

40份国内小麦品种抗叶锈性鉴定

朱瑜¹, 康占海¹, 师令智², 董素芬³, 陶晔¹, 刘大群¹, 李星¹, 李亚宁¹

(¹河北农业大学植物保护学院 / 河北省农作物病虫害生物防治技术创新中心, 保定 071001; ²河北省邢台市临城县农业农村局植保站, 邢台 054300; ³河北农业大学信息技术与科学学院, 保定 071001)

摘要: 为分析40份国内小麦材料所含有的抗叶锈病基因, 本研究采用16个叶锈菌生理小种对其进行基因推导, 推测待测材料抗叶锈病基因组成, 并利用11个与已知抗病基因紧密连锁的特异性分子标记进行验证。进一步选取5个高毒力小种制成混合菌种, 在保定试验田进行成株期接菌, 筛选可能含有成株慢锈基因的小麦品种。综合系谱分析、基因推导、分子标记检测结果, 在待测小麦品种中检测出6个已知抗叶锈病基因(*Lr1*、*Lr11*、*Lr20*、*Lr26*、*Lr30*、*Lr37*)。其中运黑14207等10个品种含有*Lr1*, 禾美988和百农207含有*Lr11*, 豫麦49和百农207含有*Lr20*, 万丰269等23个品种含有*Lr26*, 运黑14207和郑麦103含有*Lr30*, 漯6073等4个品种含有*Lr37*, 并且有的品种含有未知抗叶锈病基因。田间成株期抗性鉴定筛选出漯6073等7个品种具有慢锈性。本研究明确了部分品种的基因构成, 发掘了优良抗源材料, 可用于抗病育种及基因聚合。

关键词: 小麦; 叶锈病; 基因推导; 分子标记; 慢锈性

Identification of Leaf Rust Resistance in 40 Domestic Wheat Varieties

ZHU Yu¹, KANG Zhan-hai¹, SHI Ling-zhi², DONG Su-fen³, TAO Bu¹, LIU Da-qun¹, LI Xing¹, LI Ya-ning¹

(¹College of Plant Protection, Hebei Agricultural University/Technological Innovation Center for Biological Control of Crop Disease and Insect Pests of Hebei Province, Baoding 071001; ²Plant Protection Station of Agricultural and Rural Bureau of Lincheng County, Xingtai City, Hebei Province, Xingtai 054300; ³College of Information Science and Technology, Hebei Agricultural University, Baoding 071001)

Abstract: In order to analyze leaf rust resistance genes present in 40 domestic wheat cultivars, using 16 physiological races of leaf rust fungus to deduce their genes, it is speculated that the composition of the resistance genes to leaf rust disease in the tested material. And combined with 11 specific molecular markers closely linked to known disease resistance genes for validation. And further select 5 highly virulent races to make mixed strains, and conduct plant adult inoculation in the Baoding experimental field to screen wheat varieties that may contain adult slow rust genes. Based on pedigree analysis, gene postulation and molecular marker detection results, six known major leaf rust resistance genes (*Lr1*, *Lr11*, *Lr20*, *Lr26*, *Lr30* and *Lr37*) were detected. Ten varieties including Yunhei 14207 contain *Lr1*; Hemei 988 and Bainong 207 contain *Lr11*; Yumai 49 and Bainong 207 contain *Lr20*; 23 varieties including Wanfeng 269 contain *Lr26*; Yunhei 14207 and Zhengmai 103 contain *Lr30*; four varieties including Luo6073 contain *Lr37*, and some varieties contain

收稿日期: 2023-01-02 修回日期: 2023-02-06 网络出版日期: 2023-04-07

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230102002>

第一作者研究方向为植物病理学, E-mail: 1652664125@qq.com

通信作者: 李星, 研究方向为植物病理学, E-mail: lxkzh@163.com

李亚宁, 研究方向为植物病理学, E-mail: yaning22@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目(32001890, 31871923); 青海省农业有害生物综合治理重点实验室开放基金项目(QHIIP-2021-03); 留学基金河北省引进留学人员资助项目(C20190336)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China(32001890, 31871923); Open Fund Project of Qinghai Key Laboratory of Agricultural Pest Comprehensive Management(QHIIP-2021-03); Scholarship Fund Hebei Provinces Program for Introducing Overseas Chinese Scholars(C20190336)

unknown genes for leaf rust resistance. Seven varieties, such as Luo 6073, were identified showing slow rust phenotype. Collectively, this study clarified the genetic composition of these varieties, and obtained elite resistant varieties which can be applied in resistance breeding and resistance gene stacking.

Key words: wheat; leaf rust; gene postulation; molecular markers; slow rust

由小麦叶锈菌(*Puccinia triticina*)引起的小麦叶锈病^[1]在全球麦区均有发生。此病害流行迅速,防治不及时会大面积爆发,导致小麦大量减产,甚至绝收。小麦叶锈病流行趋势逐年加重,已由次要病害上升为主要病害^[2]。使用化学药剂防控小麦叶锈病虽见效快但安全性低,不利于长期可持续发展,与“双减”等绿色农业理念背道而驰。不断选育抗病品种是一种绿色安全、经济有效的方法,利于持续性发展^[3]。

一般将小麦抗叶锈性按照其抗性表型分为数量抗性和质量抗性两种。质量抗性由单个或少数主效基因控制。抗性易被克服,但受环境影响较小,广泛存在于小麦各高抗品种中^[4]。数量抗性,又称慢锈性,由多个微效基因控制,对所有小种均表现出一定的抗病性^[5]。慢锈性受环境影响较大但抗性持久。目前检测到且命名的慢叶锈性基因仅有位于7DS上的*Lr34*、1BL上的*Lr46*、4DL上的*Lr67*^[6]和7BL上的*Lr68*^[7]。

目前一般利用基因推导并借助分子标记鉴定小麦抗叶锈基因。基因推导原理来源于1955年Flor^[8]提出的“基因对基因”学说,其概念于1971年Loegering等^[9]提出。该方法是通过在相同环境下接种不同毒力的叶锈菌生理小种,将近等基因系(已知抗性基因的载体品种)和待测品种的侵染型进行对比,推导出待测品种可能的基因组成。但此法易受叶锈菌生理小种毒力的影响,致使某些基因无法被鉴别,因此可利用分子标记检测并加以系谱分析的方法对推导结果进行验证,以获得准确结果。通过该方法,王伟星等^[10]在河南主栽的71份小麦品种中共鉴定出*Lr1*、*Lr34*、*Lr17*、*Lr10*、*Lr2b*、*Lr26*和*Lr39*共7个抗叶锈病基因。王佳荣等^[11]利用此法在40份CIMMYT提供的小麦材料中鉴定出*Lr1*、*Lr10*、*Lr11*、*Lr14a*、*Lr15*、*Lr26*、*Lr34*、*Lr37*和*Lr46*等9个小麦抗叶锈病基因。

我国地广物博,自然资源丰富,先天拥有丰富的小麦抗叶锈病资源,但各品种(系)携带的抗叶锈病基因情况尚未完全了解。目前我国有效的抗叶锈基因仅有*Lr9*、*Lr19*、*Lr24*、*Lr38*、*Lr47*、*Lr51*和*Lr53*^[12],随着主栽品种单一以及长期大量使用化学药剂,致

使一些原本田间表现良好的抗病品种的抗性逐年丧失。在此大环境下,不断发掘和利用抗叶锈基因对于未来的抗病育种具有非常重要的意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

菌种材料:叶锈菌的命名参照Long等^[13]提出的国际密码命名法。用于苗期基因推导的16个生理小种分别是:FHJS^①、FHJT^①、FHKT^①、PHTT^①、FHJT、THPS、THDP、KGTT、FHKT^②、THTT、NHKP、PHKS、FHJT^②、PHTT^②、FHJS^②、PHKT,角标①、②用于区分密码命名一致的叶锈菌生理小种。成株期鉴定所用的是5个强毒力的田间流行小种THTT、PHTT^②、FHJS^②、PHKS和PHTT^①混合菌种。本研究所用的菌种材料均由河北农业大学生防与分子植病实验室保存及提供。

小麦材料:感病对照品种郑州5389和慢锈对照品种SAAR、37个携带已知抗叶锈病基因的近等基因系由河北农业大学生防与分子植病实验室提供,40份待测小麦品种由河北省邢台市临城县农业农村局植保站提供。

1.2 试验方法

1.2.1 苗期基因推导 将蛭石与营养土以2:1的比例混合放进54 cm×28 cm的128孔穴盘,将40份待测小麦品种、37个近等基因系以及感病对照郑州5389以每个品种8粒按顺序种植于穴盘内,覆土后整平表面。浇水时将水倒入穴盘底部的托盘,使水分从下往上渗透,防止从上部浇水造成土壤板结。共种植16套,每1套接种1种叶锈菌生理小种。将菌种单孢纯化后扩繁,待穴盘中的小麦生长至一叶一心期时,在无菌环境下用清水轻捋叶片进行脱蜡,喷施0.05%吐温悬浮液,将繁菌所用的麦苗轻扫需接菌的植株,将16个小麦叶锈菌生理小种分别接于16套麦苗上,并对接种后的小麦进行密封黑暗保湿24 h。将保湿后的小麦放置于温室(25 ℃)培养,待郑州5389发病完全时,进行苗期侵染型鉴定。调查采用Roelfs等^[14]提出的分级标准进行,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。对比近等基因系和待测品种的侵染型

结果进行基因推导。

1.2.2 成株期鉴定 试验在河北省保定市试验田(38°14'29"~39°57'3" N, 113°45'32"~116°19'41"E)进行。2021年10月中旬将40份小麦材料、SAAR、郑州5389,按照行距25 cm、行长75 cm播种于试验田,每个品种种植1行(30粒左右),每10行种1行郑州5389。在垂直于播种行的两侧种植诱发行(郑州5389)。2022年4月中旬,将用于田间接种的5种混合叶锈菌生理小种制成含有0.05%吐温的叶锈菌孢子悬浮液,在小麦拔节期喷施诱发行叶片,对诱发行进行大田接菌,并用地膜覆盖保湿16 h,之后正常进行田间水肥管理。诱发行发病后会自然侵染待测材料,待感病对照品种郑州5389严重度达到80%时开始调查,侵染型按Roelfs等提出的标准。参照

Peterson等^[15]提出的方法鉴定严重度(FDS, final disease severity),即叶片发病面积的百分比。

1.2.3 分子标记检测 参考Sharp等^[16]的CTAB法稍加改良提取待测品种、近等基因系及郑州5389的DNA。利用与11个抗叶锈病基因紧密连锁的13对分子标记特异性引物(表1)对40份待测材料及对照进行分子标记检测:*Lr1*^[17]、*Lr9*^[18]、*Lr10*^[19]、*Lr19*^[20]、*Lr21*^[21]、*Lr24*^[22]、*Lr26*^[23]、*Lr28*^[24]、*Lr29*^[25]、*Lr34*^[26]和*Lr37*^[27]。PCR扩增体系均为20 μL: 50 ng/μL DNA 2 μL、2×Taq PCR Mix 10 μL、10 μmol/L引物2 μL、ddH₂O 6 μL。PCR扩增反应程序为:94 °C预变性5 min;94 °C变性1 min,55~68.5 °C退火1 min,72 °C延伸2 min,35个循环;72 °C延伸10 min;10 °C保存。产物以1%琼脂糖凝胶电泳进行检测。

表1 分子标记引物信息

Table 1 Molecular marker primer information

名称 Name	Lr基因 Lr gene	片段大小(bp) Size	上游引物 Forward primer (5'→3')	下游引物 Reverse primer (5'→3')	退火温度(°C) Annealing temperature
WR003	<i>Lr1</i>	760	GGGACAGAGACCTTGGTGGGA	GACGATGATGATTTGCTGCTGG	65.0
J13	<i>Lr9</i>	1100	TCCTTTTATTCGCCACGCCGG	CCACACTACCCCAAAGAGAG	68.5
<i>Lrk10D</i>	<i>Lr10</i>	282	GAAGCCCTTCGTCTCATCTG	TTGATTCATTGCAGATGAGATCACG	60.0
SCS265	<i>Lr19</i>	512	GGCGGATAAGCAGAGCAGAG	GGCGGATAAGTGGGTTATGG	65.0
SCS253	<i>Lr19</i>	750	GCTGGTTCACAAAGCAAA	GGCTGGTTCCTTAGATAGGTG	60.0
D14	<i>Lr21</i>	669	CGCTTTTACCAGATTGGTC	TCTGGTATCTCACGAAGCCTT	60.0
J09	<i>Lr24</i>	310	TCTAGTCTGTACATGGGGGC	TGGCACATGAACTCCATACG	60.0
<i>Glu-B3</i>	<i>Lr26</i>	636	GGTACCAACAACAACAACCC	GTTGCTGCTGAGGTTGGTTC	65.0
<i>ω-secalin</i>	<i>Lr26</i>	1076	ACC TTCCTCATCTTTGTCTT	CCGATGCCTATACCACTACT	65.0
SCS421 ₅₇₀	<i>Lr28</i>	570	ACAAGGTAAGTCTCCAACCA	AGTCGACCAGATTTTAACC	60.0
OPY10	<i>Lr29</i>	850	GTGACCTCAGCAATGCA	GTGACCTCAGAACCGATG	62.0
csLV34	<i>Lr34</i>	150	GTTGGTTAAGACTGGTGATGG	TGCTTGCTATTGCTGAATAGT	55.0
VENTRIUP/LN2	<i>Lr37</i>	259	AGGGGCTACTGACCAAGGCT	TGCAGCTACAGCAGTGTACACAAAA	60.0

2 结果与分析

2.1 苗期基因推导和分子标记检测结果

40份待测小麦品种及37个近等基因系的苗期侵染型见表2。携带*Lr9*、*Lr19*、*Lr24*、*Lr28*、*Lr29*、*Lr47*和*Lr51*共7个至今依然抗性良好的抗病基因的载体品种对16个供试叶锈菌生理小种均表现为高抗甚至免疫(侵染型≤2);携带*Lr2c*、*LrB*、*Lr12*、*Lr13*、*Lr14a*、*Lr14b*、*Lr16*、*Lr17*、*Lr21*、*Lr22a*、*Lr23*、*Lr33*和*Lr39*这13个抗病基因的载体品种,对所有供试叶锈菌小种均表现为感病(侵染型为3或4),表明这些基因的抗性已基本被克服。上述20个基因无法通过基因推导准确推测,余下的*Lr1*、*Lr2a*、

Lr3、*Lr26*、*Lr3ka*、*Lr11*、*Lr30*、*Lr10*、*Lr18*、*Lr2b*、*Lr3bg*、*Lr15*、*Lr20*、*Lr25*、*Lr36*、*Lr45*、*Lr42*这17个抗病基因则可以被推导出来。但*Lr26*仅有KGTT这1个无毒力小种,且KGTT对*Lr1*也表现为低侵染型,因此若基因推导得出同时含*Lr1*和*Lr26*,则应通过分子标记检测进一步确定是否含有*Lr26*。

40份待测小麦品种系谱、基因推导结果详见表3。基因推导结果显示有5个小麦品种中含有*Lr1*,即运黑14207、烟农19、豫麦49、郑麦103、周麦36号,这5个小麦品种对*Lr1*的8个无毒小种(FHJS^①、FHHT^①、FHKT^①、FHJT、KGTT、FHKT^②、FHHT^②、FHJS^②)均表现为低侵染型。在26个小麦品种中推导出*Lr26*,即万丰269、泰禾麦2号、存麦5号、驻麦

762、偃育 898、中育 1211、郑麦 158 等 26 个小麦品种对 *Lr26* 的无毒力小种 KGTT 均表现为低侵染型。其中有 5 个品种可能携带 *Lr1*, 需通过分子标记检测来确定其中是否含有 *Lr26*。禾美 988 和百农 207 这

2 个品种中可能含有 *Lr11*。豫麦 49 和百农 207 这两个品种可能含有 *Lr20*。在运黑 14207 和郑麦 103 这两个品种中推导出 *Lr30*。

表 2 16 个小麦叶锈菌生理小种与 37 个抗叶锈病基因载体品种和 40 个小麦品种的苗期互作侵染型

Table 2 Seedling infection types of 37 carrier cultivars of *Lr* gene and 40 wheat cultivars inoculated with 16 *Puccinia triticina* (*Pt*) races

序号 No.	品种(<i>Lr</i> 基因) Varieties(<i>Lr</i> Genes)	叶锈菌侵染型(Infection types to <i>Pt</i> pathotypes)															
		FHJS ^①	FHTT ^①	FHKT ^①	PHTT ^①	FHJT	THPS	THDP	KGTT	FHKT ^②	THTT	NHKP	PHKS	FHTT ^②	PHTT ^②	FHJS ^②	PHKT
1	RL6092 (<i>Lr1</i>)	;	0	1	4	0	4	3	;	;	4	4	4	1	4	;	3
2	RL6061 (<i>Lr2a</i>)	2	2	1	2	2+	3	3	3	2	4	2+	2	2+	2	2+	2+
3	RL6047 (<i>Lr2c</i>)	4	4	3	4	3	3	3	4	4	3	4	4	4	4	4	3
4	RL6002 (<i>Lr3</i>)	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	2	4	4	4	4	4
5	RL6010 (<i>Lr9</i>)	1	1	0	1	;	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
6	RL6005 (<i>Lr16</i>)	4	3	4	3	3	4	3	4	4	3	4	4	3	4	4	3
7	RL6064 (<i>Lr24</i>)	0	0	0	;	0	;	0	;	0	;	0	0	0	;	;	0
8	RL6078 (<i>Lr26</i>)	3	3	3	4	4	4	3	;	4	3	4	4	4	4	4	4
9	RL6007 (<i>Lr3ka</i>)	2	3	1	3	1	3	2	3	2	3	2	1	3	3	1	1
10	RL6053 (<i>Lr11</i>)	4	4	4	3	3	2	2	4	4	4	3	4	4	4	4	3
11	RL6008 (<i>Lr17</i>)	4	4	4	3	4	3	3	4	4	4	4	3	4	4	4	4
12	RL6049 (<i>Lr30</i>)	1	3	3	3	2+	3	2	3	3	3	3	3	4	3	2	3
13	RL6051 (<i>LrB</i>)	4	4	4	4	4	3	3	4	4	4	3	4	4	4	4	3
14	RL6004 (<i>Lr10</i>)	3	3	4	3	3	3	2+	4	4	4	2	3	4	3	4	3
15	RL6013 (<i>Lr14a</i>)	3	3	3	3	3	3	3	4	4	3	4	3	3	3	3	4
16	RL6009 (<i>Lr18</i>)	2	3	3	3	3	2+	3	3	3	3	4	2	3	3	2	3
17	RL6019 (<i>Lr2b</i>)	3	4	2	2+	3	3	3	4	3	4	3	3	1	3	1	3
18	RL6042 (<i>Lr3bg</i>)	4	4	4	4	4	4	3	4	4	3	2	4	3	4	4	3
19	RL6011 (<i>Lr12</i>)	3	4	4	4	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	3
20	RL4031 (<i>Lr13</i>)	4	3	3	3	3	3	3	4	4	4	3	4	4	4	3	3
21	RL6006 (<i>Lr14b</i>)	4	4	4	3	3	4	3	4	4	4	3	4	4	4	4	3
22	RL6052 (<i>Lr15</i>)	2	1	1	1	1	3	3	1	2	2	1	4	2	3	1	1
23	RL6040 (<i>Lr19</i>)	;	1	;	;	;	;	;	1	;	;	;	;	;	;	;	;
24	RL6092 (<i>Lr20</i>)	3	1	;	3	4	2	3	1	4	3	3	3	4	3	1	3
25	RL6043 (<i>Lr21</i>)	3	3	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	4	3	3	3
26	RL6044 (<i>Lr22a</i>)	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
27	RL6012 (<i>Lr23</i>)	4	4	4	4	4	4	3	3	4	3	4	3	4	3	4	3
28	RL6080 (<i>Lr29</i>)	2	1	2	2	1	2	1	1	1	;	2	2	1	1	;	1
29	RL6079 (<i>Lr28</i>)	1	1	1	1	2+	2	1	2	2	1	2	1	1	1	;	;
30	RL6084 (<i>Lr25</i>)	1	3	2	2	3	2	1	1	3	2+	;	2	3	2	2	2
31	RL6057 (<i>Lr33</i>)	4	3	4	4	3	4	3	4	3	4	4	4	4	4	3	3
32	E84018 (<i>Lr36</i>)	2+	2	3	3	2+	2	2	3	4	2+	4	3	2+	3	2+	3
33	KS86NGRC02 (<i>Lr39</i>)	3	4	4	4	4	3	4	3	4	4	4	4	4	3	4	4
34	C98.006 (<i>Lr47</i>)	;	;	0	2+	0	2+	2+	;	;	2+	2	2	;	2	0	2
35	RL6144 (<i>Lr45</i>)	4	3	4	2	2	4	4	4	3	4	4	2	4	2	3	3
36	C78.5 (<i>Lr51</i>)	;	2	2	1	1	1	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1
37	KS91WGRC11 (<i>Lr42</i>)	2	2	2	3	2+	2	2	1	4	3	2+	2	2	1	2	3
38	郑州 5389	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
39	济麦 22	4	4	4	3	3	4	3	4	4	4	4	4	3	4	4	3
40	万丰 269	2	2+	3	3	1	3	3	2	2+	3	3	2	2	3	1	3
41	泰禾麦 2 号	1	3	1	3	2	3	3	;	1	2+	4	2	2	3	1	3
42	存麦 5 号	2+	3	2	3	2+	3	3	;	2	2	4	2	2	3	2+	4

表2(续)

序号 No.	品种(<i>Lr</i> 基因) Varieties(<i>Lr Genes</i>)	叶锈菌侵染型(Infection types to <i>Pt</i> pathotypes)															
		FHJS ^①	FHTT ^①	FHKT ^①	PHTT ^①	FHJT	THPS	THDP	KGTT	FHKT ^②	THTT	NHKP	PHKS	FHTT ^②	PHTT ^②	FHJS ^②	PHKT
43	驻麦 762	2+	3	2	3	2+	4	3	1	2	2+	4	2	2+	4	2	4
44	偃育 898	3	4	4	4	4	3	3	;	4	4	4	3	3	4	3	4
45	中育 1211	2+	3	2+	3	2	3	4	;	2+	2+	4	2	2+	2+	1	3
46	郑麦 158	3	4	4	3	4	3	3	;	4	3	3	3	4	4	3	3
47	新麦 18	3	4	3	3	4	3	3	4	4	4	3	3	3	4	3	
48	紫麦 19	3	4	3	4	3	4	3	4	3	4	3	4	3	3	3	3
49	运黑 14207	;	;	;	3	2	3	2+	1	;	4	4	4	1	3	1	3
50	秦紫 2号	3	4	3	3	4	4	4	;	3	3	4	4	3	4	3	4
51	秦蓝 3号	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
52	灵绿麦 1号	4	3	4	4	3	4	4	0	4	3	4	3	4	4	2+	3
53	秦紫 4号	4	3	3	4	4	3	3	;	4	4	3	3	4	4	4	4
54	兰考 184	4	3	4	3	4	3	3	;	4	3	4	3	4	4	4	3
55	中育 9307	3	2	2+	3	2	4	3	;	2+	4	4	2	2	4	1	3
56	百农 418	4	3	4	4	3	3	4	;	3	3	4	3	3	3	3	3
57	中麦 875	4	4	4	4	4	4	4	;	4	4	4	3	4	4	3	3
58	豫农 186	3	4	2+	3	2	3	3	;	2+	3	4	2	2	4	2+	4
59	豫麦 21	4	4	4	4	3	3	4	4	3	4	4	4	4	3	4	3
60	烟农 19	;	;	1	4	2	4	4	;	;	4	4	4	;	4	1	4
61	漯 6073	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	2	4	4	3	3	3
62	濮麦 9号	4	4	4	4	4	3	3	4	4	3	3	4	4	4	4	3
63	豫麦 49	1	;	;	3	1	2	3	;	;	4	4	3	;	3	;	3
64	赛德麦 8号	4	4	4	3	4	3	4	4	4	3	3	3	4	4	3	3
65	济麦 20	3	3	4	3	4	4	4	4	4	3	4	3	4	3	4	3
66	禾美 988	3	3	3	3	4	2+	2+	4	4	3	4	3	4	3	4	3
67	周麦 37号	3	2	3	4	3	3	4	;	4	4	4	4	4	4	4	4
68	郑育麦 9987	1	3	3	4	2+	3	2+	0	3	3	4	4	3	4	3	4
69	郑麦 103	0	;	0	4	2	3	2	0	2+	3	3	1	0	4	2	1
70	徐麦 14017	3	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
71	百农 207	3	2	2	3	2	2	2+	2+	2+	2+	4	2	2	2+	2	2+
72	丰德存麦 1号	4	2+	3	3	2+	2	3	;	4	3	4	2+	3	4	2	4
73	西农 501	4	3	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	3	4	3
74	泛麦 5号	4	3	3	3	3	3	4	;	4	3	4	4	4	3	3	3
75	豫麦 34	3	3	3	3	3	3	4	4	4	3	4	4	3	3	4	3
76	周麦 36号	1	1	0	3	2	3	3	;	1	3	4	2+	1	4	;	3
77	枣乡 158	4	3	3	3	4	3	4	;	4	4	4	4	4	4	4	4
78	荃麦 725	4	4	4	4	4	3	4	3	4	4	4	4	4	3	4	4

;;表示侵染型轻于1级,下同;+;表示小麦材料侵染程度比该等级的正常情况高;①、②:区分密码命名一致的叶锈菌生理小种

;; Indicates the infestation type is lighter than grade 1, the same as below;+; Indicates that the infection degree of the wheat material was higher than the normal situation of this grade;①,②: Distinguishing *Puccinia triticina* (*Pt*) races with consistent password naming

引物 *Lr1*-WR003 在运黑 14207、秦紫 2 号、秦蓝 3 号、秦紫 4 号、中麦 875 等共 10 份供试小麦材料中检测到 760 bp 的目的条带,说明这些品种含有 *Lr1*(图 1)。

利用与 *Lr26* 紧密连锁的正负相关 STS 引物 ω -secalin 和 Glu-B3 对 40 份供试小麦材料进行分子标记检测,在万丰 269、泰禾麦 2 号、存麦 5 号、驻麦 762、偃育 898、中育 1211、郑麦 158 等共 23 个品种中检测到 *Lr26*(图 2)。正负相关引物结果相

符,可互相验证。在 40 个小麦品种中均未检测到 *Lr9*、*Lr10*、*Lr19*、*Lr21*、*Lr24*、*Lr28*、*Lr29* 这 7 个基因(图 3)。

Lr34、*Lr37* 为成株期抗病基因,在苗期表现感病,不做苗期基因推导,其分子标记检测结果表明 40 份小麦待测材料中均不含 *Lr34*(图 3)。在漯 6073、禾美 988、百农 207、荃麦 725 共 4 个品种中检测到 *Lr37*(图 4)。

表 3 40 个小麦品种的相关信息及可能含有抗叶锈性基因的鉴定

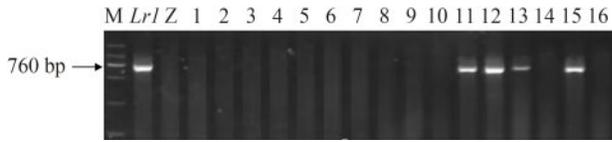
Table 3 Information and probable genes for leaf rust resistance in 40 wheat cultivars

编号 No.	品种 Varieties	最早审定时间 First approval time	最早审定编号 First approval No.	审定单位 First approval department	是否转基因 Genetically modified or not	推广年份 Promotion time	推广面积(hm ²) Promotion area	系谱 Pedigree	基因推导 Gene postulation	分子标记检测 Gene marker detection
1	济麦 22	2006	国审麦 2006018	国家	否	2006-2016	16853333.33	935024/935106 系统选育	-	-
2	万丰 269	2020	国审麦 20200012	国家	否	暂无	暂无	新麦 26//西农 979/济麦 20	Lr26,+	Lr26
3	泰禾麦 2 号	2019	国审麦 20190018	国家	否	暂无	暂无	周麦 22/花培 5 号//周麦 22	Lr26,+	Lr26
4	存麦 5 号	2014	国审麦 2014003	国家	否	暂无	暂无	周麦 16/郑麦 366	Lr26,+	Lr26
5	驻麦 762	2021	国审麦 20210035	国家	否	暂无	暂无	04 中 36/偃抗 58	Lr26,+	Lr26
6	偃育 898	2007	豫审麦 2007007	河南省	否	2010-2012	38000	黄农 25-8/豫麦 18	Lr26	Lr26
7	中育 1211	2017	豫审麦 2017006	河南省	否	暂无	暂无	中育 12/偃抗 58	Lr26,+	Lr26
8	郑麦 158	2019	豫审麦 20190058	河南省	否	暂无	暂无	(Bigear-250/96)// 周麦 16//SP 郑麦 366	Lr26	Lr26
9	新麦 18	2003	豫审麦 2003008	河南省	否	暂无	暂无	(C6/新乡 3577)F ₃ d1s// 新麦 9 号	-	-
10	紫麦 19	2013	皖麦 2013001	安徽省	否	2015-2016	1273333.33	烟农 19/淮麦 8 号	-	-
11	运黑 14207	2018	晋审麦 20180016	陕西省	否	暂无	暂无	冬丰 703/河东乌麦 526	Lr1,Lr26,Lr30	Lr1
12	秦紫 2 号	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	Lr26	Lr1,Lr26
13	秦蓝 3 号	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-	Lr1
14	灵绿麦 1 号	2019	豫审麦 20190061	河南省	否	暂无	暂无	中普绿麦 1 号/中普 6 号	Lr26,+	Lr26
15	秦紫 4 号	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	Lr26	Lr1,Lr26
16	兰考 184	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	Lr26	Lr26
17	中育 9307	2014	豫审麦 2014007	河南省	否	2016	14666.67	偃败小麦//周麦 16/04 中 36	Lr26,+	Lr26
18	百农 418	2015	豫审麦 2015014	河南省	否	暂无	暂无	周麦 18/偃抗 58//偃抗 58	Lr26	Lr26
19	中麦 875	2014	豫审麦 2014027	河南省	否	2016	9333.33	周麦 16/莴垦 4 号	Lr26	Lr1,Lr26
20	豫农 186	2017	豫审麦 2017002	河南省	否	暂无	暂无	周麦 16/豫农 202	Lr26,+	Lr26
21	豫麦 21	1994	GS02001-1993	国家	否	1995-2005	4783333.33	(百农 791/豫麦 2 号)/(鲁麦 1 号/偃师 4 号)	-	-
22	烟农 19	2001	鲁农审字[2001]001 号	山东省	否	2002-2015	2439333.33	陕 82-29/烟 1933	Lr1,Lr26	Lr1
23	漯 6073	NA	NA	NA	NA	NA	NA	核不育轮回群体 II 中选择	+	Lr37

表 3 (续)

编号 No.	品种 Varieties	最早审定时间 First approval time	最早审定编号 First approval No.	审定单位 First approval department	是否转基因 Genetically modified or not	推广年份 Promotion time	推广面积(hm ²) Promotion area	系谱 Pedigree	基因推导 Gene postulation	分子标记检测 Gene marker detection
24	濮麦 9 号	2004	豫审麦 2004009	河南省	否	2005-2015	302666.67	(徐州 174/内乡 183)F/豫麦 24	-	Lr1
25	豫麦 49	2000	国审麦 20000006	国家	否	1998-2007	4960666.67	温麦 6 号变异株多年多点试验选育	Lr1, Lr26, Lr20	Lr1
26	赛德麦 8 号	2019	豫审麦 20190003	河南省	否	暂无	暂无	矮抗 58/周优 102//郑麦 366	-	-
27	济麦 20 号	2003	鲁农审字[2003]029 号	山东省	否	2003-2014	282666.67	鲁麦 14/884187	-	Lr26
28	禾美 988	2019	豫审麦 20190002	河南省	否	暂无	暂无	天民 198/周 98165	Lr11	Lr37
29	周麦 37 号	2022	国审麦 20220040	国家	否	暂无	暂无	周麦 28 号针 60 辐射	Lr26, +	Lr26
30	郑育麦 9987	2007	豫审麦 2007003	河南省	否	2009-2014	380000	豫麦 21/豫麦 2 号//豫麦 57	Lr26, +	Lr26
31	郑麦 103	2014	豫审麦 2014019	河南省	否	暂无	暂无	周麦 13/D8904-7-1//郑麦 004	Lr1, Lr26, Lr30, +	Lr1, Lr26
32	徐麦 14017	NA	NA	NA	NA	NA	NA	徐 7048/徐 7086	-	-
33	百农 207	2013	国审麦 2013010	国家	否	2014-2016	548666.67	周麦 16/百农 64	Lr11, Lr20, Lr26, +	Lr26, Lr37
34	丰德存麦 1 号	2011	国审麦 2011004	国家	否	2013-2016	334000	周 9811/矮抗 58	Lr26, +	Lr26
35	西农 501	2020	国审麦 20200020	国家	否	暂无	暂无	西农 509/H8-4	-	-
36	泛麦 5 号	2005	国审麦 2005007	国家	否	2007-2016	1363333.33	冀 5418/京泛 309//周麦 13	Lr26	Lr26
37	豫麦 34	1998	国审麦 980015	国家	否	1996-2009	3412666.67	矮丰 3 号/孟 201//牛株特//豫麦 2 号	-	-
38	周麦 36 号	2018	国审麦 20180042	国家	否	暂无	暂无	矮抗 58/周麦 19//周麦 22	Lr1, Lr26, +	Lr1
39	枣乡 158	2015	豫审麦 2015003	国家	否	暂无	暂无	矮抗 58/同内麦 916	Lr26	Lr26
40	荃麦 725	2016	皖麦 2016010	安徽省	否	暂无	暂无	皖麦 19/徐麦 25//皖麦 44//宿 043	-	Lr37

NA 表示未知, - 表示未推导或标记未检测出抗叶锈病基因, + 表示含有未知基因; 品种信息数据来源于中国种业大数据平台
 NA indicates unknown, - indicates that the leaf rust resistance gene is not detected by gene deduction or molecular marker, and + indicates that it contains an unknown gene; Cultivars information comes from the big data platform of China's seed industry



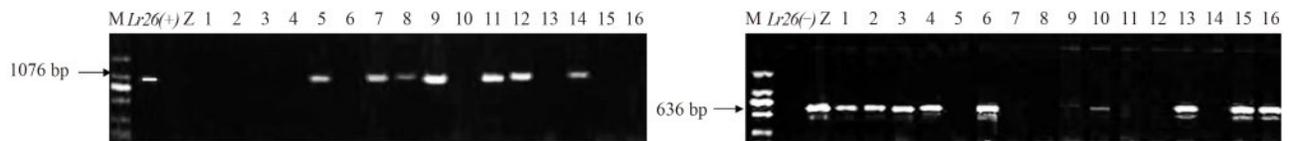
M: DNA Marker; Z: 郑州 5389(下同); 1: 济麦 22; 2: 万丰 269; 3: 泰禾麦 2 号; 4: 存麦 5 号; 5: 驻麦 762; 6: 偃育 898; 7: 中育 1211; 8: 郑麦 158; 9: 新麦 18; 10: 紫麦 19; 11: 运黑 14207; 12: 秦紫 2 号; 13: 秦蓝 3 号; 14: 灵绿麦 1 号; 15: 秦紫 4 号; 16: 兰考 184
M: DNA Marker; Z: Zhengzhou 5389(the same as below); 1: Jimai 22; 2: Wanfeng 269; 3: Taihemai 2; 4: Cunmai 5; 5: Zhumai 762; 6: Yanyu 898; 7: Zhongyu 1211; 8: Zhengmai 158; 9: Xinmai 18; 10: Zimai 19; 11: Yunhei 14207; 12: Qinzi 2; 13: Qinlan 3; 14: Linglyumai 1; 15: Qinzi 4; 16: Lankao 184

图 1 *Lr1* 分子标记检测部分结果

Fig.1 Molecular marker detection of part of *Lr1* gene

2.2 成株期抗病鉴定结果

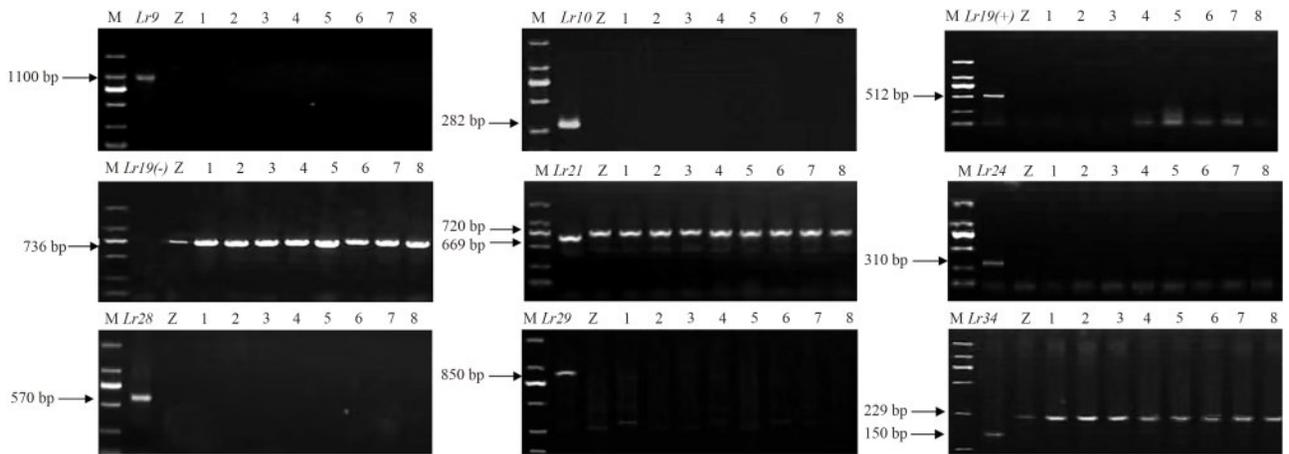
感病对照郑州 5389 发病完全后进行田间成株期病害鉴定,结果(表 4)显示,仅有 1 个品种中育 9307 表现免疫,15 个品种(泰禾麦 2 号、存麦 5 号、驻麦 762、中育 1211、郑麦 158、新麦 18、运黑 14207、秦紫 2 号、秦紫 4 号、中麦 875、豫农 186、豫麦 49、周麦 37 号、徐麦 14017、西农 501)在成株期表现高抗(侵染型 ≤ 2),其余的 24 个品种在成株期对混合小种表现感病,其中 7 个品种(漯 6073、禾美 988、郑麦 103、百农 207、豫麦 34、周麦 36 号、荃麦 725)虽表现为较高的侵染型(3 或 4),但严重度 $\leq 20\%$,有慢叶锈病特性,是具有慢叶锈性应用潜力的品种。



+ : 有此基因; - : 无此基因; 下同; 1: 漯 6073; 2: 濮麦 9 号; 3: 豫麦 49; 4: 赛德麦 8 号; 5: 济麦 20; 6: 禾美 988; 7: 周麦 37 号; 8: 郑育麦 9987; 9: 郑麦 103; 10: 徐麦 14017; 11: 百农 207; 12: 丰德存麦 1 号; 13: 西农 501; 14: 泛麦 5 号; 15: 豫麦 34; 16: 周麦 36 号
+ : Having this gene; - : No such gene; The same as below; 1: Luo 6073; 2: Pumai 9; 3: Yumai 49; 4: Saidemai 8; 5: Jimai 20; 6: Hemei 988; 7: Zhoumai 37; 8: Zhengyumai 9987; 9: Zhengmai 103; 10: Xumai 14017; 11: Bainong 207; 12: Fengdecunmai 1; 13: Xinong 501; 14: Fanmai 5; 15: Yumai 34; 16: Zhoumai 36

图 2 *Lr26* 分子标记检测部分结果

Fig.2 Molecular marker detection of part of *Lr26* gene



1: 济麦 22; 2: 万丰 269; 3: 泰禾麦 2 号; 4: 存麦 5 号; 5: 驻麦 762; 6: 偃育 898; 7: 中育 1211; 8: 郑麦 158
1: Jimai 22; 2: Wanfeng 269; 3: Taihemai 2; 4: Cunmai 5; 5: Zhumai 762; 6: Yanyu 898; 7: Zhongyu 1211; 8: Zhengmai 158

图 3 *Lr9*、*Lr10*、*Lr19*、*Lr21*、*Lr24*、*Lr28*、*Lr29*、*Lr34* 分子标记检测部分结果

Fig.3 Molecular marker detection of part of *Lr9*、*Lr10*、*Lr19*、*Lr21*、*Lr24*、*Lr28*、*Lr29*、*Lr34* gene



1: 豫麦 49; 2: 赛德麦 8 号; 3: 济麦 20; 4: 禾美 988; 5: 周麦 37 号; 6: 郑育麦 9987; 7: 郑麦 103; 8: 徐麦 14017; 9: 百农 207; 10: 丰德存麦 1 号; 11: 西农 501; 12: 泛麦 5 号; 13: 豫麦 34; 14: 周麦 36 号; 15: 枣乡 158; 16: 荃麦 725
1: Yumai 49; 2: Saidemai 8; 3: Jimai 20; 4: Hemei 988; 5: Zhoumai 37; 6: Zhengyumai 9987; 7: Zhengmai 103; 8: Xumai 14017; 9: Bainong 207; 10: Fengdecunmai 1; 11: Xinong 501; 12: Fanmai 5; 13: Yumai 34; 14: Zhoumai 36; 15: Zaoliang 158; 16: Quanmai 725

图 4 *Lr37* 分子标记检测部分结果

Fig.4 Molecular marker detection of part of *L37* gene

表4 40个小麦品种及对照田间成株期抗病性

Table 4 The resistance of 40 wheat cultivars and CK at adult stage

编号 No.	品种 Varieties	侵染型 Infection types	最终严重度(%) FDS	编号 No.	品种 Varieties	侵染型 Infection types	最终严重度(%) FDS	编号 No.	品种 Varieties	侵染型 Infection types	最终严重度(%) FDS
1	SAAR	4	3	15	秦蓝3号	4	70	29	济麦20号	4	80
2	郑州5389	4	80	16	灵绿麦1号	4	40	30	禾美988	4	20
3	济麦22	4	50	17	秦紫4号	;	10	31	周麦37号	1	50
4	万丰269	4	40	18	兰考184	4	70	32	郑育麦9987	3	60
5	泰禾麦2号	;	10	19	中育9307	0	0	33	郑麦103	3	20
6	存麦5号	2	20	20	百农418	4	80	34	徐麦14017	1	20
7	驻麦762	1	20	21	中麦875	2	30	35	百农207	4	20
8	偃育898	3	60	22	豫农186	1	20	36	丰德存麦1号	4	70
9	中育1211	;	20	23	豫麦21	3	70	37	西农501	1	20
10	郑麦158	2	50	24	烟农19	4	60	38	泛麦5号	4	80
11	新麦18	2	30	25	漯6073	4	10	39	豫麦34	4	20
12	紫麦19	4	80	26	濮麦9号	4	70	40	周麦36号	4	10
13	运黑14207	1	10	27	豫麦49	1	60	41	枣乡158	4	30
14	秦紫2号	2	40	28	赛德麦8号	4	80	42	荃麦725	4	20

FDS: Final disease severity

3 讨论

运用苗期基因推导法,并结合分子标记检测验证及系谱分析,在40份小麦材料中检测出6个已知抗叶锈病基因(*Lr1*、*Lr11*、*Lr20*、*Lr26*、*Lr30*、*Lr37*),部分品种还推导出含有未知抗叶锈病基因。这些基因多以单基因或多基因聚合的形式存在于待测小麦品种中。以上检测出来的基因除成株抗叶锈病基因*Lr37*以外在田间已基本丧失抗性,因此应在生产品种中聚合更多的有效抗病基因,抑制小麦叶锈病流行。基因推导法快速简便,可以鉴定新的抗叶锈病基因或者未知抗病基因组合,但易受环境、人为鉴定的影响出现误差,因此基因推导应与分子标记检测相结合,确保基因鉴定结果的准确性。

*Lr1*在我国小麦品种中广泛存在,但根据近些年的研究,我国叶锈菌生理小种已逐渐变异进化,该基因的抗性逐年降低。该基因单独存在时成株期已经对大多数流行小种丧失抗性,但与其他基因聚合时,则可以发挥“残余”抗病性。Kolmer^[28]和German等^[28]发现将*Lr1*、*Lr3*、*Lr11*和*Lr26*等基本丧失抗性的基因与*Lr13*或*Lr34*等成株抗病基因聚合后,成株期抗病性基本均高于任意一方单独存在时的抗病性。同时也有力地说明,了解现存小麦品种中的抗叶锈病基因组成,从而聚合小麦抗叶锈病基因,对于控制小麦叶锈病流行具有很重要的作用。

本研究利用基因推导结合分子标记检测,检测出在运黑14207等10个品种含有*Lr1*,占供试材料的25%。其中秦紫2号、秦蓝3号、秦紫4号、中麦875、濮麦9号利用分子标记检测出*Lr1*的特异性条带,但基因推导时均未推导出*Lr1*,这些品种的*Lr1*基因已丧失抗性,根据师丽红等^[30]的分析,可能是因为这些品种中此基因的作用受到了遗传背景、基因间互作或抑制因子的影响。

*Lr11*起源于普通小麦,定位于2A染色体,2002年陈万权等^[31]发现在我国小麦品种中*Lr11*单独存在时已基本失效。在禾美988和百农207中推导出*Lr11*。另外通过分子标记可知这两个品种均含有*Lr37*,因此这两个品种在成株期表现出一定抗性。

*Lr20*源于普通小麦,定位于7AL,经研究证明,此基因常与*Pm1*和*Sr15*共存^[32-33],本研究在豫麦49和百农207中推导出含有*Lr20*。*Lr20*在高于30.5℃时会完全失去抗叶锈性,我国大部分麦区的夏季温度都超过30.5℃,因此该基因无法作为春小麦抗源。若想合理利用此基因,需控制含*Lr20*品种的种植时间及种植区域。

*Lr26*源于黑麦,以1BL/1RS异位形式存在于1RS染色体^[34]。袁军海等^[35]研究表明,由于广泛普及单一抗源,导致叶锈菌小种被定向选择,克服了*Lr26*的抗性,目前该基因在田间生产中的抗病性已基本失效。本研究通过基因推导结合分子标记检测确定在40个小麦品种中有万丰269等23个品种

含有此基因,表明此基因在我国的分布频率高。因 *Lr26* 仅对1个叶锈菌生理小种表现抗性,且该生理小种对 *Lr1* 载体品种也表现为低毒力,所以当小麦材料含有 *Lr1* 时,无法确定其中是否含有 *Lr26*,应以分子标记检测结果为主。

根据系谱分析,含有 *Lr26* 的品种中,泰禾麦2号的遗传背景有周麦22。存麦5号、郑麦158、中育9307、中麦875、豫农186、百农207的遗传背景均有周麦16,郑麦103、泛麦5号的亲本中含有周麦13,驻麦762、中育1211、百农418、丰德存麦1号、枣乡158的遗传背景含有矮抗58,而矮抗58的遗传背景含有周麦11。周麦22、周麦16、周麦13、周麦11都是周8425B的衍生系,周8425B的遗传背景含有携带抗叶锈病基因 *Lr26* 的1B/1R易位系品种山前麦^[36]。Zhang等^[37]在周8425B中鉴定出了 *Lr26*,张林等^[38]的研究还证实周麦22、周麦16及矮抗58中含有 *Lr26*。系谱分析结果进一步验证了基因推导与分子标记检测结果的可靠性。

Lr30 定位于4AL,来源于普通小麦,倾向于隐性遗传^[39]。*Lr30* 的抗性在其单独存在时表现一般,所以无法被广泛应用于育种工作。本研究在运黑14207和郑麦103中推导出 *Lr30*。

成株期抗病性鉴定不仅体现待测品种的实际抗病能力,还可为田间生产提供良好的抗源材料^[40]。本研究发现7个品种(漯6073、禾美988、郑麦103、百农207、豫麦34、周麦36号、荃麦725)虽表现为较高的侵染型(3或4),但严重度较低(FDS≤20%),表现出慢叶锈病特性,是具有慢叶锈性应用潜力的品种。系谱分析发现,郑麦103、百农207、周麦36号为周麦系列后代,周麦系列则是周8425B的衍生系,Zhang等^[37]在周8425B中发现了抗叶锈病基因 *LrZH22*,Yan等^[41]克隆了该基因,明确其为已知抗叶锈病基因 *Lr13*,该基因目前在田间对我国叶锈菌流行生理小种表现出有效抗性,因此这些品种的成株期抗性可能来自 *Lr13*。

分子标记检测发现这7个品种中有4个品种(漯6073、禾美988、百农207、荃麦725)含有 *Lr37* 成株抗叶锈病基因。*Lr37* 最初在偏凸山羊草(*Aegilops ventricosa* Tausch (*Gramineae*))的衍生系小麦品种VPM1中被发现,位于2AS^[27],含有此基因的品种在田间表现出良好的慢叶锈性。虽然目前 *Lr37* 在田间依旧有效,表现良好的抗叶锈性,但若单一大面积种植,待叶锈菌生理小种克服该基因抗性,最终可能会使 *Lr37* 在田间失效,导致叶锈病大面积流

行。*Lr37*与 *Lr34* 共存的品种,抗性远高于他们的单基因品种,因此应培育多基因聚合的品种提高抗性。综上所述,发掘成株期抗性良好的品种,聚合更多慢叶锈性基因,在病害防控及保障粮食安全中具有重要意义。

参考文献

- [1] Bolton M D, Kolmer J A, Garvin D F. Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. *Molecular Plant Pathology*, 2008, 9(5): 563-575
- [2] 张传伟, 巩中军, 郭姝辰, 于思勤. 近30年河南省小麦病虫害发生演变特点分析. *中国植保导刊*, 2022, 42(3): 29-38
- [3] Zhang C W, Gong Z J, Guo S C, Yu S Q. Spatial patterns and temporal trends of wheat pests in Henan province in the past 30 years. *China Plant Protection*, 2022, 42(3): 29-38
- [4] Singh R P, Huerta E J, William H M. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2005, 29(2): 121-127
- [5] Chen X. Gene action in wheat cultivars for durable, high-temperature, adult-plant resistance and interaction with race-specific, seedling resistance to *Puccinia striiformis*. *Phytopathology*, 1995, 85(5): 567-572
- [6] Gustafson G D. Influence of plant age on the expression of slow-mildewing resistance in wheat. *Phytopathology*, 1982, 72(7): 746-749
- [7] Forrest K, Pujol V, Bulli P, Pumphrey M, Wellings C, Herrera F S, Huerta E J, Singh R, Lagudah E, Hayden M, Spielmeier W. Development of a SNP marker assay for the *Lr67* gene of wheat using a genotyping by sequencing approach. *Molecular Breeding*, 2014, 34(4): 2109-2118
- [8] 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
- [9] Flor H H. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Advances in Genetics*, 1956, 8(4): 29-54
- [10] Loegering W Q, McIntosh R A, Coleman H B. Computer analysis of disease data to derive hypothetical genotypes for reaction of host varieties to pathogens. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1971, 13(4): 742-748
- [11] 王炜星, 张梦宇, 董瑞, 张培培, 张佳瑶, 李在峰, 刘大群. 河南71个重要小麦生产品种的抗叶锈性鉴定. *麦类作物学报*, 2022, 42(3): 279-288
- [12] Wang W X, Zhang M Y, Dong R, Zhang P P, Zhang J Y, Li Z F, Liu D Q. Identification of leaf rust resistance of 71 wheat cultivars from Henan province. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(3): 279-288
- [13] 王佳荣, 董瑞, 张梦宇, 高璞, 张培培, 李在峰, 刘大群. 40份CIMMYT小麦品系苗期及成株抗叶锈病基因鉴定. *华北农学报*, 2022, 37(2): 201-210

- Wang J R, Dong R, Zhang M Y, Gao P, Zhang P P, Li Z F, Liu D Q. Identification of leaf rust resistance genes in 40 CIMMYT wheat lines at seedling stage and adult plant. *Acta Agricolurae Boreali-Sinica*, 2022, 37(2): 201-210
- [12] Wu H, Kang Z H, Li X, Li Y Y, Li Y, Wang S, Liu D Q. Identification of wheat leaf rust resistance genes in Chinese wheat cultivars and the improved germplasms. *Plant Disease*, 2020, 104: 2669-2680
- [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] Roelfs A P, Singh R P, Saari E E. Rust diseases of wheat: Concepts and methods of disease management. *Plant Diseases*, 1992, 123(1): 21-29
- [15] 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 Biochemistry and Physiology*, 1948, 26(5): 496-500
- [16] 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
- [17] 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
- [18] Schachermayr 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
- [19] Schachermayr 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(1): 65-74
- [20] 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
- [21] Huang L, Gill B S. An RGA-like marker detects all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103(6-7): 1007-1013
- [22] Gupta S K, Charpe A, Koul S, Haque Q M R, Prabhu K V. Development and validation of SCAR markers co-segregating with an *Agropyron Elongatum* derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat. *Euphytica*, 2006, 150(1-2): 233-240
- [23] Chai J F, Zhou R H, Jia J Z, Liu X. Development and application of a new codominant PCR marker for detecting 1BL·1RS wheat-rye chromosome translocations. *Plant Breeding*, 2006, 125(3): 302-304
- [24] Cherukuri D P, Gupta S K, Charpe A, Koul S, Prabhu K V, Singh R B, Haq Q M R. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat. *Euphytica*, 2005, 143(1-2): 19-26
- [25] Tar M, Purnhauser L, Csoz L, Mesterházy Á, Gyulai G. Identification of molecular markers for an efficient leaf rust resistance gene (*Lr29*) in wheat. *Acta Biologica Szegediensis*, 2002, 46(3-4): 133-134
- [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] Kolmer J A. Enhanced leaf rust resistance in wheat conditioned by resistance gene pairs with *Lr13*. *Euphytica*, 1992, 61(2): 123-130
- [29] German S E, Kolmer J A. Effect of gene *Lr34* in the enhancement of resistance to leaf rust of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 84(1-2): 97-105
- [30] 师丽红, 张娜, 胡亚亚, 杨文香, 刘大群. 10个小麦新品种(系)抗小麦叶锈性评价. *中国农业科学*, 2011, 44(14): 2900-2908
- Shi L H, Zhang N, Hu Y Y, Yang W X, Liu D Q. Evaluation of wheat leaf rust resistance of 10 new wheat cultivars (lines). *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(14): 2900-2908
- [31] 陈万权, 秦庆明. 国际上已知小麦抗叶锈病基因在中国的可利用性研究. *中国农业科学*, 2002, 35(7): 794-801
- Chen W Q, Qin Q M. Studies on utilization of worldwide known genes for leaf rust resistance of wheat in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(7): 794-801
- [32] Pugsley A T, Carter M V. The resistance of twelve varieties of *Triticum vulgare* to *Erysiphe graminis tritici*. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1953, 6(3): 335-346
- [33] Watson I A, Luig N H. *Sr15-A* new gene for use in the classification of *puccinia graminis* var. *tritici*. *Euphytica*, 1966, 15(2): 239-247
- [34] Mago R, Miah H, Lawrence G J, Wellings C R, Spielmeier W, Bariana H S, McIntosh R A, Pryor A J, Ellis J G. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 112(1): 41-50
- [35] 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. Estimate on the effectiveness of main resistant genes for leaf rust in Chinese wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, 31(5): 994-999
- [36] 杨春玲, 侯军红, 宋志均, 李晓亮, 李改叶. 河南省主要小麦品种系谱研究及核心种质利用. *山东农业科学*, 2009(1): 27-31
- Yang C L, Hou J H, Song Z J, Li X L, Li G Y. Pedigree analysis of main wheat varieties and utilization of core germplasms in Henan province. *Shandong Agricultural Sciences*, 2009(1):

- 27-31
- [37] Zhang P P, Yin G H, Zhou Y, Qi A Y, Gao F M, Xia X C, He Z H, Li Z F, Liu D Q. QTL mapping of adult-plant resistance to leaf rust in the wheat cross Zhou 8425B/Chinese Spring using high-density SNP markers. *Frontiers in Plant Science*, 2017(8): 793
- [38] 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
- [39] Dyck P L, Kerber E R. Aneuploid analysis of a gene for leaf rust resistance derived from the common wheat cultivar Terenzio. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1981, 23(3): 405-409
- [40] 韩德俊, 张培禹, 王琪琳, 曾庆东, 吴建辉, 周新力, 王晓杰, 黄丽丽, 康振生. 1980 份小麦地方品种和国外种质抗条锈性鉴定与评价. *中国农业科学*, 2012, 45(24): 5013-5023
- Han D J, Zhang P Y, Wang Q L, Zeng Q D, Wu J H, Zhou X L, Wang X J, Huang L L, Kang Z S. Identification and evaluation of resistance to stripe rust in 1980 wheat landraces and abroad germplasm. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(24): 5013-5023
- [41] Yan X C, Li M M, Zhang P P, Yin G H, Zhang H Z, Gebrewahid T W, Zhang J P, Dong L L, Liu D Q, Liu Z Y, Li Z F. High-temperature wheat leaf rust resistance gene *Lr13* exhibits pleiotropic effects on hybrid necrosis. *Molecular Plant*, 2021, 14(7): 1029-1032