

网络出版时间:2025-02-17

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20250214.1421.008

小麦抗叶锈基因*Lr3ka*的定位

贺钟锐,徐浩,闫伟宁,王金硕,王新锐,周子杰,张培培,李在峰

(河北农业大学植物保护学院,河北保定 071000)

摘要:小麦抗叶锈基因*Lr3ka*是一个苗期抗病基因,对中国多数叶锈菌生理小种有较高水平抗性。为了解更多*Lr3ka*基因信息,本研究利用叶锈菌生理小种FHJR对小麦RL6007(携带*Lr3ka*)、Thatcher及其后代F₂群体进行苗期抗叶锈病鉴定,结合遗传分析及分子标记对*Lr3ka*进行染色体定位。结果表明,在苗期,RL6007表现抗病,Thatcher表现感病,其后代F₂群体出现分离,卡方检测抗感单株个数符合1:3的分离比例($\chi^2=1.362, P=0.243>0.05$),推测*Lr3ka*是一个隐性主效抗叶锈基因。基于中国春参考基因组(IWGSC v2.1)开发了100个SSR标记,利用抗感亲本间的多态性筛选到5个标记,分别为ZBSF6BL-5、ZBSF6BL-12、ZBSF6BL-61、ZBSF6BL-99、ZBSF6BL-100;利用5个分子标记检测F₂群体,将*Lr3ka*基因定位于6BL染色体上,位于ZBSF6BL-61和ZBSF6BL-99之间,遗传距离均为0.1 cM;对应中国春参考基因组序列v2.1物理区间716.2~730.7 Mb。开发的SSR分子标记可以用于该基因的分标记辅助选择,*Lr3ka*的定位可为其进一步利用提供参考。

关键词:小麦叶锈病;抗叶锈基因*Lr3ka*;SSR;基因定位

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)03-0322-07

Preliminary Mapping of the Leaf Rust Resistance Gene *Lr3ka* in Wheat

HE Zhongrui, XU Hao, YAN Weining, WANG Jinshuo, WANG Xinrui, ZHOU Zijie, ZHANG Peipei, LI Zaifeng

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

Abstract: The known wheat leaf resistance gene *Lr3ka* is a seedling resistance gene exhibiting high levels of resistance in China with important application potentiality. In this study, to know more information of *Lr3ka*, leaf rust pathotype FHJR was used to inoculate RL6007 (carrying *Lr3ka*), Thatcher and F₂ populations to identify the leaf rust resistance at seedling stage. Genetic analysis and molecular markers were used to map *Lr3ka*. Results showed that RL6007 was resistant, while Thatcher was susceptible. The F₂ population showed segregation, and chi-square tests confirmed the expected 1:3 ratio ($\chi^2=1.362, P=0.243>0.05$), indicating *Lr3ka* is a recessive major resistance gene. A total of 100 SSR markers were developed according to the wheat reference sequence of Chinese Spring (IWG-SCv2.1), and five SSR markers, namely ZBSF6BL-5, ZBSF6BL-12, ZBSF6BL-61, ZBSF6BL-99, and ZBSF6BL-100, showed good polymorphism between parents. The five markers were used to detect the population, *Lr3ka* was mapped on 6BL, flanking by SSR marker ZBSF6BL-61 and ZBSF6BL-99 both with genetic distance of 0.1 cM. The physical interval of *Lr3ka* is 716.2–730.7 Mb corresponding to Chinese Spring reference genome sequence V2.1. The SSR markers can be used for marker-assisted selection (MAS), and it provided reference for the utilization of the gene.

Keywords: Wheat leaf rust; Leaf rust resistance gene *Lr3ka*; SSR; Gene mapping

收稿日期:2024-03-03

修回日期:2024-04-13

基金项目:国家自然科学基金项目(32001538, 32161143007, 32372111)

第一作者 E-mail: hezhongrui2017@163.com (贺钟锐)

通讯作者 E-mail: zhangpeijiayouba@163.com (张培培); lz7551@aliyun.com (李在峰)

小麦是世界主要粮食作物之一,全世界有35%的人口以小麦为主粮。小麦的安全生产常常受到多种病害的威胁,其中,由小麦叶锈菌(*Puccinia triticina*, *Pt*)引起的小麦叶锈病在全世界小麦产区均有发生,严重时造成小麦产量损失高达40%以上^[1]。在中国,小麦叶锈病通常发生在华北平原、长江中下游地区、中国西南和东北地区^[2]。2012年,中国小麦叶锈病发生面积超过 1.5×10^7 hm²,甘肃、河南、陕西、安徽和四川等地发生尤为严重,造成了近 3.0×10^9 kg的产量损失^[3]。气候变暖可能增加小麦叶锈病的发生与流行频次,对作物生产造成更大危害^[4]。化学杀菌剂可一定程度遏制病害大流行,但会造成环境问题,种植抗病品种是最经济、高效和安全的措施。

小麦对叶锈病的抗性一般分为小种专化抗性(race specific resistance)和非小种专化抗性(non-race specific resistance),小种专化抗性主要在小麦苗期表现,属于质量性状,一般由单基因控制^[5],这类抗性易随新毒性小种的产生而丧失^[6]。非小种专化抗性一般在成株期表现,属于数量性状,由多个微效基因控制^[7],一般对小种不具有选择性,抗性表现相对持久^[8-9]。

目前,已经有83个抗叶锈病基因被正式命名^[10],其中大部分为小种专化抗性基因,仅有一小部分为非小种专化抗性基因,例如*Lr34*^[11]、*Lr46*^[12]、*Lr67*^[13]和*Lr68*^[14],具有较好的慢锈抗性。在已经发现的小麦抗叶锈病基因中,*Lr1*^[15]、*Lr9*^[16]、*Lr10*^[17]、*Lr13*^[18-19]、*Lr14a*^[20]、*Lr21*^[21]、*Lr22a*^[22]、*Lr42*^[23]、*Lr47*^[24]、*Lr34*^[25]和*Lr67*^[26]已陆续被克隆。

简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)具有重复性高、丰富性强、共显性好等特点,已成为遗传多样性研究和目的基因定位的有力工具^[27]。如高旭等^[28]利用6对SSR标记将抗条锈QTL位点*Qyr. gaas. 2A*定位在15.87~18.91 Mb区间内(IWGSC v2.1);范建忠等^[29]利用4对SSR标记,将抗白粉病基因*PmCypa35-3*定位于1B染色体上。

抗叶锈病基因*Lr3ka*于二十世纪七十年代在普通小麦中作为*Lr3*的等位基因被首次报道^[30]。但目前还没有关于该基因分子标记的报道。本研究拟通过构建RL6007(携带*Lr3ka*)/Thatcher F₂群体并对其进行抗叶锈鉴定,确定*Lr3ka*在小麦

苗期叶锈病抗性遗传规律,结合小麦参考基因组序列信息,开发*Lr3ka*紧密连锁的SSR标记,为该基因的精细定位及利用奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料包括抗叶锈病单基因系RL6007(携带*Lr3ka*)、Thatcher(感病品种)、RL6007与Thatcher杂交获得的10个F₁单株及其自交获得的564个F₂单株;叶锈菌生理小种为对*Lr3ka*低毒生理小种FHJR,所有供试材料均由河北农业大学小麦锈病研究室提供。

1.2 苗期抗叶锈鉴定及遗传分析

苗期抗性鉴定在河北农业大学温室内进行,鉴定材料包括RL6007、Thatcher、564个F₂代单株和感病对照郑州5389。将小麦种植在塑料穴盘(8 cm×16 cm)内,其中RL6007、Thatcher和郑州5389种植8粒,F₂进行点播种植;当供试材料生长到一心一叶时,将繁好的叶锈菌生理小种FHJR利用扫苗法接种到供试材料上;在黑暗的环境下保湿16 h,将麦苗放置到温室中进行培养;待感病对照郑州5389发病充分时,参照Roelfs等^[31]0~4级方法记录病情;统计后代群体中抗、感单株数。

1.3 SSR分子标记的开发

*Lr3ka*位于小麦6BL染色体上,但缺乏分子标记信息^[30]。为确定*Lr3ka*的具体位置,利用CTAB法提取RL6007和Thatcher的DNA,检测合格后送至博瑞迪生物公司进行16K SNP芯片检测,确定两个亲本间6BL染色体上的差异SNP位点。参考中国春基因组序列2.1(IWG-SC. Ref. V 2.1)利用在线软件BLAST获取6BL染色体上的差异SNP位点所在染色体物理位置,下载目标染色体区段内的序列,利用在线软件Batch primer 3设计SSR分子标记,搜获SSR基序(motif)数目分别为2、3、4、5、6且重复次数最少为3的SSR位点。引物由上海生物工程股份有限公司合成。采用CTAB法提取F₂群体小麦叶片全基因组DNA,用0.5×TE稀释成50~60 ng·μL⁻¹工作液。

先用抗、感小麦亲本进行标记筛选,具有多态性的分子标记用于检测F₂群体。PCR扩增体系:1 μL DNA模板,1 μL引物,5 μL 2×Eq Taq MasterMix,3 μL ddH₂O。PCR反应程序:94 ℃

预变性 5 min; 94 °C 变性 45 s, 55~60 °C 退火 45 s, 72 °C 延伸 45 s, 共 35 个循环; 72 °C 延伸 10 min, 10 °C 保存。PCR 扩增产物利用 8% 聚丙烯酰胺凝胶电泳分离。

1.4 遗传连锁图谱构建

根据电泳结果统计后代群体带型, 其中与 RL6007 带型一致的记为 A 带, 与 Thatcher 带型一致的记为 B 带, 两亲本都有的带型为 H 带, 结合抗性数据与基因型数据进行遗传连锁分析, 利用 Joinmap 4.0 软件计算标记与抗病基因的遗传距离并构建遗传连锁图谱。标记序列与中国春参考序列进行比对, 确定基因的物理位置。

2 结果与分析

2.1 供试材料对叶锈菌的苗期抗性分析

抗叶锈鉴定结果(表 1, 图 1)显示, RL6007 表现为抗病(侵染型为 1 级), Thatcher 表现为感病(侵染型为 4 级), 说明抗叶锈基因 *Lr3ka* 在苗期对叶锈菌生理小种 FHJR 具有良好抗性。10 株 F₁ 单株均表现为感病, 说明该基因为隐性基因;

564 株 F₂ 代群体中, 抗病株有 153 株, 感病株有 411 株。通过卡方检测, 该结果符合由一对隐性基因控制的 1:3 的理论比例($\chi^2 = 1.362, P = 0.243 > 0.05$), 说明 *Lr3ka* 是一个具有较好苗期抗性的隐性主效基因。

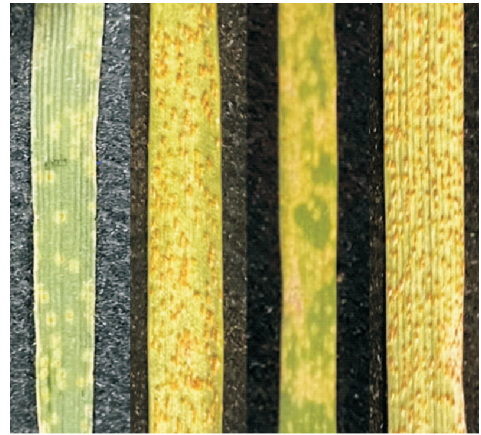


图 1 RL6007、Thatcher 及 F₂ 后代接种叶锈菌生理小种 FHJR 的表型

Fig. 1 Phenotypes of the RL6007, Thatcher and F₂ plants inoculated with the leaf rust pathotype FHJR

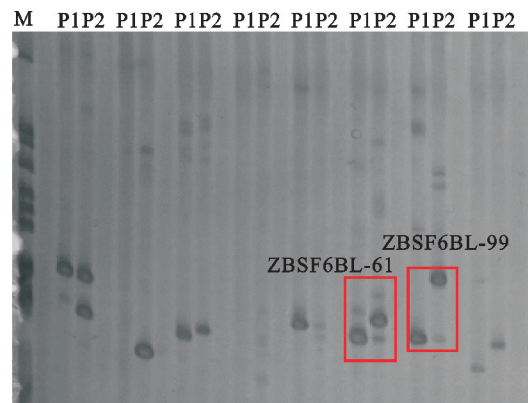
表 1 供试材料对叶锈菌生理小种 FHJR 的抗性分析

Table 1 Genetic analysis of RL6077/Thatcher F₂ population inoculated with leaf rust pathotype FHJR

材料名称 Material	总株数 Total	侵染型 Infection type				
		0	1	2	3	4
RL6007	10	7	3			
Thatcher	10					10
F ₁	10				2	8
F ₂	564	52	101		55	356

2.2 多态性 SSR 标记筛选

对 RL6007 和 Thatcher 进行了 16K SNP 芯片检测, 结果显示, 差异 SNP 位点主要集中在 6BL 染色体 590~730 Mb 的区间内。参考中国春基因组序列(RefSeq v2.1) 590~730 Mb, 选取 700~702 Mb、710~712 Mb、715~717 Mb、730~731 Mb 物理位置并设计了 100 对 SSR 分子标记, 对亲本 RL6007 和 Thatcher 进行检测, 结果显示, 有 7 个标记在亲本间表现出多态性, 分别命名为 ZBSF6BL-5、ZBSF6BL-12、ZBSF6BL-89、ZBSF6BL-29、ZBSF6BL-99、ZBSF6BL-100、ZBSF6BL-61, 80 对标记在亲本间没有差异, 13 对没有扩增出条带(图 2)。根据 7 个具有多态性的 SSR 标记在染色体上



P1: RL6007; P2: Thatcher.

图 2 部分 SSR 标记 PCR 结果的电泳图

Fig. 2 Electrophoresis of PCR results for part SSR markers

的位置,同一位置选择一个,最终筛选到 5 个 SSR 标记 (ZBSF6BL-5、ZBSF6BL-12、ZBSF6BL-99、ZBSF6BL-100、ZBSF6BL-61),其引物序列如表 2 所示,用其检测 564 个 F₂ 群体,结果(表 3)显示,用 ZBSF6BL-5 能扩增出 140 个 A 带,153 个 B 带,271 个 H 带;ZBSF6BL-12 能扩增出 141 个 A 带,155

个 B 带,268 个 H 带;用 ZBSF6BL-61 能扩增出 148 个 A 带,148 个 B 带,266 个 H 带,缺失 2 个;用 ZBSF6BL-99 能扩增出 150 个 A 带,148 个 B 带,264 个 H 带,缺失 2 个;用 ZBSF6BL-100 能扩增出 150 个 A 带,148 个 B 带,264 个 H 带,缺失 2 个。部分分子标记检测结果如图 3、4。

表 2 与 *Lr3ka* 抗叶锈病基因连锁的分子标记引物序列

Table 2 SSR primer sequences linked with leaf rust resistant gene *Lr3ka*

标记 Marker	正向引物 Forward primer(5'-3')	反向引物 Reverse primer(3'-5')	退火温度 Anneal temperature/°C
ZBSF6BL-5	GGTTCTGACAACAACGTGTGAT	ATATGCCGTCACAAGAGAATA	54
ZBSF6BL-12	TGTTAAAGCACTTTTCCATA	ATATGCCGTCACAAGAGAATA	55
ZBSF6BL-61	GTCGACGTCAGATAACTATGC	GCAGAAGTACCAATAGTCGTG	55
ZBSF6BL-99	GGGACCCAATTTTATTTATCT	GTAAGGAAGGAAGTCAGGAAG	56
ZBSF6BL-100	CGGTACCTACACTTTCTTCTTC	CTTGCTTCATCAAATCAAATC	54.5

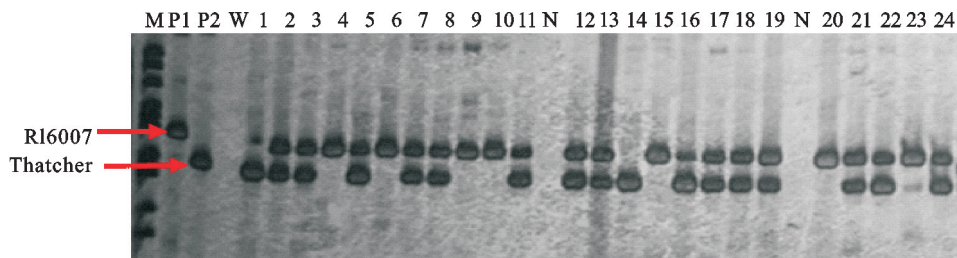
表 3 用 SSR 标记对 F₂ (RL6077×Thatcher)代群体的检测结果

Table 3 Results using SSR markers in F₂ population derived from a cross of RL6077×Thatcher

标记 Marker	总株数 Total plants	带型统计 Band statistics				期望比 Expected ratio	χ^2	P
		A	H	B	缺失			
ZBSF6BL-5	564	140	271	153	0	1:2:1	1.457	0.483
ZBSF6BL-12	564	141	268	155	0	1:2:1	2.085	0.353
ZBSF6BL-61	564	148	266	148	2	1:2:1	1.202	0.548
ZBSF6BL-99	564	150	264	148	2	1:2:1	1.830	0.401
ZBSF6BL-100	564	150	264	148	2	1:2:1	1.830	0.401

A: 与抗病亲本 RL6007 带型相同;B: 与感病亲本 Thatcher 带型相同;H: 杂合带型。

A: Fingerprinting patterns same with the resistant parent RL6007; B: Fingerprinting patterns same with the susceptible Thatcher; H: Heterozygous.



M: 标记;W: 水;P1:RL6007; P2:Thatcher; 1~24: F₂ 株系; N: 空样。下同。

M: Marker; W: Water; P1: RL6007; P2: Thatcher; 1-24: F₂ plants; N: No sample. The same in below.

图 3 用 ZBSF6BL-100 分子标记对 F₂ 群体筛选的电泳图

Fig. 3 Electrophoresis image for screening F₂ population using the ZBSF6BL-100 molecular marker

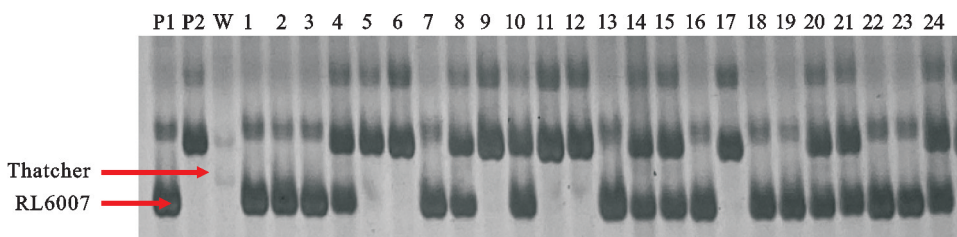


图 4 用 ZBSF6BL-99 分子标记对 F₂ 群体筛选电泳图

Fig. 4 Polyacrylamide gel electrophoresis image for screening F₂ population using the ZBSF6BL-99 molecular marker

2.3 *Lr3ka* 遗传连锁图谱的构建

结合群体的抗叶锈表型与 5 对 SSR 分子标记的基因型数据,构建*Lr3ka* 的遗传连锁图谱(图 5),5 对 SSR 标记均与*Lr3ka* 连锁,连锁图谱总长度为 12.4 cM,*Lr3ka* 定位于分子标记 ZBSF6BL-

61 与 ZBSF6BL-99 之间,遗传距离均为 0.1 cM, ZBSF6BL-5 和 ZBSF6BL-12 分别距离*Lr3ka* 12.3 和 12.2 cM, ZBSF6BL-100 与 ZBSF6BL-99 共分离,与*Lr3ka* 的距离也为 0.1 cM,对应于中国春参考基因组序列 v2.1 716.2~730.7 Mb 区间。

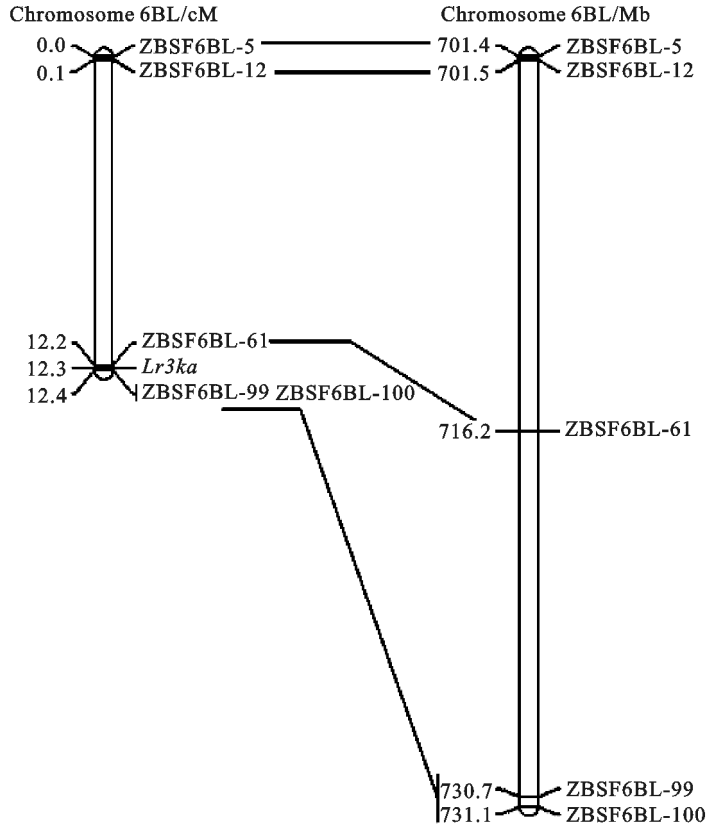


图 5 6BL 染色体上*Lr3ka* 的遗传连锁图谱和物理位置

Fig. 5 Genetic linkage map and physical site of *Lr3ka* on the 6BL chromosome

3 讨论

本研究通过构建 RL6007/Thatcher 的 F₂ 群体对其进行遗传分析,利用中国春参考基因组序列开发了 5 对与*Lr3ka* 紧密连锁的 SSR 标记,将其定位在 0.2 cM 的遗传区间(对应 6BL 物理区间 716.1~730.7Mb)内。本研究方法在其他基因定位中已有报道,如 Sheng 等^[32]将*LrCH1539* 定位在小麦染色体 2BS 上,并利用 SSR 将其定位在 sxau-2BS47 和 sxau-2BS255 标记之间,对应中国春参考基因组 1.0 版本 779.4 kb(6.2~7.0 Mb)的区间内。张强等^[33]通过对小麦参考基因组序列(IWGSC v1.0)设计 SSR 标记,利用两个 SSR 侧翼标记 Alt-64 和 AltID-11 将*Lr65* 定位在小麦 2AS 上的 0.8 cM 的遗传区间内(对应 2AS 物理区间 0.55~0.89 Mb)。周喜旺等^[34]利用

BJ399/铭贤 169 的 F₂ 代分离群体进行抗条锈鉴定和遗传分析,筛选到 3 个与目的基因连锁的分子标记,将该抗病基因定位在小麦 2AS 染色体上,距其最近的 SSR 分子标记 Xwmc296 的遗传距离为 9.5 cM。目前*Lr3ka* 在中国育种应用较少,开发的这些标记可以用于*Lr3ka* 的分子标记辅助选择育种,加速该基因在中国抗叶锈育种中的应用。

小麦抗叶锈基因*Lr3ka* 是*Lr3* 和*Lr3bg* 的等位基因,但与其他等位基因相比,*Lr3ka* 对叶锈菌的抗性谱更宽。Haggag 和 Dyck^[30] 研究表明,*Lr3ka* 表现的抗性与其等位基因*Lr3bg* 没有必然联系,且*Lr3* 和*Lr3ka* 之间的重组频率较低,未发现重组个体,其他基因修饰的可能性也未被排除,所以*Lr3* 和*Lr3ka* 之间是否存在某种联系未能得到验证^[35]。同时,研究者发现,温度可以影响

Lr3ka 抗性表型,表明其可能是一个温敏抗性基因^[36]。抗叶锈基因 *Lr3* 和 *Lr3bg* 在国内外很多地区均丧失了抗性,而 *Lr3ka* 目前仍保持有效抗性。在优良抗病基因用于抗病育种时需要加强多种抗病基因的聚合使用,尽量避免单一抗病基因的使用,在生产应用时要注意抗病基因的合理布局。

小麦参考基因组的公布大大的加快了抗病基因克隆的进程,本研究将 *Lr3ka* 定位到染色腰带 6BL716.2~730.7 Mb 的物理区间内,但发现在此区段内发生重组的单株很少,可能是该基因位于小麦染色体 6BL 最末端,末端存在端粒,其结构复杂,可能抑制重组的发生。目前定位的 *Lr3ka* 的物理区间范围还较大,下步将加大遗传群体及继续开发 SSR 及其他类型的标记,用于该基因的精细定位和克隆。

参考文献:

- [1] KHAN M, BUKHARI A, DAR Z, *et al.* Status and strategies in breeding for rust resistance in wheat [J]. *Philippine Agricultural Scientist*, 2013, 4: 292.
- [2] LIU T G, CHEN W Q, *et al.* Race and virulence dynamics of *Puccinia triticina* in China during 2000—2006 [J]. *Plant Disease*, 2012, 96(11): 1601.
- [3] ZHAO J, KANG Z S. Fighting wheat rusts in China: A look back and into the future [J]. *Phytopathology Research*, 2023, 5: 6.
- [4] 金夏红, 冯国华, 刘东涛, 等. 小麦抗叶锈病遗传研究进展 [J]. 麦类作物学报, 2017, 37(4): 504.
JIN X H, FENG G H, LIU D T, *et al.* Review on genetic research on leaf rust in wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(4): 504.
- [5] FLOR H H. Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini* [J]. *Phytopathology*, 1942, 32: 653.
- [6] LIN F, CHEN X M. Genetics and molecular mapping of genes for race specific and all-stage resistance and non-specific high temperature adult-plant resistance to stripe rust in spring wheat cultivar Aipowa [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114: 1277.
- [7] SINGH R P, HUERTA-ESPINO J, RAJARAM S, *et al.* Achieving near-immunity to leaf and stripe rusts in wheat by combining slow rusting resistance genes [J]. *Acta Phytopathol Entomol Hung*, 2000, 35: 133.
- [8] HERRERA-FOESSEL S A, LAGUDAH E S, HUERTA-ESPINO J, *et al.* New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(1): 239.
- [9] SCHNURBUSCH T, PAILLARD S, SCHORI A, *et al.* Dissection of quantitative and durable leaf rust resistance in Swiss winter wheat reveals a major resistance QTL in the *Lr34* chromosomal region [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 477.
- [10] KOLMER JA, BAJGAIN P, ROUSE MN, *et al.* Mapping and characterization of the recessive leaf rust resistance gene *Lr83* on wheat chromosome arm 1DS [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(5): 115.
- [11] LILLEMOM M, ASALF B, SINGH RP, *et al.* The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116(8): 1155.
- [12] WILLIAM M, SINGH R P, HUERTA-ESPINO J, *et al.* Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust resistance gene *Yr29* in wheat [J]. *Phytopathology*, 2003, 93(2): 153.
- [13] HERRERA-FOESSEL S A, LAGUDAH E S, HUERTA-ESPINO J, *et al.* New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122: 239.
- [14] HERRERA-FOESSEL S A, SINGH R P, HUERTA-ESPINO J, *et al.* *Lr68*: A new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124: 1475.
- [15] CLOUTIER S, MCCALLUM B D, LOUTRE C, *et al.* Leaf rust resistance gene *Lr1*, isolated from bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is a member of the large psr567 gene family [J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65(1): 93.
- [16] WANG Y, ABROUK M, GOURDOUPIS S, *et al.* An unusual tandem kinase fusion protein confers leaf rust resistance in wheat [J]. *Nature Genetics*, 2023, 55(6): 914.
- [17] FEUILLET C, TRAVELLA S, STEIN N, *et al.* Map-based isolation of the leaf rust disease resistance gene *Lr10* from the hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genome [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 100(25): 15253.
- [18] YAN X, LI M, ZHANG P, *et al.* High-temperature wheat leaf rust resistance gene *Lr13* exhibits pleiotropic effects on hybrid necrosis [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(7): 1029.
- [19] HEWITT T, ZHANG J, HUANG L, *et al.* Wheat leaf rust resistance gene *Lr13* is a specific *Ne2* allele for hybrid necrosis [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(7): 1025.
- [20] KOLODZIEJ M, SINGLA J, SANCHEZ-MARTIN J, *et al.* A membrane-bound ankyrin repeat protein confers race-specific leaf rust disease resistance in wheat [J]. *Nature Communication*, 2021, 12: 956.
- [21] HUANG L, BROOKS S A, LI W, *et al.* Map-based cloning of leaf rust resistance gene *Lr21* from the large and polyploid genome of bread wheat [J]. *Genetics*, 2003, 164(2): 655.
- [22] THIND A K, WICKER T, ŠIMKOVÁ H, *et al.* Rapid cloning of genes in hexaploid wheat using cultivar-specific long-range

- chromosome assembly [J]. *Nature Biotechnology*, 2017, 35(8):793.
- [23] GUIFANG L, HUI C, BIN T, *et al.* Cloning of the broadly effective wheat leaf rust resistance gene *Lr42* transferred from *Aegilops Tauschii* [J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1):3044.
- [24] HONGNA L, LEI H, SHUQING Z, *et al.* Cloning of the wheat leaf rust resistance gene *Lr47* introgressed from *Aegilops Speltooides* [J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1):6072.
- [25] KRATTINGER S G, LAGUDAH E S, SPIELMEYER W, *et al.* A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat [J]. *Science*, 2009, 323(5919):1360.
- [26] MOORE J W, HERRERA-FOESSEL S, LAN C, *et al.* A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat [J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(12):1494.
- [27] TAUTZ D, TRICK M, DOVER G A. Cryptic simplicity in DNA is a major source of genetic variation [J]. *Nature*, 1986, 322:652.
- [28] 高旭, 程斌, 高煜, 等. 小麦贵协3号成株期抗条锈病基因的遗传定位[J]. 麦类作物学报, 2022, 42(8):948.
GAO X, CHENG B, GAO Y, *et al.* Genetic mapping of the stripe rust resistance gene from wheat Guixie 3 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(8):948.
- [29] 范建忠, 王永福, 程小方, 等. 波斯小麦 *Cypa35-3* 成株期抗白粉病基因定位[J]. 麦类作物学报, 2024, 44(1):1.
FAN J Z, WANG Y F, CHENG X F, *et al.* Mapping of powdery mildew resistance gene in Persian wheat *Cypa35-3* at adult stage [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2024, 44(1):1.
- [30] HAGGAG M, DYCK P L. The inheritance of leaf rust resistance in four common wheat varieties possessing genes at or near the *Lr3* locus [J]. *Canadian journal of Genetics and Cytology*, 1973, 15:127.
- [31] ROELFS A P, SINGH R P, SAARI E E. Rust diseases of wheat: Concepts and methods of disease management [M]. CIMMYT, Mexico, 1992.
- [32] SHENG D C, QIAO L, ZHANG X, *et al.* Fine mapping of a recessive leaf rust resistance locus on chromosome 2BS in wheat accession CH1539 [J]. *Molecular Breeding*, 2022, 42(9):52.
- [33] ZHANG Q, WEI W, ZUANSUN X, *et al.* Fine mapping of the leaf rust resistance gene *Lr65* in spelt wheat Altgold [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 28(12):666.
- [34] 周喜旺, 刘鸿燕, 王娜, 等. 小麦种质资源 BJ399 抗条锈病基因的分子标记定位[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(6):676.
ZHOU X W, LIU H Y, WANG N, *et al.* Molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat germplasm BJ399 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(6):676.
- [35] HUERTA-ESPIN O. Analysis of wheat leaf and stem rust virulence on a worldwide basis [D]. Minnesota: University of Minnesota, USA, 1992.
- [36] DYCK P L, JOHNSON R. Temperature sensitivity of genes for resistance in wheat to *Puccinia recondite* [J]. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1983, 5:229.