

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.01983

## 小麦品种(系)抗叶锈病基因 *Lr10* 位点基因型的多样性

韩淑晓<sup>1</sup> 刘全兰<sup>2</sup> 董洁<sup>1</sup> 陈建省<sup>1</sup> 田纪春<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 山东农业大学作物生物学国家重点实验室 / 山东省作物生物学重点实验室, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 青岛科技大学化工学院生物工程与技术系, 山东青岛 266042

**摘要:** 小麦抗叶锈病基因 *Lr10* 的表达需与其紧密连锁的 *RGA2* 基因调控, 按照这 2 个基因的连锁关系, *Lr10* 基因位点分成 H1 和 H2 两个古单倍型。为揭示我国小麦品种中 *Lr10* 的遗传多样性, 对 189 个来自 12 省的小麦育成品种和 58 个品系的该基因位点变异进行了鉴定分析。绝大多数供试品种(系)为 H2 古单倍型, 其频率在育成品种和品系中分别为 95.2% (180/189) 和 96.6% (56/58)。这 2 种古单倍型可进一步分为 9 种单倍型亚型, 其中 H1-2、H2-4、H2-5、H2-6 和 H2-7 亚型为首次报道。育成品种包含所有单倍型亚型, 以 H2-1 频率最高(69.3%), H2-3 和 H2-6 频率最低(0.5%); 而在选育品系中仅检测到 5 种单倍型亚型, 其中 H2-1 频率最高(27.6%), H1-2 频率最低(3.5%)。除 H2-1 与 H2-2 型外, 其他亚型与育成地显著相关( $P < 0.05$ )。本研究结果支持 *Lr10* 基因位点的古单倍型和单倍型亚型在育种中保持相对稳定的推断, 同时由于在育种过程中持续重组和变异而产生了新的单倍型亚型, 而且重组可以发生在 H2 和 H1 两种古单倍型之间。在现代育成品种和品系中, H1 古单倍型所占比例已降至 5% 以下, 应加以保护。

**关键词:** 小麦; *Lr10*; 古单倍型; 单倍型亚型; 遗传多样性

## Genotypic Diversity at *Lr10* Locus for Leaf Rust Resistance in Various Hexaploid Wheat Varieties (Lines)

HAN Shu-Xiao<sup>1</sup>, LIU Quan-Lan<sup>2</sup>, DONG Jie<sup>1</sup>, CHEN Jian-Sheng<sup>1</sup>, and TIAN Ji-Chun<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> State Key Laboratory of Crop Biology / Shandong Provincial Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; <sup>2</sup> Department of Bioengineering and Biotechnology, College of Chemical Engineering, Qingdao University of Science and Technology, Qingdao 266042, China

**Abstract:** Genotypes H1 and H2 are two ancient haplotypes on *Lr10* locus, which is a resistance gene to wheat leaf rust. They are identified based on the presence of both *Lr10* and *RGA2* in full length (H1), and the absence of *Lr10* and chromatin rearrangement of *RGA2* (H2) due to chromosome 1AS reorganization during species evolution. Both haplotypes contain several subhaplotypes. To understand the genetic diversity on *Lr10* locus, we tested the frequencies of H1 and H2 haplotypes and their subhaplotypes in 189 wheat cultivars and 58 breeding lines from various provinces of China. The H2 haplotype was dominant in the developed cultivars and breeding lines with the frequencies of 95.2% (180/189) and 96.6% (56/58), respectively. Five novel subhaplotypes were detected in the developed cultivars, namely H1-2, H2-4, H2-5, H2-6, and H2-7. In cultivars, subhaplotype H2-1 was the most frequent (69.3%), whereas subhaplotypes H2-3 and H2-6 had the lowest frequencies (0.5%). Among the five subhaplotypes detected in breeding lines, subhaplotype H2-1 had the highest frequencies (27.6%), whereas subhaplotypes H1-2 was the least frequent (3.5%). Interestingly, the subhaplotypes except for H2-1 and H2-2 were highly breeding location-dependent ( $P < 0.05$ ). These results support the hypothesis that both haplotypes have been maintained through a balanced polymorphism mechanism during wheat domestication. Furthermore, the five novel subhaplotypes suggest that genetic diversities resulting from recombination and other types of chromatin reorganizations (e.g., origin of the H2 haplotype and polymorphism for the *Lr10* locus) have been going on since the formation of the hexaploid wheat. Significantly, identification of the H1-2 subhaplotype is a clear evidence of occurrence of recombination between the two ancient haplotypes, which disagrees with the previous notion. Importantly, because the frequencies of H1 is lower than 5% in developed cultivars and breeding lines, actions for protecting

本研究由国家自然科学基金项目(31171554)和国家转基因生物新品种培育科技重大专项(2011ZX08002-003)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 田纪春, E-mail: jctian@sdau.edu.cn, Tel: 0538-8242040

第一作者联系方式: E-mail: hanshuxiao51444@163.com

Received(收稿日期): 2013-01-24; Accepted(接受日期): 2013-06-24; Published online(网络出版日期): 2013-08-12.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130812.1749.004.html>

germplasm with the H1 haplotype are highly recommended.

**Keywords:** Wheat; *Lr10*; Ancient haplotype; Subhaplotype; Genetic diversity

小麦是全球主要粮食作物之一,种植面积仅次于玉米。叶锈病是小麦的主要病害之一,发病严重时可减产50%<sup>[1]</sup>。小麦叶锈病的病原菌为*Puccinia triticina*,具有小种专化性,对不同小麦品种具有不同的致病性<sup>[2]</sup>;但病原小种易发生变异,致使抗病品种丧失抗性,特别是大面积推广品种都高抗当时流行的生理小种,加速了病原菌的定向选择和新生理小种的形成。因此,研究抗叶锈基因在小麦品种(系)中的多样性和分布规律,对合理利用抗叶锈病基因资源,延缓抗病品种的抗性丧失具有重要意义。

抗叶锈基因*Lr10*位于小麦1A染色体短臂上<sup>[3-4]</sup>,与另一抗病基因同源序列*RG2*紧密连锁,在该位点存在H1和H2两种古单倍型<sup>[3]</sup>。H1古单倍型含有完整的*Lr10*基因及与其紧密连锁的*RG2*基因, H2型仅含有*RG2*的部分序列,缺失*RG2*的5'端部分序列及全部*Lr10*序列<sup>[3-6]</sup>。群体遗传学研究表明,这两种古单倍型原存在于一粒小麦(*Triticum urartu*)和野生二粒小麦(*T. dicoccoides*)中<sup>[3-6]</sup>。在小麦进化和选育过程中, *Lr10*基因在普通小麦中被保留下来,并对叶锈菌菌株(*AvrLr10*) 89-201 CBTB(TX)表现抗性<sup>[5]</sup>。Stein等<sup>[5]</sup>检测了*Lr10*古单倍型在56份欧洲小麦品系中的分布规律,发现H1古单倍型的比例为14.29% (8/56), H2古单倍型的比例为85.71% (48/56),说明H2古单倍型是欧洲普通小麦的主要类型。Isidore等<sup>[6]</sup>设计了4对H2单倍型的特异引物(A、B、C和B\_3kb)用于研究不同倍性小麦中H2单倍型的保守性,共检测出3种H2亚型,在欧洲普通小麦中仅检测出2种H2亚型。尽管前人对*Lr10*基因位点的两种古单倍型及其亚型在小麦中的分布规律已有较多研究,但*Lr10*基因位点在中国小麦品种中的分布规律未见报道。

小麦育种过程中多选用少数综合性状好、配合力好的品种为亲本,并以高产、优质、抗病虫和抗旱等为主要育种目标对后代进行更强有力的选择。这种强目的性的人工选择必将强化基因的瓶颈效应,导致育成品种遗传基础变窄,遗传多样性降低。与古老的地方品种和野生品种相比,现代育成品种遗传多样性明显降低。为评价*Lr10*基因位点在中国小麦品种中的遗传多样性及可能经历的遗传瓶颈效应,本研究选用247份中国小麦品种(系),检测*Lr10*基因位点的古单倍型及其等位基因的遗传变异,旨在阐明*Lr10*基因位点的H1和H2古单倍型在小麦驯化过

程中的遗传瓶颈效应, *Lr10*基因位点在中国小麦品种(系)中的等位变异及其遗传多样性,及*Lr10*基因位点的多样性机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

189个小麦育成品种和58个高代品系(见附表),均由国家小麦改良中心泰安分中心提供。189个育成品种包括山东103份、河北31份、河南22份、陕西10份、江苏7份、山西5份、北京4份、安徽2份、宁夏2份,以及西藏、新疆和云南各1份;58个高代品系均由国家小麦改良中心泰安分中心近年新育成。2011—2012年,将所有品种(系)种植于山东农业大学试验站,每个材料种植3行,行长3.00 m,行宽0.26 m,四周各有1 m保护行。生育期间肥水按高产田管理,未进行药剂防治病害,小麦亦未发生倒伏。

### 1.2 *Lr10* 基因位点相关片段的 PCR 扩增

采用Doyle和Doyle<sup>[7]</sup>的方法从小麦幼苗提取的基因组DNA。采用引物Control<sup>[6]</sup>和rgalPro<sup>[8]</sup>,通过PCR扩增检测H1和H2单倍型,其中引物Control(表1)用于扩增H1和H2两种单倍型的共同序列(图1),引物rgalPro(表1)特异性扩增*Lr10*基因的5'端非编码区及部分5'端编码区,只在H1型个体中有扩增产物(图1)。引物ThLr10\_T/P、ThLr10\_E/H和ThLr10\_G/J<sup>[9]</sup>用于检测H1的亚型;而引物A、B、C和B\_3k<sup>[6]</sup>用于检测H2的亚型。所有引物均由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。

在T-gradient Thermal Cycler (Bio-metra)上,按已报道的方法<sup>[6,8-9]</sup>进行PCR扩增。扩增产物经琼脂糖电泳后,1%~2%溴化乙锭染色,用Bioshine GelX 1650凝胶成像系统(上海欧翔科学仪器有限公司)观察、照相、读带。

### 1.3 数据分析

*Lr10*位点基因型按照PCR扩增片段的有或无命名。例如,若两对引物Control和rgalPro都有PCR产物,则其古单倍型的类型为H1<sup>[8]</sup>;若仅引物Control有PCR产物,引物rgalPro无扩增产物,则其古单倍型的类型为H2<sup>[8]</sup>。H1和H2单倍型亚型的扩增带型如表2所示。采用SAS 9.0软件<sup>[10]</sup>统计各古单倍型及其亚型的发生频率以及基因型。选用样品数较多的山东、河北、河南和陕西材料进行*Lr10*位点基因型与品种育成的相关性分析。

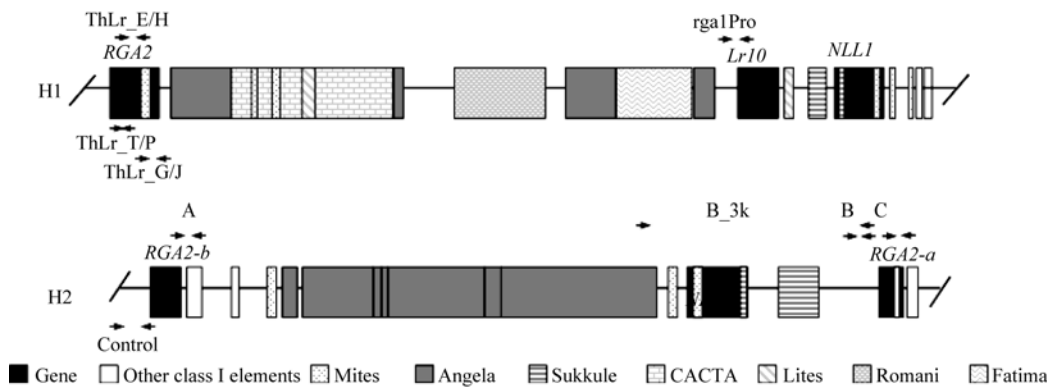


图 1 引物扩增片段在 *Lr10* 位点的位置

Fig. 1 Positions of amplified fragments used different primers at locus *Lr10*

序列结构图引自 Isidore 等<sup>[6]</sup>的图 2 和图 5, 有修改。

The sequence structures were modified from the original Figs. 2 and 5 in the article by Isidore et al.<sup>[6]</sup>

表 1 用于 PCR 扩增的引物序列

Table 1 Primers used in this study

引物 Primer	序列 Sequences (5'-3')		特异扩增 Specific to	文献 Reference
Control	F: ACACATGTTCCATCCAACGG	R: CTGGATATCCTCGTGAGCAT		Isidore et al. <sup>[6]</sup>
rga1Pro	F: TTGATTTGGGCCACTCTTC	R: GAATAGGCGTGATGGAGCAT	H1	Scherrer et al. <sup>[8]</sup>
ThLr10_T/P	F: CTGAGTGAGCATGAGCAAC	R: TGGAATTGAGACAGTACAC	H1	Feuillet et al. <sup>[9]</sup>
ThLr10_E/H	F: AGCCCTAATATGGCAACC	R: TGTAGAACCGTGCCTTAC	H1	Feuillet et al. <sup>[9]</sup>
ThLr10_G/J	F: GCTCTTCTAACGGGGATC	R: CATCTCTTGAAAGCTCC	H1	Feuillet et al. <sup>[9]</sup>
A	F: AGCTGCAACCTTCCTCCAAT	R: GCTTATAGATTCGCCTCCCAA	H2	Isidore et al. <sup>[6]</sup>
C	F: AAGCTCAAACGTTTGTTCGG	R: GCTAAAAGTTGATGTCGGAC	H2	Isidore et al. <sup>[6]</sup>
B	F: ACAAGACCCCAGGATAGAGG	R: GTGCGTCATTGAGTTCCAGA	H2	Isidore et al. <sup>[6]</sup>
B_3k	F: GTCTCCAAGGCCACATTGAA	R: GTGCGTCATTGAGTTCCAGA	H2	Isidore et al. <sup>[6]</sup>

表 2 按 PCR 产物命名的基因型

Table 2 Genotypes classified by different amplicons produced by different primers

引物 Primer	基因型 Genotype										
	H1-1	H1-2	H1-2	H1-2	H2-1	H2-2	H2-3	H2-4	H2-5	H2-6	H2-7
Control	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
rga1Pro	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
ThLr10_T/P	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
ThLr10_E/H	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
ThLr10_G/J	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
A	-	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+
B	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	-
C	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	-
B_3k	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+

“+”表示可以扩增出预期片段;“-”表示未扩增出预期片段。若 H1 和 H2 古单倍型的特异引物都有 PCR 产物, 则其基因型统一命名为 H1-2, 该基因型为 H1 和 H2 的重组类型。

“+” PCR Products were corresponding DNA fragments;“-” no corresponding DNA fragments appeared. When PCR amplicons were obtained from specific primers of two ancient haplotypes, the corresponding genotypes were recombinant genotypes of two ancient haplotypes. For clarity, they were named as H1-2.

2 结果与分析

2.1 中国小麦品种(系)中 *Lr10* 基因型的多样性

小麦品种或品系中均检测到H1和H2两种古单倍型(图2), 但两种古单倍型的发生频率有显著差异(表3)。在189份小麦品种中, 有180份材料的古单倍

型为H2, 占供试品种的95.2%, 仅有9份材料含有H1单倍型, 占供试品种的4.8%; 在58份高代品系中, H2和H1单倍型的频率分别为96.6% (56/58)和3.5% (2/58)。

在育成品种中共检测到9种单倍型亚型, 分别是H1-1、H1-2、H2-1、H2-2、H2-3、H2-4、H2-5、H2-6和H2-7 (表 3), 其中H1-1<sup>[5-6]</sup>、H2-1<sup>[6]</sup>、H2-2<sup>[6]</sup>和

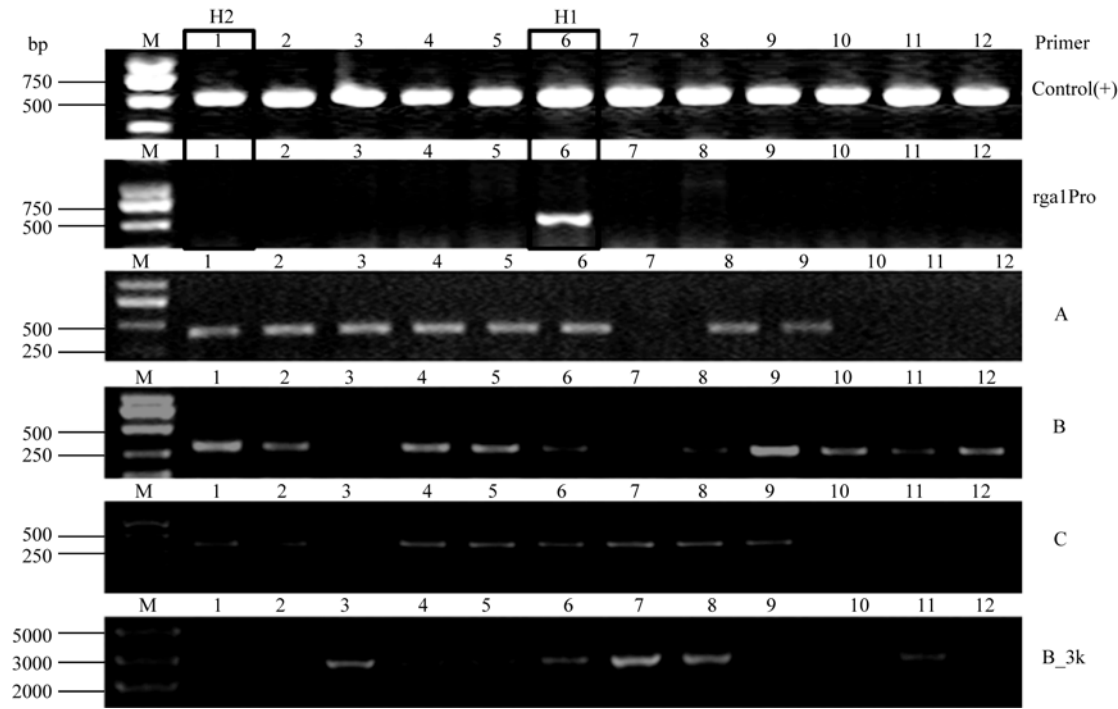


图 2 *Lr10* 基因位点的引物在小麦品种(系)中的扩增图谱

Fig. 2 Amplification profiles on locus *Lr10* in wheat varieties (lines) and breeding lines

M: 标准分子量 DNA (Trans2K plus); 1: 濮兴 02-16; 2: 红地 963; 3: 石 09-4276; 4: 高-W16; 5: 航麦 0903; 6: LS6045; 7: 荷麦 0302; 8: 西农 9814; 9: 明麦 1 号; 10: 泰农 984; 11: 22037; 12: 89100S。  
M: tz DNA marker (Trans2K plus); 1: Puxing 02-16; 2: Hongdi 963; 3: Shi 09-4276; 4: Gao-W16; 5: Hangmai 0903; 6: LS6045; 7: Hemai 0302; 8: Xinong 9814; 9: Mingmai 1; 10: Tainong 984; 11: 22037; 12: 89100S.

表 3 小麦品种(系)中 *Lr10* 位点各单倍型及其亚型发生频率

Table 3 Frequencies of genotypes at locus *Lr10* from common wheat varieties (lines) and breeding lines

基因型 Genotype		育成品种 Variety (n=189)		品系 Breeding line (n=58)		总计 Total (n=247)	
		数量	频率	数量	频率	数量	频率
		Number	Frequency (%)	Number	Frequency (%)	Number	Frequency (%)
古单倍型	H1	9	4.8	2	3.5	11	4.6
Ancient haplotype	H2	180	95.2	56	96.6	236	95.5
单倍型亚型	H1-1	7	3.7	0	0	7	2.8
Subhaplotype	H1-2	2	1.1	2	3.5	4	1.6
	H2-1	131	69.3	16	27.6	147	59.5
	H2-2	39	20.6	11	19.0	50	20.2
	H2-3	1	0.5	0	0	1	0.4
	H2-4	2	1.1	15	25.9	17	6.9
	H2-5	4	2.1	14	24.1	18	7.3
	H2-6	1	0.5	0	0	1	0.4
	H2-7	2	1.1	0	0	2	0.8

H2-3<sup>[6]</sup>亚型已报道过, 其他5种为本研究新发现的亚型; 在高代品系中共检测到5种单倍型亚型, 分别是H1-2、H2-1、H2-2、H2-4和H2-5(图2)。无论育成品种还是高代品系, 均以H2-1亚型的发生频率最高, H2-3和H2-6亚型的发生频率最低, 但H2-4和H2-5亚型在高代品系中有较高的频率(25.9%和24.1%), 而在育成品种中仅占1.1%和2.1%(表3)。

## 2.2 *Lr10* 基因型遗传多样性与品种育成地的相关性

在来自山东、河北、河南和陕西的育成品种

中, H2-1型( $P=0.2701$ )和H2-2型( $P=0.51715$ )与育成地没有相关性, H2-3 ( $P=0.04701$ )、H2-4 ( $P=0.0464$ )、H2-5 ( $P=0.0397$ )和H2-7型( $P=0.0100$ )与育成地有显著相关。H2-1和H2-2型广泛分布于这4个省, H2-3和H2-4型仅分布在山东, H2-5型分布在山东、河南和陕西, H2-7型仅分布在河北(图3); 而H2-6型在这4个省份中都没有分布, 仅在江苏的小麦品种中检测到(见附表)。总之, 除基因型H2-1和H2-2外, 其他基因型与其育成地存在显著相关性 ( $P < 0.05$ )。

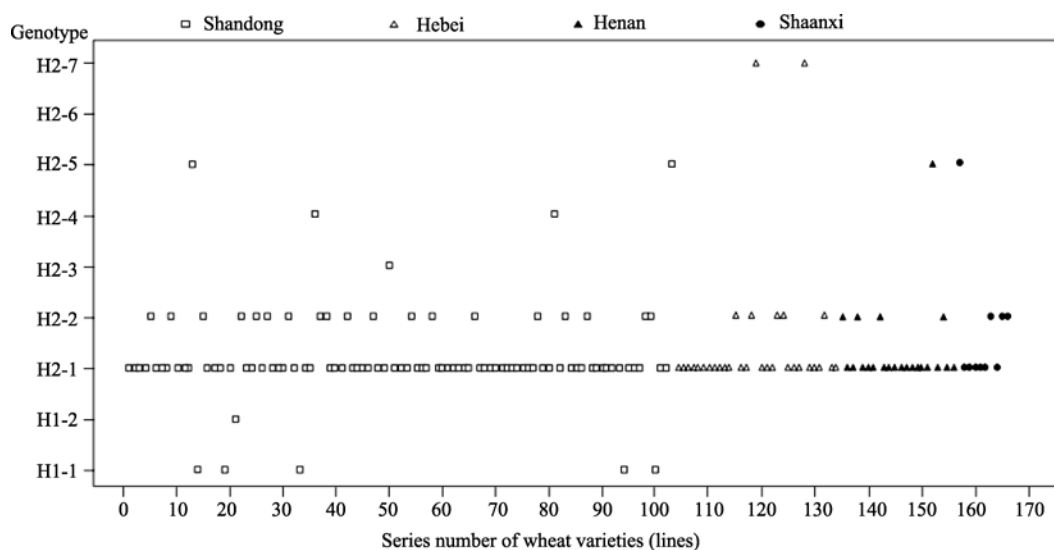


图 3 4 省小麦品种中基因型的分布

Fig. 3 Distribution of genotypes across common wheat varieties (lines) from four provinces

品种(系)序号同附表中。Series numbers of wheat varieties (lines) correspond to the numbers for variety names given in the Appendix.

## 3 讨论

### 3.1 *Lr10* 基因位点的遗传瓶颈效应

长期的自然选择和人工驯化最终将导致小麦基因的遗传多样性降低<sup>[11]</sup>。尽管如此, 小麦基因组通过其可塑性可以弥补这种瓶颈效应。Dubcovsky和Dvorak<sup>[12]</sup>指出, 小麦可以通过其A、B和D基因组的基因补偿效应来弥补基因瓶颈效应造成的不良后果, 杂交育种可以使新育成的小麦获得优于亲本的基因型, 杂交后代通过基因突变、重组、缺失等方式也可以形成全新的基因型。Stein等<sup>[5]</sup>和Isidore等<sup>[6]</sup>的研究也表明, 小麦的抗病基因同样经历了类似的遗传瓶颈效应, 但这些抗病基因经历瓶颈效应的程度和可能获得的新基因并没有得到深入研究。

*Lr10*基因是小麦中4个已测序抗叶锈病基因之一<sup>[4]</sup> (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), 全长为

3935 bp, 与其他抗叶锈病基因序列的相似度较低<sup>[4]</sup>。该基因编码919个氨基酸长度的CC-NBS-LRR类型蛋白质<sup>[9]</sup>, 在蛋白CC结构域的N端经历多样性选择(diversifying selection)<sup>[13]</sup>。另一抗病基因同源序列*RGA2*与*Lr10*基因紧密连锁, 是*Lr10*基因表现出抗性必需的调控基因<sup>[13]</sup>。陈万权和王剑雄<sup>[14]</sup>采用基因推导法在来自世界各地的76个小麦种质资源中鉴定出4个材料含*Lr10*基因; 丁艳红等<sup>[15]</sup>采用STS分子标记在28个小麦微核心种质中鉴定出2个材料含*Lr10*基因。本研究在189份小麦品种中仅鉴定出9个同时含有*Lr10*基因和*RGA2*基因的品种, 其中2个品种含有*Lr10*基因和缺失的*RGA2*基因(表3); 在58份小麦品系中没有鉴定出同时含有完整*Lr10*基因和*RGA2*基因的材料, 仅有2个品系同时含有*Lr10*基因和缺失的*RGA2*基因(表3)。上述研究结果表明, *Lr10*基因经历了强烈的瓶颈效应, 推测导致这种结果的原因有2

个：其一，当前流行的叶锈病菌已经对*Lr10*基因产生抗性，因而，小麦抗病育种工作者已不选育含有此基因的材料<sup>[2]</sup>；其二，*Lr10*基因可能对某些稀有致病小种或未知种有抗性，但对当前流行的叶锈病原菌没有效果，且该基因的表达对产量或其他农艺性状有负面效应，最终导致育种工作者不选育含有此基因的材料<sup>[4]</sup>。我们认为这两种解释都有其合理性，同时也认为国内外学者采用研究方法的不同也可能导致上述解释的差异。

Isidore等<sup>[6]</sup>发现，欧洲小麦中*Lr10*位点的H2-1型占优势。本研究检测结果表明，该亚型在中国小麦中也有最高的发生频率，其次是H2-2（表3），同时也说明，H2-1基因型可能是世界性的优势基因型，但导致H2-1基因型占优势的原因还需进一步探究。另外，*Lr10*位点的瓶颈效应说明需要保护那些基因型发生频率低的材料，如含H1-1基因型的材料，这类材料含有较完整的*Lr10*基因和*RGA2*基因。

### 3.2 *Lr10* 基因位点的进化

致病菌的高度变异为植物抗病基因的进化提供了很强的自然选择压，关于两者的相关性主要有2种假说，即trench-warfare模型<sup>[16]</sup>和arm-race模型<sup>[17]</sup>。前者认为抗病基因进化形成的多样性依赖于致病菌的变异频率，频率高时抗病基因的多样性高，频率低时抗病基因的多样性低，在此模型下，抗病基因的多样性较高，可以形成新基因和保留已有基因，如拟南芥中的基因*Rpm1*<sup>[16]</sup>、*RPP8*<sup>[17]</sup>、*RPP13*等<sup>[17]</sup>；后者是birth-death模型<sup>[18]</sup>的补充完善，强调抗病基因的多样性有明显的方向性，即选择更具抗性的基因，在此模型下，抗病基因的多样性很低，有明显的方向性，如番茄中对尖孢镰孢菌（*Fusarium oxysporum*）产生抗性的抗病基因<sup>[19]</sup>。*Lr10*基因的进化模式为trench-warfare模型，在野生群体中具有较高的遗传多样性<sup>[4,20]</sup>。Sela等<sup>[20]</sup>推测重组使*Lr10*基因具有较高的多样性；Isidore等<sup>[6]</sup>推测逆转录子的插入、转座子的缺失以及*Lr10*基因与*RGA2*基因间元件的不等重组等事件形成H2古单倍型；Isidore等<sup>[6]</sup>还推测H2和H1古单倍型之间非常稳定，不会发生重组。本研究的结果支持Sela等<sup>[20]</sup>的结论，即H2和H1古单倍型确实存在于小麦品种中，而且H2-1和H2-2基因型分布广泛并相对稳定，同时又修正了Isidore等<sup>[6]</sup>关于重组不能发生在H2和H1古单倍型之间的推断。

本研究鉴定出了5个新的单倍型亚型（H1-2、H2-4、H2-5、H2-6和H2-7，见附表），证明了重组机制在小麦育种过程中持续存在，杂交育种可以创造

出新的*Lr10*基因型。本研究结果证明，在小麦育种过程中确实有些材料丢失了*Lr10*基因、*RGA2*基因及两基因间的元件，但小麦通过重组机制可以产生新基因型，以获得基因的可塑性来创造新的抗病性状。

## 4 结论

247份中国小麦育成品种和高代品系中H2型为优势基因型，其中H2-1型出现频率最高。在育成品种中发现5个新单倍型亚型，分别是H1-2、H2-4、H2-5、H2-6和H2-7，其频率分别为1.1%、1.1%、2.1%、0.5%和1.6%。在现代小麦品种中，H1古单倍型所占比例低于5%，亟需进行遗传资源保护。

## References

- [1] Komer J A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annu Rev Phytopathol*, 1996, 34: 435–455
- [2] Hu Y-Y(胡亚亚), Zhang N(张娜), Li L-M(李林懋), Yang W-X(杨文香), Liu D-Q(刘大群). Analysis of wheat leaf rust resistance genes in 14 wheat cultivars or lines. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2011, 37(12): 2158–2166 (in Chinese with English abstract)
- [3] Feuillet C, Gabriele S, Keller B. Molecular cloning of a new receptor-like kinase gene encoded at the *Lr10* disease resistance locus of wheat. *Plant J*, 1997, 11: 45–52
- [4] Sela H, Spiridon L N, Petrescu A J, Akerman M, Mandel-Gutfreund Y, Nevo E, Loutre C, Keller B, Schulman A H, Fahima T. Ancient diversity of splicing motifs and protein surfaces in the wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) *Lr10* coiled coil (CC) and leucine-rich repeat (LRR) domains. *Mol Plant Pathol*, 2012, 13: 276–287
- [5] Stein N, Feuillet C, Wicker T, Schlagenhauf E, Keller B. Subgenome chromosome walking in wheat: a 450-kb physical contig in *Triticum monococcum* L. spans the *Lr10* resistance locus in hexaploids wheat (*Triticum aestivum* L.). *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 13436–13441
- [6] Isidore E, Scherrer B, Chalhoub B, Feuillet C, Keller B. Ancient haplotypes resulting from extensive molecular rearrangements in the wheat A genome have been maintained in species of three different ploidy levels. *Genome Res*, 2005, 15: 526–536
- [7] Doyle J J, Doyle J L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 1990, 12: 13–15
- [8] Scherrer B, Keller B, Feuillet C. Two haplotypes of resistance gene analogs have been conserved during evolution at the leaf rust resistance locus *Lr10* in wild and cultivated wheat. *Funct Integrat Genomic*, 2002, 2: 40–50
- [9] Feuillet C, Travella S, Stein N, Albar L, Nublat A, Keller B. Map-based isolation of the leaf rust disease resistance gene *Lr10* from the hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 15253–15258
- [10] Cody R. Learning SAS by Example: A Programmer's Guide, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA, 2007
- [11] Nalam V J, Vales M I, Watson C J W, Kianian S F, Riera-Lizarazu

- O. Map-based analysis of genes affecting the brittle rachis character in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 373–381
- [12] Dubcovsky J, Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*, 2007, 316: 1862–1866
- [13] Loutre C, Wicker T, Travella S, Galli P, Scofield S, Fahima T, Feuillat C, Keller B. Two different CC-NBS-LRR genes are required for *Lr10*-mediated leaf rust resistance in tetraploid and hexaploid wheat. *Plant J*, 2009, 60: 1043–1054
- [14] Chen W-Q(陈万权), Wang J-X(王剑雄). Genes for leaf and stem rust resistance in 76 wheat genetic resources. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1997, 23(6): 655–663 (in Chinese with English abstract)
- [15] Ding Y-H(丁艳红), Liu H(刘欢), Shi L-H(师丽红), Wen X-L(温晓蕾), Zhang N(张娜), Yang W-X(杨文香), Liu D-Q(刘大群). Wheat leaf rust resistance in 28 Chinese wheat mini-core collections. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2010, 36(7): 1126–1134 (in Chinese with English abstract)
- [16] Stahl E A, Dwyer G, Mauricio R, Kreitman M, Bergelson J. Dynamics of disease resistance polymorphism at the *Rpm1* locus of *Arabidopsis*. *Nature*, 1999, 400: 667–671
- [17] Holub E B. The arms race is ancient history in *Arabidopsis*, the wildflower. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 516–527
- [18] Michelmore R W, Meyers B C. Clusters of resistance genes in plants evolve by divergent selection and a birth and death process. *Genome Res*, 1998, 8: 1113–1130
- [19] Takken F, Rep M. The arms race between tomato and *Fusarium oxysporum*. *Mol Plant Pathol*, 2010, 11: 309–314
- [20] Sela H, Loutre C, Keller B, Schulman A, Nevo E, Korol A, Fahima T. Rapid linkage disequilibrium decay in the *Lr10* gene in wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) populations. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 175–187

附表 材料信息及其 *Lr10* 位点基因型Appendix Information of materials and their genotypes at locus *Lr10*

序号 No.	品种(系) Variety (line)	来源 Origin	古单倍型 Ancient haplotype	单倍型亚型 Subhaplotype	序号 No.	品种(系) Variety (line)	来源 Origin	古单倍型 Ancient haplotype	单倍型亚型 Subhaplotype
1	鲁 536	山东	H2	H2-1	125	师栗 12	河北	H2	H2-1
2	鲁麦 5428	山东	H2	H2-1	126	石 06-6136	河北	H2	H2-1
3	鲁麦 7030	山东	H2	H2-1	127	石 07-4056	河北	H2	H2-1
4	鲁麦 9921	山东	H2	H2-1	128	石 09-4276	河北	H2	H2-7 <sup>a</sup>
5	鲁麦 41443	山东	H2	H2-2	129	石 4185	河北	H2	H2-1
6	鲁麦 55319	山东	H2	H2-1	130	石 B07-4056	河北	H2	H2-1
7	鲁麦 56852	山东	H2	H2-1	131	石 B08-5341	河北	H2	H2-1
8	鲁麦 62008	山东	H2	H2-1	132	石 H083-366	河北	H2	H2-2
9	鲁麦 9903322	山东	H2	H2-2	133	石优 20	河北	H2	H2-1
10	08PS168	山东	H2	H2-1	134	邢麦 9 号	河北	H2	H2-1
11	0901165Nidri	山东	H2	H2-1	135	存麦 1 号	河南	H2	H2-2
12	10-繁-27	山东	H2	H2-1	136	济麦 6097	河南	H2	H2-1
13	891001S	山东	H2	H2-5 <sup>a</sup>	137	洛 88036	河南	H2	H2-1
14	II-0013	山东	H1	H1-1	138	濮兴 02-16	河南	H2	H2-2
15	BPT0536	山东	H2	H2-2	139	新麦 0208	河南	H2	H2-1
16	DH5188	山东	H2	H2-1	140	新麦 1817	河南	H2	H2-1
17	F0105	山东	H2	H2-1	141	新麦 23	河南	H2	H2-1
18	LS4697	山东	H2	H2-1	142	豫农 01089	河南	H2	H2-2
19	LS588	山东	H1	H1-1	143	豫农 01095	河南	H2	H2-1
20	LS5956	山东	H2	H2-1	144	豫农 10-52	河南	H2	H2-1
21	LS6045	山东	H1	H1-2 <sup>a</sup>	145	豫农 211	河南	H2	H2-1
22	O2H466	山东	H2	H2-2	146	豫农 4023	河南	H2	H2-1
23	SH374	山东	H2	H2-1	147	豫农 416	河南	H2	H2-1
24	SH6081	山东	H2	H2-1	148	郑麦 0856	河南	H2	H2-1
25	SN055849	山东	H2	H2-2	149	郑麦 0943	河南	H2	H2-1
26	SN075057	山东	H2	H2-1	150	郑麦 7698	河南	H2	H2-1
27	SN09-63	山东	H2	H2-2	151	中育 01051	河南	H2	H2-1
28	泰山 6087	山东	H2	H2-1	152	周麦 18	河南	H2	H2-5 <sup>a</sup>

(续附表)

序号 No.	品种(系) Variety (line)	来源 Origin	古单倍型 Ancient haplotype	单倍型亚型 Subhaplotype	序号 No.	品种(系) Variety (line)	来源 Origin	古单倍型 Ancient haplotype	单倍型亚型 Subhaplotype
29	滨轮 77	山东	H2	H2-1	153	周麦 22	河南	H2	H2-1
30	滨系 10	山东	H2	H2-1	154	周麦 25	河南	H2	H2-2
31	登海 59	山东	H2	H2-2	155	驻 0263-07142	河南	H2	H2-1
32	东方 0516	山东	H2	H2-1	156	驻 0324-06169	河南	H2	H2-1
33	东方 09-8	山东	H1	H1-1	157	陕 225-2	陕西	H2	H2-5 <sup>a</sup>
34	高-W16	山东	H2	H2-1	158	陕农 84	陕西	H2	H2-1
35	航麦 0903	山东	H2	H2-1	159	陕农 131	陕西	H2	H2-1
36	荷麦 0302	山东	H2	H2-4 <sup>a</sup>	160	陕农 22SN055843	陕西	H2	H2-1
37	荷麦 9946	山东	H2	H2-2	161	陕农 33	陕西	H2	H2-1
38	红地 963	山东	H2	H2-2	162	陕农 342	陕西	H2	H2-1
39	济麦 16	山东	H2	H2-1	163	陕农 981	陕西	H2	H2-2
40	济麦 22	山东	H2	H2-1	164	西农 9814	陕西	H2	H2-1
41	济麦 7195	山东	H2	H2-1	165	小偃 166	陕西	H2	H2-2
42	济南 17	山东	H2	H2-2	166	小偃 6 号	陕西	H2	H2-2
43	济宁 045066	山东	H2	H2-1	167	华瑞 1032	江苏	H2	H2-6 <sup>a</sup>
44	济宁 07412	山东	H2	H2-1	168	连 5036	江苏	H2	H2-2
45	金莱 679	山东	H2	H2-1	169	连麦 2	江苏	H2	H2-1
46	良星 601	山东	H2	H2-1	170	明麦 1 号	江苏	H2	H2-2
47	良星 99	山东	H2	H2-2	171	徐麦 8093	江苏	H2	H2-1
48	聊 0801	山东	H2	H2-1	172	扬 06-164	江苏	H2	H2-1
49	聊 9817	山东	H2	H2-1	173	扬 06G5	江苏	H2	H2-1
50	临 061	山东	H2	H2-3	174	西农 157	山西	H1	H1-1
51	鲁麦 205	山东	H2	H2-1	175	西农 501	山西	H2	H2-1
52	鲁原 185	山东	H2	H2-1	176	西农 529	山西	H1	H1-2 <sup>a</sup>
53	鲁原 208	山东	H2	H2-1	177	西农 822	山西	H1	H1-1
54	鲁原 262	山东	H2	H2-2	178	西农 919	山西	H2	H2-2
55	鲁淄 0318-1	山东	H2	H2-1	179	科遗 4058	北京	H2	H2-2
56	鲁淄 588	山东	H2	H2-1	180	科遗 5214	北京	H2	H2-2
57	轮选 165	山东	H2	H2-1	181	中麦 349	北京	H2	H2-2
58	轮选 799	山东	H2	H2-2	182	中麦 895	北京	H2	H2-1
59	齐丰 2 号	山东	H2	H2-1	183	天禾 3 号	安徽	H2	H2-1
60	千禾麦 17	山东	H2	H2-1	184	天禾 6 号	安徽	H2	H2-1
61	山农 055849	山东	H2	H2-1	185	宁冬 10 号	宁夏	H2	H2-1
62	山农 06-278	山东	H2	H2-1	186	宁冬 11	宁夏	H2	H2-1
63	山农 0905	山东	H2	H2-1	187	0901300988044	西藏	H2	H2-2
64	山农 10-2	山东	H2	H2-1	188	0901051-新疆	新疆	H2	H2-2
65	山农 1151	山东	H2	H2-1	189	南 0901068M1	云南	H2	H2-1
66	山农 17	山东	H2	H2-2	190	20668	NWIC-TA	H2	H2-2
67	山农 19	山东	H2	H2-1	191	21916	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
68	山农 20	山东	H2	H2-1	192	22037	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
69	农 23SN032714	山东	H2	H2-1	193	22798	NWIC-TA	H2	H2-2
70	山农 2478	山东	H2	H2-1	194	26115	NWIC-TA	H2	H2-2
71	山农 2657	山东	H2	H2-1	195	26146	NWIC-TA	H1	H1-2 <sup>a</sup>
72	山农 55843	山东	H2	H2-1	196	28642	NWIC-TA	H2	H2-2
73	山农 711	山东	H2	H2-1	197	32752	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
74	山农优麦 3 号	山东	H2	H2-1	198	33117	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
75	圣丰 2 号	山东	H2	H2-1	199	33786	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
76	泰农 9571	山东	H2	H2-1	200	34455	NWIC-TA	H2	H2-1
77	泰农 2987	山东	H2	H2-1	201	36039	NWIC-TA	H2	H2-1



(续附表)

序号 No.	品种(系) Variety (line)	来源 Origin	古单倍型 Ancient haplotype	单倍型亚型 Subhaplotype	序号 No.	品种(系) Variety (line)	来源 Origin	古单倍型 Ancient haplotype	单倍型亚型 Subhaplotype
78	泰农 7018	山东	H2	H2-2	202	41296	NWIC-TA	H2	H2-1
79	泰农 8681	山东	H2	H2-1	203	41300	NWIC-TA	H2	H2-2
80	泰农 9236	山东	H2	H2-1	204	41484	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
81	泰农 984	山东	H2	H2-4 <sup>a</sup>	205	41569	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
82	泰农 9862	山东	H2	H2-1	206	102-8	NWIC-TA	H2	H2-1
83	泰山 008-HF0901027	山东	H2	H2-2	207	106-1	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
84	泰山 4173	山东	H2	H2-1	208	156-19	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
85	泰山 4241	山东	H2	H2-1	209	171-1	NWIC-TA	H2	H2-1
86	潍 64510	山东	H2	H2-1	210	185-15	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
87	潍麦 8-0901010	山东	H2	H2-2	211	213-9	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
88	汶航 1 号	山东	H2	H2-1	212	217-1	NWIC-TA	H2	H2-1
89	汶农 17	山东	H2	H2-1	213	220-7	NWIC-TA	H2	H2-2
90	汶农 18	山东	H2	H2-1	214	232-5	NWIC-TA	H2	H2-2
91	汶农 19	山东	H2	H2-1	215	238-10	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
92	新山农 11	山东	H2	H2-1	216	247-25	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
93	鑫麦 296	山东	H2	H2-1	217	258-7	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
94	烟 0881	山东	H1	H1-1	218	305-6	NWIC-TA	H2	H2-1
95	烟 09135	山东	H2	H2-1	219	315-419	NWIC-TA	H2	H2-1
96	烟 99102	山东	H2	H2-1	220	315-461	NWIC-TA	H2	H2-2
97	烟农 10854	山东	H2	H2-1	221	315-506	NWIC-TA	H2	H2-1
98	烟农 578	山东	H2	H2-2	222	315-526	NWIC-TA	H2	H2-1
99	优麦 2 号	山东	H2	H2-2	223	318-418	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
100	早熟 6061	山东	H1	H1-1	224	319-199	NWIC-TA	H2	H2-2
101	枣 1802	山东	H2	H2-1	225	319-590	NWIC-TA	H2	H2-1
102	枣 1864	山东	H2	H2-1	226	319-591	NWIC-TA	H2	H2-1
103	淄麦 12	山东	H2	H2-5 <sup>a</sup>	227	321-134	NWIC-TA	H1	H1-2 <sup>a</sup>
104	藁 9415	河北	H2	H2-1	228	321-170	NWIC-TA	H2	H2-1
105	藁城 8901	河北	H2	H2-1	229	321-219	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
106	邯 05-093	河北	H2	H2-1	230	321-244	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
107	衡 08-6008	河北	H2	H2-1	231	321-270	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
108	衡 4371	河北	H2	H2-1	232	321-47	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
109	衡 4422	河北	H2	H2-1	233	321-56	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
110	衡 4568	河北	H2	H2-1	234	321-89	NWIC-TA	H2	H2-2
111	衡 5	河北	H2	H2-1	235	322-248	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
112	衡 5364	河北	H2	H2-1	236	322-79	NWIC-TA	H2	H2-1
113	衡 562	河北	H2	H2-1	237	323-11	NWIC-TA	H2	H2-1
114	衡 6503	河北	H2	H2-1	238	324-315	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
115	衡 6632	河北	H2	H2-2	239	324-316	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
116	衡矮 1 号	河北	H2	H2-1	240	324-344	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
117	衡观 35	河北	H2	H2-1	241	324-361	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
118	衡观 76	河北	H2	H2-2	242	324-95	NWIC-TA	H2	H2-5 <sup>a</sup>
119	冀麦 112	河北	H2	H2-7 <sup>a</sup>	243	325-2	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
120	科农 1006	河北	H2	H2-1	244	325-21	NWIC-TA	H2	H2-1
121	科农 199	河北	H2	H2-1	245	325-55	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
122	科农 2009	河北	H2	H2-1	246	329-100	NWIC-TA	H2	H2-2
123	科农 3106	河北	H2	H2-2	247	329-20	NWIC-TA	H2	H2-4 <sup>a</sup>
124	师栾 02	河北	H2	H2-2					

<sup>a</sup> 新发现的基因型。NWIC-TA: 国家小麦改良中心泰安分中心。<sup>a</sup> Novel genotypes. NWIC-TA: Tai'an Subcenter of National Wheat Improvement Center.