 C20 表现抗性反应型。C3、C4、C7、C21、C26 和 C27 对其中的 1 个小种表现抗性反应型,但对另一个小种表现感病反应型(3、3-或 3+),其余 17 份材料与感病对照品种 Thatcher 相同,不抗任何小种(表 2)。

3 讨论

小麦生育期间会受到来自地上和地下病原的危害,因此,发现兼抗地下和地上病害的种质是利用寄主抗性减低病害损失的关键。长期以来,条锈病、白粉病和纹枯病一直是影响我国小麦安全生产的重要病害,2012 年全国发病面积分别为 267 万、667 万和 867 万 hm^2 (<http://www.agri.gov.cn/>)。近年

表 2 28 份人工合成小麦条锈病菌和叶锈病菌的反应型

Table 2 Infection types of 28 synthetic hexaploid wheat accessions to *Puccinia striiformis* and *P. recondita*

品种 Variety	<i>P. striiformis</i>				<i>P. recondita</i>	
	CY30	CY31	CY32	CY33	THT	PHT
C1	2-	1	3	2	3-	3
C2	2-	2	2	2-	2	1
C3	0	0;	0;	1	2	3
C4	0;	0	0;	0	2	3
C5	4	3	2	3	3	3
C6	0	0	0	0;	3	3+
C7	3	2+	2	2+	2+	3+
C8	0;	0;	0;	-	4	3+
C9	0;	-	0;-	3	3	3
C10	3+	3+	3	3	3	3+
C11	3	2-	3	2+	3	3
C12	0+;	0+;	0;	0+;	3	3+
C13	3	-	0;	-	3+	3
C14	3	2+	2	-	2	1
C15	1	0;	0	0+;	3	3
C16	0+;	0;	2+	0;	3	3
C17	2-	2	0;	3	1	1
C18	3	3	2	-	0+	1
C19	4	3+	2+	2	3	3+
C20	1	0;	0;	1	2	1+
C21	2	2	2	2	1	3-

表 1(续)

品种 Variety	<i>P. striiformis</i>				<i>P. recondita</i>	
	CY30	CY31	CY32	CY33	THT	PHT
C22	3	3+	1	-	3	3
C23	0	3	2	-	3-	3+
C24	4	4	3	1	3	3
C25	3+	3	4	3	3	3+
C26	4	2	0;+	-	2+	3+
C27	3-	2+	0;	2+	1	3
C28	-	0;	0;	0;+	3	3+
铭贤 169	3	3	3	3	-	-
Thatcher	-	-	-	-	3	3

来,在全国 16 个省、市、自治区发现禾谷孢囊线虫,特别是在黄淮冬麦区禾谷孢囊线虫已经对小麦生产构成严重威胁^[15]。本研究发现,人工合成小麦 C2 和 C20 对禾谷孢囊线虫、纹枯病、条锈病和叶锈病都具有抗性。在鉴定的 20 个白粉菌菌株中,C2 可抗 16 个菌株^[16]。其他一些材料对鉴定的病害表现不同程度的抗性。这些材料为小麦抗病育种提供了有益的种质。此外,有些人工合成小麦的抗病性较差,例如 C5、C10 和 C25 对几种病害都表现感病。因此,对人工合成小麦进行全面的鉴定对于这些材料的有效利用是十分必要的。

我国发生的病原线虫包括 *H. avenae* 和 *H. filipjevi*,而且还存在多种不同的致病型,从而加大了利用寄主抗性防治线虫危害的难度。由于我国当前生产上推广品种大多不具抗性^[17],因此,发现对我国线虫致病型的有效抗源是当前抗线虫小麦育种的关键。本研究发现的 8 个既抗 *H. avenae* 又抗 *H. filipjevi* 的人工合成小麦,可作为新的抗源用于抗线虫品种选育。粗山羊草是禾谷孢囊线虫的一个抗源^[18],粗山羊草 2D 染色体携带 *Cre3* 和 *Cre4* 两个抗禾谷孢囊线虫基因^[19]。R. F. Eastwood 等^[20]报道一个人工合成小麦品系也携带 *Cre3* 基因。*Cre3* 基因与位于 2D 染色体长臂端部的 NBS-LRR 家族 *R* 基因成员有关^[21]。该基因对某些 *H. avenae* 致病性具有很好的抗性,能够有效地降低土壤中的线虫孢囊数量^[22]。利用与 *Cre3* 基因连锁的分子标记 *Cre3spf/r* 和 *Xgwm301*^[23-24],可以检测本研究中供试的人工合成小麦中的抗线虫基因是否与 *Cre3* 相同,抑或含有新的抗孢囊线虫基因。

推极道,一些人工合成小麦对条锈病和叶锈病表现很好的抗性^[2-3,6]。抗条锈病基因 *Yr24* 和 *Yr28* 来自人工合成小麦^[25-26],在人工合成小麦中还鉴定

出一些未正式命名的抗条锈病基因^[27-28]。本研究发现鉴定的大多数人工合成小麦对条锈病菌小种 CY30、CY31、CY32 和 CY33 表现抗病反应型,有几个人工合成小麦对 2 个叶锈病菌小种表现抗性反应型。这些抗病材料为发现新的抗病基因提供了基础材料。

由于人工合成小麦是由四倍体小麦与二倍体粗山羊草杂交产生的,人工合成小麦所具有的抗病基因并非都来自粗山羊草,有些抗病基因来自四倍体小麦。例如,人工合成小麦 YAV-2/TEZ//*Ae. squarrosa* (895) 的抗白粉病基因被定位于 2AL 染色体^[29],来自人工合成小麦的抗条锈病基因 *Yr24* 被定位于 1BS 染色体^[25],人工合成小麦 CII91 (CPI/GEDIZ/3/GOO//JO69/CRA/4/AE. SQ629) 的抗条锈病基因 *YrCI91* 也位于 1BS 染色体^[28]。在本研究中,同一四倍体小麦与不同粗山羊草品系的杂种后代对线虫的抗性不同,ALTAR84 与 *Ae. squarrosa* (198) 和 *Ae. squarrosa* (205) 的合成小麦 C7 和 C8 抗两种线虫,而 ALTAR84 与 *Ae. squarrosa* (219) 合成小麦 C9 不抗任何一种线虫。四倍体小麦 D67.2/P66.270 与不同粗山羊草的合成小麦对线虫也表现不同的反应型(表 1)。因此,人工合成小麦对孢囊线虫的抗性可能与粗山羊草有关。通过分子标记分析,可以准确地定位抗线虫基因,明确抗线虫基因与粗山羊草的关系。

参考文献

- [1] Mujeeb-Kazi A, Rosas V, Roldan S. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non. L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. × *T. tauschii*; 2n = 6x = 42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement [J]. Genet Resour Crop Ev, 1996, 43:129-134
- [2] Ma H, Singh R P, Mujeeb-Kazi A. Resistance to stripe rust in *Triticum turgidum*, *T. tauschii* and their synthetic hexaploids [J]. Euphytica, 1995, 82:117-124
- [3] Assefa S, Fehrmann H. Resistance to wheat leaf rust in *Aegilops tauschii* Coss. and inheritance of resistance in hexaploid wheat [J]. Genet Resour Crop Ev, 2000, 47:135-140
- [4] Assefa S, Fehrmann H. Evaluation of *Aegilops tauschii* Coss. for resistance to wheat stem rust and inheritance of resistance of resistance genes in hexaploid wheat [J]. Genet Resour Crop Ev, 2004, 51:663-669
- [5] Lutz J, Hsam S L K, Limpert E, et al. Powdery mildew resistance in *Aegilops tauschii* Coss. and synthetic hexaploid wheats [J]. Genet Resour Crop Ev, 1994, 41:151-158
- [6] Ogbonnaya F C, Imtiaz M, Bariana H S, et al. Mining synthetic hexaploids for multiple disease resistance to improve bread wheat [J]. Aust J Agr Res, 2008, 59:421-431
- [7] Duveiller E, Singh R P, Nicol J M. The challenges of maintaining wheat productivity: pests, diseases, and potential epidemics [J]. Euphytica, 2007, 157:417-430

- [8] 高秀,崔磊,李洪连,等. 硬粒小麦品种 Waskana 和 Waskowa 对禾谷孢囊线虫(*Heterodera filipjevi* 和 *H. avenae*)的抗性[J]. 作物学报,2012,39(4):571-577
- [9] Nicol J M, Ogonnaya F, Singh A K, et al. Current global knowledge of the usability of cereal cyst nematode resistant bread wheat germplasm through international germplasm exchange and evaluation [M]//Riley I T, Nicol J M, Dababat A A. Cereal cyst nematodes: Status, research and outlook. Ankara: CIMMYT, 2009: 149-153
- [10] 李洪杰,王晓鸣,陈怀谷,等. 小麦-偃麦草杂种后代及小麦种质资源对纹枯病的抗性[J]. 作物学报,2013,39(6):999-1012
- [11] 任丽娟,陈佩度,陈怀谷,等. 小麦抗纹枯病种质资源筛选[J]. 植物遗传资源学报,2010,11(1):108-111
- [12] Volin R B, Sharp E L. Physiologic specialization and pathogen aggressiveness in stripe rust [J]. Phytopathology, 1973, 63: 699-703
- [13] Stakman E C, Stewart D M, Loegering W Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici* [M]. Washington: USDAARS, 1962
- [14] Bekal S, Jahier J, Rivoal R. Host responses of Triticeae to species of the cereal cyst nematode complex in relation to breeding resistant durum wheat [J]. Fundam Appl Nematol, 1998, 21: 359-370
- [15] Peng D L, Nicol J M, Li H M, et al. Current knowledge of cereal cyst nematode(*Heterodera avenae*) on wheat in China [M]//Riley I T, Nicol J M, Dababat A A. Cereal cyst nematodes: Status, research and outlook. Ankara: CIMMYT, 2009: 29-34
- [16] 张宁,陆鸣,宋风景,等. 人工合成小麦对白粉病的抗性评价[J]. 河北农业大学学报,2013,36(1):6-10
- [17] Li H J, Cui L, Li H L, et al. Effective resources of wheat and wheat-*Thinopyrum* derivatives for resistance to *Heterodera filipjevi* in China [J]. Crop Sci, 2012, 52: 1209-1217
- [18] Eastwood R F, Lagudah E S, Appels R, et al. *Triticum tauschii*: a novel source of resistance to cereal cyst nematode(*Heterodera avenae*) [J]. Aust J Agr Res, 1991, 42: 69-77
- [19] McIntosh R A, Yamazaki Y, Dubcovsky J, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [M]//Proceedings of the 11th International Wheat Genetic Symp. Australia: Sydney University of Sydney Press, 2008
- [20] Eastwood R F, Lagudah E S, Halloran C M, et al. Resistance to cereal cyst nematode in *Triticum tauschii* [M]//Imrie B C, Hacker J B. Focused plant improvement: towards responsible and sustainable agriculture. Canberra: Conference Organising Committee, 1993: 7-18
- [21] Lagudah E S, Moullet O, Appels R. Map-based cloning of a gene sequence encoding a nucleotide-binding domain and a leucine-rich region at the *Cre3* nematode resistance locus of wheat [J]. Genome, 1997, 40: 659-665
- [22] Safari E, Gorora N N, Eastwood R F, et al. Impact of *Cre1*, *Cre8* and *Cre3* genes on cereal cyst nematode resistance in wheat [J]. Theor Appl Genet, 2005, 110: 567-572
- [23] Ogonnaya F C, Subrahmanyam N C, Moullet O, et al. Diagnostic DNA markers for cereal cyst nematode resistance in bread wheat [J]. Aust J Agr Res, 2001, 52: 1367-1374
- [24] Martin E M, Eastwood R F, Ogonnaya R C. Identification of microsatellite markers associated with the cereal cyst nematode resistance gene *Cre3* in wheat [J]. Aust J Agr Res, 2004, 55: 1205-1211
- [25] McIntosh R A, Lagudah E S. Cytogenetical studies in wheat. XVI-II. Gene *Yr24* for resistance to stripe rust [J]. Plant Breeding, 2000, 119: 81-93
- [26] Singh R P, Nelson J C, Sorrells M E. Mapping *Yr28* and other genes for resistance to stripe rust in wheat [J]. Crop Sci, 1998, 40: 1148-1155
- [27] 何名召,王丽敏,张增艳,等. 硬粒小麦-粗山羊草人工合成小麦 CI108 抗条锈病新基因的鉴定、基因推倒与分子标记定位[J]. 作物学报,2007,33(7):1045-1050
- [28] 任强,刘慧娟,陈洋,等. 人工合成小麦 CI191 抗条锈病基因的鉴定及分子标记定位[J]. 作物学报,2010,36(5):721-727
- [29] 赵远玲,李祥羽,孙连发,等. 人工合成小麦抗白粉病未知基因的 SSR 标记[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(2):271-274

(上接第 1220 页)

- [73] Nishizawa-Yokoi A, Yoshida E, Yabuta Y, et al. Analysis of the regulation of target genes by an *Arabidopsis* heat shock transcription factor, HsfA2 [J]. Biosci Biotech Bioch, 2009, 73: 890-895
- [74] 秦丹丹,彭惠茹,倪中福,等. 植物热激转录因子及其与耐热性关系的研究进展[J]. 麦类作物学报,2012,32(1):178-183
- [75] Fu J M, Momčilović I, Vara Prasad P V. Roles of protein synthesis elongation factor EF-Tu in heat tolerance in plants [J/OL]. J Bot, 2012, doi: 10. 1155/2012/835836
- [76] Fu J, Momčilović I, Clemente T E, et al. Heterologous expression of a plastid EF-Tu reduces protein thermal aggregation and enhances CO₂ fixation in wheat (*Triticum aestivum*) following heat stress [J]. Plant Mol Biol, 2008, 68(3):277-288
- [77] Bhadula S K, Elthon T E, Habben J E, et al. Heat-stress induced synthesis of chloroplast protein synthesis elongation factor(EF-Tu) in a heat tolerant maize line [J]. Planta, 2001, 212(3):359-366
- [78] Ristic Z, Williams G, Yang G, et al. Dehydration, damage to cellular membranes, and heat-shock proteins in maize hybrids from different climates [J]. J Plant Physiol, 1996, 149: 424-432
- [79] Ristic Z, Gifford D J, Cass D D. Heat shock proteins in two lines of *Zea mays* L. that differ in drought and heat resistance [J]. Plant Physiol, 1991, 97(4):1430-1434
- [80] Bukovnik U, Fu J, Bennett M, et al. Heat tolerance an 170 d expression of protein synthesis elongation factors, EF-Tu and EF-1 α , in spring wheat [J]. Funct Plant Biol, 2009, 36(3):234-241
- [81] 喻修道,徐兆师,陈明,等. 小麦转基因技术研究及其应用[J]. 中国农业科学,2010,43(8):1539-1553
- [82] Zhang S X, Xu Z S, Li P S, et al. Overexpression of *TaHSF3* enhances tolerance to extreme temperatures in transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant Mol Biol Rep, 2013, 31: 688-697
- [83] Jia J, Zhao S, Kong X, et al. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation [J]. Nature, 2013, 496(7443):91-95