

网络出版时间:2025-05-13

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20250512.1723.007

黄淮北麦区小麦高代品系条锈病抗性评估与抗病基因分析

季颂涵¹, 马学红¹, 李家乐¹, 刁邓超¹, 李春莲¹, 吴建辉¹,
郑炜君¹, 曾庆东², 康振生², 韩德俊¹

(1. 西北农林科技大学农学院/作物抗逆与高效生产全国重点实验室, 陕西杨凌 712100;

2. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:为精确评估未来中国黄淮麦区小麦品种对当前流行的条锈菌小种的抗性程度,并了解高代品系中的抗病基因及其在麦区的分布状况,采用条锈菌当前流行小种条中34(CYR34)对收集到的2022—2023年间来自冀、豫、鲁、皖四个省份的194份小麦高代品系进行苗期抗性鉴定,并设置混合小种(CYR32、CYR33、CYR34)人工接菌病圃(陕西杨凌)和自然发病圃(四川江油)进行成株期抗性鉴定,同时利用14个已知抗病基因的17个SNP标记对小麦品系进行检测,分析其可能含有的基因。结果表明,供试材料中,有149份对CYR34表现出苗期抗性(占比76.40%);人工接菌病圃和自然发病圃分别有137和174份材料表现出成株期抗性(占比分别为70.62%和86.60%),在两种环境下同时表现抗病的材料有124份(占比63.92%)。经分子标记检测,这些品系携带的抗病基因包括Yr6、Yr7、Yr9、YrZH84、YrSP、YrAS1676、Yr29、Yr30、Yr78、Yr86和YrLT26,其中Yr6、Yr9、YrZH84、Yr30和YrLT26对品系抗病性有显著影响,未检测出Yr18和Yr85。Yr7+Yr29+Yr9、Yr7+Yr29+YrZH84、Yr7+Yr29+YrZH84+YrSP、Yr7+Yr29+Yr9+YrZH84+YrSP等抗病基因组合的田间抗病良好,育种过程中可以作为参考。对比近十年该麦区小麦条锈病抗性结果,黄淮北片麦区小麦品系的抗条锈病能力显著增强,大约63.92%的品系表现出抗性,抗病育种水平仍需提高。

关键词: 小麦; 黄淮北麦区; 高代品系; 小麦条锈病; 抗病性; Yr基因

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)11-1482-11

Evaluation of Resistance to Stripe Rust and Analysis of Resistance Genes in New Wheat Lines in the Northern Huanghuai Wheat Region

JI Songhan¹, MA Xuehong¹, LI Jiale¹, DIAO Dengchao¹, LI Chunlian¹, WU Jianhui¹,
ZHENG Weijun¹, ZENG Qingdong², KANG Zhensheng², HAN Dejun¹

(1. College of Agronomy, Northwest A & F University/State Key Laboratory for Crop Stress Resistance and High-Efficiency Production, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. College of Plant Protection, Northwest A & F University,

Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: To accurately evaluate the resistance of wheat varieties in Huanghuai wheat area to the current circulating wheat stripe rust races, and to understand the disease resistance genes in the high-generation lines and their distribution in the wheat area, a total of 194 high-generation wheat lines from Hebei, Henan, Shandong and Anhui Provinces were collected from 2022 to 2023. CYR34 was used to identify the resistance of stripe rust fungus at seedling stage. Mixed races (CYR32, CYR33, and CYR34), artificial inoculation nurseries (Yangling, Shaanxi, YL) and natural disease nurseries (Jiangyou, Sichuan, JY) were set up to identify the resistance at the adult plant stage. Seventeen SNP markers of the 14 known disease resistance genes were used for molecular detection, and the

收稿日期: 2024-12-11 修回日期: 2025-01-26

基金项目: 国家十四五重点研发计划项目(2021YFD1200602)

第一作者 E-mail: jsh1232024@163.com (季颂涵)

通讯作者 E-mail: handj@nwsuaf.edu.cn (韩德俊)

genes that may be contained in the wheat lines were speculated. The result showed that 149(76.40%) of the materials showed resistance to CYR34 at seedling stage. For the results of adult plant identification, 137(70.62%) materials showed resistance in YL; 174(86.60%) materials showed resistance in JY, and 124 materials(63.92%) showed disease resistance in both YL and JY environments. The results of molecular marker detection showed that the disease resistance genes carried in the lines were *Yr6*, *Yr7*, *Yr9*, *YrZH84*, *YrSP*, *YrAS1676*, *Yr29*, *Yr30*, *Yr78*, *Yr86*, and *YrLT26*, among which *Yr6*, *Yr9*, *YrZH84*, *Yr30*, and *YrLT26* had a significant effect on the disease resistance of the lines, yet no materials containing *Yr18* or *Yr85* were detected in the lines. The combination of *Yr7+Yr29+Yr9*, *Yr7+Yr29+YrZH84*, *Yr7+Yr29+YrZH84+YrSP*, *Yr7+Yr29+Yr9+YrZH84+YrSP* and other resistance genes had good disease resistance in the field, which could be used as a reference in the breeding process. Compared with the results of stripe rust resistance in the wheat area in the past ten years, the resistance of wheat lines in the northern Huanghuai area was significantly enhanced, with 63.92% of the lines showing resistance. The level of disease resistance breeding still needs to be improved.

Keyword: Wheat; Huanghuai wheat region; High-generation lines; Wheat stripe rust; Disease resistance; *Yr* genes

小麦是中国主粮作物之一^[1-2]。小麦条锈病由条形柄锈菌小麦专化型(*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Eriks.)引发,属真菌性气传病害,具备传播迅速、扩散范围广、危害严重等特点^[3]。迄今为止,小麦条锈病已在中国发生多次大规模流行^[4],造成小麦减产幅度可超过 50%,极端情况下甚至导致小麦绝收^[5]。小麦条锈病在中国发病面积大,发生趋势复杂多变^[6-7],主要影响中国西北、西南、华北、黄淮海等冬麦区^[8]。黄淮麦区作为中国冬小麦的核心产区与高产区域,属于条锈病春季流行和重点防控区域^[7]。持续性地对该麦区的条锈病进行监测与防治,对于确保中国粮食生产的稳定性与安全性具有重要意义。

作物抗病育种以及抗病品种的科学合理布局,被视为一种应对病害危害的绿色高效策略^[9]。小麦条锈病原菌的快速进化和新致病小种的快速发展会导致大量抗病品种丧失抗性^[10]。从 2000 年开始,条中 32(CYR32)与条中 33(CYR33)相继出现,并迅速发展成为中国条锈病原菌的主要流行小种,导致诸如 *Yr10*、*Yr24/26* 等抗病基因先后失去效用。到了 2010 年,条中 34(CYR34)的流行频次逐步升高,其毒力谱在条中 32 和条中 33 的基础上增加了对 *YrCH42*、*YrZH84* 等基因的致病效力,毒性更为宽泛^[11]。胡朝月等^[12]用条中 32、条中 33 及条中 34 的鉴定结果表明,在小麦育种上广泛应用的 *YrSP*、*Yr6* 等抗病基因丧失抗性。在当前可用的抗病基因中,只有 *Yr5*、*Yr15*、*Yr28*、*Yr85* 等少数抗病基因依旧保持着良

好的抗性水平。但陕西省已出现能够克服 *Yr5* 抗性的小种 TSA-6^[13],影响小麦抗病育种。

目前,虽然已被正式命名的抗条锈病基因共 87 个(*Yr1*~*Yr87*),其中包含 60 个全生育期抗性基因以及 27 个成株期抗性基因^[14],但育种过程中高产抗病品种常被作为亲本,容易导致某些抗病基因使用频率较高^[15]。单一抗源或抗病基因在大面积应用后,很容易促使病原菌小种发生定向选择和变异,进而引起品种抗性减退,最终引发条锈病的大规模流行^[16]。因此,小麦品种中多个抗病基因的聚合有利于其获得更为持久和广谱的抗性^[17-18]。因此,准确评估小麦品种(系)对条锈菌的抗性以及筛选含有目标抗病基因的品系对抗病基因合理高效利用及新品种推广十分必要。

本研究采用条锈菌当前流行小种条中 34(CYR34)对收集到的 2022—2023 年间来自中国冀、豫、鲁、皖四个省份的 194 份小麦高代品系进行苗期抗性鉴定,并设置混合小种(CYR32、CYR33、CYR34)人工接菌病圃(陕西杨凌)和自然发病圃(四川江油)进行成株期抗性鉴定,同时利用 14 个已知抗病基因的 17 个 SNP 标记对小麦品系进行检测,分析其可能含有的基因,以期为这些材料在未来生产上的推广应用、小麦抗条锈育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为 194 份小麦高代品系,分别来自山东(18 份)、河北(69 份)、河南(79 份)和安徽

(28份)。在室内温室及田间试验中,抗性鉴定以铭贤169和小偃22作为感病对照。分子检测实验中阳性对照为携带 $Yr5$ 、 $YrSP$ 、 $Yr6$ 、 $Yr7$ 、 $Yr9$ 、 $Yr15$ 、 $Yr18$ 、 $Yr26$ 基因的AVS近等基因系,以及携带 $Yr30$ 基因的瑞华520、携带 $Yr78$ 基因的Stephens、携带 $Yr86$ 基因的中麦895、携带 $YrZH84$ 基因的周8425B、携带 $YrLT26$ 基因的兰天26和携带 $YrAS1676$ 基因的AS1676。

感病对照、阳性对照材料由西北农林科技大学农学院作物抗逆与高效生产全国重点实验室提供,条锈菌生理小种条中32号(CYR32)、条中33号(CYR33)、条中34号(CYR34)由西北农林科技大学植物保护学院作物抗逆与高效生产全国重点实验室提供。

1.2 实验方法

1.2.1 室内苗期接种鉴定

根据文献^[19-20]记载方法,对测试材料进行了苗期条锈病抗性鉴定。将鉴定材料播种于塑料小花盆中。花盆规格5 cm×5 cm×10 cm,装填营养基质。每盆种植4份材料,并按照十字对称播种,每份材料播种5粒种子,播深5 cm。所有材料均置于培养箱中培养,培养箱光照和温度设置为20 000 lx/8℃持续16 h和0 lx/12℃持续8 h。小麦2叶1心时进行条锈菌接种。

接种时,先在小麦叶片上喷洒1:1 000比例的吐温20水溶液,再将与滑石粉以1:50比例混合的菌粉条锈菌夏孢子粉抖在小麦上,使其均匀附着在叶片表面。叶面喷洒少量水雾,保持湿润。黑色塑料袋包裹花盆,在培养箱内避光保湿处理24 h后,将黑色塑料袋移除,光温条件调整到适合育苗状态,每日继续喷雾保湿,以保证条锈病顺利发病。待感病对照铭贤169完全表现出病症后开始调查各材料的反应型。在初次调查后每3 d继续调查2次。以整个观察期间最高反应型作为最终结果。反应型划分采用了0~9级的标准^[21]:0~3级为高抗(high resistant, R);4~6级为中抗(moderately resistant, MR);7级为中感(moderate susceptible, MS);8~9级为高感(high susceptible, S)。

1.2.2 田间成株期抗性鉴定

在2022—2023和2023—2024年,分别在杨凌(人工接菌病圃)、江油(自然诱发病圃)进行成株期鉴定。根据文献记载方法^[22],每份小麦材料种植2行,行长1 m,且行间距30 cm。在每隔20

份材料种植2行小偃22。此外,在供试材料种植区的两端,间隔1 m垂直种植两行感病诱发品种铭贤169。试验田的水分和肥料管理参照大田常规管理,不使用杀菌剂。在杨凌人工病圃3月下旬采用喷雾方式对铭贤169和小偃22接种条锈菌混合小种(CYR32、CYR33和CYR34)。当两个品种均充分发病后,同苗期鉴定一致采用0~9级标准调查各材料顶三叶的反应型(infection type, IT),并根据修订后的Cobb等级评分系统计算严重度(disease severity, DS)即叶片上条锈病斑所占的叶片面积百分比^[23]。根据不同材料的生育期或病情发展适时调查2~3次,将最严重的反应型和严重度作为最终结果。成株期抗性总体上以反应型低于6级及严重度低于60%作为评价标准。其中,高抗材料反应型低于3,严重度低于30%;中抗材料反应型4~6级,严重度低于60%;慢锈性材料反应型高于7级,发病病程缓慢;感病材料反应型大于7级,严重度大于60%。

1.2.3 抗病基因分子检测

从田间采集新鲜叶片样本,采用CTAB法^[24]提取基因组DNA。提取完成后,使用NanoDrop ND-2000仪器(Thermo Science, Wilmington, DE, USA)检测DNA质量和浓度。依据相关文献^[20]所记载的方法,利用已知的14个抗病基因($Yr6$ 、 $Yr7$ 、 $Yr9$ 、 $Yr18$ 、 $Yr26$ 、 $Yr29$ 、 $Yr30$ 、 $Yr78$ 、 $Yr85$ 、 $Yr86$ 、 $YrSP$ 、 $YrZH84$ 、 $YrLT26$ 、 $YrAS1676$)上的17个SNP标记(表1)对测试材料进行分子检测,每个样品3次重复。

1.3 数据分析

使用Excel 2019整理测试材料表型数据,利用SPSS 27进行抗病基因显著性检验及效应分析。

2 结果与分析

2.1 小麦高代品系条锈病抗性的苗期和成株期鉴定结果

苗期鉴定结果表明,在194份小麦高代品系中,149份对CYR34表现出抗性($IT \leq 6$),占总品系数76.40%;安徽、河南、河北和山东的品系中分别有24、71、52和13份苗期表现出抗性。在供试品系中,高抗($IT \leq 3$)、中抗($4 \leq IT \leq 6$)和感病($IT \geq 7$)品系分别有87、62和39份,占比分别为44.61%、31.96%和20.10%。

经过两年成株期鉴定,在杨凌(YL)人工接菌病

表 1 抗条锈病基因载体来源, SNP 标记的名称、序列、位置以及参考文献
Table 1 Sources of stripe rust resistance genes, names, sequences, locations of SNP makers, and references

基因 Gene	染色体位置 Chromosome location	抗性类型 Resistance type	标记名 Maker name	等位基因 1 Allele 1	等位基因 2 Allele 2	引物 Primer	参考文献 Reference
<i>YrSP</i>	2BL	RS, AS	<i>YrSP</i> _M2	ATCCCCAAGCAGCTCTGGGTTA	CCCCAAGCAGCTCTGGGTTG	CAGATTGTGCGCAAGAGGAAAT-GTCAA	[27]
<i>Yr6</i>	7BS	RS, AS	Ta4417	CGGAGATGGTTGTTCTCTAGCTAT	CGGAGATGGTTGTTCTCTAGTAC	TGCTTGCTAACAGACTGGCT	未发表 Unpublished
<i>Yr7</i>	2BL	RS, AS	Cad1978	TGCATCCTTCCAGGACAAAATG	TGCATCCTTCCAGGACAAAATA	AACCAGGGAGGACGGTTATG	[27]
<i>Yr9</i>	1RS	RS, AS	IRS;1BL_6110	GGAGCAGGTCAGATCGCG	GGAGCAGGTCAGATCGCA	GAAGCTCCGGTAGATGGAGGC-TA	[28]
<i>Yr18/Lr34/ Sr57/Pm38/ Ltn1</i>	7DS	NRS, HTAP	<i>Lr34</i> _TCCIND	GGTATGCCATTTAACATAATCAT-GAA	GGTATGCCATTTAACATAATCAT-GAT	TACTATATGGGAGCAT-TATTTTTTTCC	[28]
<i>Yr26</i>	1BL	RS, AS	WRS435	GCACATATCCTACGCCCTCTGT	GCACATATCCTACGCCCTCTGG	CCGCAATCATTTATTTGAGCCT-CAG	[29]
<i>Yr29/Lr46/ Sr58/Pm39/</i>	2BL	AP	AX-109391895	CTAGCGTAACTGGTTTAGCTTTC	CTAGCGTAACTGGTTTAGCTTTT	CTTAGGTTGTCAACAATG-GAAC	[30]
<i>Yr30/Sr2/ Lr27/Sb3</i>	3BS	NRS, AP	Sb3-3	CACCGTCACCAGTAGGAGC	CACCGTCACCAGTAGGAGT	CGTCAGAGTTGGCTCCAAAAGA	未发表 Unpublished
<i>Yr78</i>	6BS	NRS, AP	CDMI60-2	GCTCTTGAGCCAGAGGACC	GCTCTTGAGCCAGAGGACT	GGGTCTACACTAGTGAAGAA-CAAA	[31]
<i>Yr86</i>	2AL	NRS, AP	K AX-94907351	TGCATCCAAAACCATGCTCATTTG	TGCATCCAAAACCATGCTCATTA	GGGAAGACACTGAGCAGCAA	[15]
<i>YrZH84</i>	7BL	RS, AS	K_7128	TTGGTAGTGTCAATTTGCTAATTGT	TTGGTAGTGTCAATTTGCTAATTGC	GGCTCCTACTAAAAAAGAAG-CAAAAAG	[15]
<i>YrL726</i>	7BL	NRS, AP	Ta4636	TCGTCCCAAGATCGCCGT	TCGTCCCAAGATCGGCCG	CCGGCCATATAATCGCCAAC	未发表 Unpublished
<i>Yr85</i>	7BL	NRS, AP	Ta4996	GGCTTCCCTGATCAGATATTCT	GGCTTCCCTGATCAGATATTCC	GCATGATTGGACTCGTGGAAAT	未发表 Unpublished
<i>Yr85</i>	1BL	AP	T64	TGTGAGCATGTAGTGTCCC	TGTGAGCATGTAGTGTCCG	ACACGTGTACTGTAAGGTGA	[33]
<i>Yr85</i>	1BL	AP	T66	ACCTTTAGCAAATTTCAATGGTGA-GA	ACCTTTAGCAAATTTCAATGGT-GAGG	TTGCCGGCGATTTCATACAGT	[33]
<i>YrAS1676</i>	1AL	RS, AS	KAlA_484_34	CCATTGTTCCCTGACTGTGATAA	CCATTGTTCCCTGACTGTGATAAG	GAGATTATTGAGGATGAGGT-GAAGG	[20]
<i>Yr85</i>	1AL	RS, AS	KAlA_493_22	GTCAGTCAACCCCTGGCT	GTCAGTCAACCCCTGGCC	GACCACATGGCCACCCTAG	[20]

等位基因 1 标记为 FAM; GAAGGTGACCAAGTTCATGCT; 等位基因 2 标记为 HEX; GAAGTCCGGAGTCAACGGATT. RS: 苗期抗性; NRS: 非苗期抗性; AS: 全生育期抗性; AP: 成株期抗性。
Allele 1 labeled with FAM; GAAGGTGACCAAGTTCATGCT; Allele 2 labeled with HEX; GAAGTCCGGAGTCAACGGATT. RS: Seedling resistance; NRS: Not seedling resistance; AS: All stage resistance; AP: Adult plant resistance.

圃中,137 份品系表现抗病(高抗 66 份,中抗 71 份),14 份品系表现慢锈,43 份品系表现感病(中感 21 份,高感 22 份),分别占总品系数的 70.62%、7.22%、22.16%;在江油(JY)自然发病圃中,168 份表现抗病(高抗 83 份,中抗 85 份),6 份品系表现慢锈,20 份品系表现为感病(中感 13 份,高感 7 份),分别占总品系数的 86.60%、3.10%、10.30%。结合两地鉴定结果,同时在 YL 和 JY 环境下表现抗病的品系有 132 份,占比 68.04%。综合苗期与成株期条锈病抗性表现,发现黄淮麦区 194 份小麦品系中有 102 份

(占比 52.58%)对当前流行小种 CYR34 表现出抗性,并且成株期抗性表现良好。

2.2 小麦高代品系中抗病基因的检测结果

分子检测结果(图 1)显示,小麦高代品系中含有 *YrSP*、*Yr6*、*Yr7*、*Yr9*、*Yr29*、*Yr30*、*Yr78*、*Yr86*、*YrZH84*、*YrLT26*、*YrAS1676* 和 *Yr26* 的材料分别有 92、72、169、48、188、94、70、9、30、117、62 和 5 份,占比分别为 47.18%、37.11%、86.66%、24.74%、96.41%、48.45%、35.90%、4.64%、15.46%、60.31%、31.79%和 2.57%;未检测出含有 *Yr18*、*Yr85* 的材料。

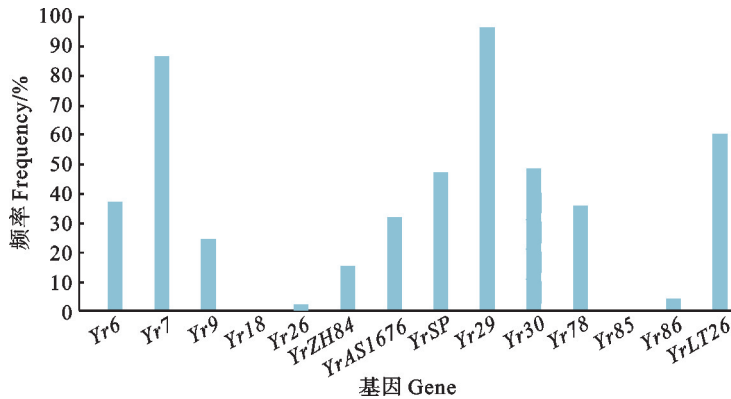


图 1 抗病基因频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of the resistance genes

2.3 不同环境下小麦抗病基因的效应表现

将高代品系按照携带抗病基因进行分组,对 YL 和 JY 两种环境下其表型进行统计分析。Mann-Whitney U 检验结果(表 2)显示,在 JY 环境下,携带 *Yr6* 和 *Yr30* 基因的严重度(DS)值达到显著水平,携带 *Yr9*、*YrLT26* 和 *YrZH84* 基因的 DS 值达到极显著水平;在 YL 环境下,携带 *YrLT26* 基因和 *Yr30* 基因的品系的 DS 值分别达到显著和极显著水平。其余抗病基因的 DS 值在两种环境下均不显著。

为了验证所携带的上述 3 个全生育期抗病基因(*Yr6*、*Yr9*、*YrZH84*)数量对品系抗病表现的影响,将携带不同数量全生育期抗病基因的品系进行分组。经 Pearson 和 Spearman 相关分析,全生育期抗性基因携带数量与两种环境下的 IT 和 DS 值均呈负相关,除 JY 环境下 DS 值的 Spearman 相关系数不显著外,其余相关系数均达到显著或极显著水平(表 3)。Kruskal-Wallis K-W 检验的 H 统计量也显示,在 YL 环境下全生育期抗性基因数量对品系的 IT 和 DS 值均有极显著影响。从图 2 也可以看出,在 YL 环境下品系的平均 DS

值随携带抗病基因数量的增加呈下降趋势。

表 2 单个抗病基因对品系条锈病严重度的影响
Table 2 Effect of single resistance genes on disease severity of lines to stripe rust

基因 Gene	环境 Environment	U 统计量 U statistic	解释率 PVE(R ²)
<i>Yr6</i>	JY	5 312.0*	0.605
<i>Yr9</i>	JY	2 535.5**	0.362
<i>Yr30</i>	YL	6 677.0**	0.710
	JY	5 576.5*	0.593
<i>YrLT26</i>	YL	5 362.0*	0.595
	JY	6 293.5**	0.699
<i>YrZH84</i>	JY	1 287.5**	0.262

YL:杨凌;JY:江油;*:P<0.05; **:P<0.01。以下图表同。

YL:Yangling; JY:Jiangyou; *:P<0.05; **:P<0.01.

The same in the following tables and Figures.

表 3 全生育期抗病基因数量与品系抗病性的相关性
Table 3 Correlation between resistance gene number and disease resistance of the wheat lines

环境 Environment	指标 Index	相关系数 Correlation coefficient		H 统计量 H statistic
		Pearson	Spearman	
		YL	IT	
	DS	-0.431**	-0.420**	48.179**
JY	IT	-0.232**	-0.203**	10.719**
	DS	-0.161*	-0.121	10.168**

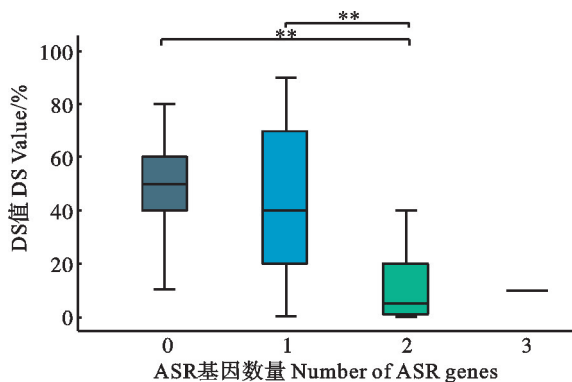


图 2 在杨凌环境下品系 DS 值与全生育期抗病基因数量的关系

Fig. 2 Relationship between DS value of the wheat lines in Yangling and the number of ASR genes

2.4 抗病基因聚合效应

在 YL、JY 环境下, *Yr7*、*Yr9*、*Yr29*、*YrZH84*、

YrSP 等 5 个抗病基因形成 9 种组合(表 4), 品系的田间抗病性随着抗病基因聚合数量的增加而逐渐增强。抗病基因组合方式也影响着品系的抗病表现。例如, *Yr7* + *Yr29* + *Yr9* (抗病品系占比 96%)、*Yr7* + *Yr29* + *YrZH84* (抗病品系占比 83.34%) 的抗性表现优于 *Yr7* + *Yr29* + *YrSP* (抗病品系占比 37.76%)。当品系携带 *Yr7* + *Yr29* + *Yr9*、*Yr7* + *Yr29* + *YrZH84*、*Yr7* + *Yr29* + *YrZH84* + *YrSP*、*Yr7* + *Yr29* + *Yr9* + *YrZH84* + *YrSP* 组合时, 田间抗病表现 ($0 \leq IT \leq 5$ 、 $0 \leq DS \leq 40$) 明显优于其他组合类型(图 3)。表 5 列出了部分部分品系抗条锈病鉴定结果及其抗条锈病基因检测结果。相关分析发现, 在 YL、JY 环境下, *Yr7*、*Yr9*、*Yr29*、*YrZH84*、*YrSP* 等 5 个抗病基因形成的 9 种组合的抗病表型 (IT、DS 值) 与基因聚合类型均呈极显著负相关(表 6)。

表 4 基因聚合类型及抗性表现占比

Table 4 Gene combination types and their resistance performance

组合编号 Combination number	聚合类型 Combination type	抗性表现 Resistance performance	品系数 Line number
I	<i>Yr29</i>	R(12.5%)、MS(12.5%)、S(75%)	8
II	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i>	R(7.8%)、MR(21.6%)、MS(19.6%)、S(51%)	51
III	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i> + <i>Yr9</i>	R(60%)、MR(36%)、MS(4%)	25
IV	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i> + <i>YrSP</i>	R(3.8%)、MR(33.96%)、MS(45.28%)、S(17%)	27
V	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i> + <i>YrZH84</i>	R(16.7%)、MR(66.7%)、S(16.6%)	6
VI	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i> + <i>Yr9</i> + <i>YrSP</i>	R(16.7%)、MR(50%)、MS(16.6%)、S(16.7%)	6
VII	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i> + <i>Yr9</i> + <i>YrZH84</i>	R(15%)、MR(75%)	4
VIII	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i> + <i>YrZH84</i> + <i>YrSP</i>	R(87.5%)、MR(12.5%)	8
IX	<i>Yr7</i> + <i>Yr29</i> + <i>Yr9</i> + <i>YrZH84</i> + <i>YrSP</i>	R(100%)	6
总和 Total		R(8%)、MR(25%)、MS(37.5%)、S(29.5%)	88

抗性水平后括号内的数值为比例值。

The values in the brackets after different resistances are proportion of lines to the total wheat lines of each combination type.

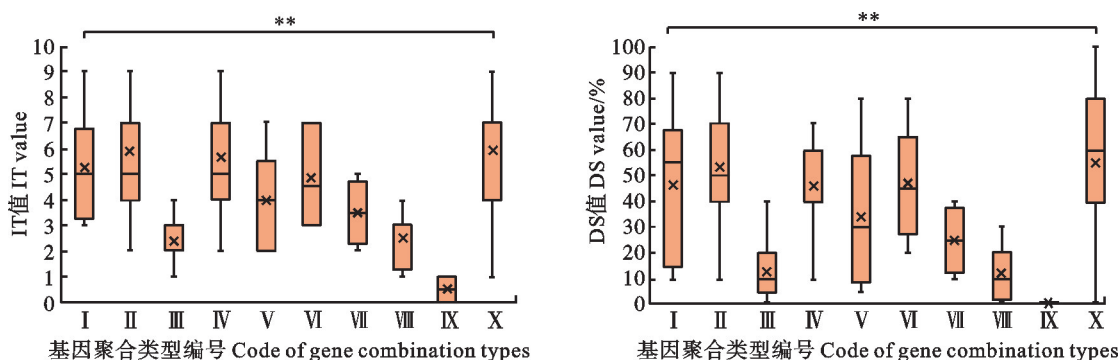


图 3 不同抗病基因聚合类型品系的 IT、DS 差异

Fig. 3 IT and DS value differences among lines with different resistance gene combination

表5 部分品系抗条锈病鉴定结果及其抗条锈病基因检测结果

Table 5 Identification results of stripe rust resistance and detection results of resistance genes of partial wheat lines

品系 Line	苗期 Seedling stage	成株期 Adult plant stage			可能含有的基因 Postulated genes
		YL	JY	综合 Total	
AN01	4	R(20%)	MR(20%)	MR	<i>Yr7 + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
AN03	5	MR(50%)	R(20%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr29 + Yr30 + Yr78 + YrLT26</i>
AN05	4	MR(50%)	MR(40%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + YrSP + Yr29 + Yr30 + Yr78 + YrLT26</i>
AN07	2	MR(50%)	MR(40%)	MR	<i>Yr6 + YrSP + Yr29 + Yr30 + Yr78 + YrLT26</i>
AN08	0	MR(40%)	MR(30%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
AN09	0	MR(60%)	MR(10%)	MR	<i>Yr7 + YrSP + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
AN10	4	R(30%)	R(10%)	R	<i>Yr6 + Yr7 + Yr29 + Yr30 + Yr78 + YrLT26</i>
AN11	4	R(30%)	R(30%)	R	<i>Yr7 + Yr9 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
AN17	0	MR(50%)	MS(30%)	SR	<i>Yr7 + YrSP + Yr29 + Yr86 + YrLT26</i>
AN18	1	MR(70%)	MR(10%)	MR	<i>Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + YrLT26</i>
AN19	0	MR(30%)	R(10%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr78 + YrLT26</i>
AN22	1	MS(50%)	MR(30%)	SR	<i>YrSP + Yr29 + YrLT26</i>
邯 4069 Han 4069	4	R(20%)	MR(30%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr9 + YrAS1676 + Yr29 + Yr78 + Yr86</i>
邯 4084 Han 4084	0	MR(30%)	MR(30%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr9 + YrAS1676 + Yr29 + Yr78</i>
邯 4085 Han 4085	0	MR(40%)	MR(40%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr9 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr78</i>
邯 204235 Han 204235	6	R(20%)	R(10%)	R	<i>Yr6 + Yr7 + YrAS1676 + Yr29 + Yr30 + Yr86 + YrLT26</i>
衡麦 T215028 Hengmai T215028	0	M(R30%)	R(20%)	MR	<i>Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
衡麦 T215603 Hengmai T215603	0	R(20%)	R(30%)	R	<i>Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + YrLT26</i>
衡麦 T215691 Hengmai T21561	0	MR(60%)	MR(30%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr29 + Yr30 + Yr78 + YrLT26</i>
衡麦 H214043 Hengmai H214043	1	MR(50%)	MR(20%)	MR	<i>Yr7 + YrSP + Yr29 + Yr30</i>
衡麦 T215114 Hengmai T215114	0	MS(40%)	MR(30%)	SR	<i>Yr6 + Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + YrLT26</i>
衡麦 T215419 Hengmai T215419	1	MS(40%)	MR(10%)	SR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
衡 Z215351 Heng Z215351	1	MS(40%)	R(10%)	SR	<i>Yr7 + YrSP + Yr29 + Yr30</i>
衡辐 216087 Hengfu 216087	2	MS(40%)	R(20%)	SR	<i>Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr30 + Yr78</i>
衡麦 L215187 Hengmai L215187	6	MR(40%)	MR(60%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr29 + YrLT26</i>
衡麦 L215243 Hengmai L215243	0	R(20%)	MR(40%)	MR	<i>Yr7 + Yr9 + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
衡麦 L215263 Hengmai L215263	1	R(20%)	R(20%)	R	<i>Yr7 + Yr9 + Yr29 + Yr86 + YrLT26</i>
衡麦 L216013 Hengmai L216013	0	MS(50%)	MS(20%)	SR	<i>Yr7 + Yr29 + YrLT26</i>
衡麦 T215015 Hengmai 215015	2	S(70%)	MR(60%)	SR	<i>Yr6 + Yr7 + YrAS1676 + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
11242-85-3-3-8-4-1	0	R(1%)	R(0%)	R	<i>Yr7 + Yr9 + YrAS1676 + YrSP + YrZH84 + Yr29</i>
11242-85-25-4-2-4-1	5	R(0%)	R(10%)	R	<i>Yr7 + Yr9 + YrSP + YrZH84 + Yr29 + Yr30</i>
12331-4-2-6-3-2-1	2	R(10%)	MR(20%)	MR	<i>YrSP + Yr29 + YrLT26</i>
12331-1-2-6-4-7-4-2	2	MR(30%)	MR(30%)	MR	<i>Yr29 + Yr?</i>
12331-1-2-6-4-7-5-4	0	R(10%)	MR(30%)	MR	<i>YrAS1676 + Yr29 + Yr78</i>

(续表 5 Continued table 5)

品种(系) Variety(line)	苗期 Seedling stage	成株期 Adult plant stage			可能含有的基因 Postulated genes
		YL	JY	综合 Total	
10324-2-9-3-1	5	R(10%)	R(10%)	R	<i>YrAS1676 + YrSP + YrZH84 + Yr29</i>
10324-2-9-3-2-1	2	R(20%)	R(10%)	R	<i>Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr78</i>
10324-2-9-3-2-4	0	R(10%)	R(10%)	R	<i>Yr7 + YrAS1676 + YrSP + YrZH84 + Yr29 + Yr78</i>
10324-2-13-2-2	0	R(20%)	R(10%)	R	<i>Yr7 + YrAS1676 + YrSP + YrZH84 + Yr29 + Yr78</i>
10324-2-13-2-3	0	R(20%)	MR(10%)	MR	<i>Yr7 + YrSP + YrZH84 + Yr29 + Yr78</i>
13211-8-2-5	2	R(10%)	R(0%)	R	<i>Yr6 + Yr9 + Yr29 + Yr78</i>
13252-37-2-4	2	MS(80%)	MR(30%)	SR	<i>Yr6 + Yr7 + Yr9 + YrSP + Yr29 + YrLT26</i>
泰科麦 2222 Taikemai 2222	6	MR(40%)	MR(20%)	MR	<i>Yr6 + Yr7 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
泰科麦 2223 Taikemai 2223	5	MR(70%)	MR(30%)	MR	<i>Yr6 + YrAS1676 + YrSP + Yr29 + Yr78</i>
泰科麦 2225 Taikemai 2225	2	MR(50%)	MR(40%)	MR	<i>Yr29 + YrLT26</i>
2040588	2	MS(50%)	MR(50%)	SR	<i>Yr7 + YrSP + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
2040912	2	R(20%)	R(30%)	R	<i>Yr7 + YrSP + Yr29 + YrLT26</i>
2040768	0	MS(60%)	MR(80%)	MR	<i>YrAS1676 + Yr29 + Yr30 + YrLT26</i>
2040155	1	MS(50%)	MR(30%)	MR	<i>Yr7 + YrSP + Yr29 + YrLT26</i>

括号中的数值为严重度。

The values in the brackets are DS values.

表 6 基因聚合类型与品系抗病性的相关性
Table6 Correlation and significance analysis of type of gene aggregation and lines disease resistance

年份 Year	环境 Environment	指标 Index	相关系数 Correlation coefficient
2023	YL	IT	-0.257**
		DS	-0.315**
	JY	IT	-0.235**
		DS	-0.309**
2024	YL	IT	-0.275**
		DS	-0.274**
	JY	IT	-0.259**
		DS	-0.180**

3 讨论

3.1 黄淮北片麦区小麦品系条锈病抗性水平

黄淮北麦区为中国主要小麦产区之一,属于条锈病防控的重点区域,因此精确评估该地区小麦品系的条锈病抗性水平对抗病育种以及抗病基因合理使用非常重要。李峰奇等^[33]对 2003—2007 年黄淮麦区生产上主栽品种和后备品种检测发现,黄淮北麦区小麦的抗性水平普遍偏低,且抗病基因的应用较为单一,抗性品种所占比例不足 10%。2020 年蔚睿等^[19]和管方念等^[34]分别对

黄淮海麦区的 152 份小麦农家种及黄淮麦区参加审定的 150 份小麦品种(系)进行成株期条锈病抗性鉴定,结果表明,分别有 23.03%和 31.3%的材料表现抗病。本研究通过对 194 份高代品系进行苗期和成株期的条锈病抗性鉴定,结果显示,约 68.04%的高代品系在杨凌和江油两种环境条件下均表现出良好的抗病性。与以前的鉴定结果相比,黄淮麦区小麦的抗病水平有显著提升,说明近年来各育种单位在抗条锈病育种方面的重视和努力已见成效。

3.2 不同环境下高代品系成株期抗病表现的复杂性

在杨凌和江油两地,小麦条锈病原菌及生态条件存在显著差异。本研究的成株期鉴定在杨凌采用人工接菌病圃,而江油采用自然发病圃。江油为小麦条锈病病原菌冬季繁殖区,其菌源结构更为复杂^[4]。通过比较这两个环境条件下的 IT 和 DS 值,观察到某些小麦品系在不同环境中的抗性水平和田间抗病表现存在较大差异。这种现象可能由以下几个因素导致:首先,两地病原菌菌种结构的差异;其次,两地气候环境条件(如温度、湿度及田间小气候等)的不同;最后,各品系携带的抗病基因组成有所区别,导致在不同环境条件

下某些抗病基因的表达水平存在差异。例如,高温成株期抗性(HTAP)属于抗病性(APR)的一种形式,往往在高温条件中对条锈菌小种展现出持久且不具有小种特异性的抗性^[9,35-36]。因此,在育种过程中,应重视地区间环境差异,通过在多个年份和地点进行条锈病抗性鉴定,提升鉴定结果的精确度,并选择出在面对多样化环境影响下拥有稳定抗病性的新品种。同时,加大对环境稳定抗病品系的遗传背景以及抗病基因的研究力度,从而能够在未来的育种工作中将这些品系当作抗病亲本进行运用。针对在不同环境下抗病表现有所差异的品系,有必要进一步开展抗病基因定位和抗病机制的研究,以明确影响抗病性在不同环境差异表达的关键要素,为培育具备环境稳定性的抗病品系提供理论基础。

3.3 黄淮北片麦区小麦高代品系抗条锈病基因分布

抗病基因的引入和利用始终是增强品种抗病能力的有效途径。然而,单一抗病基因往往难以应对病原菌毒力的不断演变,导致抗病品种的使用寿命受限^[37]。本研究通过表型鉴定与分子标记结合分析了黄淮北麦区小麦高代品系的抗条锈病基因分布特征,探讨其在育种实践中的应用策略。

分子标记分析结果显示,*Yr5* 基因在本研究测试材料中未被检出,这与先前的研究报道^[19,22,38]相吻合。同时尚未发现*Yr18*、*Yr85*等基因。值得注意的是,作为成株期持久抗病基因的*Yr18*,在中国小麦地方品种中的频率较高^[39],具有慢锈性^[38]和高温成株抗性^[9]。然而,在本研究中没有检出携带*Yr18*的品系,可能与该基因与一些不利于产量的相关基因连锁、现代育种过程中较少使用农家种以及干叶尖表型导致的筛选偏向等因素有关。相比之下,尽管*Yr29*基因的抗病效果较小,但其对产量性状的影响也较小,使得抗病性与产量之间达到较好的平衡,因此小麦育种中广泛应用中。*Yr26*来源于四倍体硬粒小麦的1B染色体^[40],对多种病害均具有抗性,携带该基因的品种曾在陇南条锈病原菌的“越夏异变区”和四川盆地“冬繁区”种植的品种中被大面积种植。然而,在本研究的供试测试材料中*Yr26*基因分布频率低(2.57%),可能归因于新病原小种CYR34的出现以及广泛流行,导致*Yr26*基因抗性丧失,携带该基因的高代品系在选育过程中会因感病而

被人为淘汰。此外,*Yr9*和*Yr26*分别位于1B染色体的长臂与短臂上,因此*Yr9*的使用频率也较低。多种因素的影响可能会导致小麦品种遗传多样性的降低,进而增加抗病基因抗性过早丧失的风险。

3.4 黄淮北片麦区小麦高代品系抗病基因聚合选择建议

抗病基因聚合是小麦抗病育种的重要目标,针对抗病基因使用单一和品种抗性脆弱的问题,通过将不同种质中的抗病基因聚合到一个品种中,可以达到提高抗病表现和持久性的目的。白斌等^[41]培育的小麦品种兰天132(*Yr9*+*Lr37*/*Yr17*/*Sr38*+*Yr30*/*Lr27*/*Sr2*+*YrZH84*)、兰天169(*Yr9*+*Lr37*/*Yr17*/*Sr38*+*Yr30*/*Lr27*/*Sr2*),因为抗病基因聚合,均具有良好的丰产性、抗病性。

本研究通过SNP标记检测发现,超过80%高代品系携带了3个或更多的抗病基因,虽然田间抗性表现并不稳定,但部分基因组合抗病效果良好。这说明利用多个抗病基因聚合来增强小麦广谱持久抗性策略是正确的,但由于对抗病基因间的互作机制不明确,抗病基因聚合育种仍有一定的盲目性。因此,未来应加大抗病基因间互作机制的研究。在高代品系中,*Yr7*、*Yr29*、*Yr9*、*YrZH84*、*YrSP*等5个抗病基因的不同聚合方式与高代品系的抗性水平存在极显著相关关系;在这些组合中*Yr7*、*Yr29*频率较高,其与其他抗病基因的互作关系如何值得进一步探讨。根据对9种抗病基因聚合方式的抗性表现,建议将*Yr7*+*Yr29**Yr9*、*Yr7*+*Yr29*+*YrZH84*、*Yr7*+*Yr29*+*YrSP*、*Yr7*+*Yr29*+*Yr9*+*YrSP*、*Yr7*+*Yr29*+*Yr9*+*YrZH84*等5种基因聚合方式应用到黄淮北片麦区、长江中下游麦区等菌源非饱和地区;*Yr7*+*Yr29*+*YrZH84*+*YrSP*与*Yr7*+*Yr29*+*Yr9*+*YrZH84*+*YrSP*的抗性表现优异(87.5%≤R≤100%),含有这两个抗病基因组合的品系作为抗病育种亲本使用。

4 结论

相比过去10年间小麦条锈病抗性水平,如今黄淮北片麦区小麦品系的条锈病抗性水平已有明显提高,约63.92%的品系具有良好的抗病表现。另外,来自河南地区的抗病品系占比超过一半,且在成株期表现出较高的抗病性。抗病基因聚合应用仍是提升品系抗病性的关键手

段,其中 $Yr7$ 、 $Yr29$ 、 $Yr9$ 、 $YrZH84$ 和 $YrSP$ 等基因的组合对小麦条锈病抗性效果提升显著,可供育种家参考。

参考文献:

- [1]国家统计局. 国家统计局关于 2024 年夏粮产量数据的公告 [R]. 2024, https://www.gov.cn/lianbo/bumen/202407/content_6962678.htm.
National Bureau of Statistics. Announcement of the National Bureau of Statistics on 2024 summer grain output data [R]. 2024, https://www.gov.cn/lianbo/bumen/202407/content_6962678.htm.
- [2]FAO. FAO cereal supply and demand brief world food situation [R]. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2023.
- [3]XIE S X, WANG K N, CHEN Y L, *et al.* Preliminary studies on the relationship between transport of wheat stripe rust and the upper air current in China [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1993, 23(3): 203.
- [4]陈万权, 康振生, 马占鸿, 等. 中国小麦条锈病综合治理理论与实践[J]. 中国农业科学, 2013, 46(20): 4254.
CHEN W Q, KANG Z S, MA Z H, *et al.* Integrated management of wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(20): 4254.
- [5]姜瑞中, 曾昭慧, 刘万才, 等. 中国农作物主要生物灾害实录 1949—2000[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
JIANG R Z, ZENG Z H, LIU W C, *et al.* Records of disasters of crop pests in China from 1949 to 2000 [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2005.
- [6]李振岐, 曾士迈. 中国小麦锈病[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002: 370-373.
LI Z Q, ZENG S M. Wheat rust in China [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2002: 370-373.
- [7]XIA X C, LI Z F, LI G Q, *et al.* Stripe rust resistance in Chinese bread wheat cultivars and lines [M]//Wheat Production in Stressed Environments. Dordrecht: Springer Netherlands, 2007: 77.
- [8]CHEN X M. Review article: High-temperature adult-plant resistance, key for sustainable control of stripe rust [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2013, 4(3): 608.
- [9]刘志勇, 张怀志, 白斌, 等. 中国小麦抗条锈病基因育种利用现状与策略[J]. 中国农业科学, 2024, 57(1): 34.
LIU Z Y, ZHANG H Z, BAI B, *et al.* Current status and strategies for utilization of stripe rust resistance genes in wheat breeding program of China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(1): 34.
- [10]HAN D J, WANG Q L, CHEN X M, *et al.* Emerging $Yr26$ -virulent races of *Puccinia striiformis* f. *tritici* are threatening wheat production in the Sichuan basin, China [J]. *Plant Disease*, 2015, 99(6): 754.
- [11]刘博, 刘太国, 章振羽, 等. 中国小麦条锈菌条中 34 号的发现及其致病特性[J]. 植物病理学报, 2017, 47(5): 681.
LIU B, LIU T G, ZHANG Z Y, *et al.* Discovery and pathogenicity of CYR34, a new race of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2017, 47(5): 681.
- [12]胡朝月, 王凤涛, 郎晓威, 等. 小麦抗条锈病基因对中国条锈菌主要流行小种的抗性分析[J]. 中国农业科学, 2022, 55(3): 491.
HU(C/Z) Y, WANG F T, LANG X W, *et al.* Resistance analyses on wheat stripe rust resistance genes to the predominant races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(3): 491.
- [13]ZHANG G S, ZHAO Y Y, KANG Z S, *et al.* First report of a *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* race virulent to wheat stripe rust resistance gene $Yr5$ in China [J]. *Plant Disease*, 2020, 104(1): 284.
- [14]ZHU Z W, CAO Q, HAN D J, *et al.* Molecular characterization and validation of adult-plant stripe rust resistance gene $Yr86$ in Chinese wheat cultivar Zhongmai 895 [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(6): 142.
- [15]韩德俊, 康振生. 中国小麦品种抗条锈病现状及存在问题与对策[J]. 植物保护, 2018, 44(5): 1.
HAN D J, KANG Z S. Current status and future strategy in breeding wheat for resistance to stripe rust in China [J]. *Plant Protection*, 2018, 44(5): 1.
- [16]康振生, 王晓杰, 赵杰, 等. 小麦条锈菌致病性及其变异研究进展[J]. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3439.
KANG Z S, WANG X J, ZHAO J, *et al.* Advances in research of pathogenicity and virulence variation of the wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(17): 3439.
- [17]ELLIS J G, LAGUDAH E S, SPIELMEYER W, *et al.* The past, present and future of breeding rust resistant wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 641.
- [18]LIU L, WANG M N, FENG J Y, *et al.* Combination of all-stage and high-temperature adult-plant resistance QTL confers high-level, durable resistance to stripe rust in winter wheat cultivar Madsen [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(9): 1835.
- [19]蔚睿. 黄淮北麦区南片小麦新品种(系)抗条锈性评价与分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
YU R. Evaluation and analysis of stripe rust resistance of new wheat varieties(lines) in the south of Huanghuai wheat region [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2020.
- [20]张一博. 中国冬小麦主产区候选品种条锈病抗病性评价与基因检测[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
ZHANG Y B. Evaluation and gene detection of stripe rust resistance of candidate winter wheat varieties in main producing areas of China [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2022.
- [21]LINE R, QAYOUM A. Virulence, aggressiveness, evolution and distribution of races of *Puccinia striiformis* (the cause of

- stripe rust of wheat) in North America, 1968-87 [J]. *Technical Bulletin*, 1992, 44: 1778.
- [22] 韩德俊, 张培禹, 王琪琳, 等. 1980 份小麦地方品种和国外种质抗条锈性鉴定与评价 [J]. *中国农业科学*, 2012, 45(24): 5013.
- HAN D J, ZHANG P Y, WANG Q L, *et al.* Identification and evaluation of resistance to stripe rust in 1980 wheat landraces and abroad germplasm [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(24): 5013.
- [23] PETERSON R F, CAMPBELL A B, HANNAH A E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals [J]. *Canadian Journal of Research*, 1948, 26(5): 496.
- [24] CLARKE J D. Cetyltrimethyl ammonium bromide (CTAB) DNA miniprep for plant DNA isolation [J]. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2009, 2009(3): 5177.
- [25] MARCHAL C, ZHANG J P, ZHANG P, *et al.* BED-domain-containing immune receptors confer diverse resistance spectra to yellow rust [J]. *Nature Plants*, 2018, 4: 662.
- [26] RASHEED A, WEN W E, GAO F M, *et al.* Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(10): 1843.
- [27] XIANG M J, TIAN B, CAO J H, *et al.* *Yr29* combined with *QYr.nwafu-ABL.3* confers durable resistance to stripe rust in wheat cultivar Jing 411 [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137(11): 252.
- [28] LIU S J, LIU D, ZHANG C L, *et al.* Slow stripe rusting in Chinese wheat Jimai 44 conferred by *Yr29* in combination with a major QTL on chromosome arm 6AL [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(8): 175.
- [29] DONG Z Z, HEGARTY J M, ZHANG J L, *et al.* Validation and characterization of a QTL for adult plant resistance to stripe rust on wheat chromosome arm 6BS (*Yr78*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(10): 2127.
- [30] GESSESE M, BARIANA H, WONG D, *et al.* Molecular mapping of stripe rust resistance gene *Yr81* in a common wheat Landrace Aus27430 [J]. *Plant Disease*, 2019, 103(6): 1166.
- [31] FENG J Y, YAO F J, WANG M N, *et al.* Molecular mapping of *Yr85* and comparison with other genes for resistance to stripe rust on wheat chromosome 1B [J]. *Plant Disease*, 2023, 107(11): 3585.
- [32] YANG X, JIANG Y F, YU X H, *et al.* Fine mapping and transcriptome sequencing reveal candidate genes conferring all-stage resistance to stripe rust on chromosome arm 1AL in Chinese wheat landrace AS1676 [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(5): 1501.
- [33] 李峰奇, 韩德俊, 魏国荣, 等. 黄淮麦区 126 个小麦品种(系)抗条锈病基因的分子检测 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(10): 3060.
- LI F Q, HAN D J, WEI G R, *et al.* Molecular detection of stripe rust resistant genes in 126 winter wheat varieties from the Huang-Huai wheat region [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(10): 3060.
- [34] 管方念, 龙黎, 姚方杰, 等. 152 份黄淮海麦区小麦农家品种抗条锈性评价及重要条锈病抗性基因的分子检测 [J]. *中国农业科学*, 2020, 53(18): 3629.
- GUAN F N, LONG L, YAO F J, *et al.* Evaluation of resistance to stripe rust and molecular detection of important known genes of 152 Chinese wheat landraces from the Huang-Huai-Hai [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(18): 3629.
- [35] LAGUDAH E S, MCFADDEN H, SINGH R P, *et al.* Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114(1): 21.
- [36] CHEN X M. Challenges and solutions for stripe rust control in the United States [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2007, 58(6): 648.
- [37] MARCHAL C, ZHANG J P, ZHANG P, *et al.* BED-domain-containing immune receptors confer diverse resistance spectra to yellow rust [J]. *Nature Plants*, 2018, 4: 662.
- [38] HAN D J, WANG Q L, ZHANG L, *et al.* Evaluation of resistance of current wheat varieties (lines) to stripe rust disease in the “Northwest-North China-Middle and lower reaches of Yangtze River” endemic region [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(14): 2889.
- [39] 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.
- [40] MCINTOSH R, MU J M, HAN D J, *et al.* Wheat stripe rust resistance gene *Yr24/Yr26*: A retrospective review [J]. *The Crop Journal*, 2018, 6(4): 321.
- [41] 白斌, 杜久元, 何瑞, 等. 成株抗性与全生育期抗性基因聚合培育抗条锈性小麦新品种 [J]. *植物保护*, 2023, 49(6): 47.
- BAI B, DU J Y, HE R, *et al.* Developing *Yr*-resistant wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars by pyramiding adult-plant resistance and all-stage resistant genes [J]. *Plant Protection*, 2023, 49(6): 47.