

CIMMYT 小麦 Kingbird 和 PBW343 中条锈病和叶锈病成株抗性 QTL 分析

张培培, 张亚琦, 李寒冰, 高 璞, 李 柳, 李 星, 李在峰*, 刘大群*

(河北农业大学 植物保护学院/河北省农作物病虫害生物防治工程技术研究中心, 河北 保定 071001)

摘要: 为检测和定位 CIMMYT 小麦 Kingbird 和 PBW343 中的成株慢锈 QTL, 以 Kingbird 和 PBW343 作为亲本进行杂交、多次自交得到的 181 个 F₆ 代重组自交系(RILs)为材料, 种植于墨西哥田间进行抗叶锈病和条锈病鉴定, 获得群体的表现型数据。同时利用 406 个在亲本间有多态性的多样性序列芯片技术(DArT)标记检测 181 个家系, 获得群体的基因型数据。结合表现型数据和基因型数据, 利用软件 Map manager QTXb20 和 QTL IciMapping 3.2 软件, 采用复合区间作图法进行成株抗叶锈和条锈 QTL 分析, 结果共检测到 3 个抗叶锈 QTL 和 1 个抗条锈 QTL, 分别位于 1A、7DS、5BL、3BS 染色体上, 解释 5.57%、11.94%、5.11%、9.03% 的表型变异。其中, 位于 7DS 和 3BS 染色体上的 QTL 来自 Kingbird, 位于 1A 和 5BL 染色体上的 QTL 来自 PBW343, 这些成株慢锈 QTL 丰富了现有的小麦成株慢锈基因库。

关键词: 小麦; 叶锈病; 条锈病; 成株慢锈基因; QTL 作图

中图分类号: S435.121 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2014)11-0082-06

QTL Mapping of Adult-plant Resistance Genes to Leaf Rust and Stripe Rust in CIMMYT Wheat Kingbird and PBW343

ZHANG Pei-pei, ZHANG Ya-qi, LI Han-bing, GAO Pu, LI Liu, LI Xing, LI Zai-feng*, LIU Da-qun*

(College of Plant Protection, Agricultural University of Hebei/Biological Control Center of Plant Disease and Plant Pests of Hebei Province, Baoding 071001, China)

Abstract: In order to detect and map the QTL to leaf rust and stripe rust in CIMMYT wheat lines Kingbird and PBW343, a total of 181 recombinant inbred lines(RILs) derived from the cross Kingbird and PBW343 were planted in Mexico to score disease severity of leaf rust and stripe rust to obtain the phenotypic data. A total of 406 DArT markers with polymorphism between parents were used to test the whole 181 RILs to obtain the genotypic data. Phenotypic data and genotypic data were used to map QTL by softwares Map manager QTXb20 and QTL IciMapping 3.2 with composite interval mapping strategy. The results showed that a total of three QTLs for leaf rust resistance and one QTL for stripe rust resistance were detected on chromosome 1A, 7DS, 5BL and 3BS, respectively, and explaining 5.57%, 11.94%, 5.11% and 9.03% of the phenotypic variance. The QTLs on 7DS and 3BS were from Kingbird, and the other two QTLs were detected in PBW343. These QTLs enrich the wheat slow rusting gene pool and will give theory and technology support for wheat resistance breeding.

Key words: wheat; leaf rust; stripe rust; adult-plant slow rusting genes; QTL mapping

收稿日期: 2014-04-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(31361140367); 河北省自然科学基金项目(C2014204113); 河北省教育厅优秀青年项目(YQ2013024)

作者简介: 张培培(1990-), 女, 河北保定人, 在读硕士研究生, 研究方向: 分子植物病理学。E-mail: zhangpeijiayouba@163.com

* 通讯作者: 李在峰(1975-), 男, 河南卫辉人, 教授, 主要从事分子植物病理学研究。E-mail: lzf7551@aliyun.com

刘大群(1958-), 男, 河北灵寿人, 教授, 主要从事分子植物病理学研究。E-mail: ldq@hebau.edu.cn

小麦 (*Triticum aestivum*) 是全世界广泛种植的粮食作物, 在我国已有 5 000 多年的种植历史, 目前种植面积仅次于水稻。由小麦叶锈菌 (*Puccinia triticina*) 和小麦条形柄锈菌 (*P. striiformis* f. sp. *tritici*) 引起的小麦叶锈病和条锈病是小麦上主要的叶部病害, 在全球小麦种植区包括北美、欧洲、亚洲、澳洲、非洲等许多国家都有发生, 在流行年份会造成相当大的经济损失^[1]。在我国, 小麦锈病的危害非常严重, 1969、1973、1975、1979、2012 年曾发生了多次小麦叶锈病大流行^[2]; 另外自 20 世纪 50 年代以来, 我国曾发生 15 次中度以上条锈病流行, 其中 1950、1964、1990、2002 年该病在全国范围内大流行, 对小麦的产量造成了巨大的损失。虽然杀菌剂能够很好地控制小麦锈病, 但是培育并合理利用抗锈病的小麦品种, 在时间和空间上科学地布局含不同抗性基因的小麦品种, 避免单一品种在同一区域连续多年种植, 对于防止叶锈病和条锈病大暴发, 仍然是最经济、环保、有效的措施。

小麦对叶锈病和条锈病的抗性可以分为 2 类。一类是小种专化抗性, 又称垂直抗性、苗期抗性 or 全生育期抗性, 这种抗性符合基因对基因假说^[3], 但是经常会因病原菌的变化而丧失抗性。另一类是非小种专化抗性, 又称为水平抗性、成株抗性、部分抗性 or 慢锈性。这种抗性一般在苗期表现为感病, 而在成株期具有侵染概率低、潜育期长、孢子堆小、产孢量小、严重度低的特点, 该类抗性一般由多个微效基因控制, 呈数量性状遗传, 又称数量性状位点 (quantitative trait loci, QTL), 无明显的生理小种分化现象, 不会因为锈菌小种的变异而失去抗性, 抗性表现更加持久^[4]。目前, 小麦上已经正式命名了 72 个抗叶锈病基因和 53 个抗条锈病基因^[5], 其中大多数都是小种专化抗性基因, 而由多位点控制的慢锈性基因相对较少, 因此不断检测和定位小麦中成株慢叶锈和条锈基因, 可以丰富小麦抗锈性遗传资源, 对培育持久、多抗小麦品种具有重要意义。

目前小麦有 4 个慢锈性基因已正式命名, 即 *Lr34/Yr18*、*Lr46/Yr29*、*Lr67/Yr46* 和 *Lr68*^[6-9]。*Lr34* 是最先发现的小麦成株抗叶锈基因, 它来自于南美洲巴西的一个老品种 Frontana^[6], 被定位于 7DS 染色体上, *Lr34/Yr18* 不仅高抗小麦叶锈病和条锈病^[10], 还高抗小麦秆锈病 (*Puccinia graminis tritici*)^[11]、白粉病 (*Blumeria graminis*)^[12] 和大麦黄矮病毒^[13] 等, 为一个抗多种病害的多效抗病基因, 目前该基因已被克隆^[14]。Singh 等^[7] 在对

Pavon76 的遗传分析中发现位于 1B 染色体上的 QTL 效应十分显著, 并将这一慢叶锈基因定名为 *Lr46*, 这是继 *Lr34* 之后第 2 个正式命名的慢叶锈基因, 该基因除了抗叶锈病和条锈病外还兼抗秆锈病和白粉病^[15-16]。2010 年 Herrera-Foessel 等^[8] 在小麦品系 RL6077 中定位了第 3 个小麦慢锈基因 *Lr67/Yr46*, 该基因位于 4DL 染色体上, 与其紧密连锁的分子标记为 gwm165 和 gwm192, 它同时也高抗白粉病和秆锈病^[17]。2012 年 Herrera-Foessel 等又在小麦品种 Parula 中发现和定位了第 4 个慢锈基因, 将其命名为 *Lr68*, 该基因位于 7BL 染色体上^[9]。除了这 4 个已正式命名的慢锈基因, 国内外报道的小麦抗叶锈病 QTL 数量共有 80 个, 除了 1A、1D、3D、6D 和 7A 等 5 条染色体外, 小麦其他的 16 条染色体上都有分布^[18]。

在以前的研究中发现, CIMMYT 小麦 Kingbird 含有抗秆锈病基因 *Sr2*^[19], 其对优势小种 Ug99 具有很好的抗性, 另外 Kingbird 在田间对叶锈病、条锈病也均表现出很高的成株抗性, 是很好的小麦抗性资源。本研究利用 CIMMYT 小麦 Kingbird 和 PBW343 杂交获得的 181 个 F_6 重组自交系 (RILs) 在墨西哥进行抗叶锈病与条锈病的鉴定, 同时利用 DarT 分子标记构建遗传图谱, 进而对 Kingbird 和 PBW343 的慢锈基因进行 QTL 分析, 为其持久抗病机制研究奠定基础, 也为我国小麦抗病育种和多基因聚合提供优良的抗源。

1 材料和方法

1.1 试验材料

由小麦品种 Kingbird 作为母本, PBW343 作为父本, 通过常规杂交技术获得 F_1 代, F_1 代连续自交得到 186 个 F_6 重组自交系。小麦品种 Kingbird 和 PBW343 及其 181 个 F_6 重组自交系由 CIMMYT 小麦锈病课题组提供。Kingbird 和 PBW343 在苗期对叶锈菌小种 THT 和 PHT 以及条锈菌小种 Mex96.11、Mex07.16 和 Mex09.01 均表现感病, 成株期表现中抗 or 中感 (侵染型), 具有较低的严重度。

1.2 田间试验设计

将小麦亲本 Kingbird 和 PBW343 及 181 个重组自交系于 2010—2011 年度种植于墨西哥 CIMMYT 的欧布雷贡 (Obregon) 小麦试验田, 2010 年种植于墨西哥托卢卡 (Toluca) 试验田, 种植时采用完全随机区组设计^[20], 重复 2 次, 单行区, 行长 1.5 m, 每行点播 100 粒, 墨西哥托卢卡试验田每 9 行种植

1 行高感品种 Avocet(感条锈病)作为对照,墨西哥欧布雷贡试验田每 9 行种植 1 行高感品种 Thatcher(感叶锈病)作对照,Thatcher 或 Avocet 作为诱发行与试验材料垂直种植,以保证充分接种。欧布雷贡试验点于 2010 年 10 月份播种,托卢卡试验点于 2010 年 6 月份播种。

1.3 锈菌接种和病害调查

在 2 个试验点的小麦拔节后,欧布雷贡试验点于 2011 年 1 月 20 日左右接种叶锈菌,托卢卡试验点于 2010 年 6 月 20 日左右接种条锈菌,叶锈菌小种为 THT 和 PHT 混合菌种,条锈菌小种为 Mex96.11、Mex07.16 和 Mex09.01 的混合菌种。接种时,将等量的锈菌小种孢子混合,配制含 0.05% 吐温 20 的孢子悬浮液(菌液质量浓度 0.5 g/L),于傍晚对试验田里的诱发行进行均匀喷雾接种,保证小麦叶片上有一层均匀的水膜覆盖,同时对接过菌的诱发行小麦盖塑料薄膜保持湿度,以保证锈菌的顺利侵染,次日早晨揭开薄膜。接种后多次浇水保持田间湿度,并增施氮肥,为发病创造有利条件。

大约在接种后 1 个月,当感病对照的病害严重程度达到 50% 以上时,对各家系在田间的严重程度进行调查记录,严重程度用锈菌病斑面积占叶片总面积的百分率表示^[21]。一般调查 3 次,每次间隔 7 d,到严重程度不再变化为止。最后一次调查的严重程度最大时为最终严重程度(final disease severity, FDS),用于统

计分析和 QTL 作图^[22]。

1.4 遗传图谱的构建

利用 406 个多样性序列芯片技术(diversity arrays technology, DArT)标记对群体进行分析得到基因型数据,利用 Map Manager QTXb20 软件进行连锁分析,用 Kosambi 函数将标记间的重组交换率换算为遗传图距单位(cM)。

1.5 QTL 分析

采用 SAS 8.0 软件对重组自交系的 FDS 进行基本统计分析,用软件 QTL IciMapping 3.2 采取复合区间作图法^[23]进行小麦成株抗锈 QTL 分析,LOD 值设置为 2.5。

2 结果与分析

2.1 群体叶锈病和条锈病抗性分析

Kingbird 和 PBW343 及其 181 个重组自交家系在 2010—2011 年度墨西哥的欧布雷贡试验点与 2010 年在墨西哥托卢卡试验点的抗病性鉴定结果和 FDS 统计分析见图 1。两地小麦田间发病严重程度均较低,Kingbird 和 PBW343 在欧布雷贡发生叶锈病的严重程度分别为 5% 和 15%,两亲本在托卢卡发生条锈病的严重程度分别为 1% 和 20%,在后代所有家系中,小麦叶锈病和条锈病严重度的平均值分别为 7.25% 和 11.39%,说明大多数家系有较好的成株抗性。

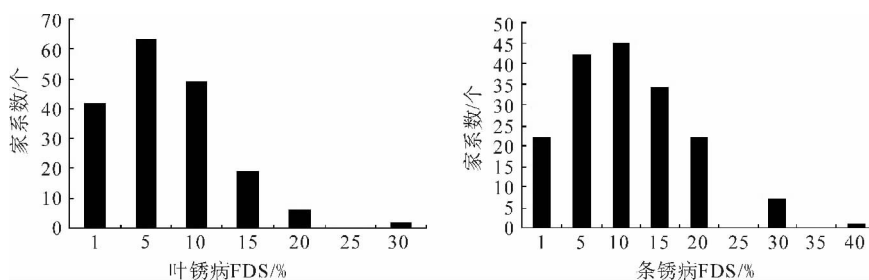
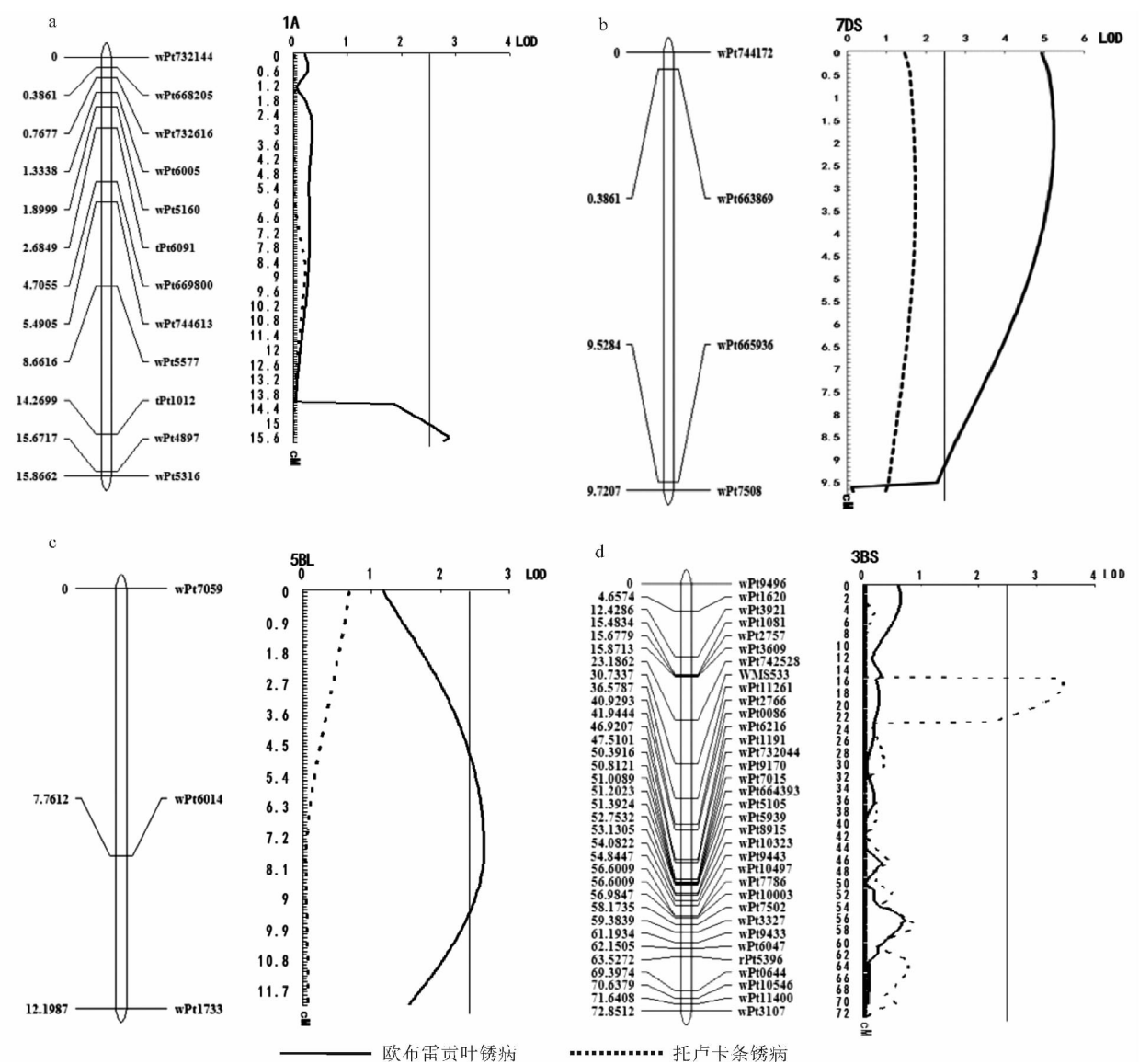


图 1 F₂ 重组自交系的 FDS 分布

2.2 群体成株抗性 QTL 分析

采用 406 个 DArT 分子标记构建的连锁图覆盖了小麦 42 个连锁群,根据墨西哥托卢卡和欧布雷贡 2 个试验点的 FDS,采用复合区间作图法进行 QTL 分析,共发现了 4 个控制小麦锈病成株抗性的 QTL (图 2),分别位于 1A、7DS、5BL 和 3BS 染色体上。其中在墨西哥欧布雷贡试验点共检测到 3 个小麦抗叶锈 QTL,位于 1A、7DS 和 5BL 染色体上。位于 1A 染色体上的 QTL,来自于亲本 PBW343,标记区间是 wPt4897—wPt5316,解释 5.57% 的表型变异;位于

7DS 染色体上的 QTL,标记区间为 wPt663869—wPt665936,解释 11.94% 的表型变异,此 QTL 的抗性由 Kingbird 提供;第 3 个成株抗叶锈 QTL 位于 5BL 染色体上,解释 5.11% 的表型变异,其标记区间为 wPt7059—wPt6014,在亲本 PBW343 中能够检测到。根据墨西哥托卢卡条锈病鉴定的表型数据,在该试验点检测到 1 个成株抗条锈 QTL,位于 3BS 染色体上,其标记区间是 wPt3609—wPt742528,解释了 9.03% 的表型变异,来自于 Kingbird(表 1)。



a: 1A 染色体上控制成株抗叶锈 QTL 位置; b: 7DS 染色体上控制成株抗叶锈 QTL 位置;
c: 5BL 染色体上控制成株抗叶锈 QTL 位置; d: 3BS 染色体上控制成株抗条锈 QTL 位置

图 2 小麦品种 Kingbird 和 PBW343 中成株抗锈 QTL 分布

表 1 区间作图法检测小麦抗锈 QTL 结果

地点	染色体	亲本	标记区间	位置/cM	LOD 值	加性效应	贡献率/%
欧布雷贡	1A	PBW343	wPt4897—wPt5316	15.7	2.87	1.31	5.57
	7DS	Kingbird	wPt663869—wPt665936	1.8	5.24	−1.90	11.94
	5BL	PBW343	wPt7059—wPt6014	7.7	2.64	1.26	5.11
托卢卡	3BS	Kingbird	wPt3609—wPt742528	16.9	3.45	−2.24	9.03

3 结论与讨论

本研究在 Kingbird 和 PBW343 中定位的抗锈 QTL 较少,这与 2 个亲本在田间表现高水平的抗性不一致,分析可能是因为两亲本携带部分相同的 QTL,导致在后代群体中不能出现分离,群体多数表现为高抗,故无法对这些 QTL 进行精确定位。

在本试验中,结合 DArT 分子标记分析和两地田间病害调查结果,在 CIMMYT 小麦品种 PBW343 中检测到 2 个抗叶锈 QTL,分别位于 1A 和 5BL 染色体上。郑嫚嫚等^[24] 2014 年对 Pavon76 和 PBW343 进行成株抗叶锈 QTL 分析,也在 PBW343 中检测到了 1 个成株抗叶锈 QTL,位于 1AL 染色体上,其标记区间为 wPt666616—

wPt733811, 本研究在 1A 上定位的 QTL 标记区间为 wPt4897—wPt5316, 2 个 QTL 遗传距离小于 10 cM, 推测是控制抗叶锈性的同一个 QTL。2009 年, 张利军等^[20]在 SAAR 中定位了 1 个成株抗叶锈 QTL, 其位于 5BL 染色体上, 标记区间为 XDUPw395—Xgwm777, 根据 Somers 在 2004 年公布的小麦连锁图谱^[25]确定其位置在 73 cM 附近。另外, Chu 等^[26]2009 年也在 5BL 染色体上发现了 1 个成株抗叶锈 QTL, 其位置在 140 cM 附近。本研究发现的位于 5BL 染色体上的 QTL 由于标记太少, 很难确定其具体的位置, 故此 QTL 是否为一个新位点还需要进一步验证。

本研究在 Kingbird 中 7DS 染色体上检测到 1 个成株抗叶锈 QTL, 其位置接近 *Lr34*。2011 年 Bhavani 等^[19]在 Kingbird 中定位了 1 个位于 7DS 染色体上的抗秆锈 QTL, 其抗性是由位点 *Lr34*/*Yr18* 提供, 本研究中检测到的成株抗叶锈 QTL 可能是 *Lr34*, 但是其解释的效应值很小, 并且在抗条锈分析中没有检测到 *Yr18* 的抗性, 说明 *Lr34*/*Yr18* 受环境以及遗传背景的影响较大。

位于小麦 3BS 染色体上的抗条锈病基因有 *Yr30*, *Yr30* 与 *Sr2* 紧密连锁^[27], 以前的研究中发现 Kingbird 含有 *Sr2* 基因^[19], 并且与 SSR 分子标记 Xgwm533 紧密连锁^[28]。本研究中定位了 1 个位于 3BS 染色体上的成株抗条锈 QTL, 其标记区间为 wPt3609—wPt742528, 距离 SSR 分子标记 Xgwm533 的遗传距离少于 10 cM, 推断这个位点的抗条锈性可能是由 *Yr30* 提供。

本研究利用分子标记和两试验点的田间抗病试验数据, 在 CIMMYT 小麦品种 Kingbird 和 PBW343 中共发现了 3 个控制叶锈病和 1 个控制条锈病的成株抗性 QTL, 分别位于 1A、7DS、5BL 和 3BS 染色体上, 其解释的表型变异率为 5.11%~11.94%, 均属于中等效应 QTL。由于本研究只在 1 a 1 个试验点进行分析, 不能确定检测到的 QTL 的稳定性, 因此还需要进行多年多点的试验, 检测其不同环境下能否稳定表达。此外, 本研究发现了多个与这些 QTL 紧密连锁的分子标记, 这些标记均可应用于慢锈基因的聚合和慢锈品种的选育。

参考文献:

[1] Komer J A. Genetics of resistance to wheat leaf rust [J]. Annual Review of Phytopathology, 1996, 34(1): 435-455.

[2] Zhou H X, Xia X C, He Z H, *et al.* Molecular mapping of leaf rust resistance gene *LrNJ97* in Chinese wheat line Neijiang 977671[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(8): 2141-2147.

[3] Flor H H. Current status of the gene-for-gene concept [J]. Annual Review of Phytopathology, 1971, 9(1): 275-296.

[4] Ribeiro Do Vale F X, Parlevliet J E, Zambolim L. Concepts in plant disease resistance [J]. Fitopatologia Brasileira, 2001, 26(3): 577-589.

[5] McIntosh R A, Yamazaki Y, Dubcovsky J, *et al.* Catalogue of gene symbols for wheat: 2013 supplement [C/OL]. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneCatalogueIntroduction.pdf>.

[6] Dyck P L. Genetics of leaf rust reaction in three introductions of common wheat [J]. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 1977, 19(4): 711-716.

[7] Singh R P, Mujeeb-Kazi A, Huerta-Espino J. *Lr46*: A gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat [J]. Phytopathology, 1998, 88(9): 890-894.

[8] Herrera-Foessel S A, Lagudah E S, Huerta-Espino J, *et al.* New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(1): 239-249.

[9] Herrera-Foessel S A, Singh R P, Huerta-Espino J. *Lr68*: A new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(8): 1475-1486.

[10] Singh R P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult plant resistance to stripe rust in bread wheat [J]. Phytopathology, 1992, 82(8): 835-838.

[11] Dyck P L. The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat [J]. Genome, 1987, 29(3): 467-469.

[12] Spielmeier W, McIntosh R A, Kolmer J, *et al.* Powdery mildew resistance and *Lr34*/*Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust cosegregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111(4): 731-735.

[13] Singh R P. Genetic association of gene *Bydvl* for tolerance to barley yellow dwarf virus with genes *Lr34* and *Yr18* for adult plant resistance to rusts in bread wheat [J]. Plant Disease, 1993, 77: 1103-1106.

[14] Krattinger S G, Lagudah E S, Spielmeier W, *et al.* A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat [J]. Science, 2009, 323(5919): 1360-1363. (下转第 96 页)

防制剂的防效多受环境因素等的影响,但生防菌具有无公害、长效等优点,值得进一步深入研究。

笔者曾在室内测定上述 3 种化学药剂对枯草芽孢杆菌的抑菌作用,结果表明,多菌灵和咪鲜胺仅在 1 000 mg/L 下对枯草芽孢杆菌产生抑制,咯菌腈在 1 000 mg/L 下仍无抑制作用。以往人们认为生防菌与农药特别是杀菌剂混合会影响药效^[5],而以上的室内试验结果启示菌药有可能混用以提高防效,此设想尚须通过田间试验证明。

甘薯黑痣病可以通过种薯、秧苗、土壤等传播,在防治时考虑采取综合措施才能取得更理想的效果。如在精选无病种薯、建无病苗床的基础上进行种薯处理,培育无病薯苗;栽植前薯苗进行药剂处

理;实行轮作倒茬,尽量选择无病的地块种植等。

参考文献:

- 孢杆菌的抑菌作用,结果表明,多菌灵和咪鲜胺仅在 1 000 mg/L 下对枯草芽孢杆菌产生抑制,咯菌腈在 1 000 mg/L 下仍无抑制作用。以往人们认为生防菌与农药特别是杀菌剂混合会影响药效^[5],而以上的室内试验结果启示菌药有可能混用以提高防效,此设想尚须通过田间试验证明。

甘薯黑痣病可以通过种薯、秧苗、土壤等传播,在防治时考虑采取综合措施才能取得更理想的效果。如在精选无病种薯、建无病苗床的基础上进行种薯处理,培育无病薯苗;栽植前薯苗进行药剂处

[1] 刘伟明,中国甘薯研究开发利用的现状与对策探讨[J]. 中国农学通报,2007(4):484-488.

[2] 郭泉龙. 甘薯黑痣病发生规律及防治措施[J]. 中国农技推广,2005(8):45.

[3] 孙广宇,宗兆峰. 植物病理学实验技术[M]. 北京:中国农业出版社,2004:142.

[4] 方中达. 植病研究方法[M]. 北京:中国农业出版社,2007.

[5] 纪明山,王芳,祁之秋,等. 吡虫啉等 11 种农药对枯草芽孢杆菌 B36 菌株可湿性粉剂防治番茄灰霉病效果的影响[J]. 中国农学通报,2010,26(11):295-297.

(上接第 86 页)

[15] Lillemo M, Alsaf B, Singh R P, *et al.* The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 116(8):1155-1166.

[16] Singh R P, Herrera-Foessel S A, Huerta-Espino J, *et al.* Pleiotropic gene *Lr46/Yr29/Pm39/Ltn2* confers slow rusting, adult plant resistance to wheat stem rust fungus[C]// Proceedings of the borlaug global rust initiative. New Dehli, India: 2013 BGRI Technical Workshop, 2013.

[17] Herrera-Foessel S A, Singh R P, Lillemo M, *et al.* *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(4):781-789.

[18] Li Z F, Lan C X, He Z H, *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):1907-1925.

[19] Bhavani S, Singh R P, Argillier O, *et al.* Mapping durable adult plant stem rust resistance to the race Ug99 group in six CIMMYT wheats[C]// Proceedings of the borlaug global rust initiative. St. Paul, Minnesota: 2011 BGRI Technical Workshop, 2011.

[20] 张利军,李在峰, Morten Lillemo, 等. CIMMYT 小麦品种 Saar 的叶锈成株抗性 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(2):388-397.

[21] 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 Disease, 2010, 94(1):45-53.

[22] 邢丽芳,李在峰,刘大群. CIMMYT 小麦 PBW343 和 Muu 中条锈和叶锈成株抗性 QTL 分析[J]. 河北农业大学学报, 2012, 35(5):45-50.

[23] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法[J]. 作物学报, 2009, 35(2):239-245.

[24] 郑嫚嫚,王翠芬,李欢,等. CIMMYT 小麦 Pavon76 和 PBW343 叶锈成株抗性 QTL 分析[J]. 河南农业科学, 2014, 43(1):74-78.

[25] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(6):1105-1114.

[26] Chu C G, Friesen T L, Xu S S, *et al.* Identification of novel QTLs for seedling and adult plant leaf rust resistance in a wheat doubled haploid population[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119(2):263-269.

[27] Singh R P, Nelson J C, Sorrells M E. Mapping Yr28 and other genes for resistance to stripe rust in wheat[J]. Crop Science, 2000, 40(4):1148-1155.

[28] Spielmeyer W P, Sharp P J, Lagudah E S. Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Crop Science, 2003, 43(1):333-336.