

63 个小麦高代品系的叶锈病抗性鉴定

董 瑞, 王佳荣, 张 静, 高 璞, 张培培, 李在峰, 刘大群

(河北农业大学植物保护学院, 保定 071001)

摘要: 小麦叶锈病严重危害我国小麦生产安全, 培育持久性抗病品种是防治小麦叶锈病最为经济有效的方法之一。本试验通过已知抗病基因连锁的分子标记检测结合基因推导、系谱分析和成株期抗病鉴定对 63 个小麦高代品系进行抗叶锈病鉴定, 进而推导其所含的抗病基因。在苗期, 对 63 个小麦高代品系材料和 36 个含有已知抗病基因的载体品种, 比较了接种 17 个具有不同毒性的叶锈菌生理小种的抗病反应, 并利用 10 个已知抗叶锈病基因连锁分子标记检测供试材料。2018-2019 年度分别在河南周口和河北保定对 63 份小麦高代品系进行病害严重度调查, 筛选具有成株抗叶锈病的品系。结果表明, 在 63 个品系中, 含有 *Lr26*、*Lr45*、*Lr17* 和 *Lr1* 的品系分别有 18 个、14 个、11 个和 10 个。此外, 含有 *Lr10*、*Lr11* 和 *Lr46* 的品系分别有 2 个, 含有 *Lr2a*、*Lr2b*、*Lr15* 和 *Lr37* 的品系各有 1 个。17 个品系在田间表现为成株期慢叶锈病抗性。上述含有抗叶锈病基因的品系为抗叶锈病品种改良提供了重要的育种材料。

关键词: 小麦; 叶锈病; 抗病基因; 基因推导; 分子标记

Identification of Leaf Rust Resistance in 63 Wheat Advanced Lines

DONG Rui, WANG Jia-rong, ZHANG Jing, GAO Pu,

ZHANG Pei-pei, LI Zai-feng, LIU Da-qun

(College of Plant Protection, Agricultural University of Hebei, Baoding 071001)

Abstract: Wheat Leaf rust seriously distablizes the wheat production in China. Breeding wheat cultivars with durable resistance is considered as one of the most economical and effective methods in disease control. In this study, the Leaf rust resistance in 63 advanced wheat lines were analyzed by combining marker-assisted identification of known resistance genes, pedigree analysis and the field test upon Leaf rust infection. These genotypes together with 36 donor lines (carrying known Leaf rust resistance genes) were inoculated with 17 *Puccinia triticina* (*Pt*) races with specific virulence at the seedling stage, and also genotyped using 10 molecular markers associating with known resistance genes. Moreover, these 63 wheat advanced lines were evaluated for Leaf rust severity in Zhoukou city of Henan province and Baoding of Hebei province in the crop season (2018-2019), followed by analyzing variance and calculating the LSD value to identify wheat lines that showed adult plant resistance. Out of 63 lines, 18 lines were detected with *Lr26*, 14 harboring *Lr45*, 11 harboring *Lr17*, as well as 10 lines harboring *Lr1*. Any of three genes *Lr10*, *Lr11*, and *Lr46* was found in 2 lines, while either of *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr15* and *Lr37* was present in one line. Interestingly, a total of 17 lines showed slow rusting resistance at adult plant stage. Altogether, this study identified many wheat advanced breeding lines containing Leaf rust resistance genes, thus valuable in genetic improvement of wheat cultivars showing Leaf rust resistance.

Key words: wheat; Leaf rust; resistance genes; gene postulation; molecular marker

收稿日期: 2021-12-06 网络出版日期: 2021-12-08

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211206001>

第一作者研究方向为植物病理学, E-mail: 1094348719@qq.com

通信作者: 李在峰, 研究方向为植物病理学, E-mail: lzf7551@aliyun.com

基金项目: 河北省高等学校科学技术研究项目 (ZD2021053)

Foundation project: Science and Technology Research Project of Higher Education in Hebei Province (ZD2021053)

小麦叶锈病是由小麦叶锈菌 (*Puccinia triticina*) 引起的严重危害小麦生产的病害之一,其主要侵染叶片,阻碍光合作用,影响小麦正常生长发育甚至导致死亡,可造成产量严重下降,最终可达到 40%^[1]。目前,随着温度不断上升,部分地区的气候条件变得更有利于小麦叶锈菌产生,这将对农业生产造成更为严重的经济损失^[2]。防治措施一般有化学防治、农业防治、生物防治等,但最经济有效的方法是培育抗病品种。

按照植物抗性表达的生物学阶段,抗性有苗期和成株期抗性;按照病害流行的速度,能够分为一般抗性和慢锈性等^[3]。Mains 等^[4,5]第一次验证了小麦叶锈菌具有生理专化的特性,并发现了品种 Webster 和 Hussar 等可对锈菌生理小种进行区分。1946 年, Ausemus 等^[6]最早利用 *Lr* 来命名小麦抗叶锈病基因。1956 年, Flor^[7]通过遗传学研究提出了基因对基因假说。Johnson^[8]认为由微效抗病基因控制的抗性较主效抗病基因更持久,这种抗病性被称为持久抗病性,并得到多数学者肯定。目前,对小麦抗叶锈病的探索已经进入了 DNA 分子阶段,为小麦抗叶锈病的遗传学研究与分析提供了全新思路 and 方略。

目前,国内外已发现的小麦抗叶锈病基因有 100 多个,已被正式命名的只有 80 个,多以单基因的方式存在,大多是苗期抗病基因。*Lr12*、*Lr13*、*Lr22a*、*Lr22b*、*Lr34*、*Lr35*、*Lr37*、*Lr46*、*Lr67* 和 *Lr68* 等抗病基因为成株抗病基因,其中具有慢锈抗病性的基因有 *Lr34*^[9]、*Lr46*^[10]、*Lr67*^[11] 和 *Lr68*^[12],慢锈基因一般具有一因多效的特性,可兼抗多种类型的病害,在生产上有较高应用价值。不断挖掘新抗病基因及聚合多种类型的抗病基因对利用抗病品种防治小麦叶锈病尤为重要。

本试验运用基因推导、分子标记检测、系谱分析和成株期抗叶锈性鉴定方法,对 63 个来自国内的小麦高代品系进行抗叶锈病分析,判断供试材料中所含有的抗叶锈病基因,筛选出具有慢锈性的抗病品系,为繁育高效抗病品种提供种质资源。

1 材料与方法

1.1 供试材料及叶锈菌系

63 个小麦高代品系供试材料(由中国农业科学院作物科学研究所张学勇研究员馈赠),36 个含有已知抗病基因的载体品种、感病对照品种郑州 5389、慢锈对照 SAAR、用于基因推导的 17 个

具有不同毒性并已单孢纯化的叶锈菌生理小种,为 FGJQ、FHJQ、FHJT、FHJR、THPS、FHJQ ①、THDL、PHTS、FHJQ ②、FHSQ、FHGS、FHBS、FHGS ①、FHDQ、FHJS、FGJQ ② 和 FGDQ 由河北农业大学小麦锈病实验室提供。叶锈菌生理小种的命名参照 1989 年 Long 等^[13]提出的四字母命名法。

1.2 苗期侵染型鉴定及基因推导

2019-2020 年度在河北农业大学温室将 63 份小麦材料、36 个含有已知抗病基因的载体品种和感病对照郑州 5389 种植于穴盘中,每个品种种植 6 粒,共种植 17 套。当小麦长到一叶一心时,用扫抹法^[14]进行接菌,分别接种 17 个毒性不同的叶锈菌生理小种,20 ℃进行黑暗保湿 16h 处理,后将穴盘转移到室温中,让接种的小麦充分发病。当感病对照侵染型鉴定为 4 时,鉴定供试材料侵染型并统计数据,采用 Roelfs 等^[15]提出的 6 级鉴定标准,其中 0 级代表免疫,;和 1 级代表高抗,2 级代表中抗,3 和 4 级代表感病。参照 Dubin 等^[16]提出的原则进行基因推导。

1.3 田间试验和成株期抗叶锈病鉴定

2018-2019 年度将 63 份小麦供试材料、感病对照郑州 5389 和慢锈对照 SAAR 分别种植在河南周口和河北保定。SAAR 作为成株期的对照,若供试材料与其无显著差异则说明抗病,有显著差异则说明感病。每个品系种植 1 行,行长 1.5 m,行间距 0.25 m,每隔 10 行种植 1 行感病对照,同时在播种行两侧垂直种植感病对照作为诱发行。诱发行接种叶锈菌混合菌种 (THTT、THJS、PHTT),当感病对照严重度为 50% 时,对小麦叶锈病进行第 1 次调查,查看其发病情况。采用 Peterson 等^[17]提出的方法进行鉴定,每 7 d 调查 1 次,当感病对照郑州 5389 严重度为 100% 时,此时严重度称为最终严重度 (FDS, final disease severity)。统计 63 个品系在 2 个环境下的 FDS,用于后续数据分析。

1.4 数据分析

利用软件 SAS 9.1 进行方差分析 (ANOVA, analysis of variance) 和计算品系间的 LSD (Least significant difference) 值。根据苗期与成株期的侵染型,排除具有苗期抗性基因的品系,当供试材料的 FDS 明显小于或与慢锈对照 SAAR 无显著差异时,这样的品系作为慢锈品种。

1.5 分子标记检测

试验依据 Sharp 等^[18]提出的 CTAB 法,提取

63 份小麦供试品系、郑州 5389 及 36 个载体品种的基因组 DNA,并检测其浓度和纯度,用 dd H₂O 将 DNA 浓度稀释至 50 ng/μL 作为扩增模板备用。运用 10 个与已知抗叶锈病基因紧密连锁的分子标记对 63 份小麦供试品系进行检测,所有引物的

PCR 体系为 10 μL,含 1 μL 50 ng/μL DNA 模板、1 μL 4 mol/μL 引物、5 μL 2 × *Taq* PCR Mix、3 μL dd H₂O。各引物标记扩增程序见表 1,扩增后用琼脂糖凝胶电泳进行检测,其中 *Lr46* 的扩增产物要进行酶切,然后用聚丙烯酰胺凝胶电泳进行检测。

表 1 所用分子标记的引物信息及 PCR 退火温度

Table 1 Primer information and PCR annealing temperature of the molecular markers used

基因 Gene	标记类型 Marker type	引物名称 Primer	序列大小 (bp) Sequence size	染色体 Chr.	序列 (5'-3') Sequence (5'-3')	退火温度 (℃) Annealing temperature	参考文献 Reference
<i>Lr1</i>	STS	WR003F WR003R	760	5DL	GGGACAGAGACCTTGGTGA GACGATGATGATTTGCTGCTGG	55	[19]
<i>Lr9</i>	STS	J13/1 J13/2	1100	6BL	TCCTTTTATTCCGCACGCCGG CCACACTACCCCAAAGAGACG	68.5	[20]
<i>Lr10</i>	STS	Lrk10D1 Lrk10D2	282	1AS	GAAGCCCTTCGTCTCATCTG TTGATTCAATGCAGATGAGATCACG	60	[21]
<i>Lr19</i>	SCAR	SCS265-F SCS265-R	512	7DL	GGCGGATAAGCAGAGCAGAG GGCGGATAAGTGGGTTATGG	65	[22]
<i>Lr19</i>	SCAR	SCS253-F SCS253-R	736	7DL	GCTGGTTCCACAAAGCAAA GGCTGGTTCTTAGATAGGTG	60	[22]
<i>Lr20</i>	STS	STS638-L STS638-R	542	7AL	ACAGCGATGAAGCAATGAAA GTCCAGTTGGTTGATGGAAT	60	[23]
<i>Lr24</i>	STS	J09/1 J09/2	310	6BL	TCTAGTCTGTACATGGGGGC TGGCACATGAACTCCATACG	60	[24]
<i>Lr26</i>	STS	ω-secalinF ω-secalinR	1076	1BL	ACCTTCCTCATCTTTGTCCT CCGATGCCTATACCACTACT	65	[25]
<i>Lr26</i>	STS	Glu-B3F Glu-B3R	636	1BL	GGTACCAACAACAACAACCC GTTGCTGCTGAGGTTGGTTC	65	[25]
<i>Lr34</i>	STS	csLv34F csLv34R	150/249	7DS	GTTGGTTAAGACTGGTGATGG TGCTTGCTATTGCTGAATAGT	55	[26]
<i>Lr37</i>	STS	VENTRIUP LN2	259	2AS	AGGGGCTACTGACCAAGGCT TGCAGCTACAGCAGTATGTACACAAAA	57	[27]
<i>Lr46</i>	CAPS	csLV46G22-F csLV46G22-R	335	1BL	—	—	[28]

2 结果与分析

2.1 基因推导与分子标记检测

36 个含有已知抗叶锈病基因的载体品种(表 2)和 63 个小麦供试品系的苗期侵染结果显示(表 3),在 36 个含有已知抗叶锈病基因的载体品种中,有 9 个载体品种含有 *Lr9*、*Lr19*、*Lr24*、*Lr28*、*Lr29*、*Lr44*、*Lr47*、*Lr51* 和 *Lr53* 基因,对供试的 17 个叶锈菌生理小种均表现为高抗甚至免疫;有 10 个载体品

种含有 *Lr2c*、*Lr3*、*Lr16*、*LrB*、*Lr3bg*、*Lr13*、*Lr14b*、*Lr23*、*Lr33* 和 *Lr39* 基因,对供试的 17 个叶锈菌生理小种均表现为感病,因此这 19 个抗叶锈病基因无法通过基因推导推出来;其余含有 *Lr1*、*Lr2a*、*Lr26*、*Lr3ka*、*Lr11*、*Lr17*、*Lr30*、*Lr10*、*Lr14a*、*Lr18*、*Lr2b*、*Lr15*、*Lr20*、*Lr21*、*Lr36*、*Lr42* 和 *Lr45* 基因的 17 个载体品种对 17 个叶锈菌系均表现出不同抗性,可以通过苗期鉴定推导出来。

表 2 苗期 36 个抗叶锈病基因载体品种接种 17 个小麦叶锈菌生理小种的侵染型
Table 2 Seedling infection types of 36 lines with known Leaf rust resistance gene when inoculated with 17 *Puccinia triticina* (*Pr*) races

品系 (基因) Line (Gene)	叶锈菌生理小种侵染型 Infection types of physiological races of <i>Puccinia triticina</i>												
	FGJQ	FHIQ	FHJT	FHJR	THPS	FHIQ ①	THDL	PHTS	FHIQ ②	FHSQ	FHGS	FHBS	FHGS ①
RL6003 (<i>Lr1</i>)	; 1	; 1	; 1	2	3+	;	3+	4	; 1	; 1	0	0	;
RL6016 (<i>Lr2a</i>)	; 1	;	2	1	3	1	3+	; 1	; 1	1	;	0	;
RL6047 (<i>Lr2C</i>)	3+	3+	3+	3+	3	3	3+	3	3+	3	3	3	3+
RL6002 (<i>Lr3</i>)	3+	3+	3+	3+	3	3+	3+	3	3	3	3	3	4
RL6010 (<i>Lr9</i>)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RL6005 (<i>Lr16</i>)	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3	3+	3	3	4	3+
RL6064 (<i>Lr24</i>)	; 1	;	; 1	;	;	;	; 1	; 1	; 1	;	;	; 1	;
RL6078 (<i>Lr26</i>)	1	3+	3	3	3	3+	3	3	3	3	3	3	3
RL6007 (<i>Lr3ka</i>)	2	2	2	2	3+	1	2	3	1	3	;	0	2
RL6053 (<i>Lr11</i>)	3+	3	3+	3+	2+	3	2	3+	3+	3+	3	0	3
RL6008 (<i>Lr17</i>)	3	3	3+	3+	3+	3+	3+	3	3	3+	2	0	2+
RL6049 (<i>Lr30</i>)	1+	1+	1	2	3	1	2	3+	1	2	1	2	2
RL6051 (<i>LrB</i>)	3C	3+	3+	3+	3C	3	3+	3	3+	3	3	3	3+
RL6004 (<i>Lr10</i>)	3C	3	3+	4	3+	3+	1	3+	3	3+	3	3+	3
RL6013 (<i>Lr14a</i>)	1	2	3	2	3+	2	1+	3	2	;	3	3+	3
RL6009 (<i>Lr18</i>)	1	2	3	3	2	2	2	2	12	12	0	0	0
RL6019 (<i>Lr2b</i>)	2	2+	2	2	3+	2	3+	2	3	3	; 1	3	3
RL6042 (<i>Lr3bg</i>)	3	3	3+	3+	4	3+	3+	3+	3+	3	3	3	3+
RL4031 (<i>Lr13</i>)	3	3	3+	3	3+	3	3+	3	3	3	3C	3	3+
RL6006 (<i>Lr14b</i>)	3+	3+	3+	4	3	3+	3+	4	4	3+	4	3+	3+

表 2 (续)

叶锈菌生理小种侵染型 Infection types of physiological races of <i>Puccinia triticina</i>													
品系 (基因) Line (Gene)	FGJQ	FHIQ	FHJT	FHJR	THPS	FHIQ ①	THDL	PHTS	FHIQ ②	FHSQ	FHGS	FHBS	FHGS ①
RL6052 (<i>Lr15</i>)	;	0	0	3+	3+	3	3+	0	3	0	0	0	0
RL6040 (<i>Lr19</i>)	;	;	0	0	;	0	0	0	0	0	0	;	0
RL6092 (<i>Lr20</i>)	;	;	3+	3	3	1	2	1	3+	3	3	0	0
RL6043 (<i>Lr21</i>)	1+	2	2	3	2	2	1	1+	1	2	2	3	2
RL6012 (<i>Lr23</i>)	3	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3	3+	3	3	3+	4
RL6079 (<i>Lr28</i>)	0	;	0	0	0	0	0	0	0	0	;	;	0
RL6080 (<i>Lr29</i>)	;	2	2	1	2	1	1+	1	1	1	2	;	2
RL6057 (<i>Lr33</i>)	3C	3	3+	3	3	3+	3+	3+	3+	3	3	3+	3
E84018 (<i>Lr36</i>)	1+	1+	2	1	1	1	1	3	2	2	1	2	1
KS86NGRC02 (<i>Lr39</i>)	3	3+	3	3	3	3+	3+	3+	3+	3	3	3	3
KS91WGRC11 (<i>Lr42</i>)	;	1+	1	2	1	1	1	12	1	2	1	1	1
RL6147 (<i>Lr44</i>)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	2
RL6144 (<i>Lr45</i>)	0	1	1	3+	4	4	3+	3C	2	2	3	3	3
C98.006 (<i>Lr47</i>)	0	0	0	0	0	0	;	0	0	;	;	;	0
C78.5 (<i>Lr51</i>)	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;
98M71 (<i>Lr53</i>)	1	;	;	;	;	1	;	;	;	;	;	;	;

C: 褪绿与坏死现象比正常情况严重; +: 侵染程度比正常情况高, 下同
C: Chlorosis and necrosis are more serious than normal, +: The infection degree is higher than normal, the same as below

表 3 苗期 63 个小麦品系接种 17 个小麦叶锈菌生理小种的侵染型及抗叶锈病基因推测结果
Table 3 Seedling infection types of 63 wheat lines inoculated with 17 *Puccinia triticina* (Pt) races and postulated genes present in 63 wheat lines

品系 Line	系谱 Pedigree	基因 Genes	叶锈菌侵染型 (Infection types of Leaf rust)																	
			FGJQ	FHJQ	FHJT	FHUR	THPS	FHJQ ①	THDL	PHTS	FHJQ ②	FHSQ	FHGS	FHBS	FHGS ①	FHDQ	FHJS	FGJQ ②	FGDQ	
XYZ 251	阳畦矮败/周麦 18 后代 (高株) F ₄	Lr ^F , Lr17 ^d , Lr26 ^e , Lr45 ^d	0	; 1	; 1	2	1	1	; 1	3+	3	; 1	; 1	2	1	1	1	1	1	
XYZ 252	中麦 60/陕 225 组合选穗 F ₆		;	3+	3+	3	2	2	2	3+	3	; 1	3+	3	3	3+	3	3	3	
XYZ 253	中麦 60/陕 225 组合选穗 F ₆		3+	3+	3+	3+	3	3	4	3+	4	3+	3+	3	3	3	3	3	3	
XYZ 254	中麦 60/陕 225 组合选穗 F ₆	Lr10 ^e	3	3+	3+	3+	3	3	4	4	1	4	3+	3+	0	3	3	1	3	
XYZ 255	中麦 60 选		; 1	3+	3+	3+	3	3	3+	3+	3+	4	3+	3	3	3	3	1	3	
XYZ 256	中麦 60 选		3	3+	3+	3+	2	3	3	3+	3+	4	3+	3	3+	0	3+	3	; 1	
XYZ 257	畦选 (中麦 60)	Lr26 ^e	1	3+	3+	3	2+	3	3	3+	4	3+	4	2	3+	0	3+	3	1	
XYZ 258	畦选 (中麦 60)	Lr26 ^e	1	3+	3+	3	2	2	3+	3	3+	3	3+	2	3	3	3	1	1	
XYZ 259	畦选 (中麦 60)	Lr26 ^e	1	4	3+	3	2+	3	3	4	3	3	3	2+	3	3	3	1	1	
XYZ 260	畦选 (中麦 60)		1	3+	3+	3+	2	2	1	4	3	3	3	3	3	3	3	1	3	
XYZ 261	畦选 (中麦 60)	Lr26 ^e	1	3+	3+	3	2	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	; 2	2	
XYZ 262	畦选 (中麦 60)	Lr26 ^e	1	4	3+	3+	2+	4	4	4	3	3	3	4	3	3	3	; 2	2	
XYZ 263	周麦 18 选	Lr26 ^e	1	4	3+	3	2	2	4	4	4	3	3	4	3	3	3	3	0	
XYZ 264	周麦 18 选	Lr26 ^e	1	3+	3+	3+	2	2	3	4	3	3	3	4	3	3	3	1	1	
XYZ 265	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀	Lr ^F , Lr17 ^d , Lr26 ^e , Lr37 ^e , Lr45 ^d	;	1	; 1	2	1	1	1	3+	4	; 1	; 1	2	0	; 1	1	; 1	;	
XYZ 266	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀	Lr ^F , Lr17 ^d , Lr26 ^e , Lr45 ^d	;	; 1	;	2	1	1	1	3+	4	; 1	; 1	2	; 1	; 1	1	;	;	
XYZ 267	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀		;	; 1	; 1	2	1	1	;	3+	4	; 1	; 1	3	0	; 1	1	;	3	
XYZ 268	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀		3	3	; 1	3	2	3+	3+	3+	4	; 1	; 1	3	3	1	1	;	1	
XYZ 269	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀		; 1	3	; 1	3	1	1	; 1	3+	4	; 1	3	2	3	0	1	3	1	
XYZ 270	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀		3	; 1	3	1	; 1	;	;	3+	2+	3+	; 1	2	1	3	3	3	1	
XYZ 271	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀		; 1	; 1	3	2	1	1	; 1	3	4	; 1	3	3	1	1	1	1	3	
XYZ 272	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀		3	; 1	;	3+	1	1	; 1	3	4	; 1	3+	3	3	0	1	0	3	
XYZ 273	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀	Lr17 ^d , Lr45 ^d	;	;	;	3	1	1	; 1	3	4	; 1	; 1	0	1	0	1	0	1	
XYZ 274	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀	Lr10 ^e , Lr17 ^d , Lr46 ^e	3	3+	3	3+	2	3	3	1	3+	3	3	3	3	0	3	3	3	
XYZ 275	中麦 60//白山麦/ 郑麦 366 F ₁₀		3	3+	3	3	2	3	3	3	3	2	3+	2	3	3	1	3	1	

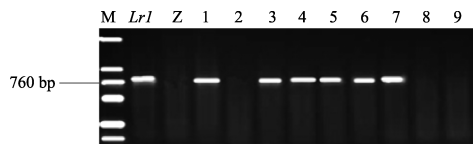
表 3 (续)

品系 Line	系谱 Pedigree	基因 Genes	叶锈菌侵染型 (Infection types of Leaf rust)																
			FGJQ	FHJQ	FHJT	FHJR	THPS	FHJQ ①	THDL	PHTS	FHJQ ②	FHSQ	FHGS	FHBS	FHGS ①	FHDQ	FHJS	FGJQ ②	FGDQ
XYZ 296	中麦 60// 劳改大 青芒 / 郑麦 366 F ₁₀		3	3	3	3	1+		1	3	3	3	3+	2	3	3	3	1	3
XYZ 297	中麦 60// 劳改大 青芒 / 郑麦 366 F ₁₀		3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3+	3	3	3	01	3	3+
XYZ 298	中麦 60// 劳改大 青芒 / 郑麦 366 F ₁₀		3	2	;	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
XYZ 299	中麦 60// 劳改大 青芒 / 郑麦 366 F ₁₀		3	2	;	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
XYZ 300	中麦 60// 劳改大 青芒 / 郑麦 366 F ₁₀		3+	3+	01	3+	3	3	3	4	3+	3	4	3	3	3	1	3	3+
XYZ 301	中麦 60// 劳改大 青芒 / 郑麦 366 F ₁₀		3	3+	3+	3+	2+	3	3	3+	3+	3	3+	3	3	3	3	3	3
XYZ 302	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀		1	3+	3+	2	2+		1	3+	4	2	3	3	3	3	3	1	3
XYZ 303	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀		3	3	3+	3	2+	3	3	3	3	3	3+	3	3	3	3	3	3
XYZ 304	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀	<i>Lr1^c, Lr2a^d, Lr2b^d, Lr15^d, Lr17^d, Lr26^c, Lr45^d</i>	;	1	1	2	1		1	3+	0		1	0	1	1	1	1	1
XYZ 305	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀	<i>Lr1^c, Lr17^d, Lr26^c, Lr45^d</i>	;	;	;	2	12		1	3+	3+		1	2	1	1	1	1	1
XYZ 306	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀		3	;	1	2	2	3	3	3+	4	3	3	3	3+	0	1	3	3
XYZ 307	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀		1	3+	3	2	2		;	3+	4		1	3	1	3	0	3	3
XYZ 308	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀	<i>Lr1^c, Lr17^d, Lr26^c, Lr45^d</i>	1	;	2	2	2		1	3+	4		1	1	1	2	1	1	1
XYZ 309	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀	<i>Lr1^c, Lr17^d, Lr26^c, Lr45^d</i>	;	12	1	2	2		1	3+	3+		1	1	1	1	0	2	1
XYZ 310	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀	<i>Lr1^c, Lr17^d, Lr26^c, Lr45^d</i>	1	;	1	2	12		1	3+	4		1	1	1	1	1	1	1
XYZ 311	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀		3+	3+	01	3+	2	3	3	3+	3+	3	3+	3	3	3	3	3	3
XYZ 312	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀		;	3+	3	3	2+		1	3+	4	3	3	3	12	;	12	1	3
XYZ 313	中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366 F ₁₀		3	3+	3	3+	3	3	3	3	4	3	3	3	3	3	01	3	3

c: 由基因推导及分子标记共同得到; d: 由基因推导得到; e: 由分子标记检测得到

e: The results from gene postulation and molecular markers, d: The results from gene postulation, e: The results from molecular markers

供试品系 XYZ 251、XYZ 265、XYZ 266、XYZ 286、XYZ 291、XYZ 304、XYZ 305、XYZ 308、XYZ 309、XYZ 310 及含 *Lr1* 的载体品种均对 14 个生理小种 FGJQ、FHJQ、FHJT、FHJR、FHJQ ①、FHJQ ②、FHSQ、FHGS、FHBS、FHGS ①、FHDQ、FHJS、FGJQ ② 和 FGDQ 表现出低侵染型, 对其他小种表现感病, 因此这 10 个品系中含有 *Lr1*; 其中品系 XYZ 304 还可能含有 *Lr15*、*Lr2a*、*Lr2b*, 所有含 *Lr1* 的品系均携带 *Lr1* 的特异条带 (图 1)。



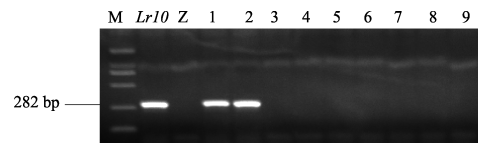
Z: 郑州 5389, 下同; 1: 郑麦 366;
Z: Zhengzhou 5389, M: DL2000; the same as below.
1: Zhengmai 366, 2: XYZ 306, 3: XYZ 266, 4: XYZ 251,
5: XYZ 286, 6: XYZ 304, 7: XYZ 305, 8: XYZ 292, 9: XYZ 293

图 1 *Lr1* 部分 PCR 标记检测电泳图
Fig.1 PCR amplification of part of wheat lines with the marker *Lr1*

Lr10 对 THDL 生理小种表现为抗病, 对其他小种均表现为感病。根据苗期鉴定结果, 在 XYZ 254 和 XYZ 274 共 2 个供试品系中推导出 *Lr10*。其中,

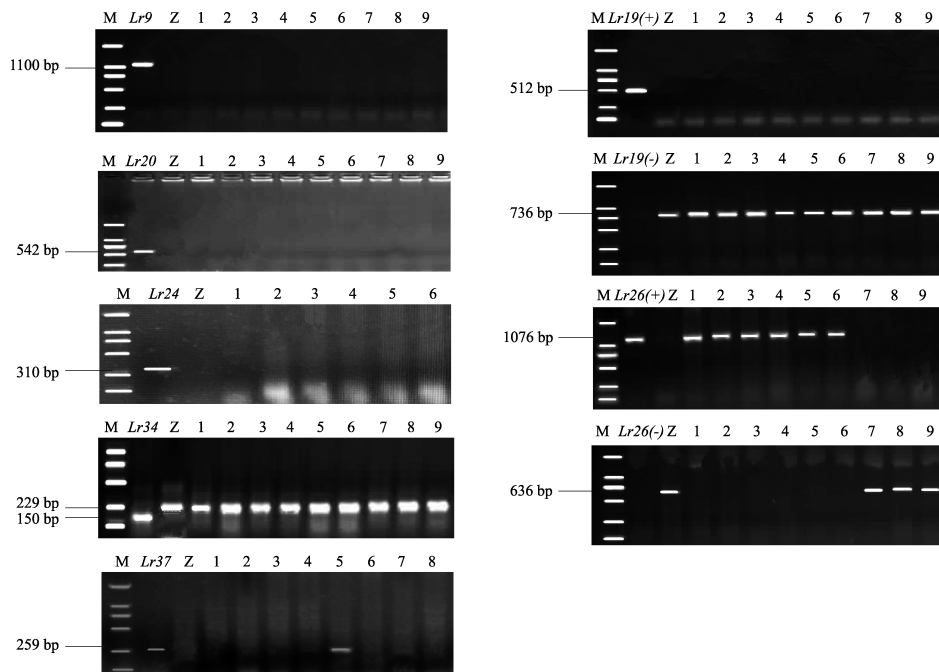
XYZ 254 推导出仅含有抗病基因 *Lr10*, 标记检测结果进一步证实了基因推导结果 (图 2)。

Lr26 对生理小种 FGJQ、FGJQ ②、FGDQ 表现为低侵染型, 对其他小种表现为高侵染型。品系 XYZ 257、XYZ 258 和 XYZ 259 对 17 个小种有与 *Lr26* 载体品种相同的反应型, 该 3 个品系中单独含有基因 *Lr26*。15 个供试品系 XYZ 251、XYZ 261、XYZ 262、XYZ 263、XYZ 264、XYZ 265、XYZ 266、XYZ 286、XYZ 291、XYZ 292、XYZ 304、XYZ 305、XYZ 308、XYZ 309 和 XYZ 310 对生理小种 FGJQ、FGJQ ②、FGDQ 以及其他部分生理小种表现出低侵染型, 因此上述品系除含有 *Lr26* 基因外, 还含有其他抗病基因。所有携带 *Lr26* 的材料经标记检测均携带有 *Lr26* 的特异条带 (图 3)。



1: XYZ 254, 2: XYZ 274, 3: XYZ 263, 4: XYZ 364,
5: XYZ 265, 6: XYZ 266, 7: XYZ 267, 8: XYZ 268, 9: XYZ 269

图 2 *Lr10* 部分 PCR 标记检测电泳图
Fig.2 PCR amplification of part of wheat lines with the marker *Lr10*



+: 有, -: 无; 1: XYZ 261, 2: XYZ 262, 3: XYZ 263, 4: XYZ 364, 5: XYZ 265,
6: XYZ 266, 7: XYZ 267, 8: XYZ 268, 9: XYZ 269,
+: have, -: no, 1: XYZ 261, 2: XYZ 262, 3: XYZ 263, 4: XYZ 364, 5: XYZ 265,
6: XYZ 266, 7: XYZ 267, 8: XYZ 268, 9: XYZ 269

图 3 *Lr9*、*Lr19*(+), *Lr19*(-), *Lr20*、*Lr24*、*Lr26*(+), *Lr26*(-), *Lr34* 和 *Lr37* 部分 PCR 标记检测电泳图
Fig.3 PCR amplification of part of wheat lines with the markers *Lr9*, *Lr19*(+), *Lr19*(-), *Lr20*, *Lr24*, *Lr26*(+), *Lr26*(-), *Lr34* and *Lr37*

Lr45 对生理小种 FGJQ、FHJQ、FHJT、FHJQ ② 和 FHSQ 表现为低侵染型, 对其他小种表现为高侵染型。14 个供试品系 XYZ 251、XYZ 265、XYZ 266、XYZ 267、XYZ 273、XYZ 283、XYZ 286、XYZ 291、XYZ 292、XYZ 304、XYZ 305、XYZ 308、XYZ 309 和 XYZ 310 对 *Lr45* 的生理小种以及其他部分小种表现出低侵染型, 因此上述品系除含有 *Lr45* 基因外, 还含有其他抗病基因(其中 11 个品系中可能含有 *Lr17*)。

此外, 经标记检测, 所有供试小麦材料中均不含 *Lr9*、*Lr19*、*Lr20*、*Lr24* 和 *Lr34*, 品系 XYZ 265 含有 *Lr37*(图 3), 品系 XYZ 274 和 XYZ 277 含有 *Lr46* (图 4)。

2.2 成株期抗病鉴定结果

差异显著性分析结果显示, 在不同品系间、环境间及品系与环境间均表现出显著性的差异, 小麦品系在田间的抗病性受环境和基因的共同作用(表 4)。

表 4 63 个小麦品系以及慢锈对照 SAAR 和感病对照郑州 5389 的最终严重度方差分析(2018-2019 年)
Table 4 Anaysis of variance for the fina disease severity of the 63 wheat lines, slow rusting check SAAR and susceptible check Zhengzhou 5389(In 2018-2019)

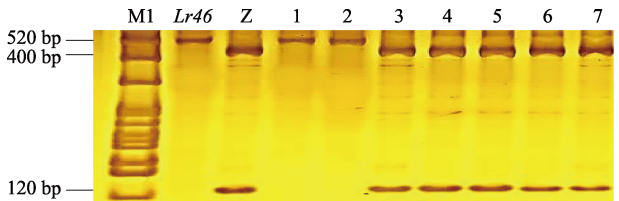
参数 Parameter	差异源 Source of variation	自由度 df	均方差 MS	F 值 F value	P
最终严重度 FDS	品系 Line	64	3045.7342	57.09*	<0.0001
	环境 Environment	1	25106.2509	470.63*	<0.0001
	重复 Replication	1	3265.5767	6.22	8.36
	品系 × 环境 Line × Environment	64	705.5663	13.23*	<0.0001
	品系 × 重复 Line × Replication	64	105.5536	1.98	3.53
	误差 Error	64	37.3456		

* 在 0.05 概率水平下差异显著
* Significant at 0.05 level of probability

表 5 17 个慢锈性品系与小麦叶锈菌混合生理小种的苗期侵染型及成株期田间最终严重度(2018-2019 年)
Table 5 Seedling infection types and final disease severity of 17 wheat lines with slow rusting resistance inoculated with mixed *Pt* pathotypes in the field(In 2018-2019)

品系名 Line name	苗期混合生理小种侵染型 Infection types of mixed <i>Pt</i> races at seedling stage	成株期最终严重度(%) FDS at adult stage	
		周口 Zhoukou	保定 Baoding
XYZ 251	3+	3	3
XYZ 254	3+	5	3
XYZ 258	3+	1	3
XYZ 259	4	1	3
XYZ 261	4	5	5
XYZ 264	4	1	3
XYZ 265	3+	3	3

感病对照郑州 5389 在河南周口和河北保定 2 个环境下的最终严重度分别为 80% 和 90%, 田间发病充分, 病害鉴定结果可靠, 慢锈对照品种 SAAR 在 2 个环境下的最终严重度分别为 1% 和 3%, 表现为明显慢锈性。成株期最终严重度鉴定结果表明, 供试小麦材料中 17 个品系具有慢锈性(表 5)。



M1: PBR 322 DNA/Masp marker, 1: XYZ 274, 2: XYZ 277, 3: XYZ 271, 4: XYZ 272, 5: XYZ 273, 6: XYZ 275, 7: XYZ 276

图 4 *Lr46* 部分 PCR 标记检测电泳图

Fig.4 Part of PCR amplification of foreign wheat cultivars with the marker *Lr46*

表 5(续)

品系名 Line name	苗期混合生理小种侵染型 Infection types of mixed <i>Pt</i> races at seedling stage	成株期最终严重度(%) FDS at adult stage	
		周口 Zhoukou	保定 Baoding
XYZ 276	3	3	3
XYZ 277	3	3	3
XYZ 295	3	3	3
XYZ 300	3+	1	3
XYZ 302	3+	3	3
XYZ 303	3	1	5
XYZ 304	3+	3	3
XYZ 308	3+	1	1
XYZ 312	3+	3	3
XYZ 313	4	3	3
SAAR	3+	1	3
郑州 5389 Zhengzhou 5389	3+	80	90

3 讨论

本试验从 63 个供试小麦品系中鉴定到 10 个品系含有 *Lr1*, 出现频率较高。20 世纪 30 年代, Mains 等^[29] 在对小麦品种 Maakoff 进行研究时发现抗叶锈性基因 *Lr1*, 并由 Cloutier 等^[30] 在 21 世纪初将其定位到 5D 染色体长臂的末端。通过分子标记检测结合系谱分析, 发现携带 *Lr1* 的 9 个小麦品系 XYZ 265、XYZ 266、XYZ 286、XYZ 291、XYZ 304、XYZ 305、XYZ 308、XYZ 309 和 XYZ 310 来自中麦 60// 白山麦 / 郑麦 366 F₁₀ 和中麦 60// 蔷薇麦 / 郑麦 366F₁₀ 两个杂交组合, 其系谱都有郑麦 366, 张林等^[31] 发现品种郑麦 366 携带 *Lr1* 基因, 另本试验对郑麦 366 进行分子标记检测发现其确实含有 *Lr1*, 因此 9 个品系中含有的 *Lr1* 来自于郑麦 366。多个研究结果表明, *Lr1* 是我国出现频率较高的苗期抗叶锈病基因^[32-33], 本研究与前人研究结果一致。

通过基因推导法和分子标记检测等技术在 18 个供试品系中鉴定到了 *Lr26*。经系谱分析, 发现品系 XYZ 263 和 XYZ 264 的亲本都有周麦 18, 任晓利^[34] 也发现品种周麦 18 携带基因 *Lr26*, 与本试验结果一致。*Lr26* 来源于黑麦 1BL/1RS 易位系与 *Yr9*、*Sr31* 和 *Pm8* 抗病基因紧密连锁^[35], 该易位系除含抗叶锈基因外, 还含有抗条锈、秆锈和白粉等基因, 在 20 世纪小麦育种工作中常作为优质抗源被广泛应用。袁军海等^[36] 在对我国小麦抗叶锈基因进行研究时发现, 基因 *Lr26* 已经丧失了抗病性, 需要

与其他基因聚合起来才能有效抵抗小麦叶锈病的危害, 此外要重视基因的合理布局以减少病原菌的进化压力, 降低基因丧失抗性的速率。目前已丧失抗性的基因主要有 *Lr1*、*Lr3*、*Lr10*、*Lr11*、*Lr16*、*Lr14a* 和 *Lr3bg* 等^[37], *Lr1* 虽然在 63 份小麦材料中出现频率高, 但在实际生产中 *Lr1* 确实丧失抗性, 因此合理基因组合与发掘利用新的有效抗病基因对抗病育种至关重要。

目前 *Lr9*、*Lr19*、*Lr24* 对所有供试小种均表现高抗, 属于有效抗病基因, 但这些基因均来自于外源, 属于非寄主抗性, 在生产品种中很难检测到, 本试验供试的 63 份小麦材料中均未检测到这些有效基因, 今后应加强对有效抗病基因的利用。

利用基因推导和分子标记检测到部分品种携带有多个小麦抗叶锈病基因, 如品系 XYZ 304 含有 *Lr1*、*Lr26*、*Lr2a*、*Lr17*、*Lr15*、*Lr45*、*Lr2b*, 由于其抗性谱较宽, 推导出来的基因较多, 这些除了可以利用标记检测验证之外, 还可以利用遗传分析和基因定位进行进一步验证。聚合多个抗病基因可以提高品种抗性还可以延长抗性基因的使用寿命, 实现持久对小麦叶锈的控制。

本研究结果显示, 63 份小麦高代品系来自 9 个组合家系, 每个组合中检测所含基因不同, 这可能是在遗传过程中丢失了一些抗病基因, 同时提醒育种家在早期的分子标记检测对抗病基因筛选起辅助作用, 有利于聚合抗病基因防治小麦叶锈病。本研

究中有些品系虽然来自同一个系谱,但所含基因不同,抗性差异显著,表明在后代选育抗病基因出现了分离。

在苗期,基因推导结合分子标记能够检测出待测品系所含的抗病基因,且具有不受环境因素影响的优点。成株期,在田间接种高毒的混合菌种,并对待测品系进行表型鉴定,同时结合软件分析,能够检测到具有成株慢锈性的品系。在本试验中共检测到 17 个品系可能携带成株慢锈基因,这些材料除了携带有已知成株抗性基因之外,可能还携带有其他成株慢锈基因,需要进一步进行基因检测和定位。慢锈基因常常具有持久抗性,因此具有慢锈基因的材料可以用于培育持久抗性品种控制小麦叶锈病。

4 结论

运用基因推导、分子标记检测、系谱分析和成株期抗叶锈性鉴定的方法对 63 份小麦品系的抗叶锈基因进行分析,在 25 个品系中共找到 11 个已知的抗叶锈病基因, *Lr1*、*Lr2a*、*Lr2b*、*Lr10*、*Lr11*、*Lr15*、*Lr17*、*Lr26*、*Lr37*、*Lr45* 和 *Lr46*。18 个材料中含有 *Lr26*, 14 个材料携带 *Lr45*, 含有 *Lr17* 的有 11 个材料, 10 个材料中可能含有 *Lr1*, 含有 *Lr10*、*Lr11* 和 *Lr46* 的各 2 个材料, 含有 *Lr2a*、*Lr2b*、*Lr15* 和成株抗性基因 *Lr37* 的各 1 个材料,根据田间鉴定结果,发现 17 个品系具有慢锈性,试验结果为抗病育种提供了理论依据和抗源。

参考文献

- [1] Khan M H, Bukhari A, Dar Z A, Rizvi S M. Status and strategies in breeding for rust resistance in wheat. *Agricultural Sciences*, 2013, 4(6): 292-301
- [2] 彭红,吕国强,王江蓉. 河南省 2015 年小麦主要病害发生特点及原因分析. *中国植保导刊*, 2016, 36(4): 29-33
Peng H, Lv G Q, Wang J R. Occurrence characteristics and causes of major wheat diseases in Henan province in 2015. *China Plant Protection Guide*, 2016, 36(4): 29-33
- [3] 何家泌. 植物抗病遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1994: 4-5
He J B. Plant resistance genetics. Beijing: China Agriculture Press, 1994: 4-5
- [4] Mains E B, Jackson H S. Two strains of *Puccinia triticina* on wheat in the United States. *Phytopathology*, 1921, 11: 40-45
- [5] Mains E B, Jackson H S. Physiologic specialization in the rust of wheat, *Puccinia triticina*. *Phytopathology*, 1926, 16: 89-120
- [6] Ausemus E R, Harrington J B, Reitz L P. A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats. *Journal of the American Society of Agronomy*, 1964, 38: 1082-1099
- [7] Flor H H. The complementary genetics systems in flax and flax rust. *Advances in Genetics*, 1956, 8: 29-54
- [8] Johnson R. Genetic background of durable resistance//Lamberti F, Waller J M, Van der Graaff N A. Durable resistance in crops. New York: Plenum Press, 1983: 5-26
- [9] Lagudah E S, Mcfadden H, Singh R P, Huerta-espino J, Bariana H S, Spielmeyppe W. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114(1): 21-30
- [10] Singh R P, Mujeeb-Kazi A, Huerta-Espino J. *Lr46*: A gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat. *Phytopathology*, 1998, 88(9): 890-894
- [11] Herrera-Foessel S A, Singh R P, Lillemo M, Huerta-Espino J, Bhavani S, Singh S, Lan C, Calvo-Salazar V, Lagudah E S. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(4): 781-789
- [12] Herrera-Foessel S A, Singh R P, Huerta-Espino J, Rosewarne G M, Periyannan S K, Viccars L, Calvo-Salazar V, Lan C, Lagudah E S. *Lr68*: A new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124(8): 1475-1486
- [13] Long D L, Kolmer J A. A north american system of nomenclature for *Puccinia recondita* f.sp. *tritici*. *Phytopathology*, 1989, 79(5): 525-529
- [14] 王佳真,李在峰,李星,刘大群. 小麦品系 5R618 抗叶锈病基因的初步定位. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(6): 1348-1351
Wang J Z, Li Z F, Li X, Liu D Q. Preliminary mapping of leaf rust resistance gene in wheat line 5R618. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2014, 15(6): 1348-1351
- [15] Roelfs A P, Singh R P, Saari E E. Resistance to leaf and stem rusts of wheat: Concepts and methods of disease management. Mexico: CIMMYT, 1992
- [16] Dubin H J, Johnoson R, Stubbs R W. Postulated genes for resistance to strip rust in selected CIMMYT and related wheats. *Plant Diseases*, 1989, 73(6): 472-475
- [17] Peterson R F, Campbell A B, Hannah A E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Canadian Journal of Research*, 1948, 26(5): 496-500
- [18] Sharp P J, Kreis M, Shewry P R, Gale M D. Location of β -amylase sequence in wheat and its relatives. *Theoretical and Applied Genetics*, 1988, 75(2): 286-290
- [19] Qiu J W, Schürch A C, Yahiaoui N, Dong L L, Fan H J, Zhang Z J, Keller B, Ling H Q. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(2): 159-168
- [20] Schachemayr G, Siedler H, Gale M D, Winzeler H, Winzeler M, Keller B. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 88(1): 110-115
- [21] Schachemayr G, Feuillet C, Keller B. Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds. *Molecular Breeding*, 1997, 3: 65-74
- [22] Gupta S K, Charpe A, Prabhu K V, Haque Q M R. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(6): 1027-1036
- [23] Neu C, Steit N, Keller B. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on

- chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. *Genome*, 2002, 45 (4): 737-744
- [24] Schachermayr G M, Messmer M M, Feuillet C, Winzeler H, Winzeler M, Keller B. Identification of molecular markers linked to the agropyron elongatum-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90 (7-8): 982-990
- [25] Chai J F, Zhou R H, Jia J Z, Liu X. Development and application of a new co-dominant PCR marker for detecting 1BL · 1RS wheat-rye chromosome translocations. *Plant Breeding*, 2006, 125 (3): 302-304
- [26] Lagudah E S, Mcfadden H, Singh R P, Huerta-Espino J, Bariana H S, Spielmeier W. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114 (1): 21-30
- [27] Bariana H S, McIntosh R A. Cytogenetic studies in wheat. XV. Location of rust resistance genes in VPM1 and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A. *Genome*, 1993, 36 (3): 476-482
- [28] Suenaga K, Singh R P, Manilal H M. Tagging of leaf rust resistance genes, *Lr34* and *Lr46*, using microsatellite markers in wheat. *Jircas Research Highlights*, 2001, 93: 881-890
- [29] Mains E B, Leighty C E, Johnston C O. Inheritance of resistance to leaf rust *Puccinia triticina* Erikss, in crosses of common wheat, *Triticum vulgare* Vill. *Agricultural Research*, 1926, 32: 931-972
- [30] Cloutier S, McCallum B D, Loutre C, Banks T W, Wicker T, Feuillet C, Keller B, Jordan M C. Leaf rust resistance gene *Lr1*, isolated from bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is a member of the large psr 567 gene family. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65 (1~2): 93-106
- [31] 张林,王静,张梦雅,许换平,闫红飞,刘大群. 河南省 16 个主栽小麦品种抗叶锈基因分析. *植物遗传资源学报*, 2017, 18 (3): 546-554
- Zhang L, Wang J, Zhang M Y, Xu H P, Yan H F, Liu D Q. Analysis of leaf rust resistance gene of wheat cultivars in Henan province. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 (3): 546-554
- [32] Boroujeni F R, Arzani A, Afshari F, Torabi M. Postulation of leaf rust resistance genes in Iranian wheat cultivars and breeding lines. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 2011, 33 (4): 550-558
- [33] Singh R P, Chen W Q, He Z H. Leaf rust resistance of spring, facultative, and winter wheat cultivars from China. *Plant Diseases*, 1999, 83 (7): 644-651
- [34] 任晓利. 我国小麦主栽品种 (系) 抗叶锈基因分析. 北京: 中国农业科学院, 2011
- Ren X L. Analysis of leaf rust resistance genes in wheat cultivars (lines) in China. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011
- [35] Rajaram S, Mann C E, Ortiz-Ferrara G, Mujeeb K. Adaptation, stability and high yield potential of certain 1B/1R CIMMYT wheats//Proceedings of the 6th international wheat genetics symposium. Kyoto: Plant Germ-Plasm Institute, Faculty of Agriculture, Kyoto University, 1983: 613-621
- [36] 袁军海,陈万权. 中国小麦主要抗叶锈病基因的有效性评价. *麦类作物学报*, 2011, 31 (5): 994-999
- Yuan J H, Chen W Q. Identification of leaf rust resistance genes in Chinese wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, 31 (5): 994-999
- [37] Zhang P P, Gebrewahid T W, Zhou Y, Li Q L, Li Z F, Liu D Q. Seedling and adult plant resistance to leaf rust in 46 chinese bread wheat landraces and 39 wheat lines with known *Lr* genes. *Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 18 (5): 1014-1023