

小麦条锈病抗病遗传及菌源基地基因布局研究进展

冯 晶 王凤涛 蔺瑞明* 徐世昌 陈万权*

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 小麦条锈病是世界范围内严重影响小麦生产安全的重要病害。我国是世界上最大的小麦条锈病流行区, 自成独立的流行体系。培育和种植抗病品种是防治病害最有效的措施。然而, 小麦品种对条锈病的抗性常常由于病菌新小种的产生而丧失, 这既是一个重大科学问题, 也是一个亟待研究解决的生产实际问题。如何有效、合理地利用小麦的抗病性, 植病学家和育种学家进行了一个多世纪的研究与探索, 提出了各种理论与策略, 开展了各种实践与探索。该文就小麦抗条锈病遗传及其基因布局研究进展进行综述, 主要包括抗性鉴定评价、抗病基因发掘与利用、数量抗性位点定位、抗病基因克隆与功能解析、近等基因系创建与应用, 以及抗源创制、抗病生态育种和大区基因布局等, 并对深入开展抗条锈病基因发掘与利用和大区基因布局进行展望, 以期为抗病育种和病害持续治理提供参考。

关键词: 小麦条锈病; 抗病基因; 抗病生态育种; 近等基因系; 基因布局

Research progress on genetics of wheat stripe rust resistance and distribution of resistant genes in inoculum source areas

Feng Jing Wang Fengtao Lin Ruiming* Xu Shichang Chen Wanquan*

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* is the most important disease seriously impacting on wheat safety in production, and China is the biggest independent epidemic region of wheat stripe rust in the worldwide. It is the most effective measure for disease control to breed and plant resistant wheat cultivars. However, resistance of wheat cultivars to stripe rust usually breakdown due to be neutralized by new virulence in the pathogen, which is not only a major scientific issue but also a practical problem to be studied and solved urgently. To effectively and reasonably utilize the resistance of wheat itself in wheat breeding and disease management programs, phytopathologists and breeders have carried out collaboration for more than a century, and put forward to various theories and strategies, and different approaches. In this paper, we summarized the advantages on genetics of wheat stripe rust resistance, and development and distribution of disease resistance cultivars (or lines) with various stripe rust resistance genes (*Yr* genes), which include identification and evaluation for wheat stripe rust resistance, discovery and utilization of new resistance genes, mapping of quantitative resistance loci (QRL), gene cloning and function analysis, development of wheat near isogenic lines, creation of new resistance resources, ecological breeding for resistance and the regional deployment of resistance gene etc. Approaches for development and regional distribution of stripe rust resis-

基金项目: 国家重点研发计划(2021YFD1401004, 2018YFD0200500), 国家自然科学基金(31871923, 31871949), 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系(CARS-03), 国家公益性行业(农业)科研专项(200903035)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: rmlin@ippcaas.cn, wqchen@ippcaas.cn

收稿日期: 2022-02-06

tance genes on wheat are also proposed in the paper. We are anticipating to provide an useful aid for wheat breeding of disease resistance and sustainable management of wheat stripe rust.

Key words: wheat stripe rust; resistance gene; ecological breeding for resistance; near isogenic line; gene distribution

植物抗病性是植物固有的减轻或克服病原物致病作用的可遗传性状。Biffen(1905)通过小麦品种抗条锈性遗传研究证明,植物的抗病性不仅可以遗传,而且符合孟德尔遗传规律,开创了小麦锈病抗病遗传研究的先河。Stakman & Piemeisel(1917)首次发现小麦秆锈菌 *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* 有生理专化现象,并建立了小麦秆锈菌标准鉴别寄主,为专化性抗病育种奠定了理论基础。Sears(1954)创建了第1套完整的中国春小麦单体系及其端体、缺体和四体衍生系,从而使染色体工程和基因定位研究成为可能,目前部分已知抗锈基因均是通过非整倍体方法定位在特定染色体上的。Flor(1956)通过对亚麻—亚麻栅锈菌 *Melampsora lini* 的研究提出了基因对基因假说,在基因水平上阐述了寄主与病原物之间的互作关系。这一理论对植物抗病性遗传和病原物致病性及其变异研究具有指导意义。

20世纪60年代以后,植物抗病基因和病菌致病基因的相互关系在植物抗病遗传研究中被广泛应用,推动了小麦抗锈性遗传研究深入发展。Lupton & Macer(1962)提出了用 *Yr* 系统命名抗条锈病基因,并且一直沿用至今。van der Plank(1963)总结了马铃薯对晚疫病抗性丧失的历史经验,提出了水平抗性和垂直抗性的概念,他认为在一些寄主—病原物系统中,特别是在专性寄生物和过敏性抗性的情况下,由于病原物的适应性,植物抗病性常常失效;后来研究认为,所谓小种专化抗性就是主效基因抗性,与其对应的是非小种专化抗性、水平抗性或微效基因抗性。随后一些学者提出了与水平抗性相同或相近的数量抗性、一般抗性、田间抗性、成株抗性、部分抗性、微效基因抗性和慢锈性等,表明抗病性的种类和表达极其复杂。20世纪80年代以来,分子遗传学和现代生物技术的兴起与发展,使小麦抗病基因的遗传分析方法提高到了一个新阶段。同工酶标记、染色体原位杂交、DNA分子标记定位和关联分析等技术为植物抗病性遗传分析提供了更准确、快捷的方法。经过近一个世纪的发展,植物抗病遗传研究已从中观向宏观和微观2个方向不断深入和发展。在宏观上,基因推导分析方法的发展和完善使人们能够快速了解大区域、多品种的抗病基因状况;在微

观上,非整倍体分析、生化和分子标记定位、基因克隆等技术的建立和发展使人们能够在细胞及分子水平上认识抗病基因;中观上的经典遗传分析技术也不断完善,能对基因背景复杂的性状进行遗传分析。各种分析手段有利有弊,互为补充,人们可以根据试验目的和试验条件等选择适宜的方法。

我国小麦抗条锈性遗传研究起步较晚,但进展较快。20世纪40年代,蔡旭对小麦成株期抗条锈病遗传进行研究,通过用抗病品种玉皮和矮粒多与3个感病品种杂交探讨了抗病性的遗传方式。蔡旭等(1962)报道了亲本抗锈传递力和感病亲本对抗条锈遗传的影响,以及苗期抗锈性作用等。汪可宁等(1963)报道了亲本选择、交配方法及个体选择原则等方面的研究结果。国内在基因水平上开展抗条锈性遗传研究始于20世纪70年代,对中国小麦条锈菌 *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* 鉴别寄主、生产品种、重要抗源以及小麦近缘种属进行了较深入的抗病性鉴定评价和遗传分析,初步明确了中国小麦条锈菌鉴别寄主、部分生产品种和重要抗源材料的抗条锈病基因状况及其遗传特点,转育获得了2套抗条锈病小麦近等基因系,发现并定位了一批有利用价值的抗病新基因和数量抗性位点(quantitative resistance loci, QRL),选育出一大批具有不同抗病基因的小麦品种(系),在小麦条锈病菌源基地开展了基因合理布局研究并取得了较大进展。本文就小麦抗条锈病遗传及其基因布局研究进展进行综述,主要包括抗性鉴定评价、抗病基因发掘与利用、QRL定位、抗病基因克隆与功能解析、近等基因系创建与应用,以及抗源创制、抗病生态育种和大区基因布局等,并对深入开展抗条锈病基因发掘与利用和大区基因布局进行展望,以期为抗病育种和病害持续治理提供参考。

1 小麦抗条锈性鉴定评价及新基因发掘

1.1 小麦品种抗条锈性鉴定评价与利用

作物品种的抗病性丧失既是一个重大科学问题,也是一个亟待解决的生产实际问题。如何有效解决这一世界性难题,植物病理学家和植物育种学家进行了半个多世纪的研究与探索,提出了各种理

论与策略,诸如实施基因布局、基因轮换、构建多基因屏障、利用微效基因抗性、成株抗性、慢锈性和持久抗性等等。

成株抗性(adult-plant resistance, APR)是小麦条锈病重要的抗病类型,既可受主效基因的控制,也可受微效多基因的控制。20世纪60—80年代在美国西北部广泛种植的Gaines、Nugaines和Luke就是具有成株抗性的典型代表品种,同时表现出持久抗性、高温抗性和非小种特异抗性的特点,在成株期几乎可以抗美国西北部所有的条锈菌小种(Qayoum & Line, 1985),Milus & Line(1986a,b)对以上3个品种进行遗传分析,结果表明每个品种均携带2个隐性高温成株期抗性基因,由此提出了高温成株抗性(high-temperature adult-plant resistance, HTAP)概念。美国西北部地区高温成株抗性品种的种植对小麦条锈病起到良好的控制作用。

Sharp & Volin(1970)提出了温敏微效基因的概念。一般情况下,温敏微效基因表现为隐性,呈累加性遗传,对温度敏感,相互结合起来表现较高的抗性水平,存在于许多小麦品种中,是一般抗性的可能来源(Krupinsky & Sharp, 1978)。这种微效基因控制的抗病性曾被认为是非小种专化性的,但后来发现微效基因也存在小种专化性。van Dijk et al.(1988)对1901—1979年推广的荷兰小麦品种抗条锈性的温敏特性进行观察,认为温敏抗性是一些老品种持久抗性的重要抗性组分之一。在我国小麦生产实践中,经过历史考验被认为具有持久抗条锈性的品种多属成株抗性类型,或同时兼具全生育期抗病基因和温敏微效抗病基因(万安民等,2000)。

自Johnson & Law(1975)提出持久抗病性概念以来,在多种作物-病害系统中发现了持久抗病现象。1983年和1993年曾2次召开了国际性专门会议讨论持久抗病性问题。尽管持久抗病性概念是经验式的、回顾式的描述性术语,但不失为现代育种追求的目标。由于小麦生产上品种抗性不断丧失,又促使人们不得不思考如何实现抗病性持久化问题,从而使植病学家和育种学家在重视温敏抗性、成株抗性及其在抗病育种中应用的同时,也热衷于专化抗性基因的持久抗性机理和微效基因的集团效应研究。

20世纪70年代初期以来,慢锈性的概念逐步被接受并在小麦抗条锈病育种中应用。慢锈性表现为非小种专化性,抗性表现高反应型和低严重度,往往是由多基因控制。国际玉米小麦改良中心(Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo,

CIMMYT)在慢锈性的研究与利用方面居国际领先水平,在育种中大量使用具有成株期慢锈性的小麦抗源材料。骆勇和曾士迈(1988)对小麦慢锈品种的抗病性组分进行了分析并认为在田间成株测定慢锈性组分是可行的。袁文焕等(1995)用潜育期、相对严重度和千粒重损失率作为评价指标筛选出了82个具有慢锈性的小麦品种,并将其划分为高度慢锈、中度慢锈和低度慢锈3种类型。目前,已被研究证明的慢条锈病基因有Yr18、Yr29和Yr30。何中虎等(2011)提出在BC₁至F₄代选择农艺性状的同时选择中感到中抗类型,淘汰高感和高抗(主效基因抗性)类型的育种方法,到F₄代选择中抗到高抗类型的育种方法。过去我国小麦抗条锈病育种主要关注的是主效基因控制的抗病性,近年来越来越多的学者重视慢锈品种的选育。

通过多年的小麦抗条锈病研究实践,我国已制定出《小麦抗条锈病评价技术规范》(NY/T 1443.1—2007),提出了小麦慢条锈病品种选育指标,并被国家农作物品种审定委员会采用。利用条中32号、条中33号、条中34号等优势小种对我国10 549份小麦生产品种、农家品种和重要抗源材料进行了苗期和成株期抗病性鉴定与评价,筛选出优良抗病品种资源3 066份。在鉴定评价的1 322个1999—2011年国家小麦区域试验品种中,免疫或近免疫品种190个,占比为14.4%;中抗或高抗品种513个,占比为38.7%;慢条锈病品种193个,占比为14.6%;中感和高感品种408个,占比为30.9%;抗病和感病分离的品种18个,占比为1.4%。鉴定评价结果作为国家小麦新品种审定的重要依据,其中有229个小麦抗条锈病高产新品种通过国家审定。2011—2012年参加国家小麦区域试验品种177个,其中对条锈病表现免疫的小麦品种有34个(占比为19.2%)、近免疫4个(占比为2.2%)、高抗40个(占比为22.6%),高抗以上品种比例占44%;到2019—2020年参加国家小麦区域试验品种增加到601个,其中对条锈病免疫的小麦品种51个(占比为8.5%)、近免疫130个(占比为21.6%)、高抗284个(占比为47.25%),高抗以上小麦品种比例明显提高,达到77.35%。由此可见,国内近几年选育出的小麦抗条锈病品种逐年增加,这与四川、甘肃、陕西等部分省进行的小麦新品种审定时实行小麦条锈病抗性一票否决制有关。韩德俊等(2010)、Zeng et al.(2014)、薛文波等(2014)、韩德俊和康振生(2018)、张帅等(2021)一些学者利用抗病性鉴定结合已知基因分子标记检测对小麦生

产品种、农家品种和引进品种等进行抗条锈病鉴定评价,查明了小麦品种携带的抗性基因状况,筛选出了一批可供抗锈育种使用的小麦种质资源。

1.2 小麦抗条锈病新基因的发掘与利用

目前,国际上以 Yr 系统正式命名的小麦抗条锈病基因有83个位点,即 $Yr1\sim Yr83$ 。其中, $Yr11$ 、 $Yr12$ 、 $Yr13$ 和 $Yr14$ 尚未定位在小麦染色体上, $Yr3$ 位点有 $Yr3a$ 、 $Yr3b$ 和 $Yr3c$ 三个复等位基因, $Yr4$ 位点有 $Yr4a$ 和 $Yr4b$ 两个复等位基因。位于小麦A组染色体上的基因有15个(占比为18.1%),其中短臂上的8个基因分别是 $Yr17$ 、 $Yr56$ 、 $Yr69$ 、 $Yr76$ 、 $Yr38$ 、 $Yr42$ 、 $Yr61$ 和 $Yr81$;长臂上的7个基因分别是 $Yr1$ 、 $Yr32$ 、 $Yr51$ 、 $Yr60$ 、 $Yr34$ 、 $Yr48$ 和 $Yr75$ 。位于B组染色体上的基因有45个(占比为54.2%),其中短臂上的18个基因分别为 $Yr9$ 、 $Yr10$ 、 $Yr15$ 、 $Yr24$ 、 $Yr26$ 、 $Yr64$ 、 $Yr65$ 、 $Yr27$ 、 $Yr3$ 、 $Yr41$ 、 $Yr30$ 、 $Yr57$ 、 $Yr47$ 、 $Yr35$ 、 $Yr36$ 、 $Yr78$ 、 $Yr6$ 和 $Yr63$;长臂上的18个基因分别为 $Yr29$ 、 $Yr5$ 、 $Yr7$ 、 $Yr43$ 、 $Yr44$ 、 $Yr53$ 、 $Yr72$ 、 $Yr50$ 、 $Yr62$ 、 $Yr68$ 、 $Yr74$ 、 $Yr39$ 、 $Yr52$ 、 $Yr59$ 、 $Yr67$ 、 $Yr79$ 、 $Yr80$ 和 $Yr82$;9个位置不清的基因分别为 $Yr3a$ 、 $Yr3b$ 、 $Yr3c$ 、 $Yr21$ 、 $Yr19$ 、 $Yr4a$ 、 $Yr4b$ 、 $Yr2$ 和 $Yr58$ 。位于D组染色体上的基因有22个(占比为26.5%),其中短臂上的8个基因分别为 $Yr8$ 、 $Yr49$ 、 $Yr66$ 、 $Yr28$ 、 $Yr40$ 、 $Yr70$ 、 $Yr77$ 和 $Yr18$;长臂上的10个基因分别为 $Yr16$ 、 $Yr37$ 、 $Yr54$ 、 $Yr55$ 、 $Yr45$ 、 $Yr71$ 、 $Yr73$ 、 $Yr46$ 、 $Yr33$ 和 $Yr83$;4个位置不清的基因分别为 $Yr25$ 、 $Yr22$ 、 $Yr20$ 和 $Yr23$ 。由此可见,分布在B染色体组上的抗条锈病基因数量明显高于A和D染色体组上的,其中2B上携带的抗条锈病基因最多。在未正式命名的抗条锈病基因中,位于B组染色体的基因数量明显多于位于其他染色体组的基因数量,如 $YrCle$ (Chen et al., 1995)位于4B染色体上、 $Yrns-B1$ (Börner et al., 2000)位于3B染色体上、 $YrL693$ (Huang et al., 2014)位于1B染色体上。这可能与小麦进化过程中B染色体组遗传物质发生了较大的变化有关。关于B染色体组的起源存在不同的观点,其中染色体组型、分子遗传学研究认为B染色体组来自拟斯卑尔脱山羊草*Aegilops speltoides*。如Saito et al.(1982)研究发现拟斯卑尔脱小麦携带多个抗锈菌生理小种的基因。

小麦抗条锈病基因主要来源于普通小麦和小麦近缘属种。其中, $Yr5$ 来自于斯卑尔脱小麦*Triticum spelta album*(Macer, 1966),该基因对大部分条锈菌小种保持高抗。 $Yr7$ (Macer, 1966)、 $Yr24$ (McIntosh & Lagudah, 2000)、 $Yr53$ (Xu et al., 2013)、 $Yr56$ (McIn-

tosh et al., 2014)、 $Yr64$ 和 $Yr65$ (Cheng et al., 2014)来自于硬粒小麦*T. durum*。 $Yr26$ 来自于圆锥小麦*T. turgidum*,位于小麦1B染色体上(Ma et al., 2001),与 $Yr24$ 是同一基因(McIntosh et al., 2018)。Zhang et al.(2013)通过构建高密度遗传图谱将 $Yr26$ 定位在CON-4和CON-12两个分子标记间;Wu et al.(2018)将 $Yr26$ 限制在0.003 cM的间隔内,但没有发现典型的抗性基因。 $Yr9$ 来自于黑麦*Secale cereale*(Macer, 1975),曾在我国小麦育成品种中被广泛应用,目前其对条锈病的抗性已经丧失。Li et al.(2020)报道同样来自黑麦的 $Yr83$ 表现出良好的抗条锈性。 $Yr15$ 、 $Yr35$ 和 $Yr36$ 来自于野生二粒小麦*T. dicoccoides*(Gerechter et al., 1989; Marais et al., 2005a; Uauy et al., 2005)。 $Yr8$ 来自于顶芒山羊草*Ae. comosa*(Riley et al., 1968)。 $Yr17$ 来自于偏凸山羊草*Ae. ventricosa*(Bariana & McIntosh, 1993)。 $Yr28$ 来自于粗山羊草*Ae. tauschii*(Singh et al., 2000)。 $Yr37$ 来源于果山羊草*Ae. kotschy*(Marais et al., 2005b)。 $Yr38$ 来源于沙融山羊草*Ae. sharonensis*(Marais et al., 2006)。 $Yr40$ 来源于卵穗山羊草*Ae. geniculata*(Kuraparth et al., 2007)。 $Yr42$ 来源于三芒山羊草*Ae. neglecta*(Marais et al., 2009)。 $Yr70$ 来源于伞穗山羊草*Ae. umbellulata*(Bansal et al., 2017)。 $Yr50$ 来自中间偃麦草*Thinopyron intermedium*(Liu et al., 2013)。 $Yr69$ 来自于长穗偃麦草*Thinopyrum ponticum*(Hou et al., 2016)。其余的抗条锈病基因均来自于普通小麦*T. aestivum*(AABBDD)。此外,在小麦近缘种属中还发现一批暂定名的抗条锈病新基因,诸如来自柔软滨麦草*Elymus mollis*的 $YrElm4$ (杨敏娜等, 2009)、 $YrLm2$ (贺苗苗等, 2010)、 $YrM97$ (徐皖彬等, 2012)、 $YrM852$ (白耀博等, 2013)和 $YrElm$ (张玉等, 2014);来自黑麦的 $YrM8003$ (徐中青等, 2010);来自于华山新麦草*Psathyrostachys huashanica*的 $YrHua$ (Cao et al., 2005)、 $YrHy$ (姚强等, 2010)、 $YrH122$ (田月娥等, 2011)、 $YrH9014$ (Ma et al., 2013)、 $YrH9020a$ (Liu ZG et al., 2014)、 $YrHual$ (马东方等, 2015a)、 $YrHua9020$ (马东方等, 2015b)和 $YrHu$ (Ma et al., 2016);来自于簇毛麦*Haynaldia villosa*的 $YrVI$ (周新力等, 2008)、 $YrHV$ (侯璐等, 2009)、 $YrWV$ (王睿等, 2011)和 $YrV3$ (Hou et al., 2013);来自于中间偃麦草的 $YrZhong22$ (杨敏娜等, 2008)、 $YrCH5383$ (詹海仙等, 2014)、 $YrL693$ (Huang et al., 2014)和 $YrCH5026$ (侯丽媛等, 2015)。

在上述已正式命名的抗条锈病基因中, 目前仅有 *Yr5*、*Yr15*、*Yr45* 和 *Yr61* 等少数基因对我国小麦条锈菌流行小种表现良好抗性, 但其在国内小麦抗病育种中未被广泛应用。近年来, 我国学者采用简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)、扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)和单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)等分子生物学技术成功研发出与 *Yr1*、*Yr2*、*Yr5*、*Yr7*、*Yr8*、*Yr9*、*Yr10*、*YrC591*、*YrSp*、*YrVir1*、*YrKy2*、*YrJu4*、*YrV23*、*QYrlu.cau-2BS1*、*Qyrlu.cau-2BS2*、*Qyraq.cau-2BL*、*Qyraq.cau-6B* 和 *Qyraq.cau-6D* 等 18 个抗条锈病基因共分离或紧密连锁的分子标记, 并将其中 12 个基因定位在小麦遗传图谱上, 其中大多为国际上首次报道或者与目的基因距离最近的分子标记, 这些分子标记已被用于小麦分子标记辅助育种和抗病基因检测中。

1.3 小麦品种抗条锈病QRL定位

在小麦抗条锈病基因中, 除了主效基因外, 还存在大量的 QRL。随着科学的研究的不断深入, 一些 QRL 得以鉴定和定位。目前已有 327 个抗条锈病 QRL 被定位在小麦 21 条染色体的不同区域。其中, A 染色体组(染色体 1A~7A)有 109 个, B 染色体组(1B~7B 染色体)有 165 个和 D 染色体组(1D~7D 染色体)有 53 个 QRL。按小麦染色体组分类, 第 1 组(1A、1B 和 1D)有 47 个, 第 2 组(2A、2B 和 2D)有 75 个, 第 3 组(3A、3B 和 3D)有 44 个, 第 4 组(4A、4B 和 4D)有 39 个, 第 5 组(5A、5B 和 5D)有 45 个, 第 6 组(6A、6B 和 6D)有 40 个, 第 7 组(7A、7B 和 7D)有 37 个。与主效基因相似, 50% 以上的 QRL 分布在小麦 B 染色体组上, 而 A、D 染色体组上的相对较少。*Maccaferr et al.*(2015)整合已报道的 56 个抗条锈病基因和来自 10 个关联作图研究的 169 个 QRL, 绘制了一个比较完整的抗条锈病基因物理图谱, 结果显示 200 多个 QRL 在小麦 21 条染色体上均有分布, 其中 B 染色体组分布较多, 是抗条锈病基因的富集区域, 也是获取抗条锈病新基因的热点区域。*Rosewarne et al.*(2013)从 140 个 QRL 中找到 49 个 QRL 集中区域。程宇坤等(2019)对已报道的 342 个抗条锈病 QRL 进行整合, 将其中 194 个 QRL 结合参考图谱构建了抗条锈病 QRL 一致性图谱, 通过对图谱进行比较分析发现, 大多数正式命名的抗条锈病基因定位于抗性成簇区段(meta-quantitative trait loci, MQTL), 共鉴定出 12 个小麦条锈病 MQTL, 这些区段中既有 QRL, 也有主效基因, 表明这些区段是控

制条锈病抗性的热点区域, 这为分子标记辅助育种提供了理论依据。

抗病基因聚合是小麦抗条锈病育种的重要策略, 主要包括主效基因聚合、微效基因聚合以及主效和微效基因聚合等。*Navabi et al.*(2004)研究发现, *Yr18* 具有慢条锈特点, 其单独存在时抗性水平不高, 但与 2~4 个微效基因结合时抗性水平明显增强, 而且随着微效基因数目的增加其抗性也随之提高。*Qie et al.*(2019)通过聚合染色体 1BS 上的 *Yr64* 和 *Yr15* 培育出小麦品系 RIL-*Yr64/Yr15*, 具有 2 个主效基因的品系比具有单个基因的品系更适合培育持久抗性品种。*Singh et al.*(2005)报道成株抗性基因 *Yr18* 提供了 Anza 及其衍生品种(系)所具有的持久抗性, 在 CIMMYT 小麦育种项目中被广泛应用, 育成的品种在全球小麦种植区均表现出较好的抗条锈性。因此, 在发掘新基因/QRL 的同时, 开发与之紧密连锁的分子标记, 利用分子标记辅助选择、基因编辑等分子育种技术聚合不同类型的抗性基因/QRL 将是培育持久抗病品种的有效途径。

1.4 小麦抗条锈病基因克隆及其功能解析

自 *Wang et al.*(2002)成功克隆了小麦全生育期抗条锈病基因 *Yr10* 以来, 目前国际上共克隆了 9 个抗条锈病基因(或基因簇), 包括全生育期抗条锈病基因 *Yr5/Yr7/YrSp* 基因簇(*Marchal et al.*, 2018)、*Yr15*(*Klymiuk et al.*, 2018)、*Yr27*(*Athiyannan et al.*, 2022) 和 *Yr28*(*Zhang et al.*, 2019), 成株抗性基因 *Yr18*、*Yr36* 和 *Yr46*, 以及具有独特核苷酸结合富含亮氨酸重复(nucleotide-binding leucine-rich repeat, NLR)结构的 *YrU1*(*Wang et al.*, 2020)。*Yr10* 来自普通小麦品种 Moro, 位于小麦染色体 1BS 上, SSR 标记 Xpsp3000 与其紧密连锁(*Wang et al.*, 2002)。*Liu W et al.*(2014)通过对基因序列比对分析发现 4B 的序列与 *Yr10*(GenBank 登录号为 AF149112)序列一致, 并具有抗条锈病功能, 该基因含有一个核苷酸结合位点和一个富亮氨酸重复序列区域, 属于核苷酸结合位点-亮氨酸富集重复(nucleotide-binding site-leucine-rich repeat, NBS-LRR)类基因, 与细胞程序性死亡有关。*Yuan et al.*(2018)认为, AF149112 抗病基因并不完整, 不能代表 *Yr10*。*Marchal et al.*(2018)利用 MutRenSeq 技术克隆了 *Yr5*、*Yr7* 和 *YrSp*, 发现这 3 个基因有着相似的外显子和内含子基因结构, 属于编码 NBS-LRR 结构的基因, 但是在羧端(N)一个非典型锌指结构的 DNA 结合域(BED)取代了经典 NLR 蛋白中的 CC 结构域, BED

结构域在蛋白功能中起着主要作用。此外,每个基因都有不同的识别特异性,可能与C端LRR结构域的高度多态性有关,推测BED-NLR蛋白的小种特异性与典型NLR蛋白的方式相似。*Yr15*编码串联激酶结构域蛋白(wheat tandem kinase, WTK1),为丝氨酸/苏氨酸激酶,属于细胞膜蛋白,识别胞内效应因子,触发抗性反应(Klymiuk et al., 2018)。Sánchez-Martín & Keller(2021)研究发现*Yr15*导入小麦后,不同小麦品系表现出不同的抗性表型,说明其功能受遗传背景的影响较大,可能存在其他的遗传元件在串联激酶蛋白(tandem kinase protein, TKP)介导的抗性途径中起作用。Athiyannan et al.(2022)通过循环一致性测序、光学图谱和染色体构象捕获等技术在南非小麦Kariega中克隆了*Yr27*,其编码一种细胞内免疫受体,与抗叶锈病基因*Lr13*是等位基因,两者的蛋白序列相似性达97%。Zhang et al.(2019)在节节麦中成功克隆了抗条锈病基因*YrAS2388*(*Yr28*),该基因定位在4D染色体短臂上,在*YrAS2388*区间共鉴定到3个表达基因,包括2个受体蛋白激酶(RLK1和RLK2)和1个典型R基因(NLR4DS-1),并利用单倍型分析、甲基磺酸乙酯(ethyl methane sulfonate, EMS)诱变和转基因技术证实NLR4DS-1即为*YrAS2388*基因,属于典型的NBS-LRR抗病基因。

小麦条锈病成株抗性基因*Yr18*、*Yr36*和*Yr46*已被成功克隆。*Yr18*是一个多效位点(*Yr18/Lr34/Sr57/Pm38/Ltn1/Sb1*),编码一个转运蛋白(ATP-binding cassette, ABC),属于多效耐药性蛋白亚家族,具有2个保守的胞内核苷酸结合结构域和2个疏水性跨膜结构域(Krattinger et al., 2009)。*Yr18*抗性不涉及过敏反应和胼胝质沉积,也不涉及防卫蛋白基因的上调表达(Risk et al., 2013),作用于脱落酸,通过ABA转运蛋白影响病原菌生长发育,从而参与植物抗病性(Krattinger et al., 2019)。*Yr36*编码一个含START结构域的激酶(kinase-START),也称为WKS1(wheat kinase-start 1)基因(Fu et al., 2009),通过跨膜运输进入叶绿体,与类囊体抗坏血酸过氧化物酶结合,使其磷酸化,干扰其分解过氧化氢过程,造成过氧化氢积累,从而加速细胞死亡,有效地限制条锈菌在小麦叶片组织内增殖(Gou et al., 2015)。*Yr46*源自小麦种质资源材料RL6077,与抗叶锈病基因*Lr67*紧密连锁,*Yr46*编码己糖转运蛋白,通过产生杂二聚体来减少植物细胞对葡萄糖的吸收,从而抑制活体寄生菌的生长和繁殖(Herrera-Foessel et

al., 2011; Moore et al., 2015)。

Wang et al.(2020)在二倍体乌拉尔图小麦*T. urartu*中克隆了抗条锈病基因*YrUI*,乌拉尔图小麦是普通六倍体小麦的一个祖先种。*YrUI*基因编码一个卷曲-螺旋-NBS-富含亮氨酸重复蛋白,N端包含一个锚蛋白重复,C端包含一个WRKY结构域,从而构成非常独特的NLR结构。*Yr18*、*Yr36*、*Yr46*和*YrUI*基因的克隆及其功能解析表明,小麦抗条锈病基因除了经典的NBS-LRR类型外,还存在许多其他类型,这与小麦属于多倍体作物,基因组有很大的进化潜力,因而产生了多种类型的抗病基因有关(Sánchez-Martín & Keller, 2021)。

2 小麦抗条锈病近等基因系创建与应用

小麦抗条锈病近等基因系是重要的遗传材料,创建一套单基因近等基因系是一项重要的基础性研究工作。由于近等基因系排除了遗传背景的干扰,避免了基因互作造成的掩盖作用,是病原菌生理专化研究、抗病基因分子标记定位、抗病基因推导分析以及在基因水平上研究抗病遗传机制的极佳材料(何家泌,1994)。迄今为止,国际上已成功制备出小麦秆锈病、叶锈病、白粉病、燕麦秆锈病、冠锈病和亚麻秆锈病的成套近等基因系鉴别寄主。20世纪六、七十年代以来,中国、加拿大、澳大利亚、美国等国家已陆续改用只含单个抗病基因的小麦近等基因系作为鉴别寄主研究病原菌的毒性变异。澳大利亚学者以春性品种Avocet S为轮回亲本,转育获得了一套包含18个抗条锈病基因的小麦近等基因系,即Avocet S*6/*Yr1*、Avocet S*6/*Yr5*、Avocet S*6/*Yr6*、Avocet S*6/*Yr7*、Avocet S*6/*Yr8*、Avocet S*6/*Yr9*、Avocet S*6/*Yr10*、Avocet S*6/*Yr15*、Avocet S*6/*Yr17*、Avocet S*6/*Yr18*、Avocet S*6/*Yr24*、Avocet S*6/*Yr26*、Avocet S*6/*Yr27*、Avocet S*6/*Yr28*、Avocet S*6/*Yr29*、Avocet S*6/*Yr32*、Avocet S*6/*YrSp*和Avocet S*6/*YrTr1*(Wellings et al., 2004)。通过多年引进利用发现,这套近等基因系的轮回亲本Avocet S对中国部分条锈菌系存在抗性,说明Avocet S携带有抗病基因,转育获得的近等基因系并非单基因系。

中国农业科学院植物保护研究所麦类真菌病害科研团队从1993年起以对条锈病极感的春麦品种Taichung 29和冬麦品种铭贤169分别作为轮回亲本,以小麦条锈菌7个中国鉴别寄主、10个国际鉴别寄主和2个重要抗源材料为抗性供体亲本,成功选育出14个以Taichung 29为背景的抗条锈病单基因

近等基因系, 即 Taichung 29*6/Yr1、Taichung 29*6/Yr2、Taichung 29*6/YrV23、Taichung 29*6/Yr5、Taichung 29*6/Yr7、Taichung 29*6/Yr8、Taichung 29*6/Yr9、Taichung 29*6/Yr10、Taichung 29*6/YrSp、Taichung 29*6/YrSD、Taichung 29*6/YrJu4、Taichung 29*6/YrVir1、Taichung 29*6/YrKy2、Taichung 29*6/YrC591(徐世昌等, 2004)和8个以铭贤169为背景的抗条锈病单基因近等基因系(未发表), 即铭贤169*6/Yr1、铭贤169*6/Yr5、铭贤169*6/Yr8、铭贤169*6/Yr9、铭贤169*6/Yr10、铭贤169*6/YrSp、铭贤169*6/YrKy2和铭贤169*6/YrRes, 并在小麦抗条锈病遗传研究和条锈菌毒性变异监测中应用。例如利用近等基因系为材料, 标记定位了Yr1(王海, 2008)、Yr2(林凤等, 2005)、YrV23(王悦冰等, 2006)、Yr7(姚占军等, 2006)、Yr9(翁东旭等, 2005)、YrSp(关海涛等, 2005)、YrSD(张建周等, 2007)、YrJu4(王瑞义, 2004)和YrVir1(周艳丽等, 2008)共9个抗条锈病基因, 构建了抑制性消减杂交SSH(suppression subtractive hybridization)文库(舒伟等, 2011)和cDNA文库(程宇等, 2009), 并获得了一批小麦品种与条锈菌互作过程中的差异表达基因, 解析了小麦抗条锈病相关基因TaCRT1(An et al., 2011)、TabHLH060(Wang et al., 2015a)、TaNAC1(Wang et al., 2015b)、TabZIP74(Wang et al., 2019)的功能, 查明了其在小麦抗条锈病过程中的作用。

3 小麦抗条锈病品种(系)选育及其在基因布局中的应用

我国是世界上最大的小麦条锈病流行区, 又是一个相对独立的流行区系。经几十年协作研究查明了我国小麦条锈病的大区流行规律, 发现我国小麦条锈菌存在秋季菌源和春季菌源两大菌源基地(李振岐和曾士迈, 2002; 陈万权等, 2013)。陇南、川西北等秋季菌源基地是我国小麦品种丧失抗病性的易变区和病菌新小种产生的策源地, 历次重要抗病品种丧失抗锈性首先在此发生, 所有重要毒性小种首先在此发现, 据此提出了抗病品种(或抗病基因)合理布局以及利用基因集团效应来延缓小麦品种抗病性丧失的策略(Chen et al., 2014; Chen & Duan, 2014)。

3.1 小麦抗条锈病生态育种与基因布局

按照我国小麦条锈病菌源基地的基因布局方案, 采用传统杂交育种与分子标记辅助选择相结合的方法对有效抗条锈病基因和优异抗源进行转育利

用。自20世纪90年代以来, 中国农业科学院植物保护研究所与甘肃省农业科学院小麦研究所、天水市农业科学研究所、绵阳市农业科学院等单位合作, 根据菌源基地特点及其生态环境条件, 定向选育出适于菌源基地山区(越夏区)和川区(越冬区)种植且抗条锈病基因背景不同的系列小麦新品种, 包括中梁系、天选系、兰天系、中植系和绵麦系等, 均通过国家或省级小麦新品种审定(表1)。通过抗病品种(或抗病基因)合理布局即在不同菌源基地以及秋季菌源基地山上、山下有意识种植具有不同抗条锈病基因的小麦品种, 构筑条锈菌生活循环的双重遗传屏障, 抑制病菌变异, 大大提高了小麦条锈病菌源基地抗病基因丰富度, 延缓了病菌优势小种的产生与发展, 对控制全国小麦条锈病发生流行具有重要作用。

3.2 小麦条锈病高代抗源的创制与应用

经多年实地调查和室内系统试验表明, 我国多数小麦品种大面积推广应用后多则8~10年、少则3~5年其抗病性便会丧失, 从而酿成病害大流行。小麦品种抗条锈性丧失的原因众多, 但抗病基因单一品种的大规模推广种植为病菌毒性定向选择提供了良好的哺育条件, 是其中的主要原因。由于条锈菌的高度变异性, 需不断发掘抗病新基因并在抗病育种中快速应用, 持续培育出新的抗病品种。但在小麦常规育种中抗病性仅是目标之一, 而丰产性则是首选目标。因此, 育种专家通常不愿意选择农艺性状较差的抗源材料作为抗性亲本, 而目前有效抗病基因又主要蕴藏在农艺性状较差的农家品种或小麦近缘属种中, 国外引进的抗源材料大都秆高、晚熟。为在有限的育种周期内选育出抗病良种, 就需要植病学家与育种学家紧密合作, 通过鉴定筛选新抗源并将其抗病性转育到生产品种中, 创制出农艺性状较好的中间抗源材料供育种家使用, 以加快抗病育种进程, 促进抗源多样化利用。从20世纪80年代开始, 中国农业科学院植物保护研究所麦类真菌病害科研团队系统开展了小麦条锈病抗病新基因发掘、有效基因转育与利用研究, 将Yr5、Yr9、Yr10、Yr12、Yr13、Yr15、Yr16、Yr17、Yr18、Yr24、Yr26、Yr27和Yr67以及未正式命名的新基因和未知抗病基因转育到不同生态区内具有优异农艺性状的生产品种中, 创制出抗病基因明确且农艺性状优良的619份CP系列高代抗源材料(F₇代以上), 如CP93-8-11-2(Yr10)、CP91-3-3-12-3(Yr3b, Yr4b)、CP93-12-12-1(Yr12)、CP93-18-1-1-5(Yr5)和CP20-10-1-2-1(Yr67)等分别提供给全国82家小麦育种单位使用, 共配制

杂交组合4 784个,育成适于不同麦区种植的9个小麦抗病新品种(通过审定)和70多个新品系(参加产量比较试验)。中国农业大学杨作民教授团队利用

所筛选的33个二系抗源选育出62个农艺性状大为改善的抗病种质供育种家使用(杨作民等,1994)。

表1 小麦抗条锈病基因背景明确的育成品种

Table 1 Wheat cultivars with different resistance genes against stripe rust

适种区域 Area for planting		小麦品种(抗条锈病基因)Wheat cultivar (<i>Yr</i> gene)
秋季菌源基地 Autumn inoculum source	山区 Mountain areas	中梁21号(<i>YrZh21</i>)、中梁22号(<i>YrZh22, Yr15</i>)、中梁23号(<i>Yr9</i>)、中梁24号(<i>Yr15</i>)、中梁25号(<i>Yr3</i>)、中梁26号(<i>YrSu</i>)、中梁27号(<i>Yr+</i>)、中梁29号(<i>Yr24/26</i>)、中梁30号(<i>Yr+</i>)、中梁31号(<i>Yr+</i>)、天选44号(<i>Yr9</i>)、天选45号(<i>Yr9</i>)、天选46号(<i>Yr+</i>)、天选47号(<i>Yr9</i>)、天选48号(<i>Yr+</i>)、天选49号(<i>YrZh22</i>)、陇鉴9811(<i>Yr+</i>)、兰天21号(<i>Yr1, Yr9</i>) Zhongliang 21 (<i>YrZh21</i>), Zhongliang 22 (<i>YrZh22, Yr15</i>), Zhongliang 23 (<i>Yr9</i>), Zhongliang 24 (<i>Yr15</i>), Zhongliang 25 (<i>Yr3</i>), Zhongliang 26 (<i>YrSu</i>), Zhongliang 27 (<i>Yr+</i>), Zhongliang 29 (<i>Yr24/26</i>), Zhongliang 30 (<i>Yr+</i>), Zhongliang 31 (<i>Yr+</i>), Tianxuan 44 (<i>Yr9</i>), Tianxuan 45 (<i>Yr9</i>), Tianxuan 46 (<i>Yr+</i>), Tianxuan 47 (<i>Yr9</i>), Tianxuan 48 (<i>Yr+</i>), Tianxuan 49 (<i>YrZh22</i>), Longjian 9811 (<i>Yr+</i>), Lantian 21 (<i>Yr1, Yr9</i>)
	川区 River valley areas	中植1号(<i>Yr9, Yr67*</i>)、中植2号(<i>Yr5, Yr10, Yr67</i>)、中植3号(<i>Yr9, Yr67</i>)、中植4号(<i>Yr9, Yr67</i>)、中植6号(<i>Yr9, Yr67</i>)、中植7号(<i>Yr9, Yr24, Yr67</i>)、中植16号(<i>Yr9, Yr67, Yr+</i>)、陇鉴9343(<i>Yr10</i>)、兰天17号(<i>Yr24/Yr26</i>)、兰天23号(<i>Yr+</i>)、兰天24号(<i>Yr24/Yr26</i>) Zhongzhi 1 (<i>Yr9, Yr67*</i>), Zhongzhi 2 (<i>Yr5, Yr10, Yr67*</i>), Zhongzhi 3 (<i>Yr9, Yr67*</i>), Zhongzhi 4 (<i>Yr9, Yr67*</i>), Zhongzhi 6 (<i>Yr9, Yr67*</i>), Zhongzhi 7 (<i>Yr9, Yr24, Yr67*</i>), Zhongzhi 16 (<i>Yr9, Yr67*</i> , <i>Yr+</i>), Longjian 9343 (<i>Yr10</i>), Lantian 17 (<i>Yr24/Yr26</i>), Lantian 23 (<i>Yr+</i>), Lantian 24 (<i>Yr24/Yr26</i>)
春季菌源基地 Spring inoculum source		绵麦37(<i>Yr5</i>)、绵麦39(<i>Yr24/Yr26</i>)、绵麦41(<i>Yr24/Yr26</i>)、绵麦43(<i>Yr24/Yr26</i>)、绵麦45(<i>Yr+</i>)、绵杂麦168(<i>Yr24/Yr26</i>)、豫保1号(<i>Yr3b, Yr4b</i>) Mianmai 37 (<i>Yr5</i>), Mianmai 39 (<i>Yr24/Yr26</i>), Mianmai 41 (<i>Yr24/Yr26</i>), Mianmai 43 (<i>Yr24/Yr26</i>), Mianmai 45 (<i>Yr+</i>), Mianzamai 1 68 (<i>Yr24/Yr26</i>), Yubao1 (<i>Yr3b, 4b</i>)

* *Yr67*曾用名为*YrC591*(Li et al., 2009)。*Yr67* was formerly named as *YrC591* (Li et al., 2009).

4 展望

小麦条锈病大区基因布局是一项庞大的系统工程,涉及植物病理学、小麦遗传育种学、作物栽培学、农业生态学和农业经济学等诸多学科领域,必须全国一盘棋,围绕农业高质量发展和乡村振兴目标,加强不同学科领域的协同创新以及科研、生产和管理部门的密切合作,只有如此,小麦条锈病持续控制目标才有可能实现。根据小麦条锈病的流行体系,今后需大力开展定向生态育种和抗病基因合理化利用,在小麦条锈病不同流行区构建互不重叠的遗传屏障,切断菌源基地内病菌周年循环以及东西部麦区之间的菌源传播交流途径。鉴于此,提出“六性”原则:(1)指导性。通过抗源创制和统筹供给,促进抗病基因在育种和品种布局中合理利用。(2)指令性。通过项目的组织实施或行政规定,按照设定的载体品种有计划地转育与利用抗病基因,提高国家和各省(区、市)品种审定对条锈病抗性的门槛,明确小麦新品种选育方向。(3)区域性。在小麦条锈病秋季菌源区、春季菌源区和春季流行区推广种植具有不同抗病基因的小麦品种,引导大区间抗源的差异化利用。(4)多样性。在同一区域内不同类型抗病基因兼蓄并用,实现抗病基因的多样化布局。(5)开放

性。不断补充新的有效基因,汰除已丧失抗性的基因,实现动态调整。(6)长远性。根据国家乡村振兴和科技自立自强发展战略,研究制定小麦条锈病大区基因布局中长期发展规划。

小麦近缘种属是一个巨大的抗条锈病基因宝库。在国际上已命名的*Yr*基因中,有15个基因分别来自山羊草、长穗冰草、中间偃麦草、黑麦和野生二粒小麦等小麦近缘种属,同时还发现了大量未命名的抗条锈病新基因。随着分子标记、基因编辑、合成生物学以及基因组学、蛋白组学、代谢组学和生物信息学等现代生物技术的发展,这将为抗病基因的鉴定标记、分离克隆、功能分析及其转移利用提供先进实用的技术手段。深信在不久的将来越来越多的抗条锈病基因将被发掘和利用,小麦抗条锈病基因大区布局愿望将会变成现实。

参考文献 (References)

- An YQ, Lin RM, Wang FT, Feng J, Xu YF, Xu SC. 2011. Molecular cloning of a new wheat calreticulin gene *TaCRT1* and expression analysis in plant defense responses and abiotic stress resistance. *Genetics and Molecular Research*, 10(4): 3576–3585
Athiyannan N, Abrouk M, Boshoff WHP, Cauet S, Rodde N, Kudrna D, Mohammed N, Bettgenhaeuser J, Botha KS, Derman SS, et al. 2022. Long-read genome sequencing of bread wheat facil-

- tates disease resistance gene cloning. *Nature Genetics*, 54(3): 27–231
- Bai YB, Zhang Y, Yao WY, Li Q, Jing JX, Wang BT. 2013. Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat *Leymus mollis* translocation line M852-1. *Acta Phytopathologica Sinica*, 43(2): 166–172 (in Chinese) [白耀博, 张玉, 姚未远, 李强, 井金学, 王保通. 2013. 普通小麦-柔软滨麦草易位系M852-1抗条锈基因的遗传分析和分子作图. 植物病理学报, 43(2): 166–172]
- Bansal M, Kaur S, Dhaliwal HS, Bains NS, Bariana HS, Chhuneja P, Bansal UK. 2017. Mapping of *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust and stripe rust resistance loci in wheat. *Plant Pathology*, 66(1): 38–44
- Bariana HS, McIntosh RA. 1993. Cytogenetic studies in wheat, XV: location of rust resistance genes in VPM₁ and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A. *Genome*, 36(3): 476–482
- Biffen RH. 1905. Mendel's laws of inheritance and wheat breeding. *The Journal of Agricultural Science*, 1(1): 4–48
- Börner A, Röder MS, Unger O, Meinel A. 2000. The detection and molecular mapping of a major gene for non-specific adult-plant disease resistance against stripe rust (*Puccinia striiformis*) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 100(7): 1095–1099
- Cai X, Liu ZX, Zhang SZ, Yang ZM, Wang LJ. 1962. Genetic transmission law of variety characteristic and parental selection in wheat cross breeding. *Acta Agronomica Sinica*, (2): 1–12 (in Chinese) [蔡旭, 刘中宣, 张树榛, 杨作民, 王琳靖. 1962. 小麦杂交育种工作中品种特性遗传传递规律和亲本选配问题. 作物学报, (2): 1–12]
- Cao ZJ, Wang XP, Wang MN, Cao SH, Zhang XQ. 2005. Genetic analysis and molecular markers of a novel stripe rust resistance gene *YrHua* in wheat originated from *Psathyrostachys huashanica* Keng. *Acta Genetica Sinica*, 32(7): 738–743
- Chen WQ, Duan XY. 2014. The hot spots in cereal rusts and powdery mildew research. *Journal of Integrative Agriculture*, 13(2): 229–232
- Chen WQ, Kang ZS, Ma ZH, Xu SC, Jin SL, Jiang YY. 2013. Integrated management of wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 46(20): 4254–4262 (in Chinese) [陈万权, 康振生, 马占鸿, 徐世昌, 金社林, 姜玉英. 2013. 中国小麦条锈病综合治理理论与实践. 中国农业科学, 46(20): 4254–4262]
- Chen WQ, Wellings C, Chen XM, Kang ZS, Liu TG. 2014. Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Plant Pathology*, 15(5): 433–446
- Chen XM, Line RF, Jones SS. 1995. Chromosomal location of genes for resistance to *Puccinia striiformis* in winter wheat cultivars Heines VII, Clement, Moro, Tyee, Tres and Daws. *Phytopatology*, 85: 1362–1367
- Cheng P, Xu LS, Wang MN, See DR, Chen XM. 2014. Molecular mapping of genes *Yr64* and *Yr65* for stripe rust resistance in hexaploid derivatives of durum wheat accessions PI 331260 and PI 480016. *Theoretical and Applied Genetics*, 127(10): 2267–2277
- Cheng Y, Lin RM, Ouyang HY, Lü SX, Xu SC. 2009. Construction and quality identification of cDNA library from wheat leaves challenged by *Puccinia striiformis*. *Molecular Plant Breeding*, 7(1): 184–187 (in Chinese) [程宇, 蔺瑞明, 欧阳宏雨, 吕淑霞, 徐世昌. 2009. 小麦条锈菌诱导性小麦cDNA文库的构建及其质量评价. 分子植物育种, 7(1): 184–187]
- Cheng YK, Yao FJ, Ye XL, Jiang QT, Li W, Deng M, Wei YM, Chen GY. 2019. Construction of linkage map of the meta quantitative trait loci (MQTL) on stripe rust resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Phytopathologica Sinica*, 49(5): 632–649 (in Chinese) [程宇坤, 姚方杰, 叶雪玲, 江千涛, 李伟, 邓梅, 魏育明, 陈国跃. 2019. 小麦抗条锈病一致性数量性状位点(MQTL)图谱构建. 植物病理学报, 49(5): 632–649]
- Flor HH. 1956. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Advances in Genetics*, 8: 29–54
- Fu DL, Uauy C, Distelfeld A, Blechl A, Epstein L, Chen XM, Sela HN, Fahima T, Dubcovsky J. 2009. A kinase-START gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust. *Science*, 323(5919): 1357–1360
- Gerechter-Amitai ZK, Silfoutch CH, Grama A, Kleitman F. 1989. *Yr15*: a new gene for resistance to *Puccinia striiformis* in *Triticum dicoccoides* sel. G-25. *Euphytica*, 43(1/2): 187–190
- Gou JY, Li K, Wu KT, Wang XD, Lin HQ, Cantu D, Uauy C, Dobon-Alonso A, Midorikawa T, Inoue K, et al. 2015. Wheat stripe rust resistance protein WKS1 reduces the ability of the thylakoid-associated ascorbate peroxidase to detoxify reactive oxygen species. *The Plant Cell*, 27(6): 1755–1770
- Guan HT, Guo YH, Wang YB, Liu TG, Lin RM, Xu SC. 2005. Microsatellite marker of the resistance gene *YrSpP* to wheat stripe rust. *Scientia Agricultura Sinica*, 38(8): 1574–1577 (in Chinese) [关海涛, 郭玉华, 王悦冰, 刘太国, 蔺瑞明, 徐世昌. 2005. 小麦条锈菌生理小种国际鉴别寄主 Spaldings Prolific 中抗条锈病基因 *YrSpP* 的微卫星标记. 中国农业科学, 38(8): 1574–1577]
- Han DJ, Kang ZS. 2018. Current status and future strategy in breeding wheat for resistance to stripe rust in China. *Plant Protection*, 44(5): 1–12 (in Chinese) [韩德俊, 康振生. 2018. 中国小麦品种抗条锈病现状及存在问题与对策. 植物保护, 44(5): 1–12]
- Han DJ, Wang QL, Zhang L, Wei GR, Zeng QD, Zhao J, Wang XJ, Huang LL, Kang ZS. 2010. Evaluation of resistance of current wheat cultivars to stripe rust in Northwest China, North China and the Middle and Lower reaches of Changjiang River epidemic area. *Scientia Agricultura Sinica*, 43(14): 2889–2896 (in Chinese) [韩德俊, 王琪琳, 张立, 魏国荣, 曾庆东, 赵杰, 王晓杰, 黄丽丽, 康振生. 2010. “西北-华北-长江中下游”条锈病流行区系当前小麦品种(系)抗条锈病性评价. 中国农业科学, 43(14): 2889–2896]
- He JB. 1994. Inheritance of resistance to plant disease. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese) [何家泌. 1994. 植物抗病遗传学. 北京: 中国农业出版社]
- He MM, Song XH, Wang Y, Yao Q, Li Y, Jing JX. 2010. Molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat translocation line M853-4 derived from *Leymus mollis* (Trin.) Hara. *Journal of Plant Protection*, 37(2): 118–122 (in Chinese) [贺苗苗, 宋晓贺, 王阳, 姚强, 李洋, 井金学. 2010. 小麦-柔软滨麦草易位系 M853-4 抗条锈病基因的分子标记. 植物保护学报, 37(2): 118–122]

- 122]
- He ZH, Lan CX, Chen XM, Zou YC, Zhuang QS, Xia XC. 2011. Progress and perspective in research of adult-plant resistance to stripe rust and powdery mildew in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 44(11): 2193–2215 (in Chinese) [何中虎, 兰彩霞, 陈新民, 邹裕春, 庄巧生, 夏先春. 2011. 小麦条锈病和白粉病成株抗性研究进展与展望. 中国农业科学, 44(11): 2193–2215]
- Herrera-Foessel SA, Lagudah ES, Huerta-Espino J, Hayden MJ, Bariana HS, Singh D, Singh RP. 2011. New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked. *Theoretical and Applied Genetics*, 122(1): 239–249
- Hou L, Ding PH, Hu ML, He MM, Zhou XL, Jing JX. 2009. Genetic analysis and allelism test of three translocation lines from *Triticum aestivum-Haynaldia villosa* resistance to stripe rust. *Journal of Plant Protection*, 36(1): 44–50 (in Chinese) [侯璐, 丁朋辉, 胡茂林, 贺苗苗, 周新立, 井金学. 2009. 三个小麦-簇毛麦易位系抗条锈性遗传及基因间关系分析. 植物保护学报, 36(1): 44–50]
- Hou L, Ma DF, Hu ML, He MM, Lu Y, Jing JX. 2013. Genetic analysis and molecular mapping of an all-stage stripe rust resistance gene in *Triticum aestivum-Haynaldia villosa* translocation line V3. *Journal of Integrative Agriculture*, 12(12): 2197–2208
- Hou LY, Jia JQ, Zhang XJ, Li X, Yang ZJ, Ma J, Guo HJ, Zhan HX, Qiao LY, Chang ZJ. 2016. Molecular mapping of the stripe rust resistance gene *Yr69* on wheat chromosome 2AS. *Plant Disease*, 100(8): 1717–1724
- Hou LY, Qiao LY, Zhang XJ, Li X, Zhan HX, Chang ZJ. 2015. Genetic analysis and molecular mapping of a stripe rust resistance gene *YrCH5026*. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 30(5): 7–15 (in Chinese) [侯丽媛, 乔麟轶, 张晓军, 李欣, 詹海仙, 畅志坚. 2015. 抗条锈病基因 *YrCH5026* 的遗传分析及分子定位. 华北农学报, 30(5): 7–15]
- Huang Q, Li X, Chen WQ, Xiang ZP, Zhong SF, Chang ZJ, Zhang M, Zhang HY, Tan FQ, Ren ZL, et al. 2014. Genetic mapping of a putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene on wheat chromosome 1B. *Theoretical and Applied Genetics*, 127(4): 843–853
- Johnson R, Law CN. 1975. Genetic control of durable resistance to yellow rust (*Puccinia striiformis*) in the wheat cultivar Hybride de Bersée. *Annals of Applied Biology*, 81(3): 385–391
- Klymiuk V, Yaniv E, Huang L, Raats D, Fatiukha A, Chen S, Feng L, Frenkel Z, Krugman T, Lidzbarsky G, et al. 2018. Cloning of the wheat *Yr15* resistance gene sheds light on the plant tandem kinase-pseudokinase family. *Nature Communications*, 9: 3735
- Krattinger SG, Kang J, Bräunlich S, Boni R, Chauhan H, Selter LL, Robinson MD, Schmid MW, Wiederhold E, Hensel G, et al. 2019. Abscisic acid is a substrate of the ABC transporter encoded by the durable wheat disease resistance gene *Lr34*. *New Phytologist*, 223(2): 853–866
- Krattinger SG, Lagudah ES, Spielmeyer W, Singh RP, Huerta-Espino J, McFadden H, Bossolini E, Selter LL, Keller B. 2009. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science*, 323(5919): 1360–1363
- Krupinsky JM, Sharp EL. 1978. Additive resistance in wheat to *Puccinia striiformis*. *Phytopathology*, 68: 1795–1799
- Kuraparthi V, Chhuneja P, Dhaliwal HS, Kaur S, Bowden RL, Gill BS. 2007. Characterization and mapping of cryptic alien introgression from *Aegilops geniculata* with new leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(8): 1379–1389
- Li JB, Dundas I, Dong CM, Li GR, Trethowan R, Yang ZJ, Hoxha S, Zhang P. 2020. Identification and characterization of a new stripe rust resistance gene *Yr83* on rye chromosome 6R in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 133(4): 1095–1107
- Li Y, Niu YC, Chen XM. 2009. Mapping a stripe rust resistance gene *YrC591* in wheat variety C591 with SSR and AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 118(2): 339–346
- Li ZQ, Zeng SM. 2002. Wheat rust in China. Beijing: Chinese Agriculture Press (in Chinese) [李振岐, 曾士迈. 2002. 中国小麦锈病. 北京: 中国农业出版社]
- Lin F, Xu SC, Zhang LJ, Miao Q, Zhai Q, Li N. 2005. SSR marker of wheat stripe rust resistance gene *Yr2*. *Journal of Triticeae Crops*, 25(1): 17–19 (in Chinese) [林凤, 徐世昌, 张立军, 苗青, 翟强, 李楠. 2005. 小麦抗条锈病基因 *Yr2* 的 SSR 标记. 麦类作物学报, 25(1): 17–19]
- Liu J, Chang ZJ, Zhang XJ, Yang ZJ, Li X, Jia JQ, Zhan HX, Guo HJ, Wang JM. 2013. Putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene *Yr50* maps on wheat chromosome arm 4BL. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(1): 265–274
- Liu W, Frick M, Huel R, Nykiforuk CL, Wang XM, Gaudet DA, Eudes F, Conner RL, Kuzyk A, Chen Q, et al. 2014. The stripe rust resistance gene *Yr10* encodes an evolutionary-conserved and unique CC-NBS-LRR sequence in wheat. *Molecular Plant*, 7(12): 1740–1755
- Liu ZG, Yao WY, Shen XX, Chao KX, Fan Y, Li MZ, Wang BT, Li Q, Jing JX. 2014. Molecular mapping of a stripe rust resistance gene *YrH9020a* transferred from *Psathyrostachys huashanica* Keng on wheat chromosome 6D. *Journal of Integrative Agriculture*, 13(12): 2577–2583
- Luo Y, Zeng SM. 1988. Study on resistance components of slow rust varieties to *Puccinia striiformis* I. *Science in China: Series B*, 18(1): 51–59 (in Chinese) [骆勇, 曾士迈. 1988. 小麦条锈病(*Puccinia striiformis*)慢锈品种抗性组份的研究I. 中国科学(B辑), 18(1): 51–59]
- Lupton FGH, Macer RCF. 1962. Inheritance of resistance to yellow rust (*Puccinia glumarum* Erikss. & Henn.) in seven varieties of wheat. *Transactions of the British Mycological Society*, 45(1): 21–45
- Ma DF, Fang ZW, Li Q, Yin JL, Wang WK, Wang BT. 2015a. Molecular mapping of a stripe rust resistance gene of wheat translocation line H9015-17 derived from *Psathyrostachys huashanica* Keng. *Acta Phytopathologica Sinica*, 45(5): 501–508 (in Chinese) [马东方, 方正武, 李强, 尹军良, 王文凯, 王保通. 2015a. 普通小麦-华山新麦草易位系 H9015-17 抗条锈病基因的标记定位. 植物病理学报, 45(5): 501–508]
- Ma DF, Fang ZW, Yin JL, Chao KX, Jing JX, Li Q, Wang BT. 2016. Molecular mapping of stripe rust resistance gene *YrHu* derived from *Psathyrostachys huashanica*. *Molecular Breeding*, 36(6): 64

- Ma DF, Hou L, Tang MS, Wang HG, Li Q, Jing JX. 2013. Genetic analysis and molecular mapping of a stripe rust resistance gene *YrH9014* in wheat line H9014-14-4-6-1. *Journal of Integrative Agriculture*, 12(4):638–645
- Ma DF, Yin JL, Liu SY, Wang WK, Fang ZW, Jing JX. 2015b. Genetic and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat-*Psathyrostachys huashanica* translocation line 9020-17-25-6. *Journal of Plant Protection*, 42(3): 327–333 (in Chinese) [马东方, 尹军良, 刘署艳, 王文凯, 方正武, 井金学. 2015b. 普通小麦-华山新麦草易位系9020-17-25-6抗条锈性遗传分析及分子标记. *植物保护学报*, 42(3): 327–333]
- Ma JX, Zhou RH, Dong YS, Wang LF, Wang XM, Jia JZ. 2001. Molecular mapping and detection of the yellow rust resistance gene *Yr26* in wheat transferred from *Triticum turgidum* L. using microsatellite markers. *Euphytica*, 120(2): 219–226
- Maccaferri M, Zhang JL, Bulli P, Abate Z, Chao S, Cantu D, Bossolini E, Chen XM, Pumphrey M, Dubcovsky J. 2015. A genome-wide association study of resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) in a worldwide collection of hexaploid spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Gene3*, 5(3): 449–465
- Macer RCF. 1966. The formal and monosomic genetic analysis of stripe rust (*Puccinia striiformis*) resistance in wheat. *Hereditas*, 2 (S): 127–143
- Macer RCF. 1975. Plant pathology in a changing world. *Transactions of the British Mycological Society*, 65(3): 351–367
- Marais F, Marais A, McCallum B, Pretorius Z. 2009. Transfer of leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr62* and *Yr42* from *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol. to common wheat. *Crop Science*, 49 (3): 871–879
- Marais GF, McCallum B, Marais AS. 2006. Leaf rust and stripe rust resistance genes derived from *Aegilops sharonensis*. *Euphytica*, 149(3): 373–380
- Marais GF, McCallum B, Snyman JE, Pretorius ZA, Marais AS. 2005b. Leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr54* and *Yr37* transferred to wheat from *Aegilops kotschy*. *Plant Breeding*, 124(6): 538–541
- Marais GF, Pretorius ZA, Wellings CR, McCallum B, Marais AS. 2005a. Leaf rust and stripe rust resistance genes transferred to common wheat from *Triticum dicoccoides*. *Euphytica*, 143(1/2): 115–123
- Marchal C, Zhang J, Zhang P, Fenwick P, Steuernagel B, Adamski NM, Boyd L, McIntosh R, Wulff BBH, Berry S, et al. 2018. BED-domain-containing immune receptors confer diverse resistance spectra to yellow rust. *Nature Plants*, 4(9): 662–668
- McIntosh R, Mu JM, Han DJ, Kang ZS. 2018. Wheat stripe rust resistance gene *Yr24/Yr26*: a retrospective review. *The Crop Journal*, 6(4): 321–329
- McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers WJ, Morris C, Appels R, Xia XC. 2014. Catalogue of gene symbols for wheat: 2013–2014 supplement. http://maswheat.ucdavis.edu/CGSW/2013-2014_Supplement.pdf
- McIntosh RA, Lagudah ES. 2000. Cytogenetical studies in wheat, XVIII: gene *Yr24* for resistance to stripe rust. *Plant Breeding*, 119(1): 81–93
- Milus EA, Line RF. 1986a. Number of genes controlling high-temperature, adult-plant resistance to stripe rust in wheat. *Phytopathology*, 76(1): 93–96
- Milus EA, Line RF. 1986b. Gene action for inheritance of durable, high-temperature, adult-plant resistance to stripe rust in wheat. *Phytopathology*, 76(4): 435–442
- Moore JW, Herrera-Foessel S, Lan C, Schnippenkoetter W, Ayliffe M, Huerta-Espino J, Lillemo M, Viccars L, Milne R, Periyannan S, et al. 2015. A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nature Genetics*, 47 (12): 1494–1498
- Navabi A, Singh RP, Tewari JP, Briggs KG. 2004. Inheritance of high levels of adult-plant resistance to stripe rust in five spring wheat genotypes. *Crop Science*, 44(4): 1156–1162
- Qayoum A, Line RF. 1985. High-temperature, adult-plant resistance to stripe rust of wheat. *Phytopathology*, 75(10): 1121–1125
- Qie YM, Liu Y, Wang MN, Li X, See DR, An DG, Chen XM. 2019. Development, validation, and re-selection of wheat lines with pyramided genes *Yr64* and *Yr15* linked on the short arm of chromosome 1B for resistance to stripe rust. *Plant Disease*, 103(1): 51–58
- Riley R, Chapman V, Johnson R. 1968. Introduction of yellow rust resistance of *Aegilops comosa* into wheat by genetically induced homoeologous recombination. *Nature*, 217(5126): 383–384
- Risk JM, Selter LL, Chauhan H, Krattinger SG, Kumlehn J, Hensel G, Viccars LA, Richardson TM, Buesing G, Troller A, et al. 2013. The wheat *Lr34* gene provides resistance against multiple fungal pathogens in barley. *Plant Biotechnology Journal*, 11(7): 847–854
- Rosewarne GM, Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, Lan CX, He ZH. 2013. Quantitative trait loci of stripe rust resistance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(10): 2427–2449
- Saito H, Tanaka M, Ishida N. 1982. Origin and phylogenetical differentiation of wild tetraploid wheats inferred from their susceptibility to leaf rust (preliminary note): susceptibility of the genus *Triticum* to two races of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. *Japanese Journal of Breeding*, 32(3): 274–281
- Sánchez-Martín J, Keller B. 2021. NLR immune receptors and diverse types of non-NLR proteins control race-specific resistance in *Triticaceae*. *Current Opinion in Plant Biology*, 62: 102053
- Sears ER. 1954. The aneuploids of common wheat. Columbia: University of Missouri
- Sharp EL, Violin RB. 1970. Additive genes in wheat conditioning resistance to stripe rust. *Phytopathology*, 60: 1146–1147
- Shu W, Chen XH, Niu YC. 2011. Construction and analysis of the SSH library with the resistant wheat near-isogenic line and its susceptible parent infected by *Puccinia striiformis* Westend. f. sp. *tritici*. *Hereditas*, 33(9): 1011–1016 (in Chinese) [舒伟, 陈晓红, 牛永春. 2011. 条锈菌诱导的小麦抗病与感病近等基因系SSH文库构建及分析. *遗传*, 33(9): 1011–1016]
- Singh R, Huerta-Espino J, William HM. 2005. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rust of wheat. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 29(2): 121–127
- Singh RP, Nelson JC, Sorrells ME. 2000. Mapping *Yr28* and other genes for resistance to stripe rust in wheat. *Crop Science*, 40(4):

- 1148–1155
- Stakman EC, Piemeisel FJ. 1917. Biological forms of *Puccinia graminis* on cereals and grasses. *Journal of Agricultural Research*, 10(9): 429–495
- Tian YE, Huang J, Li Q, Hou L, Li GB, Wang BT. 2011. Inheritance and SSR mapping of a stripe-rust resistance gene *YrH122* derived from *Psathyrostachys huashanica* Keng. *Acta Phytopathologica Sinica*, 41(1): 64–71 (in Chinese) [田月娥, 黄静, 李强, 候璐, 李高宝, 王保通. 2011. 源于华山新麦草抗条锈病基因 *YrH122* 遗传分析和 SSR 标记. 植物病理学报, 41(1): 64–71]
- Uauy C, Brevis JC, Chen XM, Khan I, Jackson L, Chicaiza O, Distelfeld A, Fahima T, Dubcovsky J. 2005. High-temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene *Yr36* from *Triticum turanicum* ssp. *dicoccoides* is closely linked to the grain protein content locus Gpc-B1. *Theoretical and Applied Genetics*, 112(1): 97–105
- van der Plank JE. 1963. Plant disease: epidemics and control. New York: Academic Press, pp. 349
- van Dijk P, Parlevliet JE, Kema GHJ, Zeven AC, Stubbs RW. 1988. Characterization of the durable resistance to yellow rust in old winter wheat cultivars in the Netherlands. *Euphytica*, 38(2): 149–158
- Wan AM, Niu YC, Xu SC, Wu LR. 2000. Characteristics of cultivars with durable resistance to stripe rust and its potential in China. *Acta Agronomica Sinica*, 26(6): 751–755 (in Chinese) [万安民, 牛永春, 徐世昌, 吴立人. 2000. 持久抗条锈病小麦品种抗性特点及其在我国的利用价值. 作物学报, 26(6): 751–755]
- Wang FT, Lin RM, Feng J, Chen WQ, Qiu DW, Xu SC. 2015b. TaNAC1 acts as a negative regulator of stripe rust resistance in wheat, enhances susceptibility to *Pseudomonas syringae*, and promotes lateral root development in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 6: 108
- Wang FT, Lin RM, Feng J, Qiu DW, Chen WQ, Xu SC. 2015a. Wheat bHLH transcription factor gene, *TabHLH060*, enhances susceptibility of transgenic *Arabidopsis thaliana* to *Pseudomonas syringae*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 90: 123–130
- Wang FT, Lin RM, Li YY, Wang P, Feng J, Chen WQ, Xu SC. 2019. TabZIP74 acts as a positive regulator in wheat stripe rust resistance and involves root development by mRNA splicing. *Frontiers in Plant Science*, 10: 1551
- Wang H. 2008. Molecular marker development and localization of the stripe rust resistance gene *Yr1* in Chinese166. Master thesis. Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese) [王海. 2008. Chinese166抗条锈病基因 *Yr1* 分子标记建立及基因定位. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学]
- Wang H, Zou S, Li Y, Lin F, Tang D. 2020. An ankyrin-repeat and WRKY-domain-containing immune receptor confers stripe rust resistance in wheat. *Nature Communications*, 11: 1353
- Wang KN, Hong SM, Chen SM, Ji L, Ruan SK, Ling PL. 1963. Studies on the inheritance of resistance to stripe rust in wheat. *Acta Phytopathologica Sinica*, 6(2): 197–207 (in Chinese) [汪可宁, 洪锡午, 陈善铭, 季良, 阮寿康, 凌佩兰. 1963. 小麦品种对条锈病抗病性遗传规律研究初报. 植物病理学报, 6(2): 197–207]
- Wang LF, Ma JX, Zhou R, Wang XM, Jia J. 2002. Molecular tagging of the yellow rust resistance gene *Yr10* in common wheat, P. I.178383 (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 124: 71–73
- Wang R, Zhang SY, Xu ZQ, Chen J, Li Q, Hou L, Jing JX. 2011. Genetic analysis and SSR molecular mapping of new stripe-rust resistance gene *YrWV* derived from *Triticum aestivum-Haynaldia villosa* translocation line V9125-2. *Scientia Agricultura Sinica*, 44(1): 9–19 (in Chinese) [王睿, 张书英, 徐中青, 陈洁, 李强, 侯璐, 井金学. 2011. 簇毛麦易位系 V9125-2 抗条锈基因 *YrWV* 的遗传分析和 SSR 分子标记. 中国农业科学, 44(1): 9–19]
- Wang RY. 2004. Chromosome location and molecular marker of two Chinese differentials for resistance genes to *Puccinia striiformis* West. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [王瑞义. 2004. 中国小麦条锈菌鉴别寄主尤皮II号、阿夫抗条锈病基因定位及分子标记. 北京: 中国农业科学院]
- Wang YB, Xu SC, Xu Z, Liu TG, Lin RM. 2006. A microsatellite marker linked to the stripe rust resistance gene *YrV23* in the wheat variety Vilmorin23. *Hereditas*, 28(3): 306–310 (in Chinese) [王悦冰, 徐世昌, 徐仲, 刘太国, 蔺瑞明. 2006. 小麦条锈菌国际鉴别寄主 Vilmorin23 的抗条锈病基因 *YrV23* 微卫星标记. 遗传, 28(3): 306–310]
- Wellings CR, Singh RP, McIntosh RA, Pretorius ZA. 2004. The development and application of near isogenic lines for the stripe (yellow) rust pathosystem. // Proceedings of the 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference. Norwich, UK
- Weng DX, Xu SC, Lin RM, Wan AM, Li JP, Wu LR. 2005. Microsatellite marker linked with stripe rust resistant gene *Yr9* in wheat. *Acta Genetica Sinica*, 32(9): 937–941 (in Chinese) [翁东旭, 徐世昌, 蔺瑞明, 万安民, 李景鹏, 吴立人. 2005. 小麦条锈菌鉴别寄主抗条锈病基因 *Yr9* 的微卫星标记. 遗传学报, 32(9): 937–941]
- Wu JH, Zeng QD, Wang QL, Liu SJ, Yu SZ, Mu JM, Huang S, Selah HN, Distelfeld A, Huang LL, et al. 2018. SNP-based pool genotyping and haplotype analysis accelerate fine-mapping of the wheat genomic region containing stripe rust resistance gene *Yr26*. *Theoretical and Applied Genetics*, 131(7): 1481–1496
- Xu LS, Wang MN, Cheng P, Kang ZS, Hulbert SH, Chen XM. 2013. Molecular mapping of *Yr53*, a new gene for stripe rust resistance in durum wheat accession PI 480148 and its transfer to common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(2): 523–533
- Xu SC, Wu LR, Wan AM, Wang FL, Zhao WS, Niu YC. 2004. Establishment of near isogenic lines resistant to wheat stripe rust using Taichung 29 as a recurrent parent. *Plant Protection*, 30(2): 19–22 (in Chinese) [徐世昌, 吴立人, 万安民, 王凤乐, 赵文生, 牛永春. 2004. 以 Taichung 29 为背景的小麦抗条锈病近等基因系转育进展. 植物保护, 30(2): 19–22]
- Xu WB, Yin JL, Ma DF, Tang MS, Yang Y, Jing JX. 2012. Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat *Leymus mollis* translocation line M97. *Journal of Plant Protection*, 39(1): 24–30 (in Chinese) [徐婉彬, 尹军良, 马东方, 唐明双, 杨锐, 井金学. 2012. 普通小麦-柔软滨麦草易位系 M97 抗条锈基因的遗传分析和分子作图. 植物保护学报, 39(1): 24–30]
- Xu ZQ, Zhang SY, Wang R, Wang WL, Zhou XL, Yin JL, Chen J, Jing

- JX. 2010. Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat line M8003-5. *Acta Agronomica Sinica*, 36(12): 2116–2123 (in Chinese) [徐中青, 张书英, 王睿, 王文立, 周新力, 尹军良, 陈洁, 井金学. 2010. 小麦品种M8003-5抗条锈病基因遗传分析和分子作图. 作物学报, 36(12): 2116–2123]
- Xue WB, Xu X, Mu JM, Wang QL, Wu JH, Huang LL, Kang ZS, Han DJ. 2014. Evaluation of stripe rust resistance and genes in Chinese elite wheat varieties. *Journal of Triticeae Crops*, 34(8): 1054–1060 (in Chinese) [薛文波, 许鑫, 穆京妹, 王琪琳, 吴建辉, 黄丽丽, 康振生, 韩德俊. 2014. 中国小麦主栽品种抗条锈性评价与基因分析. 麦类作物学报, 34(8): 1054–1060]
- Yang MN, Xu ZB, Wang MN, Song JR, Jing JX, Li ZQ. 2008. Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat cultivars Zhongliang22. *Acta Agronomica Sinica*, 34(7): 1280–1284 (in Chinese) [杨敏娜, 徐智斌, 王美南, 宋建荣, 井金学, 李振岐. 2008. 小麦品种中梁22抗条锈病基因的遗传分析和分子作图. 作物学报, 34(7): 1280–1284]
- Yang MN, Yao Q, He MM, Hou L, Jing JX. 2009. Genetic analysis and SSR location of stripe rust resistance of wheat translocation line M853-4 derived from *Elymus mollis* (Trin.) Hara. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 17(4): 695–700 (in Chinese) [杨敏娜, 姚强, 贺苗苗, 侯璐, 井金学. 2009. 小麦-柔软滨麦草易位系M853-4抗条锈病基因的遗传分析和SSR标记定位. 农业生物技术学报, 17(4): 695–700]
- Yang ZM, Tang BR, Shen KQ, Xia XC. 1994. A strategic problem in wheat resistance breeding-building and utilization of sources of second-line resistance against rusts and mildew in China. *Acta Agronomica Sinica*, 20(4): 385–394 (in Chinese) [杨作民, 唐伯让, 沈克全, 夏先春. 1994. 小麦抗病育种的战略问题: 小麦对锈病、白粉病第二线抗源的建立和应用. 作物学报, 20(4): 385–394]
- Yao Q, Wang Y, He MM, Li Y, Zhou XL, Wang BT, Jing JX. 2010. SSR molecular mapping of stripe rust resistance gene of wheat translocation line H9020-20-12-1-8 derived from *Psathyrostachys huashanica* Keng. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 18(4): 676–681 (in Chinese) [姚强, 王阳, 贺苗苗, 李洋, 周新力, 王保通, 井金学. 2010. 普通小麦-华山新麦草易位系H9020-20-12-1-8抗条锈病基因SSR标记. 农业生物技术学报, 18(4): 676–681]
- Yao ZJ, Lin RM, Xu SC, Li ZF, Wan AM, Ma ZY. 2006. The molecular tagging of the yellow rust resistance gene *Yr7* in wheat transferred from differential host Lee using microsatellite markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 39(6): 1146–1152 (in Chinese) [姚占军, 蔺瑞明, 徐世昌, 李在峰, 万安民, 马峙英. 2006. 小麦条锈菌鉴别寄主Lee中抗性基因*Yr7*的微卫星标记. 中国农业科学, 39(6): 1146–1152]
- Yuan CL, Wu JZ, Yan BQ, Hao QQ, Zhang CZ, Lyu B, Ni F, Caplan A, Wu JJ, Fu DL. 2018. Remapping of the stripe rust resistance gene *Yr10* in common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 131(6): 1253–1262
- Yuan WH, Zhang ZJ, Feng F, Zeng SM. 1995. Identification of wheat cultivars with slow-rusting resistance to yellow rust pathogen. *Scientia Agricultura Sinica*, 28(3): 35–40 (in Chinese) [袁文焕, 张忠军, 冯锋, 曾士迈. 1995. 小麦慢条锈性品种的筛选及小种专化性. 中国农业科学, 28(3): 35–40]
- Zeng QD, Han DJ, Wang QL, Yuan FP, Wu JH, Zhang L, Wang XJ, Huang LL, Chen XM, Kang ZS. 2014. Stripe rust resistance and genes in Chinese wheat cultivars and breeding lines. *Euphytica*, 196(2): 271–284
- Zhan HX, Chang ZJ, Li GR, Jia JQ, Guo HJ, Zhang XJ, Li X, Qiao LY, Yang ZJ. 2014. Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat line CH5383. *Biotechnology Bulletin*, (6): 96–100 (in Chinese) [詹海仙, 畅志坚, 李光蓉, 贾举庆, 郭慧娟, 张晓军, 李欣, 乔麟轶, 杨足君. 2014. 小麦新抗源CH5383抗条锈病基因的遗传分析及分子定位. 生物技术通报, (6): 96–100]
- Zhang C, Huang L, Zhang H, Hao Q, Lyu B, Wang M, Epstein L, Liu M, Kou C, Qi J, et al. 2019. An ancestral NB-LRR with duplicated 3'UTRs confers stripe rust resistance in wheat and barley. *Nature Communications*, 10: 4023
- Zhang JZ, Lin RM, Cao LH, He YQ, Xu SC. 2007. Monosomic analysis of the wheat stripe rust resistant genes in Taichung29*6/Strubes Dickkopf. *Journal of Plant Protection*, 34(4): 343–346 (in Chinese) [张建周, 蔺瑞明, 曹丽华, 何月秋, 徐世昌. 2007. 小麦抗条锈病近等基因系Taichung29*6/Strubes Dickkopf抗病主效基因的单体分析. 植物保护学报, 34(4): 343–346]
- Zhang S, Zhu H, Li C, Han D, Chen Y. 2021. Detection and analysis of stripe rust resistance genes in adult period in wheat lines. *Molecular Plant Breeding*, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210303.1000.006.html> (in Chinese) [张帅, 朱浩, 李春莲, 韩德俊, 陈耀锋. 2021. 小麦品种(系)条锈病成株期抗性检测及抗病基因分析. 分子植物育种, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210303.1000.006.html>]
- Zhang XJ, Han DJ, Zeng QD, Duan YH, Yuan FP, Shi JD, Wang QL, Wu JH, Huang LL, Kang ZS. 2013. Fine mapping of wheat stripe rust resistance gene *Yr26* based on collinearity of wheat with *Brachypodium distachyon* and rice. *PLoS ONE*, 8(3): e57885
- Zhang Y, Chao KX, Gao X, Liu ZG, Yao WY, Li Q, Wang BT. 2014. Genetic analysis and SSR markers of wheat stripe rust resistance gene *YrElm* derived from *Elymus mollis* (Trin.) Hara. *Acta Phytopathologica Sinica*, 44(6): 641–650 (in Chinese) [张玉, 巢凯翔, 高旭, 柳泽光, 姚未远, 李强, 王保通. 2014. 源于柔软滨麦草抗小麦条锈病基因*YrElm*的遗传分析与SSR标记. 植物病理学报, 44(6): 641–650]
- Zhou XL, Wu HJ, Zhang RJ, Liu P, Jing JX. 2008. Microsatellite tagging of stripe-rust resistance gene *YrV1* derived from *Haynaldia villosa*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 38(1): 69–74 (in Chinese) [周新力, 吴会杰, 张如佳, 刘佩, 井金学. 2008. 来自簇毛麦抗条锈病新基因的SSR标记. 植物病理学报, 38(1): 69–74]
- Zhou YL, Lin RM, Zhang JZ, Wang JH, Sun JF, Xu SC. 2008. SSR molecular tagging of stripe rust resistance gene *YrVir1* in Chinese wheat differential host Virgilio. *Scientia Agricultura Sinica*, 41(4): 1023–1029 (in Chinese) [周艳丽, 蔺瑞明, 张建周, 王建华, 孙建锋, 徐世昌. 2008. 小麦条锈菌中国鉴别寄主维尔中抗条锈病基因*YrVir1*的微卫星标记. 中国农业科学, 41(4): 1023–1029]

(责任编辑:张俊芳)