

182 份黄淮海麦区小麦品种(系)苗期 抗叶锈病基因分析

高颖, 赵娜, 赵雪芳, 闫红飞, 刘大群
(河北农业大学植物保护学院, 保定 071000)

摘要: 利用 KHST、FHKT 和 FHJT ② 3 个小麦叶锈菌混合菌株对 182 份小麦品种(系)进行苗期抗叶锈鉴定, 对筛选出的抗性品种利用 15 个小麦叶锈菌生理小种进行基因推导, 结合与 20 个抗叶锈基因连锁的 25 个分子标记进行抗叶锈基因分析。182 份小麦品种(系)中, 14 个品种(泰科麦 5303、驻麦 305、豫圣麦 118、存麦 18 号、轩麦 6 号、农丰川、丹麦 118、郑麦 103、郑麦 119、赛德麦 5 号、郑麦 369、许科 918、豫麦 668 和 AF116-120)表现抗性, 其余品种(系)均表现高感; 基因推导结果显示, 驻麦 305、存麦 18 号、农丰川、郑麦 119、赛德麦 5 号、郑麦 369、许科 918 含有抗叶锈基因 *Lr33+34*; 郑麦 103 含有抗叶锈基因 *Lr10* 和 *Lr33+34*; AF116-120 含有抗叶锈基因 *Lr10*、*Lr16*、*Lr20* 和 *Lr33+34*; 泰科麦 5303、豫圣麦 118、丹麦 118 和豫麦 668 可能含有其他抗叶锈基因; 分子检测结果显示, 农川丰、轩麦 6 号、郑麦 103 和许科 918 含有抗叶锈基因 *Lr1* 和 *Lr26*; 泰科麦 5303、豫圣麦 118、郑麦 119 和郑麦 369 含有抗叶锈基因 *Lr1*; 驻麦 305、存麦 18 号和豫麦 668 含有抗叶锈基因 *Lr26*; AF116-120 含有抗叶锈基因 *Lr1* 和 *Lr2c*; 丹麦 118 含有抗叶锈基因 *Lr26* 和 *Lr37*。所检测小麦品种含抗叶锈基因丰富度低, 缺乏有效抗叶锈基因。182 份黄淮海麦区小麦品种对小麦叶锈菌的抗病性及抗性品种中抗性基因组成的分析, 可以为该地区小麦品种推广、合理布局及叶锈病防治与抗病育种提供科学依据。

关键词: 小麦; 叶锈病; 抗叶锈基因; 基因推导; 分子检测

Identification of Leaf Rust Resistance at Seeding Stage and Analysis of *Lr* Genes in 182 Huang-Huai-Hai Wheat Cultivars (Lines)

GAO Ying, ZHAO Na, ZHAO Xue-fang, YAN Hong-fei, LIU Da-qun
(College of Plant Protection, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000)

Abstract: In this study, 182 wheat cultivars (lines) were tested for leaf rust resistance with mixed races of KHST, FHKT and FHJT ② of *Puccinia triticina* at seedling stage. Out of that, 14 cultivars (Taikemai5303, Zhumai305, Yushengmai118, Cunmai18, Xuanmai6, Nongfengchuan, Danmai118, Zhengmai103, Zhengmai119, Saidemai5, Zhengmai369, Xuke918, Yumai668 and AF116-120) were resistant, and the remaining cultivars (lines) were highly infected. By inoculation with 15 *Pt pathotypes*, which were used for clarifying *Lr* resistance genes, six cultivars including Zhumai 305, Cunmai 18, Nongfengchuan, Zhengmai 119, Saidemai 5, Zhengmai 369 and Xuke 918 were predicted to the carriers of leaf rust resistance genes *Lr33+34*. The leaf rust resistance in Zhengmai 103 was possibly caused by leaf rust resistance genes *Lr10* and *Lr33+34*, while that of AF116-120 was possibly derived from leaf rust

收稿日期: 2019-01-10 修回日期: 2019-03-25 网络出版日期: 2019-04-28

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190110001>

第一作者研究方向为分子植物病理学, E-mail: gaoying15232208611@163.com

通信作者: 闫红飞, 研究方向为植物病害生物防治与分子植物病理学, E-mail: hongfeiyan2006@163.com

刘大群, 研究方向为植物病害生物防治与分子植物病理学, E-mail: ldq@hebau.cn

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2013CB127700); 国家重点研发计划项目(2017YFD0300906, 2018YFD0300502); 河北省重点研发计划项目(18226512); 河北省现代农业产业技术体系创新团队项目(HBCT2018010204)

Foundation project: National Key Basic Research Development Program (2013CB127700), National Key R&D Program of China (2017YFD0300906, 2018YFD0300502), Key R & D Program Projects in Hebei Province (18226512), Innovation Team Project of Modern Agricultural Industry Technology System in Hebei Province (HBCT2018010204)

resistance genes *Lr10*, *Lr16*, *Lr20* and *Lr33+34*. These cultivars including Taikemai 5303, Yushengmai118, Danmai 118 and Yumai 668 might contain other *Lr* genes. In addition, 25 molecular markers for 20 known *Lr* genes were further deployed for molecular-assisted identification. *Lr1* and *Lr26* were found to be present in cultivars Nongfengchuan, Xuanmai 6, Zhengmai 103 and Xuke 918, and *Lr1* was detected in Taikemai 5303, Yushengmai 118, Zhengmai 119 and Zhengmai 369. Zhumai 305, Cunmai 18 and Yumai 668 carried *Lr26*; AF116-120 carried *Lr1* and *Lr2c*; Danmai 118 carried *Lr26* and *Lr37*. The results suggested that only few of wheat cultivars were found with *Lr* genes. Taken together, the results may lay scientific basis for the extension and rational distribution of cultivars, leaf rust control and wheat breeding of disease resistance in Huang-Huai-Hai wheat cultivating areas.

Key words: wheat; leaf rust; leaf rust resistance genes; seeding testing; molecular detection

由小麦隐匿柄锈菌(*Puccinia triticina*)引起的小麦叶锈病是一种严重危害小麦的真菌性气传叶部病害^[1],世界各小麦主产区普遍发生,分布范围广、传播速度快、危害程度大^[2]。该病害会造成感病小麦品种穗粒数减少,品质下降,导致减产^[1]。据统计,中国每年小麦种植面积0.23亿hm²,其中约有0.15亿hm²会感染叶锈病,特别是西南、西北麦区和长江中下游等麦区^[3]。小麦叶锈病近年在我国呈加重发生的趋势,2015年在黄淮海麦区爆发流行^[4]。培育与使用抗病品种是防控该病害最经济、有效且环保的方法,但因单一抗病品种推广所导致的病菌定向选择压力增大,造成小麦叶锈菌毒性变异、新小种产生、叶锈菌群体组成变化等^[5],致使品种丧失抗性,是造成该病害流行的主要原因。因此,明确品种抗锈性及抗性基因组成背景,对于合理利用与布局抗病品种,从而降低选择压力,延长品种抗性使用寿命具有重要意义。

目前已知抗叶锈病基因为一百余个,但大部分抗锈基因在我国已丧失抗性,仍表现良好抗叶锈性的基因有*Lr9*、*Lr19*、*Lr24*、*Lr38*、*Lr45*、*Lr78*和*Lr79*^[6]等。基因推导和分子辅助鉴定是小麦抗叶锈基因鉴定常用方法^[7]。自20世纪70年代末,基因推导法在小麦抗叶锈病遗传研究中广泛应用。Browder^[8]在1973年首次用13个近等基因系在5个小麦品种中推导出*Lr1*和*Lr10*,Dubin等^[9]在1989年提出基因推导的规则。杨文香^[10]、原宗英等^[11]、郭爱国等^[12]和陈万权等^[13]对我国小麦品种开展了抗叶锈病基因推导研究,分析推导出多种抗叶锈病基因,并对传统通过作物有性杂交的抗病基因研究方法和基因推导的抗病基因研究方法进行对比,认为根据基因推导法仍具有相当的可靠性。基因推导法虽可简便快速推导出可能含有的抗叶锈病基因,但由多个微效基因控制抗病性时,

抗病性表现为隐性,人为误差和环境温度条件变化均在一定程度上影响基因推导的准确性。随着分子标记技术的发展,分子标记辅助筛选鉴定法以其快速、准确、不受环境条件限制等特点已被广泛应用于抗性基因的快速检测与鉴定^[14]。目前小麦抗叶锈病基因*Lr1*、*Lr2c*、*Lr9*、*Lr10*、*Lr14a*、*Lr16*、*Lr19*、*Lr20*、*Lr21*、*Lr24*、*Lr25*、*Lr26*、*Lr28*、*Lr29*、*Lr32*、*Lr34*、*Lr35*、*Lr37*、*Lr38*、*Lr47*、*Lr50*^[15]等紧密连锁或共分离的STS、SCAR、SSR和RAPD标记已用于抗叶锈病基因检测。DNA指纹技术直接检测品种间DNA水平上的差异,不受环境影响和季节限制,检测周期短、准确率高,已经被应用于种质资源管理、新品种测试、种子纯度检验等领域^[16]。因此,将基因推导法和分子标记鉴定法结合应用,综合表型性状及分子水平检测两种数据将使鉴定结果更为可靠,能够为育种部门的品种布局提供更加准确的抗叶锈病信息。

黄淮海麦区是我国小麦主产区,小麦的种植面积、总产量和商品量均居全国第一^[17]。自2012年,小麦叶锈病在我国各大麦区严重发生,且逐年加重。尤其2015年,在全麦区表现出发病早、扩展快速、时间长等特点,发生面积达183.2万hm²,是近10年来发生面积最大、为害程度最严重的一次^[18]。该地区小麦叶锈菌的优势生理小种有THTT、THKT、THTS、PHTT、THSS、PHKT和THTK等,其中主要的流行小种为THTT^[15]。研究表明,目前在黄淮海麦区推广的小麦主栽品种均对叶锈病表现较高的敏感表现型。近年来,由于小麦叶锈菌生理小种变异较快,小麦主产区种植小麦品种单一,导致品种抗病性降低,容易造成小麦叶锈病的大规模流行。本研究对来自黄淮海麦区的182个小麦育成品种(系)进行苗期抗性鉴定和抗叶锈病基因分析,明确品种抗叶锈性及所含有的

抗性基因,为今后黄淮海麦区小麦品种增产增收、合理布局及抗锈育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

182个小麦育成品种(系)(表1)由河南农业大学生命科学院刘文轩教授收集提供。41个以Thatcher为遗传背景的小麦抗叶锈基因近等基因系(或单基因系)、感病品种郑州5389和Thatcher均由河北农业大学小麦叶锈病研究中心提供。

苗期初步筛选抗性较好的品种(系),选用KHST、FHKT和FHJT②3个低毒生理小种的混合菌株,以及用于基因推导的小麦叶锈菌菌株KHKT、FHST、FHJT①、THKT、KHST、PHKT、KHST、THTT、FHST、PHJT、PHST、FBKP、PCTT、FHKT、FHJT②由河北农业大学生防与分子植物病理实验室提供。

1.2 苗期抗叶锈病鉴定

将182个小麦育成品种(系)及感病对照品种依次种植于穴盘中,1叶1心时扫苗法接种KHST、FHKT和FHJT②的混合菌株,黑暗保湿16h,转移至光照12~14h、 20 ± 5 ℃温室培养12~14d,待感病对照充分发病时按Roelfs等^[19]的9级标准进行抗锈性评价。

1.3 抗性品种(系)基因推导

筛选出表现抗性品种(系)进行基因推导^[20]。41个近等基因系(或单基因系)以及Thatcher、感病对照和筛选出的供试品种(系)分别编号,依次种植于穴盘中,共种植15套。待1叶1心时,采用扫苗法分别接种15个生理小种,黑暗保湿16h,转移至光照12~14h、 20 ± 5 ℃的温室内培养。接种12~14d后,待感病对照充分发病时按Roelfs等^[19]的9级鉴定法进行抗锈性评价,并根据Dubin等^[9]提出的规则进行基因推导。

1.4 小麦抗叶锈基因分子检测

抗性品种(系)苗期叶片及41个近等基因系用CTAB法^[21]提取基因组DNA。根据紫外分光光度仪检测样品DNA浓度,并将其稀释至50ng/μL备用。利用与20个抗叶锈基因(*Lr1*、*Lr2c*、*Lr9*、*Lr10*、*Lr14a*、*Lr16*、*Lr19*、*Lr20*、*Lr21*、*Lr24*、*Lr26*、*Lr28*、*Lr29*、*Lr32*、*Lr34*、*Lr35*、*Lr37*、*Lr38*、*Lr47*和*Lr50*)相关联的25个分子标记^[15],对供试小麦品种(系)的抗叶锈基因进行分子检测。引物由生工

生物工程(上海)股份有限公司合成。PCR反应体系和PCR扩增反应程序均参照文献进行。扩增产物用浓度为1%~2%(w/v)的琼脂糖凝胶电泳或10%的非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测^[15]。

2 结果与分析

2.1 182个小麦品种(系)苗期抗性鉴定

经KHST、FHKT和FHJT②3个生理小种的混合菌株鉴定,182个小麦育成品种(系)中,14个小麦品种(系)(泰科麦5303、驻麦305、豫圣麦118、存麦18号、轩麦6号、农丰川、丹麦118、郑麦103、郑麦119、赛德麦5号、郑麦369、许科918、豫麦668和AF116-120)表现抗病反应型,其余品种(系)表现感病反应型(表1),因此14个品种(系)进行进一步抗叶锈基因分析。

2.2 15个小麦叶锈菌生理小种的毒性公式

根据在*Lr1*、*Lr2a*、*Lr2c*、*Lr3*、*Lr9*、*Lr16*、*Lr24*、*Lr26*、*Lr3ka*、*Lr11*、*Lr17*、*Lr30*、*LrB*、*Lr10*、*Lr14a*和*Lr18*固定鉴别寄主的反应,可分为15个生理小种,其毒性公式^[22]如表2所示。

2.3 小麦品种(系)苗期抗叶锈病基因推导

14个小麦品种接菌表型鉴定结果见表3。通过接种15个小麦叶锈菌生理小种进行基因推导发现,泰科麦5303、豫圣麦118、轩麦6号、丹麦118和豫麦668表现的侵染型与供试的所有近等基因系(或单基因系)均有差异,所以无法判断在这5个品种(系)中是否可能含有本研究以外的其他未知抗性基因。而近等基因系*TcLr2c*、*TcLr3*、*TcLr11*、*TcLr17*、*TcLrB*、*TcLr14a*、*TcLr18*、*TcLr21*、*TcLr2b*、*TcLr3bg*、*TcLr14b*、*TcLr33*和*KS96WGRC36*(*Lr50*)对供试的15个菌株都表现出感病反应型,因此无法推导出这些品种(系)中是否含有这些抗叶锈基因(表3)。

AF116-120对KHKT、FHJT、KHST、THTT、FHST、PHJT表现高反应型,对其他菌株表现低反应型,近等基因系*TcLr10*除对FHST、THKT、KHST、PHKT、PHST、PCTT、FHKT和FHJT表现高反应型外,*TcLr20*除对FHST、THKT、KHST、FBKP、PCTT、FHKT和FHJT表现高反应型外,*TcLr33+34*除对FHST、THKT、KHST、PHKT、PHST、FBKP、PCTT和FHKT表现高反应型外,对其他菌株的反应型与AF116-120的反应型一致,因此推测AF116-120中可能含有*TcLr10*、*TcLr16*、*TcLr20*和*TcLr33+34*(表3)。

表1 182个黄淮海麦区育成小麦品种(系)的苗期抗叶锈病鉴定

Table 1 Leaf rust resistance at seedling stage of 182 wheat cultivars (lines) in Huang-Huai-Hai wheat area

序号 No.	品种(系) Cultivar (Line)	表现型 Phenotype	序号 No.	品种(系) Cultivar (Line)	表现型 Phenotype	序号 No.	品种(系) Cultivar (Line)	表现型 Phenotype	序号 No.	品种(系) Cultivar (Line)	表现型 Phenotype
1	徽研 66	S	47	存麦 18 号	R	93	豫农 804	S	139	赛德麦 5 号	R
2	良星 99	S	48	许研 1 号	S	94	温原 0528	S	140	俊达 109	S
3	石 11-4195	S	49	濮兴 8 号	S	95	昌麦 13	S	141	淮麦 4046	S
4	泰科麦 5303	R	50	洛麦 34	S	96	郑品麦 24 号	S	142	瑞华 1426	S
5	石 10-4393	S	51	濮麦 8062	S	97	丰德存麦 20 号	S	143	驻麦 328	S
6	冀麦 181	S	52	宝号 5 号	S	98	宇丰 5 号	S	144	高麦 6 号	S
7	XR-4429	S	53	许麦 318	S	99	金展 638	S	145	周麦 36	S
8	济麦 32	S	54	许优 318	S	100	孟 615	S	146	华成 863	S
9	中信麦 98	S	55	郑麦 1342	S	101	赛德麦 7 号	S	147	周麦 32 号	S
10	中麦 23	S	56	封麦 6 号	S	102	喜麦 505	S	148	郑麦 369	R
11	YX14-2	S	57	枣乡 168	S	103	洛麦 26	S	149	漯麦 956	S
12	予麦 603	S	58	盈满 208	S	104	新麦 36	S	150	许科 918	R
13	中信麦 99	S	59	金粒 1 号	S	105	中育 1220	S	151	金粒 1 号	S
14	裕田麦 119	S	60	金丰 205	S	106	赛德麦 1 号	S	152	濮兴 0369	S
15	登海 51306	S	61	郑伏 6 号	S	107	中金 13	S	153	存麦 11 号	S
16	景阳 670	S	62	浚麦 169	S	108	金麦 107	S	154	郑麦 132	S
17	济麦 39	S	63	佳源 6 号	S	109	中农麦 4007	S	155	西农 528	S
18	圣田麦 69	S	64	圃麦 257	S	110	轮选 66	S	156	豫麦 668	R
19	5H5195	S	65	圃麦 809	S	111	郑育麦 16	S	157	许科 168	S
20	邯 115276	S	66	郑麦 136	S	112	豫农 186	S	158	新科麦 169	S
21	农圣 1 号	S	67	中植 0914	S	113	轮选 166	S	159	锦绣 21	S
22	秋乐 2122	S	68	泰麦 1 号	S	114	泉麦 29	S	160	秋乐 2128	S
23	莘麦 13-2	S	69	孟麦 0818	S	115	圣麦 102	S	161	安科 1405	S
24	汶农 28 号	S	70	安麦 12-41	S	116	郑麦 1860	S	162	新麦 32	S
25	荷麦 0839	S	71	轩麦 6 号	R	117	中新 16	S	163	中育 1211	S
26	淄麦 28	S	72	浚麦 118	S	118	苏研麦 018	S	164	中麦 170	S
27	山农 24	S	73	西农 364	S	119	周麦 18	S	165	机麦 211	S
28	良星 518	S	74	禾丰 3 号	S	120	丹麦 118	R	166	龙科 1221	S
29	驻麦 305	R	75	温麦 29	S	121	西农 511	S	167	珍麦 3 号	S
30	西农 998	S	76	平安 0602	S	122	淮麦 508	S	168	紫麦 19	S
31	粮源 22	S	77	科林麦 969	S	123	涡麦 66	S	169	涡麦 1212	S
32	豫圣麦 21	S	78	创星 26	S	124	众麦 7 号	S	170	祥瑞 339	S
33	怀川 101	S	79	中育 1428	S	125	农大 2011	S	171	淮 1216	S
34	系选 369	S	80	浚 5366	S	126	豫丰 11	S	172	金诚麦 11	S
35	顺麦 6 号	S	81	沃华 066	S	127	圣麦 108	S	173	瑞华 055	S
36	创新 105	S	82	浚禾 183	S	128	郑麦 103	R	174	丰德存麦 16 号	S
37	华麦 999	S	83	天麦 119	S	129	郑品麦 22 号	S	175	泰禾麦 2 号	S
38	豫农 516	S	84	机麦 210	S	130	泛育麦 17	S	176	光泰 68	S
39	先麦 17	S	85	许研 3 号	S	131	先麦 12	S	177	平安 0518	S
40	赛德麦 6 号	S	86	鑫华麦 818	S	132	尚麦 167	S	178	鑫农 518	S
41	昌麦 12	S	87	泛麦 536	S	133	郑麦 618	S	179	皖科 06725	S
42	豫圣麦 118	R	88	济研麦 10 号	S	134	郑麦 119	R	180	Mega	S
43	项麦 0318	S	89	农丰川	R	135	淮核 12013	S	181	周麦 22	S
44	才智 141	S	90	创新 116	S	136	新麦 35	S	182	AF116-120	R
45	漯麦 6010	S	91	农大 2018	S	137	濮麦 6311	S			
46	丰德存麦 21 号	S	92	许优 1 号	S	138	偃展 4110	S			

其反应性按照 0, 0;、1, 2, 3, 4, x, y, z 共 9 级划分^[19]。其中 0, 0;、1, 2, x, y, z 为抗病反应型, 用 R 表示; 3, 4 为感病反应型, 用 S 表示

The infection type is divided into 9 levels according to 0, 0; , 1, 2, 3, 4, x, y and z. 0, 0; , 1, 2, x, y, z are resistant type, denoted by R. 3, 4 are infectious types, denoted by S

表 2 15 个小麦叶锈菌生理小种的毒性公式

Table 2 The avirulence/virulence of 15 *Pt* pathotypes

生理小种 Pathotypes	毒性公式(无毒力/有毒力)The avirulence/virulence
KHKT	15, 19, 10, 27+31, 25, 28, 38, 41, 42, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 23, 29, 32, 33, 33+34, 36, 44, 50
FHJT ①	15, 19, 10, 27+31, 25, 28, 36, 38, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 23, 29, 32, 33, 33+34, 41, 42, 44, 50
FHTT	15, 19, 25, 28, 38, 42, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 10, 27+31, 14b, 20, 21, 23, 29, 32, 33, 33+34, 36, 41, 44, 50
THKT	15, 19, 10, 27+31, 25, 28, 36, 38, 42, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 23, 29, 32, 33, 33+34, 41, 44, 50
KHST	15, 19, 10, 27+31, 25, 28, 38, 41, 42, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 23, 29, 32, 33, 33+34, 36, 44, 45, 50
PHKT	15, 19, 10, 27+31, 20, 23, 25, 29, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 21, 28, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50
KHST	15, 19, 10, 27+31, 20, 23, 25, 29, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 21, 28, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50
THTT	15, 19, 10, 27+31, 20, 23, 25, 29, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 21, 28, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50
FHST	15, 19, 10, 27+31, 25, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 23, 28, 29, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50
PHJT	15, 19, 10, 27+31, 20, 23, 25, 29, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 21, 28, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50
PHST	15, 19, 10, 27+31, 20, 23, 25, 29, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 21, 28, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50
FBKP	15, 19, 10, 27+31, 25, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 28, 29, 32, 33, 33+34, 36, 42, 44, 50
PCTT	15, 19, 10, 27+31, 25, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 23, 28, 29, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50
FHKT	15, 19, 10, 27+31, 25, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 20, 21, 23, 28, 29, 33, 33+34, 36, 42, 44, 50
FHJT ②	15, 19, 10, 27+31, 20, 23, 25, 28, 29, 36, 38, 41, 45, 47, 51, 53/2b, 3bg, 14b, 21, 32, 33, 33+34, 42, 44, 50

表 3 41 个鉴别寄主、Thatcher 和 14 个小麦品种(系)对 15 个小麦叶锈菌的苗期侵染型

Table 3 Seedling infection types on 41 differential lines with different *Lr* genes, Thatcher, and 14 wheat cultivars (lines) to 15 *Pt* pathotypes

品种(系) Cultivar (Line)	致病类型 Pathotype														
	KHKT	FHJT ①	FHTT	THKT	KHST	PHKT	KHST	THTT	FHST	PHJT	PHST	FBKP	PCTT	FHKT	FHJT ②
TcLr1-RL6003 (<i>Lr1</i>)	:	:	:	3	:	3	:	3	:1	3	3	1	3	:	:
TcLr2a-RL6016 (<i>Lr2a</i>)	3	1	1	3	3	1	3	3	1	:	1	:	1	:	:1
TcLr2c-RL6047 (<i>Lr2c</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr3-RL6002 (<i>Lr3</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr9-RL6010 (<i>Lr9</i>)	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	0	:	:	:	0
TcLr16-RL6005 (<i>Lr16</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1	3	3
TcLr24-RL6064 (<i>Lr24</i>)	:	1	:	:	1	1	:	:1	1	—	:1	:	1	:	:1
TcLr26-RL6078 (<i>Lr26</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	:	3	1	3	3	3
TcLr3ka-RL6007 (<i>Lr3ka</i>)	:	1	3	1	3	1	3	3	3	1	3	:	3	1	:1
TcLr11-RL6053 (<i>Lr11</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr17-RL6008 (<i>Lr17</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr30-RL6049 (<i>Lr30</i>)	3	:1	3	3	1	3	1	3	1	1	1	3	3	3	:1
TcLrB-RL6051 (<i>LrB</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr10-RL6004 (<i>Lr10</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3
TcLr14a-RL6013 (<i>Lr14a</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr18-RL6009 (<i>Lr18</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr21-RL6043 (<i>Lr21</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr28-RL6079 (<i>Lr28</i>)	:	:	:	:	:1	3	:	:	:	:	—	:	:	:	0
KS91WGRC11 (<i>Lr42</i>)	1	3	1	:	1	3	1	3	1	1	1	1	3	3	:

表 3(续)

品种(系) Cultivar (Line)	致病类型 Pathotype														
	KHKT	FHJT ①	FHTT	THKT	KHST	PHKT	KHST	THTT	FHST	PHJT	PHST	FBKP	PCTT	FHKT	FHJT
TcLrzb-RL6019 (<i>Lr2b</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr3bg-RL6042 (<i>Lr3bg</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	—	3
TcLr14b-RL6006 (<i>Lr14b</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr15-RL6052 (<i>Lr15</i>)	1	;1	;	1	;1	1	1	3	1	1	1	3	3	;	;
TcLr19-RL6040 (<i>Lr19</i>)	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	0
TcLr20-RL6092 (<i>Lr20</i>)	3	3	3	3	3	1	3	3	3	3	1	3	3	3	;
TcLr23-RL6012 (<i>Lr23</i>)	3	3	3	3	3	1	3	1	3	1	3	1	1	3	3
TcLr25-RL6084 (<i>Lr25</i>)	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	0
TcLr29-RL6080 (<i>Lr29</i>)	3	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1	3	3	3	;1
TcLr10, 27+31	1	2	3	1	3	1	1	1	3	1	1	1	1	;	3
TcLr32-RL5479 (<i>Lr32</i>)	3	3	3	3	3	3	2	1	3	3	3	3	3	3	3
TcLr33-RL6057 (<i>Lr33</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
TcLr33+34	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	;
TcLr36-E84018 (<i>Lr36</i>)	3	1	3	1	3	1	3	1	3	3	1	3	3	;	;1
TcLr38-RL6097 (<i>Lr38</i>)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	;	3	;1
KS90WGRC10 (<i>Lr41</i>)	1	3	3	3	1	;	1	;	3	1	;	3	;	3	;
TcLr44-RL6147 (<i>Lr44</i>)	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	;	;	;	3
TcLr45-RL6144 (<i>Lr45</i>)	1	1	1	1	3	1	;1	3	1	1	1	;	1	3	;1
90H450 (<i>Lr47</i>)	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	0
KS96WGRC36 (<i>Lr50</i>)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
C78.5 (<i>Lr51</i>)	;	1	1	;	1	1	1	;	1	1	3	1	3	1	;
-98M71 (<i>Lr53</i>)	;	;	;	1	;	1	;1	;	;	;	;1	;	;	1	;
Thatcher	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
泰科麦 5303	3	3	3	3	1	3	3	3	;	3	3	3	3	;	3
驻麦 305	3	3	3	1	1	3	3	3	3	;	3	3	3	1	;
豫圣麦 118	3	;	;	1	;	3	3	3	3	;	2	3	3	;	3
存麦 18号	3	3	3	3	1	3	3	3	3	;	3	3	3	3	;
轩麦 6号	3	;	;	1	1	3	3	3	3	;	3	3	3	;	3
农丰川	3	;	3	3	1	3	3	3	3	;	3	3	3	3	;
丹麦 118	3	3	—	3	1	3	3	3	3	3	3	3	—	3	—
郑麦 103	3	0	;	;	;	3	3	1	—	3	;	1	3	;1	;
郑麦 119	3	;	3	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	;1	;
赛德麦 5号	3	;	;	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	—	;
郑麦 369	3	;	;	1	1	3	3	3	3	;	3	3	3	;1	;
许科 918	3	;	—	1	;	3	3	3	—	3	3	3	3	;	;
豫麦 668	3	3	3	1	;	3	3	3	3	;	3	3	3	3	3
AF116-120	3	3	;	1	;	1	3	3	3	3	;	1	1	;	;

0: 无褪绿斑或夏孢子堆; ; : 无夏孢子堆,但有坏死斑点或失绿反应; 1: 夏孢子堆很小,数量很少,常不破裂,且周围有枯死反应; 2: 夏孢子堆小到中等,周围有失绿反应; 3: 夏孢子堆中等大小,周围组织无枯死反应,但有轻微失绿现象

0: immune, ; : hypersensitive flecks with necrosis, 1: small uredinia surrounded by necrosis, 2: small to medium uredinia surrounded by necrosis, 3: moderate size uredinia that may be associated with chlorosis

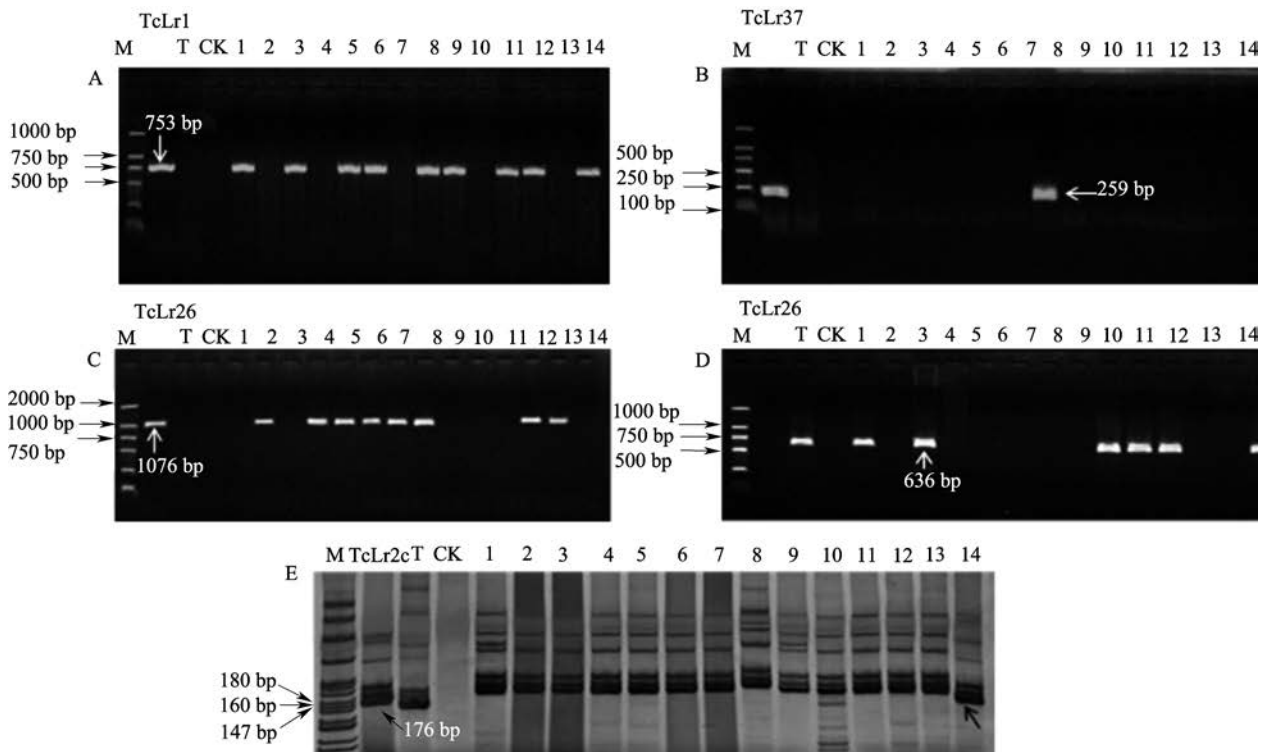
郑麦 103 对 KHKT、PHKT、KHST、THKT、FHST、PHJT 和 PCTT 表现高反应型,对其他菌株表现低反应型,近等基因系 *TcLr10* 除对 FHJT、FHST、THKT、KHST、PHST、FHKT 和 FHJT 表现高反应型外, *TcLr33+34* 除对 FHJT、FHST、THKT、KHST、PHST、FBKP、PCTT 和 FHKT 表现高反应型外,对其他菌株的反应型与郑麦 103 的反应型一致,因此推测郑麦 103 中可能含有 *TcLr10* 和 *TcLr33+34* (表 3)。

TcLr33+34 只对 FHJT 表现低反应型,其余菌株全部表现高反应型。驻麦 305 除对 THKT、KHST、PHJT 表现高反应型外,存麦 18 号除对 KHST、PHJT 表现高反应型外,农丰川除对 FHJT、KHST、PHJT 表现高反应型外,郑麦 119 除对 FHJT、KHST、PHJT 表现高反应型外,赛德麦 5 号除对 FHJT、FHST 表现高反应型外,郑麦 369 除了对 FHJT、FHST、THKT、KHST、PHJT、FHKT 表现高反应型外,许科 918 除了对 FHJT、FHKT、KHST、FHKT 表现高反应型外,对其他菌株的反应型与

TcLr33+34 的反应型一致,综上,驻麦 305、存麦 18 号、农丰川、郑麦 119、赛德麦 5 号、郑麦 369 和许科 918 中可能含有 *TcLr33+34* (表 3)。

2.4 小麦抗叶锈病基因分子检测

14 个小麦品种苗期检测出 *Lr1*、*Lr26*、*Lr37* 和 *Lr2c* 抗叶锈病基因(图 1)。泰科麦 5303、豫圣麦 118、轩麦 6 号、农丰川、郑麦 103、郑麦 119、郑麦 369、许科 918 和 AF116-120 中扩增出 *Lr1* 相同的带型(图 1A),可能含有 *Lr1*;驻麦 305、存麦 18 号、轩麦 6 号、农丰川、丹麦 118、郑麦 103、许科 918、豫麦 668 经 *Lr26* 正负分子标记验证可能含有 *Lr26*(图 1C、D);丹麦 118 扩增出 *Lr37* 特异条带(图 1B),可能含有 *Lr37*;AF116-120 可能含有 *Lr2c*(图 1E)。泰科麦 5303、驻麦 305、豫圣麦 118、郑麦 119、郑麦 369、存麦 18 号和豫麦 668 均含有单一基因;轩麦 6 号、农丰川、丹麦 118、郑麦 103、许科 918 和 AF116-120 同时含有 2 个抗叶锈病基因;而赛德麦 5 号中未检测出供试基因,不排除含有其他抗叶锈病基因的可能(表 4)。



M: DM2000 marker 或 pBR322 DNA marker; T: Thatcher; CK: H₂O; 1~14: 泰科麦 5303、驻麦 305、豫圣麦 118、存麦 18 号、轩麦 6 号、农丰川、丹麦 118、郑麦 103、郑麦 119、赛德麦 5 号、郑麦 369、许科 918、豫麦 668、AF116-120

M: DM2000 marker or pBR322 DNA marker, T: Thatcher, CK: H₂O, 1-14: Taikemai5303, Zhumai305, Yushengmai118, Cunmai18, Xuanmai6, Nongfengchuan, Danmai118, Zhengmai103, Zhengmai119, Saidemai5, Zhengmai369, Xuke918, Yumai668, AF116-120

图 1 *Lr1* (A)、*Lr37* (B)、*Lr26* (C、D)、*Lr2c* (E) 的分子标记在 14 个小麦品种中的扩增结果

Fig.1 Banding patterns amplified by specific markers for *Lr1* (A), *Lr37* (B), *Lr26* (C and D) and *Lr2c* (E) genes in 14 wheat cultivars

表 4 14 个小麦品种抗叶锈性鉴定和分子检测结果
Table 4 The determination of resistance to leaf rust and molecular test results of 14 wheat cultivars

品种 Cultivars	苗期基因推导 Gene postulation at seedling stage	分子标记检测结果 Results tested with molecular markers
泰科麦 5303	+	<i>Lr1</i>
驻麦 305	<i>Lr33+34</i>	<i>Lr26</i>
豫圣麦 118	+	<i>Lr1</i>
存麦 18 号	<i>Lr33+34</i>	<i>Lr26</i>
轩麦 6 号	+	<i>Lr1</i> 、 <i>Lr26</i>
农丰川	<i>Lr33+34</i>	<i>Lr1</i> 、 <i>Lr26</i> 、 <i>Lr2c</i>
丹麦 118	+	<i>Lr37</i> 、 <i>Lr26</i>
郑麦 103	<i>Lr33+34</i> 、 <i>Lr10</i>	<i>Lr1</i> 、 <i>Lr26</i>
郑麦 119	<i>Lr33+34</i>	<i>Lr1</i>
赛德麦 5 号	<i>Lr33+34</i>	<i>N</i>
郑麦 369	<i>Lr33+34</i>	<i>Lr1</i>
许科 918	<i>Lr33+34</i>	<i>Lr1</i> 、 <i>Lr26</i>
豫麦 668	+	<i>Lr26</i>
AF116-120	<i>Lr33+34</i> 、 <i>Lr10</i> 、 <i>Lr16</i> 、 <i>Lr20</i>	<i>Lr1</i> 、 <i>Lr2c</i>

N: 未能推出; +: 推导含有未知基因

N: Unknown wheat leaf rust resistance gene, +: The derivation contains unknown genes

3 讨论

国际上发现的小麦抗叶锈病基因已超 100 个, 正式命名至 *Lr79*^[6], 部分抗叶锈病基因紧密连锁或共分离的分子标记已建立, 如 STS、SCAR、SSR 和 RAPD 等^[23]。胡亚亚等^[24]、赵丽娜等^[25]、彭昕等^[26]、隋建枢等^[27]、王志等^[28]均利用分子标记法对供试小麦品种进行了检测。检测结果中出现较高频率的抗叶锈病基因是 *Lr1* 和 *Lr26*, 与本研究的分子检测结果一致。*Lr1* 最初是在六倍体小麦品种 Malakoff 中发现的^[29], 在很多小麦品种中均存在该基因^[30]。但是 *Lr1* 对我国目前流行的大部分小麦叶锈病菌生理小种已经丧失了抗性, 但当该基因与其他基因复合存在时, 可以提高寄主的抗病性。因此经分子检测发现, 14 个品种中有 9 个品种含有 *Lr1* 基因。小麦抗叶锈病基因 *Lr26* 来源于小黑麦, 并位于小麦 1RS 染色体上, 20 世纪 70 年代初, 中国从欧洲引入 Lovrin10、Lovrin13、Kavkaz、Aurora、Neuzucht 和 Predgornia 等 1BL/1RS 易位系品种^[31-32], 其后, 小麦育种专家利用各类 1BL/1RS 易位系品种培育和推广了大批高产、抗病品种。国内近 50% 的冬小麦品种携带 1BL/1RS 易位系染色体^[33], 而位于 1RS 上的小麦抗叶锈基因 *Lr26* 逐渐被一些叶锈病菌菌株克服, 根据近几年的小麦叶锈菌毒性分析, 毒

性基因 *V26* 表现较高的频率 (>70%)^[34]。14 个品种中有 8 个品种含有 *Lr26*。*Lr37* 来源于偏凸山羊草, 该基因被定位在 2AS 染色体上, 是一个成株抗性基因^[35]。通过分子检测发现一些品种中含有以上基因, 但基因推导中未发现, 可能与该基因抗性产生时间有关。本试验 182 个品种面对混合菌株, 普遍表现高感, 因此品种抗病性整体较低。但是已知的用于分子检测的小麦抗叶锈病基因分子标记有限, 不能确定是否含有检测以外的抗叶锈病基因。

Lr1、*Lr3*、*Lr3bg*、*Lr10*、*Lr16*、*Lr26* 和 *Lr33+34* 等基因已基本丧失抗病性, 但当与其他基因组合起来时, 对抗小麦叶锈病能力有所提高^[36]。在 14 个小麦品种中, 轩麦 6 号、农丰川、郑麦 103 和许科 918 含有 *Lr1* 和 *Lr26*, AF116-120 含有 *Lr1* 和 *Lr2c*, 丹麦 118 含有 *Lr37* 和 *Lr26*。以上这些品种均存在基因聚合的现象, 并且大部分是 *Lr1* 和 *Lr26* 结合, 这些品种表现出高侵染型和低侵染型交替存在的现象, 说明基因聚合对于提高小麦抗性能起到一定的积极作用, 与本研究的结果一致。

本研究中, 基因推导得出结论与分子检测结果不完全一致。造成该现象的主要原因可能是基因推导结果的准确性受到各种因素影响, 导致与分子检测结果不一致。我们总结出影响基因推导结果的因素有: (1) 品种遗传背景的差异程度不同: 近等基因系的遗传背景基本相同, 而待测品种的遗传背景却千差万别; (2) 若存在多个抗病基因, 其相互累加、抑制、互补、上位, 即使含有相同基因, 侵染型也可能存在差别, 使推导结果不同; (3) 对病菌致病类型的鉴别能力会使一个基因完全掩盖另一基因的抗病性, 从而影响结果; (4) 调查者人为导致的误差; (5) 鉴定用的生理小种毒性发生变化; (6) 当待测小麦品种的反应型普遍高感或同近等基因系的反应型完全不一致时, 则推不出其含有的抗叶锈病基因, 无法推测其是否含有某些未知基因。以上原因都会影响最终鉴定结果的准确性。因此, 出现两试验检测结果不一致的情况也是有可能的, 结合两试验检测的结果, 能够更全面准确地了解品种中所含有的抗叶锈基因。基因推导法可在短时间内取得鉴定结果, 但该方法主要用于苗期鉴定, 不适用于成株期, 且待测材料含有多个抗叶锈病基因时, 易有失精确, 一般需结合分子标记检测进行辅助验证^[37]。本研究采用的与抗叶锈基因紧密连锁的分子标记, 因此可能会影响分子检测的准确性。抗性表型与基因关系复杂, 并不

是简单的一对一关系,由于标记与基因间没有达到完全的共分离程度,导致标记与目的基因间也没有达到完全的共分离程度。就不受环境、遗传背景、鉴定菌株致病力差异影响等方面而言,建议以分子检测的结果为主,但目前可用于抗叶锈基因鉴定的分子标记有限,很多抗叶锈性基因不能用该方法进行鉴定,应该综合基因推导方法。在小麦抗叶锈病的分子标记开发中,在其功能基因没有探明的情况下,往往是建立多个与目标基因连锁的标记,建议选择遗传距离最小的标记。本研究为育种部门提供了思路,可以将多个抗性基因结合,以改善单一抗性品种抗性易丧失的问题。同时抗性品种合理布局也是降低病原菌选择压力,减少品种抗性丧失的有效方法。

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] 张小辉, 畅志坚, 乔麟轶, 郭慧娟, 詹海仙, 李欣, 任永康, 张晓军. 小麦叶锈病成株抗性研究进展与展望. *山西农业科学*, 2016, 44(4): 552-556
Zhang X H, Chang Z J, Qiao L Y, Guo H J, Zhan H X, Li X, Ren Y K, Zhang X J. Research progress and prospects of wheat leaf rust adult-plant resistance. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2016, 44(4): 552-556
- [3] 刘成, 闫红飞, 宫文萍, 李光蓉, 刘大群, 杨足君. 小麦叶锈病新抗源筛选. *植物遗传资源学报*, 2013, 14(5): 936-944
Liu C, Yan H F, Gong W P, Li G R, Liu D Q, Yang Z J. Screening of new resistance sources of wheat leaf rust. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14(5): 936-944
- [4] 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. Characteristics and causes of major wheat diseases in Henan Province in 2015. *China Plant Protection*, 2016, 36(4): 29-33
- [5] 王佳真, 师令智, 朱琳, 任志宽, 康占海, 李星, 刘大群. 小麦品种潍麦 8 号成株抗叶锈 QTL 定位. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(4): 868-871
Wang J Z, Shi L Z, Zhu L, Ren Z K, Kang Z H, Li X, Liu D Q. Molecular mapping of QTL for leaf rust resistance in Chinese wheat cultivar Weimai 8. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2015, 16(4): 868-871
- [6] Qureshi N, Bariana H, Kumran V V, Muruga S, Forrest K, Hayden M, Bansal U. A new leaf rust resistance gene *Lr79* mapped in chromosome 3BL from the durum wheat landrace Aus26582. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(5): 1091-1098
- [7] 闫晓翠, 姚世博, 姚占军. 小麦品种‘武农 148’和‘西农 928’的抗叶锈病基因分析. *河北农业大学学报*, 2017, 40(2): 7-11
Yan X C, Yao S B, Yao Z J. Analysis of leaf resistance genes of two wheat cultivars 'Wunong148' and 'Xinong928'. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2017, 40(2): 7-11
- [8] Browder L E. Probable genotype of some *Triticum aestivum* 'agent' derivatives for reaction to *puccinia recondita* f. sp. *tritici*. *Crop Science*, 1973, 13(2): 203-206
- [9] Dubin H J, Johnson R, Stubbs R W. Postulated genes for resistance to stripe rust in selected CIMMYT and related wheats. *Plant Disease*, 1989, 73(6): 472-475
- [10] 杨文香. 21 个小麦品种(系)抗叶锈基因的推导. *河北农业大学学报*, 2000, 23(3): 69-72
Yang W X. The postulated genes for resistance to leaf rust in 21 wheat cultivars used in Hebei Province. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2000, 23(3): 69-72
- [11] 原宗英, 陈万权, 武英鹏, 李艳芳. 山西省小麦主栽品种抗叶锈病研究. *华北农学报*, 2003, 18(4): 107-110
Yuan Z Y, Chen W Q, Wu Y P, Li Y F. Leaf rust resistance of major wheat cultivars in Shanxi Province. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2003, 18(4): 107-110
- [12] 郭爱国, 刘颖超, 王焕如, 朱之堉. 十八个小麦品种(系)抗叶锈基因推导. *华北农学报*, 1991, 6(S): 109-114
Guo A G, Liu Y C, Wang H R, Zhu Z Y. The postulated genes for resistance to leaf rust in 18 wheat cultivars. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1991, 6(S): 109-114
- [13] 陈万权, 胡长程. 我国 28 个小麦品种抗叶锈基因的推导. *作物学报*, 1993, 19(3): 268-275
Chen W Q, Hu C C. The postulated genes for resistance to leaf rust in 28 wheat cultivars used in China. *Acta Agronomica Sinica*, 1993, 19(3): 268-275
- [14] 丁艳红, 刘欢, 师丽红, 温晓蕾, 张娜, 杨文香, 刘大群. 28 个小麦微核心种质抗叶锈性分析. *作物学报*, 2010, 36(7): 1126-1134
Ding Y H, Liu H, Shi L H, Wen X L, Zhang N, Yang W X, Liu D Q. Wheat leaf rust resistance in 28 Chinese wheat mini-core collections. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(7): 1126-1134
- [15] 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 wheat leaf rust resistance genes in 16 main wheat cultivars in Henan. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18(3): 546-554
- [16] 郑永胜, 张哈, 王雪梅, 王东建, 孙加梅, 王穆穆, 王玮, 李华, 段丽丽, 李汝玉. 小麦 DUS 测试已知品种 DNA 指纹数据库构建及其应用. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(4): 845-853
Zheng Y S, Zhang H, Wang X M, Wang D J, Sun J M, Wang M M, Wang H, Wang W, Li H, Duan L L, Li R Y. Construction of DNA profile database of wheat reference varieties and its application in wheat DUS test. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(4): 845-853
- [17] 宋家永, 阎耀礼, 周新宝. 优质小麦产业化. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2002: 5-7
Song J Y, Yan Y L, Zhou X B. Industrialization of high quality wheat. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002: 5-7
- [18] 彭红, 于思琴. 2015 年河南省小麦叶锈病流行原因分析及防控措施. *乡村科技* 2016, 1(下): 91-93
Peng H, Yu S Q. Epidemic analysis and control measures of wheat leaf rust in Henan Province in 2015. *Rural science and*

- technology, 2016, 1 (Second): 91-93
- [19] Roelfs A P, Singh R P, Saari E E. Rust diseases of wheat: concepts and methods of disease management. *Plant Diseases*, 1992
- [20] 张亚琦. 460 个小麦品种抗叶锈性鉴定及 *Libellula* 成株抗叶锈 QTL 作图. 保定: 河北农业大学, 2015
Zhang Y Q. Identification of wheat leaf rust resistance genes in 460 Chinese wheat cultivars and QTL mapping for adult-plant resistance gene to leaf rust in Italian wheat cultivar *Libellula*. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2015
- [21] Sharp P J, Kreis M, Shewry P R, Gale M D. Location of β -amylase sequences in wheat and its relatives. *Theoretical and Applied Genetics*, 1988, 75 (2): 286-290
- [22] Green G J. Stem rust of wheat, barley and rye in Canada in 1977. *Canadian Plant Disease Survey Canadian Department of Agriculture Resources Branch*, 1978, 48 (3): 44-48
- [23] 胡亚亚, 孙一, 张河山, 魏学军, 杜冬冬, 杨文香, 刘大群, 陆和平. 8 个小麦育种亲本抗叶锈基因分析. *植物遗传资源学报*, 2014, 15 (4): 802-809
Hu Y Y, Sun Y, Zhang H S, Wei X J, Du D D, Yang W X, Liu D Q, Lu H P. Wheat leaf rust resistance genes of eight wheat breeding parents. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2014, 15 (4): 802-809
- [24] 胡亚亚, 张娜, 李林懋, 杨文香, 刘大群. 14 个小麦品种 (系) 抗叶锈性分析. *作物学报*, 2011, 37 (12): 2158-2166
Hu Y Y, Zang N, Li L M, Yang W X, Liu D Q. Analysis of wheat leaf rust resistance genes in 14 wheat cultivars or lines. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37 (12): 2158-2166
- [25] 赵丽娜, 任晓娣, 胡亚亚, 张涛, 张娜, 杨文香, 刘大群. 23 份中国小麦微核心种质抗叶锈性评价. *中国农业科学*, 2013, 46 (3): 441-450
Zhao L N, Ren X D, Hu Y Y, Zhang T, Zhang N, Yang W X, Liu D Q. Evaluation of wheat leaf rust resistance of 23 Chinese wheat mini-core collections. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46 (3): 441-450
- [26] 彭昕, 任明见, 张珊珊, 徐如宏. 小麦抗叶锈基因 *Lr34* 及 *Lr37* 的分子检测. *贵州农业科学*, 2013, 41 (12): 13-16
Peng X, Ren M J, Zhang S S, Xu R H. Molecular detection of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* and *Lr37*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2013, 41 (12): 13-16
- [27] 隋建枢, 王化陆, 辛智海, 王伟, 陈天青, 何庆才. 122 份小麦品种 (系) 抗叶锈病基因 *Lr26*、*Lr34*、*Lr38* 分子标记检测. *种子*, 2016, 35 (5): 41-45
Sui J S, Wang H L, Xin Z H, Wang W, Chen T Q, He Q C. Molecular marker detection of wheat leaf rust resistance genes *Lr26*, *Lr34* and *Lr38* in 122 wheat cultivars (lines). *Seed*, 2016, 35 (5): 41-45
- [28] 王志, 安哲, 范学锋, 张徐明, 张立荣, 张英姿, 杨文香, 刘大群. 小麦抗叶锈病中间材料的 *Lr24*、*Lr38* 分子标记辅助选择. *麦类作物学报*, 2017, 37 (1): 16-21
Wang Z, An Z, Fan X F, Zhang X M, Zhang L R, Zhang Y Z, Yang W X, Liu D Q. Marker-assisted selection of wheat leaf rust resistant genes *Lr24* and *Lr38* in the pyramiding materials of wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37 (1): 16-21
- [29] Ausemus E R, Harrington J B, Reitz L P, Worzella W W. A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats. *Journal of the American Society of Agronomy*, 1946
- [30] Mcintosh R A, Wellings C R, Park R F. Wheat rusts: an atlas of resistance genes. *Wheat Rusts An Atlas of Resistance Genes*, 1995
- [31] 李硕碧, 裴阿卫, 董宝云, 刘永年. 1BL/1RS 易位系对陕西小麦品质育种的影响. *麦类作物学报*, 2005, 25 (6): 40-43
Li S B, Pei A W, Dong B Y, Liu Y N. Effect of 1BL/1RS translocation on wheat quality breeding of Shanxi province. *Journal of Triticeae Crops*, 2005, 25 (6): 40-43
- [32] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业出版社, 2003: 83-95
Zhuang Q S. *Wheat improvement and pedigree analysis in China*. Beijing: China Agricultural Press, 2003: 83-95
- [33] 周阳, 何中虎, 张改生, 夏兰琴, 陈新民, 高永超, 井赵斌, 于广军. 1BL/1RS 易位系在我国小麦育种中的应用. *作物学报*, 2004, 30 (6): 16-20
Zhou Y, He Z H, Zhang G S, Xia L Q, Chen X M, Gao Y C, Jing Z B, Yu G J. Utilization of 1BL/1RS translocation in wheat breeding in China. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30 (6): 16-20
- [34] 武延超, 孟庆芳, 杨文香, 温晓蕾, 刘大群. 2007 年陕西、湖北和四川三省小麦叶锈菌苗期毒性分析. *中国农学通报*, 2009, 25 (17): 195-198
Wu Y C, Meng Q F, Yang W X, Wen X L, Liu D Q. Virulence of *Puccinia triticina* on wheat at seedling stage in Shanxi, Hubei and Sichuan provinces of China in 2007. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25 (17): 195-198
- [35] 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
- [36] 温晓蕾. 2006 年我国小麦叶锈菌致病类型鉴定及毒性分析. 保定: 河北农业大学, 2008
Wen X L. Identification and toxicity analysis of pathogenic types of wheat leaf rust in China in 2006. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2008
- [37] 张晓玲, 张换换, 徐新玉, 杨华丽, 段振盈, 姚占军. 河北省 12 个小麦主栽品种 (系) 抗叶锈性鉴定及基因分析. *植物遗传资源学报*, 2019, 20 (4): 982-990
Zhang X L, Zhang H H, Xu X Y, Yang H L, Duan Z Y, Yao Z J. Identification and analysis of leaf rust resistance genes in 12 main wheat cultivars (lines) from Hebei Province. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (4): 982-990