

网络出版时间:2026-04-20

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260420.0951.002

## 小麦抗叶锈病基因*Lr15*的分子定位

李月婷,李帅杰,高璞,王新海,刘晓婷,赵欣阳,王硕,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:**引入抗锈病基因是防治小麦叶锈病最有效的措施,小麦抗叶锈病基因*Lr15*对中国小麦叶锈菌多数生理小种表现抗性,解析该基因遗传特性,明确其染色体位置,将为分子标记辅助育种和基因克隆奠定基础。本研究首先利用13个锈病生理小种对携带*Lr15*的材料RL6052进行苗期抗性鉴定,以RL6052与感病品种Thatcher杂交构建F<sub>2</sub>群体(257单株),接种PHST小种进行抗性鉴定,利用16K SNP扫描芯片分析抗感池DNA对*Lr15*进行初步定位,在定位区间内开发SSR及STS标记,构建遗传连锁图谱。结果表明,RL6052对12个锈病生理小种表现高抗;遗传分析显示,F<sub>2</sub>群体抗感分离比为192:65,符合3:1( $\chi^2_{3,1}=0.012$ ),证明其为单显性基因;16K SNP芯片扫描结果初步将*Lr15*定位于2DS染色体的60.16~87.26 Mb区间(中国春参考基因组V1.0);在该区间进一步开发标记将*Lr15*定位于标记ZBSF63.7与STS64.4之间,物理区间为61.27~62.02 Mb,遗传距离分别为0.17和0.58 cM,其中标记ZBSF2D63.9和ZBSF2D63.92与*Lr15*共分离。本研究将有效抗病基因*Lr15*精确定位于2DS染色体上且开发了与其紧密连锁的分子标记,为该基因的进一步克隆奠定了基础,与其紧密连锁的分子标记可用于标记辅助选择培育抗病品种。

**关键词:**小麦抗叶锈病基因; SSR标记; 基因定位

**中图分类号:**S512.1;S330

**文献标识码:**A

**文章编号:**1009-1041(2026)07-0879-06

## Molecular Mapping of Leaf Rust Resistance Gene *Lr15* in Wheat

LI Yueting, LI Shuaijie, GAO Pu, WANG Xinhai, LIU Xiaoting, ZHAO Xinyang,  
WANG Shuo, ZHANG Peipei, LI Zaifeng

(College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071000, China)

**Abstract:** Using resistance genes is the most effective measure to control wheat leaf rust. The wheat leaf rust resistance gene *Lr15* showed resistance to most *Puccinia triticina* (*Pt*) races in China. Further confirmation of the genetic characteristics and position of *Lr15* will lay a foundation for marker-assisted breeding and gene cloning. Firstly 13 *Pt* races were used to test the seedling resistance line RL6052 with *Lr15*. Furthermore, 257 F<sub>2</sub> plants derived from a cross between RL6052 and the susceptible cultivar Thatcher were inoculated with race PHST for resistance evaluation, and bulked segregant analysis using a 16K SNP array was performed for preliminary mapping of *Lr15*. Finally, SSR and STS markers were developed within the target region to construct a genetic linkage map for *Lr15*. The results showed that RL6052 was highly resistant to 12 races. Genetic analysis revealed that the ratio between resistant to susceptible was 192:65 in the F<sub>2</sub> population, fitting a 3:1 ratio( $\chi^2_{3,1}=0.012$ ), indicating monogenic dominant inheritance. *Lr15* was mapped on a 60.16–87.26 Mb physical interval on chromosome 2DS in the Chinese Spring reference genome(version 1.0) using a 16K SNP array. More markers were developed in this interval and *Lr15* was mapped between markers ZBSF63.7 and STS64.4, with a physical interval of 61.27–62.02 Mb, and genetic distances of 0.17 and 0.58 cM,

收稿日期:2025-11-13

修回日期:2026-03-21

基金项目:国家重点研发计划项目(2023YFD1201002-02);国家自然科学基金项目(32161143007,32572342)

第一作者 E-mail:2968880570@qq.com(李月婷)

通讯作者 E-mail:lzf7551@aliyun.com(李在峰)

respectively. Two markers ZBSF2D63. 9 and ZBSF2D63. 92 were co-segregated with *Lr15*. In this study, the effective resistance gene *Lr15* was precisely mapped on chromosome 2DS and closely linked markers were also developed, which laid a foundation for further cloning of this gene, and the closely linked markers can be used for marker-assisted selection for breeding resistant cultivars.

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

小麦(*Triticum aestivum* L.)是中国最重要的粮食作物之一,在多种气候条件下均可种植,小麦产量的稳定增加对中国农业生产至关重要。小麦叶锈病是影响小麦产量的重要病害,如遇到适宜环境和新毒性小种产生时,很容易造成小麦叶锈病大爆发,导致减产<sup>[1-3]</sup>。化学防治虽速效且短期防效好,但长期使用存在诸多弊端,不仅增加农民投入成本,而且单一化学药剂会使病菌产生抗药性,降低防治效果,化学药剂残留还会污染环境。相较而言,种植抗病品种是防治小麦叶锈病最经济、有效且环保的方法<sup>[4-6]</sup>。当前,中国小麦品种中所含有效抗叶锈病基因较少<sup>[7]</sup>。因此,挖掘、定位和克隆小麦有效抗病基因,并利用基因聚合培育持久抗病品种是小麦抗病研究的重要任务。

迄今,在小麦及其近缘物种中已经发现 100 多个抗叶锈病基因,其中有 85 个抗叶锈病基因被正式命名<sup>[8]</sup>,*Lr1*<sup>[9]</sup>、*Lr9*<sup>[10]</sup>、*Lr10*<sup>[11]</sup>、*Lr13*<sup>[12]</sup>、*Lr14a*<sup>[13]</sup>、*Lr21*<sup>[14]</sup>、*Lr22a*<sup>[15]</sup>、*Lr34*<sup>[16]</sup>、*Lr42*<sup>[17]</sup>、*Lr47*<sup>[18]</sup>、*Lr67*<sup>[19]</sup>和*Lr85*<sup>[20]</sup>等 12 个基因已被成功克隆。被命名的基因中大多数为苗期抗性基因,具有小种专化抗性特点,易因叶锈菌小种变异而丧失抗性,例如*Lr1*、*Lr26*已基本丧失抗性。当前生产上仍有抗性的苗期抗性基因有*Lr9*、*Lr19*、*Lr24*、*Lr25*、*Lr47*和*Lr51*等<sup>[21]</sup>。已命名的成株期抗病基因有*Lr12*、*Lr13*、*Lr22a*、*Lr22b*、*Lr34*、*Lr35*、*Lr37*、*Lr46*、*Lr48*、*Lr49*、*Lr67*、*Lr68*、*Lr74*、*Lr75*、*Lr77*和*Lr78*<sup>[22]</sup>,其中*Lr34*、*Lr46*、*Lr67*和*Lr68*为成株期慢锈基因,具有一因多效的特点,能同时兼抗条锈、秆锈、白粉和叶枯病等多种病害<sup>[23-24]</sup>。目前很多主效基因在生产上已丧失抗性,因而持续发掘新的抗病基因资源、精准定位关键基因并进行克隆,进一步通过多基因聚合育种策略培育广谱持久抗病新种质,是防控小麦叶锈病蔓延、保障小麦高产稳产的核心举措。

现今最常见的基因克隆方法是基于精细定位的图位克隆<sup>[25]</sup>和高通量测序的快速克隆<sup>[26]</sup>技术,而混池分离群体分组分析法(即BSA)及突变

体RNA-Seq技术也是定位和克隆小麦抗病基因<sup>[27]</sup>的有效技术。

通过苗期抗性鉴定发现,抗叶锈病基因*Lr15*对中国大部分叶锈菌生理小种仍具有较好抗性。本试验利用RL6052(*Lr15*)和Thatcher杂交并自交获得的257个F<sub>2</sub>单株为材料,通过苗期表型鉴定,建立抗感小群体,结合SNP扫描芯片和SSR标记等方法,以定位抗叶锈病基因*Lr15*。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

植物材料:感病对照郑州5389,携带抗性基因*Lr15*的抗病亲本RL6052,感病亲本Thatcher(由CIMMYT提供),及以携带抗病基因的RL6052(*Lr15*)为母本、Thatcher为父本进行杂交、自交获得的257个F<sub>2</sub>单株。

菌种材料:选取PHST、FHGO①、FHJO、THST、PHTT、FHGS①、PHIS、FGJO、KHGT、FHGO①、FHGS②、FHKR、TGKT等13个来自中国不同小麦主产区且具有不同毒力的叶锈菌生理小种,经接菌并单孢分离纯化后用于苗期抗性鉴定。叶锈菌生理小种按照Long等<sup>[28]</sup>提出的小麦叶锈菌生理小种三字母命名系统及后来扩展成的四字母命名法进行命名,其中*Lr15*低毒小种PHST用于鉴定RL6052(*Lr15*)/Thatcher的F<sub>2</sub>代群体。本研究所需叶锈菌种均由河北农业大学植物保护学院小麦锈病实验室提供。

### 1.2 RL6052与F<sub>2</sub>代群体的苗期抗叶锈性鉴定及遗传分析

将*Lr15*的载体材料RL6052、感病亲本Thatcher以及感病对照郑州5389播种于小花盆内,每盆种植6~8粒,培养至一叶一心期,采用扫抹法分别将13个叶锈菌生理小种接种到以上材料,在黑暗条件下对接种后的小麦材料进行密封保湿16~18h,随后将其置于温室(25℃左右)培养,待感病对照郑州5389充分发病(接种后10d),对供试材料进行侵染型鉴定。依据Roelfs等<sup>[29]</sup>加以改进的7级标准进行抗叶锈侵染型鉴定。

1.3 F<sub>2</sub> 代群体的抗叶锈鉴定及遗传分析

将抗病亲本 RL6052 (*Lr15*)、感病亲本 Thatcher 及其 F<sub>2</sub> 代群体单株、感病对照郑州 5389 种植在塑料穴盘(8 cm×16 cm),其中 RL6052 (*Lr15*)、Thatcher 和郑州 5389 均种植 6~8 粒, F<sub>2</sub> 单株全部点播,幼苗一叶一心时接种*Lr15* 的无毒生理小种 PHST,待感病对照完全发病时依据 1.2 中分级标准进行侵染型调查。统计 F<sub>2</sub> 群体的抗、感单株数,通过卡方检测确定抗感分离比例,以明确其抗性遗传规律。

1.4 抗感小群体的构建及分子标记的筛选

根据 Hao 等<sup>[30]</sup>提出的优选小群体法结合苗期抗性鉴定结果,筛选 10 个抗病单株及 10 个感病单株组成抗感小群体,提取小群体 DNA 并送至石家庄博瑞迪生物技术有限公司进行小麦 16K SNP 芯片扫描,以确定抗叶锈基因 *Lr15* 所在染色体位置,根据检测到的高置信度多态性 SNP 富集的染色体区间和 IWGSC 公布的 CS Ref Seq V2.1 (2021)的中国春小麦基因组序列信息,使用实验室自主研发的 WEKits 软件(<https://github.com/GP-sir/wekits/releases>)设计 SSR 引物,在 URGI blast 筛选仪在目标基因所在染色体的引物序列,开发与抗叶锈基因 *Lr15* 连锁的分子标记。所有特异性标记引物均由北京擎科生物科技股份有限公司合成。

1.5 分子标记检测

1.5.1 小麦叶片全基因组 DNA 提取

利用 CTAB 法<sup>[31]</sup>对抗病亲本 RL6052 (*Lr15*)、感病亲本 Thatcher 以及 257 个 F<sub>2</sub> 单株提取基因组 DNA,DNA 样品稀释到 50 ng·μL<sup>-1</sup> 标准浓度,保存用于后续试验。

1.5.2 PCR 扩增及电泳检测

扩增体系为 10 μL;DNA 模板 1 μL,2×Tap PCR Mix 5 μL, 5 μmol·L<sup>-1</sup> 正/反向引物各 0.5 μL,ddH<sub>2</sub>O 3 μL。

PCR 扩增程序:94℃预变性 5 min;94℃变

性 45 s,55℃退火 45 s,72℃延伸 45 s,共 35 个循环;72℃延伸 10 min,4℃保存产物。不同引物退火温度略有变化。

PCR 扩增产物用 8%聚丙烯酰胺凝胶电泳检测,电泳仪电压设置为 220 V,3 h 后使用银染显色,拍照后统计带型,对统计结果进行分析。

1.6 连锁分析及遗传图谱的构建

使用 QTL IciMapping 4.2 对室内苗期表型数据结合 SSR 标记基因型数据进行遗传连锁分析,用 Map Chart 2.3 软件绘制遗传连锁图。

2 结果与分析

2.1 RL6052 (*Lr15*)及 F<sub>2</sub> 群体的苗期抗叶锈鉴定及遗传分析

苗期鉴定结果(表 1)显示,RL6052 (*Lr15*)对供试的 13 个叶锈菌生理小种中的 12 个表现高抗,Thatcher 表现高感,可以初步推测*Lr15* 为有效的苗期抗叶锈病基因。

为进一步明确其遗传特性,采用低毒力小种 PHST 对 F<sub>2</sub> 群体接种鉴定,结果(表 2)表明,F<sub>2</sub> 群体中有 192 个抗病单株(IT:1)和 65 个感病单株(IT:4),卡方检验符合一对显性基因的分离比例( $\chi^2_{3,1}=0.012$ )。

2.2 抗叶锈病基因 *Lr15* 紧密连锁分子标记的开发与检测

在 RL6052 (*Lr15*)/Thatcher 的 F<sub>2</sub> 群体中选 10 株抗病、10 株感病单株建立抗感小群体,经 16K SNP 芯片扫描,在抗感小群体间检测到 SNP 富集于小麦 2DS 染色体,对应中国春参考基因组序列 V1.0 的 60.16~87.26 Mb 区间。在 2DS 染色体上共设计 200 对 SSR 标记、6 对 STS 标记,对双亲及抗、感小群体进行多态性筛选,发现 6 个 SSR 标记、1 个 STS 标记在抗感亲本及抗感小群体之间可以扩增出稳定清晰的多态性片段(图 1、2),其引物序列见表 3。

表 1 苗期叶锈菌小种侵染型统计  
Table 1 Infection types to *Puccinia triticina* (*Pt*) pathotypes

| 材料<br>Material         | 叶锈菌苗期小种侵染型 Infection types to <i>Pt</i> pathotypes |       |      |      |      |       |      |      |      |       |       |      |      |
|------------------------|----------------------------------------------------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|-------|-------|------|------|
|                        | PHST                                               | FHGQ① | FHJQ | THST | PHTT | FHGS① | PHJS | FGJQ | KHGT | FHGQ② | FHGS② | FHKR | TGKT |
| RL6052 ( <i>Lr15</i> ) | ;                                                  | ;     | ;    | 4    | ;    | 1     | 2    | ;    | 1    | 0     | ;     | 1    | ;    |
| Thatcher               | 4                                                  | 3     | 3    | 4    | 4    | 4     | 4    | 4    | 4    | 4     | 3     | 3    | 4    |

四字母命名相同、后缀以①②区分的两个生理小种,为同一生理小种经单孢纯化后所划分的不同类型。  
Two physiological races with the same four-letter designation and differentiated by suffixes ① and ② represent distinct types derived from single-spore purification of the same physiological race.

表 2 供试材料对叶锈菌生理小种 PHST 的抗性分析

| Table 2 Resistance analysis of the tested materials to the <i>Puccinia triticina</i> pathotype PHST |           |                                                |     |   |    |       |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|------------------------------------------------|-----|---|----|-------|
| 材料 Material                                                                                         | 总株数 Total | 侵染型的植株数量 Quantity of different infection types |     |   |    |       |
|                                                                                                     |           | 0                                              | 1   | 2 | 3  | 4     |
| Thatcher                                                                                            | 6         |                                                |     |   |    | 6     |
| RL6052( <i>Lr15</i> )                                                                               | 6         | 6                                              |     |   |    |       |
| F <sub>2</sub>                                                                                      | 257       |                                                | 192 |   | 65 | 0.012 |

表 3 SSR 及 STS 标记引物序列

| Table 3 Primer sequences of SSR and STS markers |                             |                         |
|-------------------------------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| 标记 Marker                                       | 引物序列 Primer sequence(5'-3') |                         |
|                                                 | 正向 Forward                  | 反向 Reverse              |
| ZBSF2D59.8                                      | ATGGGTCATGAGGGTACCAA        | TCGTCAAGGTCTGGA AAAAAGA |
| ZBSF2D61.4                                      | AAACTACGTGTTGTGTGCCG        | GGCCTGAGTAGCTCAGCAAT    |
| ZBSF2D63.7                                      | GCCCATGCTNCCGTAATGAG        | AAGGAATCTAACAAGAGCGCC   |
| ZBSF2D63.9                                      | GGTGCTAGCTAGTTGGACCG        | AGCCAAGTTGAATGGGTTTG    |
| ZBSF2D63.92                                     | TGCACATGGTAATTAAACACA       | CAGATGAGGTCAATTAGGACA   |
| STS64.4                                         | CCTTCTACCTCGCATTGAACT       | GCCTGTTGGGAGATGGACA     |
| ZBSF2D64.5                                      | GCAAAACGACTAAGTTAAGCA       | AATAGAAAAATGCGAGTACCA   |

2.3 抗叶锈病基因 *Lr15* 高密度遗传连锁图谱的构建

首先利用上述 7 个特异性标记对 RL6052(*Lr15*)/Thatcher 的 257 个 F<sub>2</sub> 单株进行检测,根据检测结果,利用 QTL IciMapping 4.2 和 MapChart 2.3 软件计算分子标记与 *Lr15* 的遗传距离并绘制高密度

遗传连锁图谱,远端标记 ZBSF59.8 和 ZBSF64.5 将 *Lr15* 定位 57.32~64.04 Mb(CS Ref Seq V 1.0)的物理区间内。其中,两侧最近标记 ZBSF63.7 和 STS64.4 进一步将基因锁定在物理区间 61.27~62.02 Mb 范围内,跨度为 0.75 Mb(CS Ref Seq V1.0),遗传距离分别为 0.17 和 0.58 cM,共计 0.75 cM;ZBSF2D63.9、ZBSF2D63.92 两个标记与 *Lr15* 共分离(图 3)。

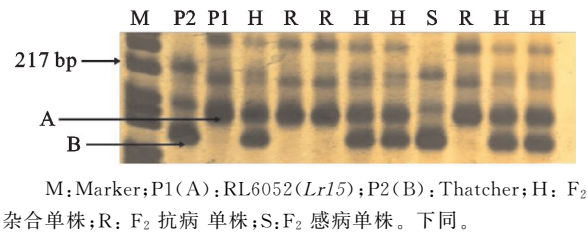


图 1 SSR 标记 ZBSF2D59.8 对 F<sub>2</sub> 群体部分检测结果  
Fig. 1 Electrophoresis patterns of the SSR marker ZBSF2D59.8 in the F<sub>2</sub> population

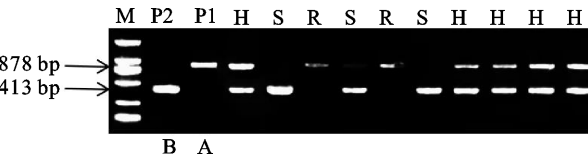


图 2 STS 标记 STS64.4 在 F<sub>2</sub> 群体的部分电泳结果  
Fig. 2 Electrophoresis patterns of the STS marker STS64.4 in the F<sub>2</sub> population.

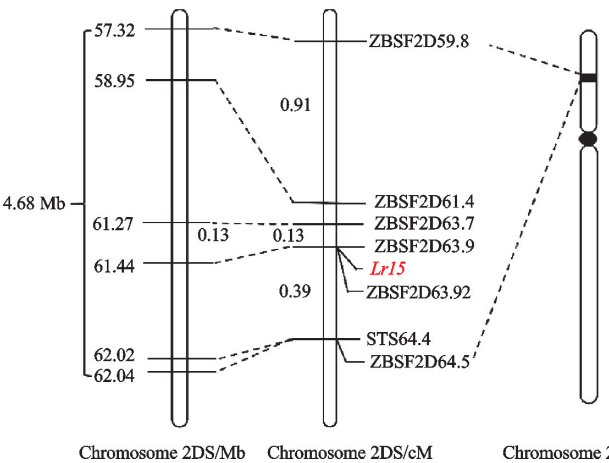


图 3 小麦抗叶锈病基因 *Lr15* 的遗传连锁图谱  
Fig. 3 Genetic linkage map of the wheat leaf rust resistance gene *Lr15*

### 3 讨论

抗叶锈病基因 *Lr15* 最早由 McIntosh 等在普通小麦材料 Kenya W1483 中发现,初步定位于 2D 染色体短臂 (2DS),且表现出较好的苗期抗性。然而,长期以来该基因缺乏精确的定位信息,该基因在抗病育种中的高效利用受到限制。虽然 Dholakia 等<sup>[32]</sup>将 *Lr15* 定位于 2DS 上,并报道基因两侧标记为 *Xgwm4562* 和 *Xgwm102*,但本研究通过搜索仅找到 *Xgwm102* 的标记序列。通过对序列进行 BLAST 比对,该标记的物理位置对应 (CS Ref Seq V2.1) 74 808 494 bp 物理位置。利用 *Xgwm102* 标记对本研究中的双亲及  $F_2$  群体进行检测,结果显示,该标记在抗感亲本间无多态性,表明其在当前遗传背景下不适用于 *Lr15* 的标记定位。

小麦 2DS 染色体上已报道多个抗叶锈病基因,包括 *Lr2* 系列 (*Lr2a*、*Lr2b*、*Lr2c*、*Lr2d*)、*Lr22* (*Lr22a*、*Lr22b*) 及 *Lr39* 等。本研究通过苗期接菌鉴定表明, *Lr15* 与这些基因的表现存在显著差异。其中,位于 2DS 的 *Lr22a* 已于 2017 年被成功克隆,该基因编码卷曲螺旋-核苷酸结合位点-亮氨酸重复 (CC-NBS-LRR) 类蛋白;*Lr22b* 同样属于小种专化抗性的 APR 基因,来源于普通小麦<sup>[33]</sup>,其抗性谱与 *Lr15* 有明显不同;*Lr39* 来源于粗山羊草,是苗期抗性基因,定位于 2DS 端体附近,与 *Lr15* 的位置显著不同。尽管 Luigi 等<sup>[34]</sup>认为 *Lr15* 与 *Lr2* 可能为拟等位基因,本研究通过生理小种接种进行抗叶锈鉴定,明确 2 个基因具有不同的抗谱,例如当接种生理小种 KHGT 和 TGKT 时, *Lr2a* 的侵染型为 3+, 而 *Lr15* 的侵染型为;1,这一结果为两者为独立的抗病基因提供了直接证据,但其二者是否为等位基因仍需进一步验证。

本研究在 2DS 上完成 *Lr15* 的遗传与物理定位,获得 2 个与其共分离的标记,为基因图位克隆奠定了基础。下一步将进一步扩大群体精细定位该基因,同时结合突变体测序可进一步筛选候选基因。所开发的紧密连锁分子标记可用于分子标记辅助选择,加速抗叶锈病小麦新品种的培育进程。

#### 参考文献:

- [1] KNOTT D R. The transfer of rust resistance from alien species to wheat [M]//The Wheat Rusts—Breeding for Resistance. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg, 1989:162.
- [2] WELLINGS C R. Global status of stripe rust: A review of historical and current threats [J]. *Euphytica*, 2011, 179(1):129.
- [3] ZHANG P P, LAN C X, ASAD M A, *et al.* QTL mapping of adult-plant resistance to leaf rust in the Chinese landraces Pingyuan 50/Mingxian 169 using the wheat 55K SNP array [J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(7):98.
- [4] 高倩, 王海燕, 刘大群, 等. 小麦抗叶锈病基因 *Lr35* 的 RGA 分析 [J]. 华北农学报, 2008, 23(6):50.  
GAO Q, WANG H Y, LIU D Q, *et al.* RGA analysis of the wheat leaf rust resistance gene *Lr35* [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23(6):50.
- [5] 张娜, 陈玉婷, 李亚宁, 等. 小麦抗叶锈病基因 *Lr24* 的一个新 STS 标记 [J]. 作物学报, 2008, 34(2):212.  
ZHANG N, CHEN Y T, LI Y N, *et al.* A novel STS marker for leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(2):212.
- [6] 张占全, 宋水山, 张英春, 等. 异三聚体 G 蛋白参与小麦抗叶锈病反应的研究 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(1):117.  
ZHANG Z Q, SONG S S, ZHANG Y C, *et al.* Involvement of the heterotrimeric G protein in the defense responses of wheat to *Puccinia triticina* [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(1):117.
- [7] 袁军海, 陈万权. 中国小麦主要抗叶锈病基因的有效性评价 [J]. 麦类作物学报, 2011, 31(5):994.  
YUAN J H, CHEN W Q. Estimate on the effectiveness of main resistant genes for leaf rust in Chinese wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, 31(5):994.
- [8] KOLMER J A, BAJGAIN P, ROUSE M N, *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.
- [9] 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.
- [10] WANG Y J, 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.
- [11] 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 of the United States of America*, 2003, 100(25):15253.
- [12] 闫晓翠. 小麦温敏抗叶锈病基因 *LrZH22/Lr13* 的克隆及功能验证 [D]. 保定:河北农业大学, 2021.  
YAN X C. Cloning and functional verification of temperature-sensitive leaf rust resistance gene *LrZH22/Lr13* in wheat [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2021.
- [13] KOŁODZIEJ M C, SINGLA J, SÁNCHEZ-MARTÍN J, *et al.* A membrane-bound ankyrin repeat protein confers race-specific leaf rust disease resistance in wheat [J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1):956.

- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] LIN G, CHEN H, TIAN B, *et al.* Cloning of the broadly effective wheat leaf rust resistance gene *Lr42* transferred from *Aegilops tauschii* [J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 3044.
- [18] LI H, HUA L, ZHAO S, *et al.* Cloning of the wheat leaf rust resistance gene *Lr47* introgressed from *Aegilops speltoides* [J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 6072.
- [19] 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.
- [20] SHARMA D, AVNI R, GUTIERREZ-GONZALEZ J, *et al.* A single NLR gene confers resistance to leaf and stripe rust in wheat [J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 9925.
- [21] 王佳荣, 董瑞, 张梦宇, 等. 40份 CIMMYT 小麦品系苗期及成株抗叶锈病基因鉴定[J]. 华北农学报, 2022, 37(2): 201.
- WANG J R, DONG R, ZHANG M Y, *et al.* Identification of leaf rust resistance genes in 40 CIMMYT wheat lines at seedling stage and adult plant [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2022, 37(2): 201.
- [22] WANG L, HU X, YANG M, *et al.* Characterization of adult plant leaf rust resistance loci in an international wheat collection using a re-sequencing genotyping system [J]. *The Crop Journal*, 2025, 13(5): 1563.
- [23] 刘金栋, 杨恩年, 肖永贵, 等. 兼抗型成株抗性小麦品系的培育、鉴定与分子检测[J]. 作物学报, 2015, 41(10): 1472.
- LIU J D, YANG E N, XIAO Y G, *et al.* Development, field and molecular characterization of advanced lines with pleiotropic adult-plant resistance in common wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(10): 1472.
- [24] LI Z, LAN C, HE Z, *et al.* Overview and application of QTL for adult plant resistance to leaf rust and powdery mildew in wheat [J]. *Crop Science*, 2014, 54(5): 1907.
- [25] 黄朝锋, 张桂权. 水稻 PSM 标记的发展及抗虫基因的分子定位[J]. 分子植物育种, 2003, 1(4): 572.
- HUANG (C / Z) F, ZHANG G Q. Development of position-specific microsatellite markers and molecular mapping of insect resistant genes in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2003, 1(4): 572.
- [26] STEUERNAGEL B, PERIYANNAN S K, HERNÁNDEZ-PINZÓN I, *et al.* Rapid cloning of disease-resistance genes in plants using mutagenesis and sequence capture [J]. *Nature Biotechnology*, 2016, 34(6): 652.
- [27] BARIANA H S, BABU P, FORREST K L, *et al.* Discovery of the new leaf rust resistance gene *Lr82* in wheat: Molecular mapping and marker development [J]. *Genes*, 2022, 13(6): 964.
- [28] LONG D L, KOLMER J A. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* [J]. *Phytopathology*, 1989, 79(5): 525.
- [29] FLOR H H. Current status of the gene-for-gene concept [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1971, 9(1): 275.
- [30] HAO Y, LIU A, WANG Y, *et al.* *Pm23*: A new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117(8): 1205.
- [31] STEWART C N J, VIA L E. A rapid CTAB DNA isolation technique useful for RAPD fingerprinting and other PCR applications [J]. *BioTechniques*, 1993, 14(5): 748.
- [32] DHOLAKIA B B, RAJWADE A V, HOSMANI P, *et al.* Molecular mapping of leaf rust resistance gene *Lr15* in hexaploid wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2013, 31(3): 743.
- [33] DYCK P L. Identification of the gene for adult-plant leaf rust resistance in Thatcher [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1979, 59(2): 499.
- [34] LUIG N H, MCLINTOSH R A. Location and linkage of genes on wheat chromosome 2D [J]. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1968, 10(1): 99.