

8 个小麦育种亲本抗叶锈基因分析

胡亚亚¹, 孙一¹, 张河山¹, 魏学军¹, 杜冬冬¹, 杨文香¹, 刘大群¹, 陆和平²

(¹河北农业大学植物病理学系/河北省农作物病虫害生物防治工程技术研究中心/国家北方山区农业工程技术研究中心, 保定 071001; ²西北农林科技大学植物保护学院, 杨凌 712100)

摘要: 选取 19 个小麦叶锈菌生理小种对 8 个小麦育种亲本进行成株期和苗期抗叶锈病鉴定及基因推导, 同时利用与 24 个抗叶锈基因紧密连锁或共分离的 31 个分子标记进行分子检测。推测出 L83#-5 与 L83#-6 含有 *Lr1*, 可能含有 *Lr2c* 和 *Lr42*; L/PL2003-1 含有 *Lr1*, 可能含有 *Lr2c*、*Lr28* 和 *Lr42*; 贵农 13 号可能含有 *Lr28*; 92R137 可能含有 *Lr2c* 和 *Lr28*; L201 含有 *Lr1*, 可能含有 *Lr2c*、*Lr16* 和 *Lr28*; TM 可能含有 *Lr41* 和其他抗叶锈基因。研究表明, 测试的 8 个小麦育种亲本中 TM 的抗叶锈性最好, 具有很好的抗叶锈病应用潜力, 可作为小麦抗叶锈病育种的重要抗源。

关键词: 小麦育种亲本; 抗叶锈基因; 基因推导; 分子检测

Wheat Leaf Rust Resistance Genes of Eight Wheat Breeding Parents

HU Ya-ya¹, SUN Yi¹, ZHANG He-shan¹, WEI Xue-jun¹, DU Dong-dong¹,
YANG Wen-xiang¹, LIU Da-qun¹, LU He-ping²

(¹Department of Plant Pathology, Agricultural University of Hebei / Biological Control Center of Plant Diseases and Plant Pests of Hebei Province / National Engineering Research Center for Agriculture in Northern Mountainous Areas, Baoding 071001;

²College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling 712100)

Abstract: Resistance evaluation and gene postulation of the eight wheat breeding parents were carried out by using 19 *Puccinia triticina* races with different virulent patterns at seedling stage and adult stage. 31 molecular markers closely linked or co-segregated with 24 wheat leaf rust resistance genes were used to test the 8 wheat breeding parents. The results indicated that lines L83#-5 and L83#-6 carried *Lr1*, might contain *Lr2c* or *Lr42*. L/PL2003-1 carried *Lr1*, might contain *Lr2c*, *Lr28* or *Lr42*. Guinong 13 might contain *Lr28*. Line 92R137 might contain *Lr2c* or *Lr28*. Line L201 carried *Lr1*, might contain *Lr2c*, *Lr16* or *Lr28*. TM carried *Lr41* and unknown resistance genes. The results also indicated that the resistance of TM was the strongest in the 8 wheat accessions, and would be a good accession in wheat leaf rust resistance breeding programs.

Key words: wheat breeding parents; resistance gene to wheat leaf rust; gene postulation; molecular detection

小麦叶锈病是小麦的主要病害之一, 严重发生时可造成 5% ~ 45% 甚至更大的产量损失^[1]。近几年, 该病害在我国发生情况呈上升趋势, 2012 年在甘肃东部局部地区小麦叶锈病大发生, 发生面积约 15 万 hm^2 , 占甘肃省小麦播种面积的 50% 以上, 部分发病田块的产量损失超过 20%。抗病

品种的培育与应用是控制小麦叶锈病最经济、环保、有效的方法。因此, 不断培育抗叶锈品种、提高小麦的抗叶锈性是一项重要任务, 而了解育种资源的抗叶锈性, 对于培育抗叶锈病品种具有重要的指导意义。

小麦抗叶锈基因鉴定的方法, 主要有常规杂交、

收稿日期: 2013-10-22 修回日期: 2013-11-29 网络出版日期: 2014-06-09

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20140609.1435.031.html>

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2013CB127700); 河北省现代农业产业技术体系—小麦产业创新团队建设;

国家公益性行业(农业)科研专项(200903035)

第一作者研究方向为分子植物病理学。E-mail: huyaya_002@126.com; 孙一为共同第一作者

通信作者: 杨文香, 研究方向为分子植物病理学。E-mail: wenxiangyang2003@163.com

刘大群, 研究方向为分子植物病理学。E-mail: ldq@hebau.edu.cn

染色体定位、苗期基因推导、分子标记及成株期 QTL 分析等。苗期基因推导具有快速、方便的优点,但容易受环境条件、人为因素及遗传背景影响,而分子检测具有准确、不受环境条件限制的优点。因此,将两种方法相结合,将更有助于准确地鉴定小麦品种的抗叶锈性。迄今为止,国际上已发现 100 余个小麦抗叶锈基因,正式命名编号至 *Lr72*^[2],其中大部分已分子作图并获得紧密连锁或共分离的分子标记。与小麦抗叶锈基因 *Lr1*^[3]、*Lr2c*^[4]、*Lr9*^[5-6]、*Lr10*^[7]、*Lr12*^[8]、*Lr16*^[9]、*Lr19*^[10]、*Lr20*^[11]、*Lr21*^[12]、*Lr24*^[13-14]、*Lr25*^[15]、*Lr26*^[16-17]、*Lr28*^[18]、*Lr29*^[19]、*Lr32*^[20]、*Lr34*^[21-22]、*Lr35*^[23]、*Lr37*^[24]、*Lr38*^[25]、*Lr41*^[26]、*Lr42*^[27]、*Lr47*^[28]、*Lr48*^[29]和 *LrZH84*^[30-31]紧密连锁或共分离的 STS、SCAR、SSR 或 RAPD 等标记可用于分子鉴定,为基因的检测提供了简捷、快速的方法。国内外已有很多利用基因推导或分子标记辅助鉴定进行抗叶锈基因研究的报道。L. Stepień 等^[32]用 8 个 STS 标记鉴定了 59 个欧洲品种;R. Singh 等^[33]用 *Lr9* 和 *Lr24* 的 STS 标记检测了 10 个品种及其杂交后代;L. Blaszczyk 等^[34]对 *Lr9*、*Lr19*、*Lr20*、*Lr21*、*Lr24*、*Lr25*、*Lr26*、*Lr28*、*Lr29* 和 *Lr37* 的分子标记在小麦抗叶锈病育种中的有效性进行了验证,并认为除 *Lr21* 和 *Lr25* 的分子标记外都具有高度特异性;G. Vida 等^[35]对 *Lr9*、*Lr24*、*Lr25*、*Lr29*、*Lr35* 和 *Lr37* 的分子标记进行了鉴定,认为这些分子标记可以检测到未知背景的小麦品种所含的抗叶锈基因。上述研究为分子标记在抗叶锈基因鉴定上的应用提供了重要的依据。在我国,杨文香^[36]、Z. F. Li 等^[37]、丁艳红等^[38]、师丽红等^[39]、胡亚亚等^[40]和赵丽娜等^[41]相继开展了此项研究,对生产品种以及新培育品种(系)进行抗叶锈性鉴定和抗叶锈基因推导、探明小麦种质资源中所携带的抗叶锈基因。

本研究采用的 8 个小麦育种亲本是陕西省育种单位使用的主要亲本资源材料,具有一定的丰产性或抗条锈性,但其抗叶锈基因尚不清楚。本研究采用基因推导与分子辅助鉴定相结合的方法对 8 个小麦育种亲本的抗叶锈基因进行分析,旨在明确这些种质的抗叶锈性及所包含的抗叶锈基因,同时为小麦种质育种方案的制定提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 小麦材料及小麦叶锈菌

小麦育种亲本 L/PL2003-1、L83#-5、L83#-6、贵农 775、贵农 13 号、L201、92R137 和 TM 由西北农林

科技大学植物保护学院提供。感病对照品种 Thatcher、39 个含有已知抗叶锈基因的小麦近等基因系(单基因系)以及 19 个叶锈菌致病类型单孢菌系(THTT、PHTP、PHKS、PHTT、FHTT、NHMT、THPT、THTS、THSQ、THSL、THJR、THDS、THST、RHDM、KHJR、TDSR、FDJT、SHJP 和 THSR)由河北农业大学小麦叶锈病研究中心提供。

1.2 方法

1.2.1 苗期抗叶锈病鉴定及基因推导 在温室中,将含有 *Lr* 的近等基因系(单基因系)、待测育种亲本以及感病对照 Thatcher 共 48 个,按顺序播种于 25 cm × 25 cm 的铁盘中,每个材料播种 7~9 粒,共播种 19 套(每套 3 个铁盘)。在小麦第 1 叶完全展开时,采用撒粉法接种,每套接种 1 个叶锈病菌,接种后于黑暗条件下保湿 14~16 h,之后转移到 20 ± 5 °C 的温室内培养 12~14 d。按照 A. P. Roelfs 等^[42]的 9 级鉴定标准进行侵染型鉴定,并根据 H. T. Dubin 等^[43]的方法进行抗病基因推导。

1.2.2 田间成株期抗叶锈病鉴定 在 2011 年和 2012 年的 10 月份,分别将 8 个小麦育种亲本播种于河北农业大学试验田,行距 30 cm、行长 2 m,垂直于播种行种植 Thatcher 作为接种行。次年 4 月 18 日将 19 个小麦叶锈菌菌种等量混合,制成 0.3~0.5 g/L 孢子悬浮液(加入 0.03% 吐温 20),喷雾接种于接种行。黑暗保湿 16 h 后,自然发病。在小麦进入乳熟期时按 A. P. Roelfs 等^[42]鉴定标准进行病害调查,每份材料随机抽取 50 片旗叶,记载严重度和侵染型,10 d 后调查第 2 次。

1.2.3 小麦抗叶锈基因的分子检测 用 CTAB 法提取 8 个小麦育种亲本、Thatcher 及 39 个近等基因系(单基因系)的基因组 DNA,用 0.8% 琼脂糖凝胶电泳和紫外分光光度计检测样品的浓度和纯度。用 TE 稀释成 50 ng/μL 备用。

采用与 24 个抗叶锈基因紧密连锁或共分离的 31 个分子标记(表 1)进行抗叶锈基因分子标记鉴定。引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。试验均独立重复 3 次。PCR 反应体系为 20 μL,其中 10 × buffer(Mg²⁺) 2 μL、dNTP 1.2 μL(10 mmol/L)、每条引物 4 ng、模板 DNA 50 ng、*Taq* 聚合酶 1 U。PCR 反应程序为 95 °C 预变性 5 min;95 °C 变性 1 min,50~68 °C 退火 1 min,72 °C 延伸 2 min,共 35 个循环;72 °C 延伸 10 min;10 °C 保存。扩增产物经 1.5%~2.0% 琼脂糖凝胶电泳或 10% 聚丙烯酰胺凝胶电泳检测。

表 1 用于检测小麦抗叶锈基因的分子标记

Table 1 The molecular markers used to detect the wheat resistance genes

Lr 基因	标记类型	引物名称	引物序列(5'-3')	遗传距离(cM)	片段大小(bp)	参考文献
Lr gene	Marker type	Primer name	Primer sequence (5'-3')	Genetic distance	Size of fragment	Reference
Lr1	STS	WR003F WR003R	GGGACAGAGACCTTGGTGGA GACGATGATGATTGCTGCTGG	0	760	[3]
Lr2c	SSR	Xgwm261F Xgwm261R	CTCCCTGTACGCCCTAAGGC CTCGCGCTACTAGCCATTG	1.9	176	[4]
Lr9	SCAR	SCS5-550F SCS5-550R	TGCGCCTCAAAGGAAG TGCGCCCTTCTGAACCTGTAT	0.8 ± 0.008	550	[5]
Lr9	RFLP	J13/1 J13/2	TCCTTTTATTCGCGACGCGG CCACACTACCCCAAAGAGACG	8 ± 2.4	1100	[6]
Lr10	STS	Fl. 2245 Lr10-6/r2	GTGTAATGCATGCAGGTTCC AGGTGTGAGTGAGTTATGTT	0	282	[7]
Lr12	SSR	Xgwm251F Xgwm251R	CAACTGGTTGCTACACAAGCA GGGATGTCTGTCCATCTTAG	0.9	120	[8]
Lr16	SSR	Wmc764F Wmc764R	CCTCGAACCTGAAGCTCTGA TTCGCAAGGACTCCGTAACA	1.0	156	[9]
Lr19	SCAR	SCS265F SCS265R	GGCGGATAAGCAGAGCAGAG GGCGGATAAGTGGTTATGG	2.9 + 0.016	512	[10]
Lr19	SCAR	SCS253F SCS253R	GCTGGTTCCACAAAGCAA GGCTGGTTCTTAGATAGGTG	0	736	[10]
Lr20	STS	STS638L STS638R	ACAGCGATGAAGCAATGAAA GTCCAGTTGGTTGATGGAAT	0	542	[11]
Lr21	STS	D14L D14R	CGCTTTTACCAGAGATTGGTC TCTGGTATCTCACGAAGCCTT	0	669	[12]
Lr24	STS	J09/1 J09/2	TCTAGTCTGTACATGGGGG TGCCACATGAACTCCATACG	0	310	[13]
Lr24	SCAR	S1302-609F S1302-609R	CGCAGGTTCCAAATACTTTTC CGCAGGTTCTACCTAATGCAA	0	607	[14]
Lr25	SSR	Xgwm251F Xgwm251R	GCATTTCCGGTGAACCC GTTCATGTATACGTTAAGCGG	3.8	124	[15]
Lr26	STS	ω-secalinF ω-secalinR	ACCTTCCTCATCTTTGTCCT CCGATGCCTATACCACTACT	—	1076	[16]
Lr26	STS	O11B5 O11B3	GGTACCAACAACAACAACCC GTTGCTGTGAGGTTGGTTC	—	636	[17]
Lr28	SCAR	SCS421 ₅₇₀ F SCS421 ₅₇₀ R	ACAAGGTAAGTCTCCAACCA AGTCGACCGAGATTTTAACC	11.1 ± 0.06	570	[18]
Lr29	SCAR	OPY10/1 OPY10/2	GTGACCTCAGGCAATGCA GTGACCTCAGAACCGATG	11.5	850	[19]
Lr32	SSR	Xbare135F Xbare135R	ATCGCCATCTCCTCTACCA GCGAACCCATGTGCTAAGT	0.6	273	[20]
Lr34	STS	esLv34F esLv34R	GTTGGTTAAGACTGGTATGG TGCTTGCTATTGCTGAATAGT	0.4	150	[21]
Lr34	STS	L34SPF L34DINT13R2 L34DINT9F L34MINUSR	GGGAGCATTATTTTTTCCATCATG ACTTTCCTGAAAATAATACAAGCA TTGATGAAACCAGTTTTTTTTCTA TATGCCATTTAACATAATCATGAA	0	751	[22]
Lr35	SCAR	Sr39F2 Sr39R3	AGAGAGAGTAGAAGAGCTGC AGAGAGAGAGCATCCACC	0	900	[23]
Lr37	STS	VENTRIUP LN2	AGGGGCTACTGACCAAGCCT TGCAGCTACAGCAGTATGTACAAAA	—	259	[24]
Lr38	SCAR	Y ₃₈ -SCAR ₉₈₂ F Y ₃₈ -SCAR ₉₈₂ R	GCTGAATCTGCGTATCGTCC GACTTGTCTTCGCGCTGTTG	0.6	982	[25]
Lr41	SSR	Xbare124F Xbare124R	TGCACCCCTTCCAAATCT TGCGAGTCGTGTGGTTGT	1.0	261	[26]
Lr42	SSR	Wmc432F Wmc432R	ATGACACCAGATCTAGCAC AATATTGGCATGATTACACA	0.8	204	[27]
Lr47	STS	PS10R PS10L	GCTGATGACCCGACCGGT TCTTCATGCCCGTCCGGT	—	282	[28]
Lr48	RAPD	S3	CATCCCCTG	2.7	500	[29]
Lr48	RAPD	S336	TCCCATCAC	8.6	750	[29]
LrZH84	SSR	Xgwm582F Xgwm582R	AAGCACTACGAAAATATGAC TCTTAAGGGGTGTTATCATA	3.9	—	[30]
LrZH84	STS	Hbsf-1F Hbsf-1R	GTCTGCCAAACTGAAAGGAAG GCAGATTTTCAGTTCATCCTC	0.7	1006	[31]

—:参考文献中没有列出数据

—:Data were not listed in the references

2 结果与分析

2.1 8 个小麦育种亲本的苗期抗叶锈病鉴定和基因推导

L83#-5、贵农 775 和 L201 在苗期对供试的 19 个菌株的侵染型均为“3”或“4”(表 2),因此,这 3 个小麦材料中不含有对所接种的小麦叶锈菌表现抗病反应的抗叶锈基因,而 TcLr16、TcLr26、TcLrB、TcLr3bg、TcLr14b、TcLr23、TcLr25 和 KS96WGRC36 也对供试的 19 个菌株均表现高度感病。因此,不能排除这些材料中含有这 8 个基因(表 2)。L83#-6 与 TcLr1 除对 FHHT、KHJR 和 FDJT 表现低侵染型外,对其他菌株均表现高侵染型,因此,推测 L83#-6 中可能含有 *Lr1*。TM 对供试菌株均表现高抗,测试的近等基因系中 TcLr9、TcLr19、TcLr24 和 TcLr38 也对供试菌株均表现高抗,侵染型模式一致,但 TM 对菌株 NHMT 的反应型比 TcLr9、TcLr19、TcLr24 和 TcLr38 的低,因此,推测 TM 中可能含有 *Lr9*、*Lr19*、*Lr24* 或 *Lr38*,同时不能排除含有其他抗叶锈基因,还可能含有与近等基因系(单基因系)完全不同的抗叶锈基因。贵农 13 号、92R137 和 L/PL2003-1 与测试的任何一个近等基因系(单基因系)的侵染型模式均不同,其中贵农 13 号和 L/PL2003-1 苗期表现出对测试菌株较低的抵抗力,根据基因推导原理,推测这 3 个品种(系)中含有与测试已知基因不同的抗叶锈基因。

2.2 田间成株期抗叶锈病鉴定

L/PL2003-1、L83#-5、L83#-6 和 92R137 的成株期侵染型为“;3”或“;34”,平均严重度小于 30%,属于慢锈型;贵农 775、贵农 13 号和 L201 侵染型为“;34”,平均严重度大于 30%,属中感型;TM 的侵染型为“;”,属于近免疫类型(表 3)。

2.3 小麦抗叶锈基因分子检测

本试验选用与 24 个 *Lr* 基因紧密连锁或共分离的 31 个特异分子标记,对 8 个小麦育种亲本进行了分子检测,结果在供试材料中扩增出 *Lr1*、*Lr2c*、*Lr16*、*Lr28*、*Lr41* 和 *Lr42* 的特异性条带(图 1)。在 L/PL2003-1、L83#-5、L83#-6 和 L201 中扩增出了 *Lr1* 的目的片段,在 L/PL2003-1、贵农 13 号、L201 和 92R137 中扩增出 *Lr28* 特异条带,在 L/PL2003-1、L83#-5、L83#-6、L201 和 92R137 中扩增出 *Lr2c* 的特异带纹,在 L201 中扩增出 *Lr16* 的特异片段,在 TM 中扩增出 *Lr41* 的特异条带,在 L/PL2003-1、L83#-5 和 L83#-6 中扩增出 *Lr42* 的条带,推测这些材料可

能含有与特异条带对应的抗叶锈基因。在这些测试材料中未检测到 *Lr9*、*Lr10*、*Lr12*、*Lr19*、*Lr20*、*Lr21*、*Lr24*、*Lr25*、*Lr26*、*Lr29*、*Lr32*、*Lr34*、*Lr35*、*Lr37*、*Lr38*、*Lr47*、*Lr48* 和 *LrZH84*。8 个小麦育种亲本的综合检测结果见表 3。

3 讨论与结论

本试验采用的 19 个小麦叶锈菌致病小种,对 TcLr16(*Lr16*)、TcLr26(*Lr26*)、TcLrB(*LrB*)、TcLr3bg(*Lr3bg*)、TcLr14b(*Lr14b*)、TcLr23(*Lr23*)、TcLr25(*Lr25*)和 KS96WGRC36(*Lr50*)均表现高侵染型,因此不能确定测试的 8 个小麦育种亲本中是否含有上述近等基因系(单基因系)中所含有的抗叶锈基因。目前,我国很少发现对 *Lr9*、*Lr19*、*Lr24* 和 *Lr38* 有毒力的菌株。因此,根据侵染型对于出现高抗的品种(系)同样也不能确定是否含有这些基因。已确定 *Lr21* 与 *Lr40* 为同一抗叶锈基因^[12],*Lr39* 与 *Lr41* 为同一抗叶锈基因^[44],但苗期鉴定发现 TcLr21(*Lr21*)和 KS89WGRC07(*Lr40*),对测试菌株表现出的反应型有一定差异,KS86WGRC02(*Lr39*)和 KS90WGRC10(*Lr41*)对测试菌株表现出的反应型也有一定差异(表 2),可能是由于不同遗传背景对抗叶锈基因表达的影响所致。因此,为了检测不同背景下的同一基因的存在,含有相应这些基因的近等基因系(单基因系)依旧被采用。

为了更加明确测试材料含有的抗叶锈基因,本试验将近几年新增的可以进行辅助鉴定的分子标记进行了整理,新增加了用于检测 *Lr2c*、*Lr12*、*Lr16*、*Lr41*、*Lr42*、*Lr48* 和 *LrZH84* 的分子标记:*Xgwm261*、*Xgwm251*、*Wmc764*、*Xbarc124*、*Wmc432*、*S3*、*S336*、*Xgwm582* 和 *Hbsf-1*。通过 31 个分子标记辅助鉴定,在测试的 8 个小麦育种亲本中,检测出 *Lr1*、*Lr2c*、*Lr16*、*Lr28*、*Lr41* 和 *Lr42* 分子标记的存在,其中首次在小麦品种中检测到 *Lr41* 的分子标记。

在测试的 8 个小麦育种亲本中,有 4 份含有 *Lr1* 基因,5 份含有 *Lr2c* 基因的分子标记。*Lr1* 的分子标记 WR003 是一个共分离的功能标记,通过检测该标记是否在品种中存在就可以推断品种中是否含有 *Lr1* 基因。在 L/PL2003-1、L83#-5、L83#-6 和 L201 中扩增出了 *Lr1* 的特异目的片段,因此可以推测这 4 份小麦育种材料含 *Lr1*。由于近年来单一品种大面积集中种植及小麦叶锈菌生理小种毒性的变化,*Lr1* 对我国目前流行的大部分小麦叶锈菌的生理小种已经丧失了抗性,*Lr2c* 对我国生理小种的毒性频率也

表 2 39 个鉴别寄主、Thatcher 和 8 个小麦育种亲本对 19 个小麦叶锈菌的苗期侵染型

Table 2 Seedling infection types on 39 differential lines with different *Lr* genes, Thatcher, and 8 wheat breeding parents to 19 pathotypes of *P. triticina*

品种(系) Variety (Line)	致病类型 Pathotype																		
	T	P	P	P	F	N	T	T	T	T	T	T	T	R	K	T	F	S	T
	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	D	D	H	H
TcLr1-RL6003 (<i>Lr1</i>)	4	4	4	4	;1	4	4	4	4	4	4	4	4	3	;3	;3	;4	4	4
TcLr2a-RL6016 (<i>Lr2a</i>)	4	;4	;4	;4	;1	;4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	;4	4	4
TcLr2c-RL6047 (<i>Lr2c</i>)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	;4	4	4	4	4	4
TcLr3-RL6002 (<i>Lr3</i>)	4	4	4	4	4	;4	4	4	4	4	4	3	4	3	4	4	4	;4	4
TcLr9-RL6010 (<i>Lr9</i>)	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4
TcLr16-RL6005 (<i>Lr16</i>)	4	3	4	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4
TcLr24-RL6040 (<i>Lr24</i>)	;1	;4	;4	;1	;1	;1	;4	;4	;4	;1	;4	;4	;4	;4	;1	;4	;4	;4	;4
TcLr26-RL6078 (<i>Lr26</i>)	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
TcLr3ka-RL6007 (<i>Lr3ka</i>)	3	4	;4	4	3	4	4	4	4	4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	4
TcLr11-RL6053 (<i>Lr11</i>)	3	4	4	4	4	;4	;4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	3	4
TcLr17-RL6008 (<i>Lr17</i>)	4	4	4	4	3	;4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
TcLr30-RL6049 (<i>Lr30</i>)	4	4	4	4	4	3	4	3	;4	;1	;4	;4	;1	;4	;4	;4	;4	;4	;4
TcLrB-RL6051 (<i>LrB</i>)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4
TcLr10-RL6004 (<i>Lr10</i>)	4	;4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	;4	4	4	4	;4	4
TcLr14a-RL6013 (<i>Lr14a</i>)	4	4	4	4	4	4	4	4	1	1	;1	4	4	;4	;1	;4	4	4	;4
TcLr18-RL6009 (<i>Lr18</i>)	3	4	;1	3	4	3	4	;1	;1	;1	3	;1	4	3	3	3	4	3	4
TcLr21-RL6043 (<i>Lr21</i>)	3	4	4	4	4	3	4	4	4	;1	;1	;1	;1	;1	;4	;1	4	4	4
TcLr28-RL6079 (<i>Lr28</i>)	;4	;4	;4	;4	;1	;1	;4	4	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
KS90WGRC10 (<i>Lr41</i>)	;1	4	4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;1	;1	;4	4	4	4	4	4	;1	;4
KS91WGRC11 (<i>Lr42</i>)	3	;1	4	4	4	3	3	;1	;1	;1	;4	;4	;4	;4	;1	;4	;4	;4	;4
TcLr3bg-RL6042 (<i>Lr3bg</i>)	4	3	4	4	4	3	3	4	4	4	4	3	4	3	4	4	4	3	4
TcLr14b-RL6006 (<i>Lr14b</i>)	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
TcLr15-RL6052 (<i>Lr15</i>)	1	4	;1	4	4	4	4	4	4	4	4	;1	;1	;1	;4	;4	;1	;4	4
TcLr19-RL6040 (<i>Lr19</i>)	;1	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4
TcLr20-RL6092 (<i>Lr20</i>)	4	3	;1	4	3	3	3	4	;4	;1	;1	4	;1	;1	;4	;4	;4	;1	4
TcLr23-RL6012 (<i>Lr23</i>)	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	3	4	3	4	4	4	4	4	4
TcLr25-RL6084 (<i>Lr25</i>)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
TcLr29-RL6080 (<i>Lr29</i>)	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	;4	;4	;4	4	4	4
TcLr32-RL6086 (<i>Lr32</i>)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	;4	4	4	4	4	4
TcLr33-RL6057 (<i>Lr33</i>)	3	4	1	4	;4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
TcLr36-E84018 (<i>Lr36</i>)	4	4	4	3	4	4	3	4	4	3	;1	4	4	4	4	4	4	;4	4
TcLr38-RL6097 (<i>Lr38</i>)	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;1	;1	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4
KS86WGRC02 (<i>Lr39</i>)	3	;4	4	4	4	3	4	;4	;1	;1	;1	;4	;1	;4	;4	;4	;4	;4	;4
KS89WGRC07 (<i>Lr40</i>)	4	;4	4	4	4	4	4	;4	;4	;1	;1	4	;1	;4	;1	;4	;1	;4	4
TcLr44-RL6147 (<i>Lr44</i>)	4	;4	4	4	4	4	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4
TcLr45-RL6144 (<i>Lr45</i>)	4	4	3	3	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Pavon76 (<i>Lr46</i>)	4	;4	;4	4	;4	;4	;4	4	;1	;1	;4	;1	4	;4	;4	;4	;4	;4	;4
90H450 (<i>Lr47</i>)	;4	4	;4	;4	;4	;4	4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4
KS96WGRC36 (<i>Lr50</i>)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4
Thatcher	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
L/PL2003-1	4	4	;4	4	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
L83#-5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
L83#-6	4	4	4	4	;1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	2	4	2	4	4
贵农 775 Guinong 775	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
贵农 13 号 Guinong 13	4	4	;1	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
L201	4	4	4	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
92R137	3	;4	;4	4	3	3	3	2	4	4	4	4	4	;4	;4	4	;4	4	4
TM	;4	;4	;4	;4	;4	0	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4	;4

“0”:无症状;“;”:不产生夏孢子堆,产生枯死斑点或失绿反应;“1”:夏孢子堆很小,数量很少,常不破裂,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;“4”:夏孢子堆大,周围组织无枯死或褪绿反应。虽有报导 *Lr21 = Lr40*^[12], *Lr39 = Lr41*^[44],但由于遗传背景不同,在这里仍作保留

“0”:No flecks or uredinia,“;”:Hypersensitive flecks,“1”:Small uredinia with necrosis,“2”:Small uredinia with chlorosis,“3”:Moderate size uredinia with chlorosis,“4”:Larger uredinia without necrosis or chlorosis. Here *Lr40* and *Lr41* were kept to use for the different background might effect the infection type, although they were reported *Lr21 = Lr40*^[12] and *Lr39 = Lr41*^[44]

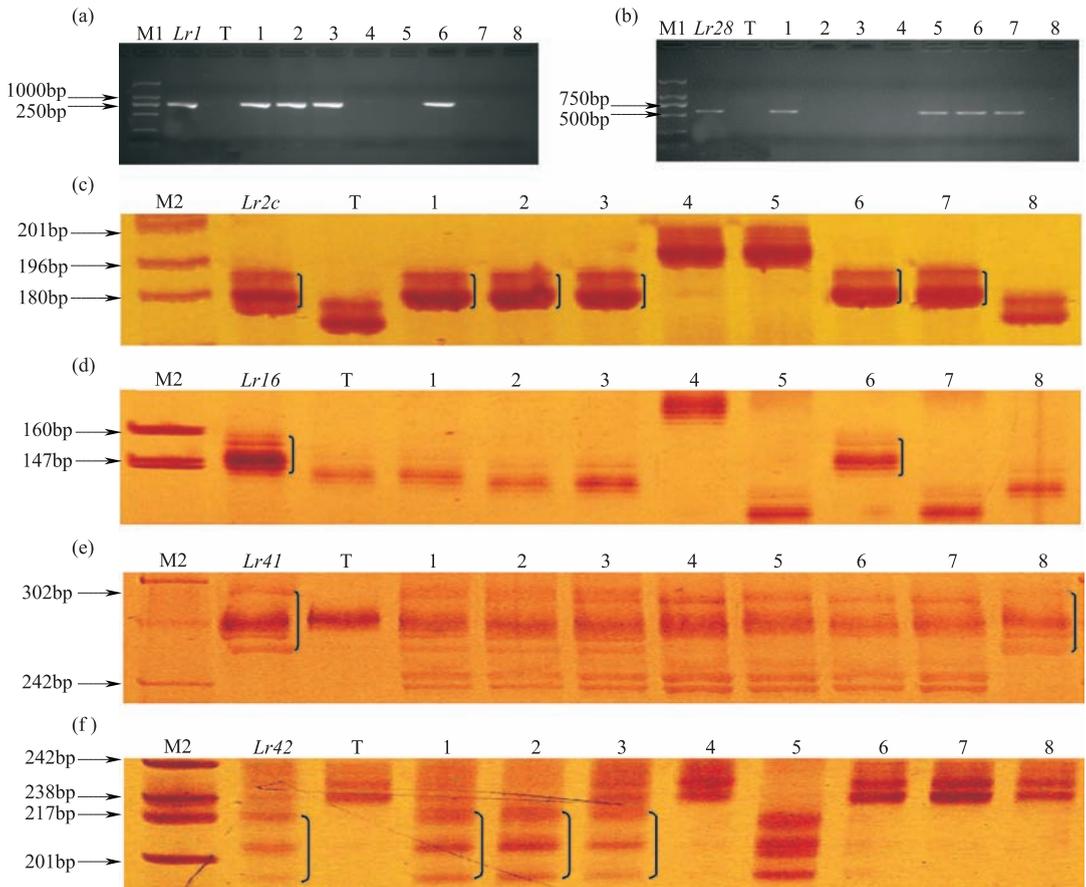
表 3 8 个小麦育种亲本的苗期基因推导、成株期抗叶锈性分析和分子检测结果

Table 3 Postulation and molecular validation of leaf rust resistance genes at seedling stage and resistance identification at a adult stage in 8 wheat breeding parents

品种(系) Variety (Line)	苗期抗病基因推导 Postulation of resistance gene at seedling stage	成株期抗性 Resistance at adult stage			分子检测 Molecular marker detection	综合鉴定结果 Final result
		侵染型 IT	平均严重度(%) Average severity	评价 Evaluation		
L/PL2003-1	N	;3	12.5	SR	<i>Lr1, Lr2c, Lr28, Lr42</i>	<i>Lr1, Lr2c, Lr28, Lr42</i>
L83#-5	N	;34	12.5	SR	<i>Lr1, Lr2c, Lr42</i>	<i>Lr1, Lr2c, Lr42</i>
L83#-6	<i>Lr1</i>	;3	12.5	SR	<i>Lr1, Lr2c, Lr42</i>	<i>Lr1, Lr2c, Lr42</i>
贵农 775	N	;34	43.8	MS	N	N, +
贵农 13 号	N	;34	40.0	MS	<i>Lr28</i>	<i>Lr28</i>
L201	N	;34	38.3	MS	<i>Lr1, Lr2c, Lr16, Lr28</i>	<i>Lr1, Lr2c, Lr16, Lr28</i>
92R137	N	;34	23.3	SR	<i>Lr2c, Lr28</i>	<i>Lr2c, Lr28</i>
TM	<i>Lr9, Lr19, Lr24, 或 Lr38, +</i>	;	-	NIM	<i>Lr41</i>	<i>Lr41, +</i>

N: 未能推出; +: 推导含有未知基因; -: 无病情指数; NIM, SR, MS 分别表示近免疫、慢锈和中感

N: Unknown wheat leaf rust resistance gene, +: Presence of unknown resistance gene, -: Average severity not available, NIM, SR and MS: Nearly immune, slow rusting and moderately susceptible, respectively



1: L/PL2003-1; 2: L83#-5; 3: L83#-6; 4: 贵农 775 (Guinong 775); 5: 贵农 13 号 (Guinong 13); 6: L201; 7: 92R137; 8: TM; T: Thatcher; M1: Marker 2000; M2: pBR322

图 1 *Lr1* (a)、*Lr28* (b)、*Lr2c* (c)、*Lr16* (d)、*Lr41* (e) 和 *Lr42* (f) 对 8 个小麦育种亲本分子检测结果

Fig. 1 The results of the 8 wheat breeding parents based on molecular markers of *Lr1* (a), *Lr28* (b), *Lr2c* (c), *Lr16* (d), *Lr41* (e) and *Lr42* (f)

呈下降趋势,但研究发现这些已丧失抗病性的基因与其他抗病基因复合存在时仍可以提高寄主的抗病性。因此,*Lr1* 和 *Lr2c* 基因仍具有一定的利用价值。

Lr16 基因是苗期抗叶锈基因,近几年来该基因的抗性在逐渐丧失,但是当 *Lr16* 与 *Lr34* 基因复合存在时要比 2 个基因单独存在时表现更高的抗性^[45]。

本研究中 L201 含有 *Lr16* 基因的分子标记,其成株期对测试的混合菌株表现出混合侵染型,且严重程度在 40% 以下,推测 L201 可能含有 *Lr16* 基因,育种工作者应当考虑保留 *Lr16* 基因在优质小麦种质中的抗叶锈潜力。

目前,我国小麦叶锈菌对 *Lr28* 的毒力频率较低,其仍为有效抗性基因。用 *Lr28* 分子标记 *SCS421*₅₇₀ 在 L/PL2003-1、贵农 13 号、L201 和 92R137 中可以扩增出与 *TcLr28* 一致的条带,然而在苗期 L201 对 19 个供试小麦叶锈菌生理小种均表现高感 (IT = “3”或“4”),L/PL2003-1 和贵农 13 号对其中 18 个生理小种表现感病,而 *TcLr28* 在苗期具有一定的抗性,苗期基因推导与分子检测的结果不一致,可能是分子标记 *SCS421*₅₇₀ 与 *Lr28* 遗传距离较远,为 11.1 ± 0.06 cM^[18],不能以此推断 *Lr28* 的肯定存在,或者这些种质中存在 *Lr28* 的抑制因子,还需进一步研究。

Lr41 和 *Lr42* 基因均来源于粗山羊草,对我国生理小种的毒性频率比较低,已应用于小麦育种计划中。TM 在苗期和成株期均表现很好的抗叶锈性,通过分子标记辅助鉴定,推测其可能含有 *Lr41*,但是通过苗期基因推导,发现 TM 对小麦叶锈菌 PHTP 和 PHKS 表现出低侵染型,而 KS90WGRC10 则对其表现出高侵染型,因此推测 TM 对小麦叶锈菌的抗性并不是仅依赖于 *Lr41*,还存在其他抗叶锈基因。由于本研究所用基因推导的近等基因系(单基因系)和分子标记数量有限,未能推测出其可能含有的其他抗叶锈基因。TM 表现出全生育期抗病性,因此推测决定其抗叶锈性的基因应该是主效基因,该基因可能是本研究未测试的已知抗病基因或新基因。

Lr42 为全生育期抗病基因,其对小麦增产、增重及种粒大小等农艺性状发挥了显著的作用^[46],因此,该基因具有很高的利用价值。分子检测发现在 L/PL2003-1、L83 #5 和 L83 #6 中可以扩增出与 *Lr42* 分子标记一致的条带,推测其可能含有 *Lr42*,但这 3 个小麦育种亲本在苗期测试的反应型均高于 KS91WGRC11 的反应型,推测可能是遗传背景不同或存在基因的抑制因子造成的,具体这 3 个小麦材料是否含有 *Lr42* 基因,还需要通过聚类分离群体和等位性检测进行进一步测试。

贵农 13 号和贵农 775 由原贵州大学张庆勤教授通过远缘杂交培育而成。贵农 13 号是由小黑麦下山 3 号/野生燕麦//硬粒小麦育成,该远缘杂交后代具有野生燕麦的抗病、抗逆性的遗传性状^[47]。贵农 775 是利用节节麦/光稃野燕麦//偏凸山羊草/硬

粒小麦远缘杂交育成的优良抗源材料,对白粉病、条锈病、全蚀病以及叶枯病具有比较好的抗性^[48]。经田间调查,贵农 13 号和贵农 775 具有较好的农艺性状,植株的株高在 40 ~ 50 cm 之间,可抗倒伏,麦穗有芒,子粒饱满,但是本研究发现贵农 13 号和贵农 775 在苗期对试验使用的小麦叶锈菌表现出高侵染型,无法进行苗期抗叶锈基因推导,利用现有的分子标记进行检测,在贵农 775 中未能检测到与 31 个抗病基因紧密连锁或共分离的分子标记,并且通过对其进行成株期抗叶锈性鉴定,发现这 2 个品种对小麦叶锈菌的抗性较差,属于中感品种,因此,建议育种工作者在育种时不做抗叶锈资源应用。

普通小麦—簇毛麦 T6VS · 6AL 易位系 92R137 是南京农业大学刘大钧教授等通过属间杂交、幼胚抢救、回交等方式选育而成的小麦新品系,其系谱为扬麦 5 号/4/γ80-1/簇毛麦//宁麦 6 号/3/扬麦 2 号,该品系含有抗条锈基因 *Yr26* 和抗白粉基因 *Pm21*,对小麦条锈病和白粉病表现出较高的抗性^[49-50]。本研究发现 92R137 在苗期对强优势致病菌株表现出一定的抗叶锈性,成株期具有慢锈性,分子检测发现含有 *Lr2c* 和 *Lr28* 的分子标记,在育种中可以利用抗病基因聚合以及 92R137 良好的农艺性状育出更好的高产、抗病的新品种。

本研究初步探测了 8 个小麦育种亲本的抗叶锈性,测试的 8 份种质中含有 *Lr1*,可能含有 *Lr2c*、*Lr16*、*Lr28*、*Lr41* 和 *Lr42*。这些测试材料在抗叶锈病育种中具有一定的应用价值,其中 TM 在苗期和成株期均对小麦叶锈菌表现出很好的抗性,推荐在小麦抗叶锈育种中应用。

致谢:感谢甘肃省植物保护研究所曹世勤研究员提供小麦叶锈病近年在甘肃地区危害的相关数据。

参考文献

- [1] Kolmer J A. Genetics of resistance to wheat leaf rust [J]. Annu Rev Phytopathol, 1996, 34: 435-455
- [2] Herrera-Foessel S A, Huerta-Espino J, Calvo-Salazar V, et al. *Lr72* confers resistance to leaf rust in durum wheat cultivar Atil C2000 [J]. Plant Dis, 2014, 98(5): 631-635
- [3] Qiu J W, Schürch A C, Yahiaoui N, et al. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat [J]. Theor Appl Genet, 2007, 115: 159-168
- [4] 张娜, 闫红飞, 张英春, 等. 小麦抗叶锈病基因 *Lr2c* 的 SSR 标记 [J]. 农业生物技术学报, 2009, 17(1): 148-152
- [5] Gupta S K, Charpe A, Koul S, et al. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf-rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat [J]. Genome, 2005, 48: 823-830
- [6] Schachermayr G, Siedler H, Gale M D, et al. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resist-

- ance gene of wheat[J]. *Theor Appl Genet*,1994,88:110-115
- [7] Schachermayr G, Feuillet C, Keller B. Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds[J]. *Mol Breeding*,1997,3:65-74
- [8] Singh S, Bowden R L. Molecular mapping of adult-plant race-specific leaf rust resistance gene *Lr12* in bread wheat[J]. *Mol Breeding*,2011,28:137-142
- [9] McCartney C A, Somers D J, McCallum B D, et al. Microsatellite tagging of the leaf rust resistance gene *Lr16* on wheat chromosome 2BSc[J]. *Mol Breeding*,2005,15:329-337
- [10] Gupta S K, Charpe A, Prabhu K V, et al. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat[J]. *Theor Appl Genet*,2006,113:1027-1036
- [11] Neu C, Stein N, Keller B. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat[J]. *Genome*,2002,45:737-744
- [12] Huang L, Gill B S. An RGA-like marker detects all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat[J]. *Theor Appl Genet*,2001,103:1007-1013
- [13] Schachermayr G M, Messmer M M, Feuillet C, et al. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat[J]. *Theor Appl Genet*,1995,90:982-990
- [14] Gupta S K, Charpe A, Koul S, et al. Development and validation of SCAR markers co-segregating with an *Agropyron elongatum* derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat[J]. *Euphytica*,2006,150:233-240
- [15] Singh A, Pallavi J K, Gupta P, et al. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene *Lr25* in wheat[J]. *J Appl Genet*,2012,53:19-25
- [16] Chai J F, Zhou R H, Jia J Z, et al. Development and application of a new codominant PCR marker for detecting 1BL·1RS wheat-rye chromosome translocations[J]. *Plant Breeding*,2006,125:302-304
- [17] Froidmont D D. A co-dominant marker for the 1BL/1RS wheat-rye translocation via multiplex PCR[J]. *J Cereal Sci*,1998,27:229-232
- [18] Cherukuri D P, Gupta S K, Charpe A, et al. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat[J]. *Euphytica*,2005,143:19-26
- [19] Tar M, Purnhauser L, Csösz L, et al. Identification of molecular markers for an efficient leaf rust resistance gene (*Lr29*) in wheat[J]. *Acta Biol Szeged*,2002,46:133-134
- [20] Thomas J, Nirmalgoda S, Hiebert C, et al. Genetic markers and leaf rust resistance of the wheat gene *Lr32*[J]. *Crop Sci*,2010,50:2310-2317
- [21] 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]. *Theor Appl Genet*,2006,114:21-30
- [22] Lagudah E S, Krattinger S G, Herrera-Foessel S, et al. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens[J]. *Theor Appl Genet*,2009,119:889-898
- [23] Gold J, Harder D, Townley-Smith F, et al. Development of a molecular marker for rust resistance genes *Sr39* and *Lr35* in wheat breeding lines[J/L]. *Electron J Biotechnol*,1999,2(1):35-40
- [24] Helguera M, Khan I A, Kolmer J, et al. PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines[J]. *Crop Sci*,2003,43:1839-1847
- [25] 闫红飞, 杨文香, 褚栋, 等. 小麦抗叶锈基因 *Lr38* 的一个新标记[J]. *中国农业科学*,2008,41(11):3604-3609
- [26] Sun X C, Bai G H, Carver B F. Molecular markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr41*[J]. *Mol Breeding*,2009,23:311-321
- [27] Sun X C, Bai G H, Carver B F, et al. Molecular mapping of wheat leaf rust resistance gene *Lr42*[J]. *Crop Sci*,2010,50:59-66
- [28] Helguera M, Khan I A, Dubcovsky J. Development of PCR markers for the wheat leaf rust resistance gene *Lr47*[J]. *Theor Appl Genet*,2000,100:1137-1143
- [29] Samsampour D, Zanjani B M, Pallavi J K, et al. Identification of molecular markers linked to adult plant leaf rust resistance gene *Lr48* in wheat and detection of *Lr48* in the Thatcher near-isogenic line with gene *Lr25*[J]. *Euphytica*,2010,174:337-342
- [30] Zhao X L, Zheng T C, Xia X C, et al. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *LrZH84* in Chinese wheat line Zhou 8425B[J]. *Theor Appl Genet*,2008,117:1069-1075
- [31] Zhou Y, Xia X C, He Z H, et al. Fine mapping of leaf rust resistance gene *LrZH84* using expressed sequence tag and sequence-tagged site markers, and allelism with other genes on wheat chromosome 1B[J]. *Phytopathology*,2013,103:169-174
- [32] Stepień L, Golka L, Chekłowski J. Leaf rust resistance genes of wheat; identification in cultivars and resistance sources[J]. *J Appl Genet*,2003,44:139-149
- [33] Singh R, Datta D, Singh S, et al. Marker-assisted selection for leaf rust resistance genes *Lr19* and *Lr24* in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *J Appl Genet*,2004,45:399-403
- [34] Blaszczyk L, Kramer I, Ordon F, et al. Validity of selected DNA markers for breeding leaf rust resistant wheat[J]. *Cereal Res Commun*,2008,36:201-213
- [35] Vida G, Gál M, Uhrin A, et al. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance[J]. *Euphytica*,2009,170:67-76
- [36] 杨文香. 21 个小麦品种(系)抗叶锈性基因推导[J]. *河北农业大学学报*,2000,23(3):69-72
- [37] Li Z F, Xia X C, He Z H, et al. Seedling and slow rusting resistance to leaf rust in Chinese wheat cultivars[J]. *Plant Dis*,2010,94:45-53
- [38] 丁艳红, 刘欢, 师丽红, 等. 28 个小麦微核心种质抗叶锈性分析[J]. *作物学报*,2010,36(7):1126-1134
- [39] 师丽红, 张娜, 胡亚亚, 等. 10 个小麦新品种(系)抗小麦叶锈性评价[J]. *中国农业科学*,2011,44(14):2900-2908
- [40] 胡亚亚, 张娜, 李林懋, 等. 14 个小麦品种(系)抗叶锈性分析[J]. *作物学报*,2011,37(12):2158-2166
- [41] 赵丽娜, 任晓娣, 胡亚亚, 等. 23 份中国小麦微核心种质抗叶锈性评价[J]. *中国农业科学*,2013,46(3):441-450
- [42] Roelfs A P, Singh R P, Saari E E. Rust diseases of wheat: concepts and methods of disease management[M]. Mexico, DF: CIMMYT,1992:7-14
- [43] Dubin H J, Johnson R, Stubbs R W. Postulated genes for resistance to strip rust in selected CIMMYT and related wheats[J]. *Plant Dis*,1989,73:472-475
- [44] Singh S, Franks C D, Huang L, et al. *Lr41*, *Lr39*, and a leaf rust resistance gene from *Aegilops cylindrica* may be allelic and are located on wheat chromosome 2DS[J]. *Theor Appl Genet*,2004,108:586-591
- [45] German S E, Kolmer J A. Effect of gene *Lr34* in the enhancement of resistance to leaf rust of wheat[J]. *Theor Appl Genet*,1992,84:97-105
- [46] Martin J N, Carver B F, Hunger R M, et al. Contributions of leaf rust resistance and awns to agronomic and grain quality performance in winter wheat[J]. *Crop Sci*,2003,43:1712-1717
- [47] 张庆勤. 黔型小麦三系及常规品种选育技术; 中国, CN1041086[P]. 1990-04-11
- [48] 张庆勤. 小麦远缘杂交中兼抗育种方法研究[J]. *西南农业学报*,1999,12(1):32-38
- [49] 曹世勤, 金社林, 李继平. 小麦抗病种质资源—92R137[J]. *农业科技与信息*,1998,19(9):24
- [50] 齐莉莉, 陈佩度, 刘大钧, 等. 小麦白粉病的新抗源普通小麦—簇毛麦易位系[J]. *作物品种资源*,1994(2):52-53