밀 잎녹병 저항성 유전 · 육종 주요 연구 동향

김경민¹ · 조성우² · 강천식¹ · 김경훈¹ · 최창현¹ · 손재한¹ · 박철수³ · 모영준^{1*}¹국립식량과학원, ²경남과학기술대학교 농학한약자원학부, ³전북대학교 작물생명과학과

Research Advances in Wheat Breeding and Genetics for Leaf Rust Resistance

Kyeong-Min Kim¹, Seong-Woo Cho², Chon-Sik Kang¹, Kyeong-Hoon Kim¹, Chang-Hyun Choi¹, Jae-Han Son¹, Chul Soo Park³, and Youngjun Mo^{1*}¹National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Wanju 55365, Republic of Korea²Department of Agronomy and Medicinal Plant Resources, Gyeongnam National University of Science and Technology, Jinju 52725, Republic of Korea³Department of Crop Science and Biotechnology, Chonbuk National University, Jeonju 54896, Republic of Korea

Abstract Extensive research has been conducted in wheat to improve genetic resistance to rust, a major disease that deteriorates wheat yield and quality worldwide. Leaf rust caused by *Puccinia triticina* is the most prevalent among the three major wheat rust diseases (leaf, stripe, and stem rust) globally and is adapted to a wide range of climates. Approximately 80 genes for leaf rust resistance have been reported, and six (*Lr1*, *Lr10*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr34*, and *Lr67*) have been cloned. Among these cloned genes, *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38* and *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46* are of special interest for breeding programs, as they provide pleiotropic resistance to stripe rust, stem rust, and powdery mildew as well as leaf rust. In Korea, knowledge on wheat breeding and genetics for rust resistance is insufficient, as agronomic measures have mainly been used to avoid rust. Therefore, an extensive research program to address the increasing threat of rust epidemics due to climate change is urgently required. Major Korean wheat cultivars, breeding lines, and landraces should be screened for leaf rust resistance. Diverse germplasms also need be introduced through international collaborations to broaden the genetic background for resistance. It is equally important to characterize the distribution of different leaf rust races in Korea and respond to changes in pathogen populations by using effective resistance genes in breeding programs. Research on molecular genetics and genomics needs to be furthered to identify new leaf rust resistance genes and develop efficient molecular markers.

Keywords wheat, leaf rust, resistance, breeding

Received on May 6, 2020. Revised on May 7, 2020. Accepted on May 22, 2020.

* Corresponding Author (E-mail: moyj82@korea.kr, Tel: +82-63-238-5232, Fax: +82-63-238-5205)

서 언

세계적으로 밀 생산 증대와 품질 향상을 위한 연구가 꾸준히 진행되고 있지만, 경작지 감소와 기후변화, 예측 불가능한 비생물적 및 생물적 스트레스의 위협은 증가하고 있다(Figueroa et al. 2018). 생물적 스트레스인 곰팡이, 바이러스 및 박테리아에 의해 유발되는 질병은 밀의 수량과 품질에 치명적인 결과를 초래한다. 그 중 곰팡이 병원균은 바이러스나 박테리아에 비해 환경 적응력과 변형을 통해서 독성을 빠르게 강화시키고 널리 퍼지게 되는데, 대표적인 곰팡이병인 녹병(rust)은 전세계 밀의 안정적 생산에 가장 큰 위협이 되는 요인 중 하나로, 갈색 반점을 띄는 잎녹병(leaf rust), 노란색 줄무늬를 나타내는 줄녹병(stripe

rust 또는 yellow rust), 검은 반점을 보이는 줄기녹병(stem rust 또는 black rust)이 있다(Cummins & Hiratsuka 2004, Duplessis et al. 2011). 그 중 잎녹병은 다른 녹병에 비해서 빈번하고 광범위하게 발생되어 발병으로 인한 수량 감소가 최대 50%에 이르며 피해 규모나 액수가 가장 크다.

밀 잎녹병균인 *Puccinia triticina* Eriks. (Pt)는 Fertile Crescent 지역이 기원지로 온화한 기온과 습한 조건에서 널리 퍼지는 특성이 있어 녹병중에서 전세계적으로 가장 많이 발생하는 병이다(Bolton et al. 2008, Huerta-Espino et al. 2011). 잎녹병은 병원체가 매우 다양하고 새로운 병원성 양상(virulence profiles)이 지속적으로 나타나며 광범위한 기후에 높은 적응력을 지닌다(Kolmer 2005, Huerta-Espino et al. 2011, McCallum et al.

2016). 미국의 경우 2000년부터 2004년까지 잎녹병으로 약 3억5천만달러의 피해를 보았다(Huerta-Espino et al. 2011, Kolmer 2005). 중국에서는 잎녹병으로 인해 연간 3백만톤의 수량 감소가 보고되고 있는데, 1970년대에는 네 차례의 잎녹병 대발생이 있었고, 밀 주요 재배지역인 북부지역과 황허(黃河)와 화이허(淮河)의 남부지역은 여전히 잎녹병 발생 위험이 커지고 있으며, 다른 여러 지역에서도 잎녹병으로 인한 수량 감소가 보고되고 있다(Zhao et al. 2008, Zhou et al. 2013). 멕시코와 서아시아 지역의 경우 과거 잎녹병 발생으로 수량 감소가 심각하여 멕시코는 1976/7년에 발생한 잎녹병으로 70%까지 수량 감소가 있었으나, 최근 발병 진행이 느린(slow rusting) 저항성 품종이 보급되면서 피해가 다소 줄어들고 있다(Dubin & Torres 1981, Huerta-Espino et al. 2011).

녹병 저항성 유전자는 밀과 밀 야생종으로부터 200여종이 보고되었으며 대부분이 종 특이적(race-specific) 저항성 유전자로 알려져 있다(Periyannan et al. 2017, Aktar-Uz-Zaman et al. 2017). 녹병에 대한 유전적 저항성 확보를 위해서는 전세계 밀 품종 및 야생밀을 포함한 유전자원으로부터 효과적 저항성 유전자를 동정하는 것이 필수적인데, 이러한 작업은 시간과 노력을 많이 요하는 힘든 과정이며, 다수의 저항성 유전자가 뒤섞여 있는 조건에서 단일 저항성 유전자를 탐색하고 동정하기는 더욱 어렵다(Gold et al. 1999, Sumikova & Hanzalova 2010, Kadkhodaei et al. 2012). 또한 녹병균은 일반적 감염수준에서 $ha당 2.5 \times 10^{12}$ 개 가량의 포자를 생성하기 때문에 저항성 품종을 개발하여도 돌연변이에 의해 독성을 새로 획득한 병원균이 지속적으로 발생한다(Fetch et al. 2011). 그러므로 저항성 품종 재배면적이 늘어남에 따라 병원균의 독성도 증가하는 것이 일반적이다. 따라서 단일 저항성 유전자로는 녹병을 극복할 수 없기 때문에 저항성 증진을 위하여 다수의 저항성 유전자의 집적(gene pyramiding)이 필요하다(Mundt 2018). 이를 위해 종 특이적(race-specific) 주동 유전자(major gene)와 종 비특이적(race-non-specific)인 미동 유전자(minor gene)를 분자 표지를 활용하여 품종에 4-5개 정도 집적하는 방법이 제안되고 있다(Periyannan et al. 2017).

잎녹병과 관련된 저항성 유전자는 현재까지 80여개가 보고되었다(McIntosh et al. 1995, 2013, Dakouri et al. 2013, Qureshi et al. 2018). 잎녹병 저항성 평가에 있어서 유전자 간 상호작용과 환경 영향으로 인하여 평가의 어려움이 있지만, 분자표지를 활용한 MAS (marker-assisted selection) 육종을 통하여 효과적인 저항성 유전자를 집적하는 것이 최상의 대안으로 여겨진다

(Periyannan et al. 2017, Mundt 2018). 최근 국내에서도 녹병 발생 횟수가 많아지고 있지만 관련 연구나 정보가 미흡하여 국내 밀의 안정 생산을 위한 녹병 저항성 품종 개발이 시급한 실정이다. 본 논문은 국내 환경에 적합한 잎녹병 저항성 밀 품종 육성에 필요한 정보를 정리하였다.

본 론

잎녹병 생활사

녹병균은 성장과 번식을 숙주 세포에 의존하는 기생 영양체(biotrophic organism)로 종류에 따라 특정 숙주를 감염시키는 능력도 다르다(Cummins & Hiratsuka 2004, Duplessis et al. 2011). 잎녹병은 Basidiomycete 과 *Puccinia* 속의 *P. triticina* (*Pt*)가 병을 일으킨다(Bolton et al. 2008). 녹병은 무성생식과 유성생식, 숙주의 종류에 따라서 5가지 형태의 포자를 형성하는데, 여름 포자(urediniospores), 겨울 포자(teliospores)와 담자포자(basidiospores)는 밀에서 발생하고, 병포자(pycniospores)와 녹포자(aeciospores)는 밀 이외 대체 숙주(alternative host)에서 발생한다(McIntosh 2009, Jin et al. 2010, Chen et al. 2014). 잎녹병의 대체 숙주는 *Thalictrum*, *Anchusa*, *Clematis*와 *Isopyrum* 속으로 알려져 있다(Leonard & Szabo 2005, Huerta-Espino et al. 2011, Wang & Chen 2017). 대체숙주에서 발달된 포자가 저항성이 없는 밀을 감염시키는데, 잎녹병의 2핵체 여름 포자(dikaryotic urediniospores)는 포자가 수천 km를 갈수 있기 때문에 한번 발생으로 대륙 전체가 문제가 될 수 있어 세계적 수준의 방제 프로그램이 반드시 필요하다(Khan et al. 2013). 잎녹병균은 포자의 발아 과정에서 높은 습도가 요구되며 적정 온도는 15~20°C이고 분생자형성(sporulation)이 되기 전까지는 밀에서 증상이 나타나지 않는다(Bolton et al. 2008). 따라서 우리나라는 비가 자주 오고 기온이 낮아지는 시기에 녹병이 주로 발생하는데, 5월 등숙기와 6월 수확기 경에 특히 많이 발생한다.

잎녹병에 감염되면 주로 잎에 원형이나 타원형의 주황색 농포인 여름 포자가 나타난 후에 점점 검정색의 겨울 포자로 발전하며, 영(glume)과 까락에서도 발병한다(Roberson & Luttrell 1987, Da-Silva et al. 2012, Fig. 1). 잎녹병 감염으로 종실 무게와 1수립수 감소로 수량 감소가 일어나는데, 이러한 피해는 발생 시기와 밀의 생육 단계 및 품종의 저항성 정도에 따라 다양하게 나타나며 분얼기 전 생육초기에 발병 할 경우 막대한 수량 감소가 발생하는 반면 출수 후 발병은 수량 감소 영향이 적다(McIntosh et al. 1995, Bolton et al. 2008).

Fig. 1. Symptoms of wheat leaf rust disease caused by *Puccinia triticina*. Photo credit: Dr. Chon-Sik Kang, National Institute of Crop Science, Rural Development Administration.

잎녹병 저항성 기작

잎녹병 저항성 기작은 크게 두가지 형태로 나뉜다. 첫번째 형태는 종특이적(race-specific) 저항성으로 현재까지 알려진 대부분의 녹병 저항성 유전자가 여기에 속하며, 대부분 유묘기에 저항성을 나타내기 때문에 일반적으로 유묘기저항성(SR, seedling resistance)이라고도 한다. 이러한 SR은 주동 유전자 저항성(major gene resistance)으로도 구분되며, 감염 시 과민면역반응(hypersensitive immunity)을 보이고, 유전자-유전자(gene-for-gene) 방식으로 병원체와 상호작용하는 질적 저항성(qualitative resistance)을 나타낸다(Zambino et al. 2000, Lowe et al. 2011, Periyannan et al. 2017). SR에 해당하는 유전자는 녹병균의 빠른 돌연변이와 병원성 변이로 인하여 보통 수년 이상 시간이 지나면 저항성이 침해되는 경우가 발생한다(Lowe et al. 2011). 동정이 이루어진 종특이적 잎녹병 저항성 유전자(*Lr1*, *Lr21*, *Lr10*, *Lr22*)는 다른 작물들과 마찬가지로 NBS-LRR (nucleotide-binding sites-leucine-rich repeat)을 지닌 단백질을 코딩하는 것으로 알려져 있지만, 병 저항성에 반응하는 비병원성 인자(Avr factor)는 아직 잘 알려지지 않았다(Duplessis et al. 2011, Bruce et al. 2013, Ellis et al. 2014, Steuernagel et al. 2016, Thind et al. 2017).

두번째 형태는 종비특이적(race-non-specific) 저항성으로, 주로 유묘기 이후에 저항성을 나타내기 때문에 성체 저항성(APR, adult plant resistance)이라고도 한다(Periyannan et al. 2017). APR은 녹병균 잠복기간이 길고 감염 빈도가 낮으며 여름 포자의 크기가 작고 포자 생존 시간도 짧아 감염 부위당 포자 생성이 적는데, 이로 인하여 병도 느리게 발현(slow rusting)한다(Schnurbusch et al. 2004, Singh et al. 2005). 이러한 형태의 저항성 유전자는 대표적으로 *Lr34*, *Lr46*, *Lr67*, *Lr68* 등이 있지

만 이들의 정확한 저항성 기작에 대해서는 알려진 것이 별로 없다(Ellis et al. 2014). 동정이 이루어진 *Lr34*, *Lr67*에서 이들 유전자가 각각 ABC (ATP-binding cassette) transporter와 hexose transporter를 형성한다는 정도만 밝혀졌다(Krattinger et al. 2009, Moore et al. 2015, Dodds & Lagudah 2016). APR 유전자는 대부분 부분저항성을 나타내기 때문에 다른 APR 유전자나 SR 유전자와 조합하게 되면 저항성이 크게 향상된다(Lagudah 2011, Tsilo et al. 2014). 따라서 녹병 저항성 육종프로그램에서는 각 유전자의 저항성 패턴을 정밀하게 평가하고 효과적인 저항성 유전자 2개 이상을 집적(gene pyramiding)하여 저항성 품종을 육성하는 것을 기본 원칙으로 한다(Samsapour et al. 2010, Lowe et al. 2011).

잎녹병 저항성 유전자

잎녹병 저항성 유전자는 *Lr*로 표기하며 주요 저항성 유전자의 정보는 Table 1에 정리하였다. 약 100년전에 러시아 품종인 Malakof 와 터키 품종인 Webster 에서 *Lr1*과 *Lr2a*가 처음으로 보고된 이후 밀의 21개 염색체 모두에서 현재까지 80여개의 잎녹병 저항성 유전자가 보고되었다(Aktar-Uz-Zaman et al. 2017, Qureshi et al. 2018). 잎녹병 저항성 유전자는 대부분 야생밀로부터 일반밀로 도입된 것으로 추정되며 일부는 듀럼밀과 이배체밀에서도 유래한다(Aktar-Uz-Zaman et al. 2017).

잎녹병 저항성 중에 종특이적 저항성은 대부분 유묘기 저항성(SR, seedling resistance)으로, Table 1에서 보는 바와 같이 많은 유전자는 염색체 상의 위치가 밝혀졌고 특정 분자표지와 연관되어 MAS (marker assisted selection)로 육종에 이용이 가능하다(McIntosh et al. 2013, Li et al. 2014). SR 유전자 하나만을 가지고는 저항성을 오래 지속할 수 있는 품종을 만들 수 없는데, 대표적인 SR 유전자인 *Lr10*, *Lr14a*와 *Lr16*을 지닌 캐나다 품종 Selkirk의 경우 재배된 지 8년 가량이 지난 후에는 잎녹병에 대한 저항성을 잃게 되었다(McCallum et al. 2016). 또한 SR 유전자 여러 개를 복합적으로 가지는 경우 잎녹병 저항성을 연장시킬 수는 있지만, 다중병원성을 지닌 병원균을 발생시켜 과병원성 집단(hyper-virulent pathogen populations)을 발생시킬 가능성도 높아진다. SR 유전자 중에서는 *Lr3*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26*를 포함한 소수의 유전자가 육종에 광범위하게 활용되는 편이다(Goyeau et al. 2006).

Slow rusting 계통이 보유하는 APR 유전자는 *Lr12*, *Lr13*, *Lr22a/b*, *Lr35*, *Lr37*, *Lr48*과 *Lr49*를 포함한 7개는 종특이적이고, *Lr12*, *Lr13*과 *Lr22b*의 경우 종특이적 저항성의 특성인 과민

Table 1. Summary of major leaf rust (*Lr*) resistance genes.

Locus	Acc ^z	Source	Chr ^y	Type ^x	References ^w
<i>Lr1</i>	S79983	<i>Triticum aestivum</i>	5DL	SR	Qiu et al. 2007, Cloutier et al. 2007
<i>Lr3</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	6BL	SR	Sacco et al. 1998, Herrera-Foessel et al. 2007
<i>Lr9</i>	JK818417	<i>Aegilops umbellulata</i>	6BL	SR	Schachermayr et al. 1994, Gupta et al. 2005
<i>Lr10</i>	U51330	<i>Triticum aestivum</i>	1AS	SR	Feuillet et al. 1997, 2003
<i>Lr12</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	4BL	APR	Singh & Bowden 2011, Dieguez et al. 2018
<i>Lr13</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	2BS	APR	Seyfarth et al. 1998, 2000
<i>Lr14a</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	7BL	SR	Herrera-Foessel et al. 2008a
<i>Lr15</i>	CB275450	<i>Triticum aestivum</i>	2DS	SR	Dholakia et al. 2013
<i>Lr16</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	2BS	SR	McCartney et al. 2005
<i>Lr17a</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	2AS	SR	Bremenkamp-B. et al. 2008
<i>Lr18</i>	-	<i>Triticum timopheevi</i>	5BL	SR	Sadeghabad et al. 2017
<i>Lr19</i>	FM876846	<i>Agropyron elongatum</i>	7DL	SR	Gupta et al. 2006, Gennaro et al. 2009
<i>Lr20</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	7AL	SR	Neu et al. 2002
<i>Lr21</i>	AH012974	<i>Triticum tauschii</i>	1DS	APR	Huang et al. 2003, Neelam et al. 2013
<i>Lr22a</i>	KY064064	<i>Triticum tauschii</i>	2DS	APR	Hiebert et al. 2007, Thind et al. 2017
<i>Lr22b</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	2DS	APR	McIntosh et al. 2003, Zhang et al. 2019
<i>Lr23</i>	-	<i>Triticum turgidum</i>	2BS	SR	Chhetri et al. 2017
<i>Lr24</i>	EF011021	<i>Agropyron elongatum</i>	3DL	SR	Dedryver et al. 1996, Prabhu et al. 2004,
<i>Lr25</i>	-	<i>Secale cereale</i> Rosen	4BS	APR	Procunier et al. 1995, Singh et al. 2012
<i>Lr26</i>	DQ167397	<i>Secale cereale</i> Petkus	1BS	SR	Mago et al. 2005
<i>Lr27</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	3BS,1BL/1RS	SR	Nelson et al. 1997, Spielmeier et al. 2003
<i>Lr28</i>	HO772677	<i>Aegilops speltoides</i>	4AL	SR	Naik et al. 1998, Cherukuri et al. 2005
<i>Lr29</i>	-	<i>Agropyron elongatum</i>	7DL	APR	Procunier et al. 1995
<i>Lr31</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	4BL	SR	Dieguez et al. 2018
<i>Lr32</i>	-	<i>Triticum tauschii</i>	3DS	APR	Autrique et al. 1995
<i>Lr33</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	1BL	SR	Che et al. 2019
<i>Lr34/Yr18/Sr57</i>	FJ436983	<i>Triticum aestivum</i>	7DS	APR	Lagudah et al. 2009, Krattinger et al. 2009
<i>Lr35</i>	DQ001172	<i>Aegilops speltoides</i>	2B	APR	Seyfarth et al. 1999
<i>Lr37</i>	AY652952	<i>Aegilops ventricosa</i>	2AS	APR	Helguera et al. 2003
<i>Lr38</i>	-	<i>Agropyron intermedium</i>	6DL	APR	Mebrate et al. 2008, Yan et al. 2008
<i>Lr39</i>	-	<i>Triticum tauschii</i>	2DS	APR, SR	Raupp et al. 2001
<i>Lr41</i>	-	<i>Triticum tauschii</i>	2DS	SR	Cox et al. 1994, Sun et al. 2009
<i>Lr42</i>	-	<i>Triticum tauschii</i>	1DS	APR	Sun et al. 2010
<i>Lr44</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	1BL	APR	Che et al. 2019
<i>Lr45</i>	-	<i>Secale cereale</i>	2AS	APR	Zhang et al. 2007, Naik et al. 2015
<i>Lr46</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	1BL	APR	Mateos et al. 2006
<i>Lr47</i>	AJ238219	<i>Aegilops speltoides</i>	7AS	SR	Helguera et al. 2000
<i>Lr48</i>	JG391645	<i>Triticum aestivum</i>	4BL	APR	Bansal et al. 2008
<i>Lr49</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	2AS	APR	Bansal et al. 2008
<i>Lr50</i>	-	<i>Triticum monococcum</i>	2BL	SR	Brown-Guedira et al. 2003, Blaszczyk et al. 2004
<i>Lr51</i>	AY589012	<i>Aegilops speltoides</i>	1BS	APR	Helguera et al. 2005
<i>Lr52</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	5BS	APR	Bansal et al. 2011, Qureshi et al. 2017
<i>Lr53</i>	-	<i>Triticum dicoccoides</i>	6BS	APR	Dadkhodaie et al. 2011

Table 1. Continued

Locus	Acc ^z	Source	Chr ^y	Type ^x	References ^w
<i>Lr56</i>	-	<i>Aegilops sharonensis</i>	6AL	-	Marais et al. 2006, 2010
<i>Lr57</i>	-	<i>Aegilops geniculata</i>	5DS	-	Kuraparthi et al. 2009
<i>Lr58</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	2BL	-	Kuraparthi et al. 2011
<i>Lr60</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	1DS	SR	Hiebert et al. 2008
<i>Lr61</i>	-	<i>Triticum durum</i>	6BS	-	Herrera-Foessel et al. 2008b
<i>Lr63</i>	-	<i>Triticum monococcum</i>	3AS	-	Kolmer et al. 2010
<i>Lr64</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	6AL	SR	Kolmer et al. 2019
<i>Lr65</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	2AS	-	Mohler et al. 2012
<i>Lr67/Yr46/Sr55</i>	KR604818	<i>Triticum aestivum</i>	4DL	APR	Abdelbacki et al. 2014, <u>Moore et al. 2015</u>
<i>Lr68</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	7BL	APR	Herrera-Foessel et al. 2012
<i>Lr70</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	5DS	-	Hiebert et al. 2014
<i>Lr71</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	1B	-	Singh et al. 2013
<i>Lr72</i>	-	<i>Triticum durum</i>	7BS	SR	Herrera-Foessel et al. 2014b
<i>Lr74</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	3BS	APR	McIntosh et al. 2015
<i>Lr75</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	1BS	APR	Singla et al. 2017
<i>Lr77</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	3BL	APR	Kolmer et al. 2018c
<i>Lr78</i>	-	<i>Triticum aestivum</i>	5DS	APR	Kolmer et al. 2018a
<i>Lr79</i>	-	<i>Triticum durum</i>	3BL	SR	Qureshi et al. 2018

^zWheat nucleotide accession registered at NCBI (National Center for Biotechnology Information).

^yChromosomal location.

^xAPR: adult plant resistance, SR: seedling resistance, -: uncertain.

^wReference for gene cloning is underlined.

성 세포사 반응(hypersensitive cell death)을 보임에도 불구하고 식물체 발달 후반기에만 저항성을 발현하는 특성이 있다(Singh & Bowden 2011). *Lr34*, *Lr46*, *Lr67*, *Lr68*, *Lr74*, *Lr75*, *Lr77*과 *Lr78*은 종비특이적인데, *Lr34* (*Yr18/Pm38/Sr57*), *Lr46* (*Yr29/Pm39/Sr58*)과 *Lr67* (*Yr46/Pm46/Sr55*)은 흰가루병과 줄녹병, 줄기녹병에도 동시에 저항성을 나타내는 다면발현 특성을 지닌다(William et al. 2003, Spielmeyer et al. 2005, McIntosh et al. 2013, Herrera-Foessel et al. 2014a). 이러한 잎녹병의 APR을 나타내는 품종은 중국 재래종인 Pingyuan 50, CIMMYT에서 선발된 미국 품종 Anza와 멕시코 품종인 Pavon 76이 대표적이다(Li et al. 2014).

다면발현을 나타내는 종비특이적 APR유전자인 *Lr34*, *Lr46*과 *Lr67*에 대해서 좀더 살펴 보면, *Lr34*의 유전자좌는 7DS로 20세기 초반의 잎녹병 저항성 육종에 많이 활용되었고 환경에 따라 다양한 저항성을 나타내며 앞으로도 50년 이상 저항성을 유지할 수 있을 것으로 기대되고 있다(Krattinger et al. 2009, Lagudah et al. 2009). *Lr34*유전자는 처음으로 서열이 밝혀진 APR 유전자로, ATP-binding cassette (ABC) transporter단백질

을 만들고, 진화적으로 저항성이 감수성보다 늦게 나타났으며 D계놈에 특이적으로 존재하는 것으로 밝혀졌다(Lagudah et al. 2009, Dakouri et al. 2010). *Lr46*은 멕시코 품종 Pavon 76에서 처음 발견되었으며 CIMMYT 유전자원이 많이 보유하고 있다(Singh et al. 1998, William et al. 2003). *Lr46*의 분자유종을 위한 마커로는 csLV46이 많이 이용되고 있다(Suenaga et al. 2003, Lillemo et al. 2008). *Lr46*은 *Lr34*과 비슷하게 다수의 병원균에 저항성을 보이지만 특정 환경에서는 *Lr34* 보다는 저항성 정도가 낮다고 보고되었다(William et al. 2003, Lillemo et al. 2008, Kolmer et al. 2018a, Lagudah 2011). *Lr67*은 파키스탄, 인도와 CIMMYT 유전자원에서 많이 발견된다(Dyck & Samborski 1979, Moore et al. 2015, Hiebert et al. 2010, Lan et al. 2015, Ponce-Molina et al. 2018). *Lr67*은 hexose transporter 단백질을 만드는데, 저항성(LR67res)과 감수성(LR67sus) 대립인자는 서로 2개의 아미노산만이 다르다(Moore et al. 2015). 저항성인 LR67res 대립인자는 이중이합체화(heterodimerization)를 통해 우성-음성효과(dominant-negative effect)를 나타내는데, 감수성인 LR67sus대립인자에 비해 포도당 친화성이 감소해서 병원

균 침입이 억제된다(Moore et al. 2015).

다른 종비특이적 APR 유전자의 특성을 간단히 살펴보면, *Lr68* 유전자좌는 7BL이고, *Lr34*과 *Lr13*를 지닌 브라질 밀 품종인 Frontana에서 최초로 보고되었다(Herrera-Foessel et al. 2012). *Lr68* 활용을 위한 분자유종에는 7BLNLR과 csGS가 주로 사용된다(Herrera-Foessel et al. 2012). *Lr74* 유전자좌는 3BS로, BTSS (BT-Schomburgk Selection)에서 처음 발견되었고 인도 품종 Spark와 미국 품종 Caldwell에서도 보고되었다(Kolmer et al. 2018b). *Lr75* 유전자좌는 1BS이고, *Lr34*를 지닌 스위스 품종인 Fomo에서 처음 보고되었으며 해당 유전자좌에서 7개 SSR 분자표지를 활용하면 스위스 환경하에서 30% 수준으로 표현형 변이를 설명할 수 있다고 한다(Singla et al. 2017). *Lr77* 유전자좌는 3BL이고, 미국 품종 Santa Fe에서 보고되었으며 SNP 마커인 *IWB103*가 이용되고 있다(Kolmer et al. 2018c). *Lr78* 유전자좌는 5DS이고, 브라질 품종인 Toropi에서 동정되었으며 SNP 마커인 *IWA6289*가 이용되고 있다(Kolmer et al. 2018a). 잎녹병 저항성 강화를 위한 유전자 집적을 위해서는 양적저항성을 지닌 유전자인 *Lr16*과 *Lr23*에 수량 감소가 적은 *Lr34*나 *Lr46*을 집적하는 방법이 효과적이라고 보고되었다(Stuthman et al. 2007, Tsilo et al. 2014).

결론: 국내 밀 잎녹병 저항성 연구현황 및 방향

녹병은 밀이 순화되던 시기부터 계속해서 생산성과 품질을 위협해온 대표적인 질병으로, 녹병 저항성 밀 품종 육성을 위하여 전세계적으로 많은 연구가 이루어져 왔다. 이를 통하여 현재까지 80여개에 달하는 잎녹병 저항성 유전자가 보고되었고 *Lr1*, *Lr10*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38*, *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46*은 유전자 수준에서 동정이 이루어졌다(Table 1). 많은 수의 잎녹병 저항성 유전자가 보고되었음에도 불구하고 녹병균은 빠르게 진화하여 병원성 패턴을 변화시키므로 새로운 군계가 기존에 저항성으로 알려진 유전자를 붕괴시키는 사례가 지속적으로 발생한다. 따라서 새로운 저항성을 보유한 자원을 탐색하고 저항성 유전자의 염색체상 위치를 결정하기 위한 연구가 지속되고 있으며, 두개 이상의 저항성 유전자를 한 품종에 집적시켜 식물체의 녹병 저항성을 강화하기 위한 연구도 활발하게 진행되고 있다.

국내의 경우 녹병 저항성 품종 개발을 통한 유전적 방제보다는 재배적으로 녹병 발생을 회피하기 위한 전략에 주로 의존해 왔으며, 그간 개발된 밀 품종이나 재래종의 녹병 저항성 여부

및 저항성 유전자 보유에 대한 정보가 미흡하여 관련 연구 문헌을 찾아보기가 어려운 실정이다. 농촌진흥청 국립식량과학원(www.nics.go.kr) 자료에 따르면 1980년대 초까지는 지역적응 시험에 공시된 밀 우량 계통의 유묘기 및 성체기 잎녹병 저항성 특성 검정이 실시되었으나, 1980년대 중반 이후에는 이마저도 중단되었다. 국내에 발병하는 잎녹병 저항성 연구를 위해서는 병원균의 수집 및 동정이 매우 중요한데, 잎녹병균인 *P. triticina*는 활물기생체로 병원균의 유지 관리가 매우 어렵고 농촌진흥청 국립농업유전자원센터(www.genebank.rda.go.kr)에도 등록된 자원이 없는 실정으로, 일부 대학이나 연구소에서 자체 수집한 *P. triticina*의 여름 포자 균주를 연구에 이용중이다. 이를 이용한 최근 보고에 따르면 국내 육성 밀 40품종에 대한 유묘기 잎녹병 저항성을 기내에서 정밀 평가한 결과 대부분 감수성이었으며, 저항성을 보인 품종은 ‘올밀’과 ‘조농’이 유일하였다(Kim et al. 2019).

국내에서도 기후변화로 인한 이상기온과 국지성 강우 등으로 밀 작기 중에 잎녹병 발생 위험이 점점 증가하고 있다. 이에 대응하여 유전적으로 저항성을 보유한 품종 육성을 통하여 효과적으로 잎녹병 피해를 예방하기 위해서는 앞으로 많은 노력이 필요하다. 우선 국내 환경에서 상품성 또는 적응성이 입증된 기존 품종 및 주요 육성 계통과 재래종에 대하여 잎녹병 저항성을 평가하고 기존에 알려진 저항성 유전자 보유 여부를 판단하여야 한다. 이를 위해서는 잎녹병 저항성 여부를 검증할 수 있는 정밀 스크리닝 체계를 구축해야 하며, 국내 환경을 우점하고 있는 주요 잎녹병 균계를 조사하고 균계 변화를 지속적으로 모니터링 하기 위한 연구도 병행되어야 한다. 또한 다양한 잎녹병 저항성 유전자를 국내 밀 품종 개발에 활용할 수 있도록 CIMMYT를 비롯한 국제연구기관 및 주요 국가 연구소와의 국제 공조를 통하여 잎녹병 저항성 유망 유전자원을 적극적으로 도입해야 한다. 분자표지를 활용하여 잎녹병 저항성 대립인자를 국내 품종에 효율적으로 도입하기 위해서는 이미 유전자 수준에서 동정이 이루어져 정밀 분자표지의 활용이 가능한 유전자를 우선적으로 도입하는 것이 효과적일 것이다.

적 요

녹병은 전세계적으로 밀 생산성과 품질을 위협하는 대표적 질병으로 유전적으로 저항성을 보유한 품종 육성을 위하여 연구가 활발히 이루어지고 있다. 잎녹병은 *Puccinia triticina*에 의하여 발생하며 다양한 기후에 적응하므로 발생지역이 가장 광범위

하다. 현재까지 80여개의 잎녹병 저항성 유전자가 보고되었고 그 중 6개(*Lr1*, *Lr10*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr34*, *Lr67*)가 동정되었다. 동정된 잎녹병 저항성 유전자 중 *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38*과 *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46*는 다면발현으로 잎녹병, 줄녹병, 줄기녹병과 흰가루병에 동시에 저항성을 보여 특히 주목된다. 우리나라는 아직까지 녹병을 재배적으로 회피하는 수단이 주로 사용되어 저항성 품종 육성을 위한 연구가 미진한 실정이나, 기후변화로 녹병 발생이 증가하고 있어 유전적 저항성 확보를 위한 연구가 시급하다. 우선 국내에서 육성한 품종과 재래종을 대상으로 잎녹병 저항성 여부를 판정하는 한편 해외로부터 저항성 유전자원을 적극 도입하여 저항성 유전자를 다양화해야 한다. 또한 국내 환경에서 주요 균계 분포와 변화를 모니터링함으로써 다양한 저항성 자원을 활용하여 잎녹병 균계 변화에 지속적으로 대응해야 한다. 이와 함께 밀 유전체 분야의 연구를 강화하여 국내 고유의 잎녹병 저항성 유전자 발굴과 분자표지 개발을 병행하여 잎녹병으로 인한 피해를 사전에 예방해야 한다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국립식량과학원 농업과학기술연구개발사업(과제명: 장수형 밀 자원의 농업형질 특성 개선, 과제번호: PJ012792022020)의 지원에 의해 이루어진 것으로 이에 감사드립니다.

REFERENCES

1. Abdelbacki AMM, Omara RI, Najeeb MA, Soliman NEK. 2014. Identification of leaf rust resistant genes *Lr9*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29* and *Lr67* in ten Egyptian wheat cultivars using molecular markers. *Int J Biotec Res* 7: 89-96.
2. Aktar-Uz-Zaman MD, Tuhina-Khatun MST, Hanafi MM, Sahebi M. 2017. Genetic analysis of rust resistance genes in global wheat cultivars: an overview. *Biotechnol Biotec Eq* 31: 431-445.
3. Autrique E, Tanksley SD, Sorrells ME, Singh RP. 1995. Molecular markers for four leaf rust resistance genes introgressed into wheat from wild relatives. *Genome* 38: 75-83.
4. Bansal UK, Hayden MJ, Venkata BP, Khanna R, Saini RG, Bariana HS. 2008. Genetic mapping of adult plant leaf rust resistance genes *Lr48* and *Lr49* in common wheat. *Theor Appl Genet* 117: 307-312.
5. Bansal UK, Forrest KL, Hayden MJ, Miah H, Singh D, Bariana HS. 2011. Characterisation of a new stripe rust resistance gene *Yr47* and its genetic association with the leaf rust resistance gene *Lr52*. *Theor Appl Genet* 122: 1461-1466.
6. Blaszczyk L, Chelkowski J, Korzun V, Kraic J, Ordon F, Ovesna J, Vida G. 2004. Verification of STS markers for leaf rust resistance genes of wheat by seven European laboratories. *Cell Mol Biol Lett* 9: 805-817.
7. Bolton MD, Kolmer JA, Garvin DF. 2008. Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. *Mol Plant Pathol* 9: 563-575.
8. Bremenkamp-Barrett B, Faris JD, Fellers JP. 2008. Molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr17a* in wheat. *Crop Sci* 48: 1124-1128.
9. Brown-Guedira GL, Singh S, Fritz A. 2003. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniaceum*. *Phytopathology* 93: 784-789.
10. Bruce M, Neugebauer KA, Joly DL, Migeon P, Cuomo CA, Wang S, Akhunov E, Bakkeren G, Kolmer JA, Fellers JP. 2013. Using transcription of six *Puccinia triticina* races to identify the effective secretome during infection of wheat. *Front Plant Sci* 4: 520.
11. Che M, Hiebert CW, McCartney CA, Zhang Z, McCallum BD. 2019. Mapping and DNA marker development for *Lr33* from the leaf rust resistant line KU168-2. *Euphytica* 215: 29.
12. Chen W, Wellings C, Chen X, Kang Z, Liu T. 2014. Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Mol Plant Pathol* 15: 433-446.
13. Cherukuri DP, Gupta SK, Charpe A, Koul S, Prabhu KV, Singh RB, Haq QMR. 2005. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat. *Euphytica* 143: 19-26.
14. Chhetri M, Bariana H, Wong D, Sohail Y, Hayden M, Bansal U. 2017. Development of robust molecular markers for marker-assisted selection of leaf rust resistance gene *Lr23* in common and durum wheat breeding programs. *Mol Breeding* 37: 21.
15. Cloutier S, McCallum BD, Loutre C, Banks TW, Wicker T, Feuillet C, Jordan MC. 2007. Leaf rust resistance gene *Lr1*, isolated from bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is a member of the large *psr567* gene family. *Plant Mol Biol* 65: 93-106.
16. Cox TS, Raupp WJ, Gill BS. 1994. Leaf rust-resistance

- genes *Lr41*, *Lr42*, and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop Sci* 34: 339-343.
17. Cummins GB, Hiratsuka Y. 2004. Illustrated Genera of Rust Fungi. St. Paul. MN: APS Press.
18. Dadkhodaie NA, Karaoglou H, Wellings CR, Park RF. 2011. Mapping genes *Lr53* and *Yr35* on the short arm of chromosome 6B of common wheat with microsatellite markers and studies of their association with *Lr36*. *Theor Appl Genet* 122: 479-487.
19. Dakouri A, McCallum BD, Walichnowski AZ, Cloutier S. 2010. Fine-mapping of the leaf rust *Lr34* locus in *Triticum aestivum* L. and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function. *Theor Appl Genet* 121: 373-384.
20. Dakouri A, McCallum BD, Radovanovic N, Cloutier S. 2013. Molecular and phenotypic characterization of seedling and adult plant leaf rust resistance in a world wheat collection. *Mol Breeding* 32: 663-677.
21. Da-Silva PR, Brammer SP, Guerra D, Milach SCK, Barcellos AL, Baggio MI. 2012. Monosomic and molecular mapping of adult plant leaf rust resistance genes in the Brazilian wheat cultivar Toropi. *Genet Mol Res* 11: 2823-2834.
22. Dedryver F, Jubier MF, Thouvenin J, Goyeau H. 1996. Molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr24* in different wheat cultivars. *Genome* 39: 830-835.
23. Dholakia BB, Rajwade AV, Hosmani P, Khan RR, Chavan S, Reddy DMR, Gupta VS. 2013. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *Lr15* in hexaploid wheat. *Mol Breeding* 31: 743-747.
24. Dieguez MJ, Petignat C, Ferella L, Fiorentino G, Silva M, Dabove MA, Cuyeu AR. 2018. Mapping a gene on wheat chromosome 4BL involved in a complementary interaction with adult plant leaf rust resistance gene *LrSV2*. *Theor Appl Genet* 131: 2333-2344.
25. Dodds PN, Lagudah ES. 2016. Starving the enemy. *Science* 354: 1377-1378.
26. Dubin HJ, Torres E. 1981. Causes and consequences of the 1976-1977 wheat leaf rust epidemic in northwest Mexico. *Annu Rev Phytopathol* 19: 41-49.
27. Duplessis S, Cuomo CA, Lin YC, Aerts A, Tisserant E, Veneault-Fourrey C, Joly DL, Hacquard S, Amselem J, Cantarel BL, Chiu R, Coutinho PM, Feau N, Field M, Frey P, Gelhaye E, Goldberg J, Grabherr MG, Kodira CD, Kohler A, Kues U, Lindquist EA, Lucas SM, Mago R, Mauceli E, Morin E, Murat C, Pangilinan JL, Park R, Pearson M, Quesneville H, Rouhier N, Sakthikumar S, Salamov AA, Schmutz J, Selles B, Shapiro H, Tanguay P, Tuskan GA, Henrissat B, Van de Peer Y, Rouze P, Ellis JG, Dodds PN, Schein JE, Zhong S, Hamelin RC, Grigoriev IV, Szabo LJ, Martin F. 2011. Obligate biotrophy features unraveled by the genomic analysis of rust fungi. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 9166-9171.
28. Dyck PL, Samborski DJ. 1979. Adult plant resistance in PI250413, an introduction of common wheat. *Can J Genet Cytol* 59: 329-332.
29. Ellis EG, Lagudah ES, Spielmeier W, Dodds PN. 2014. The past, present and future of breeding rust resistant wheat. *Front Plant Sci* 5: 641.
30. Fetch T, McCallum B, Menzies J, Rashid K, Tenuta A. 2011. Rust diseases in Canada, *Crop J* 4: 86-96.
31. Feuillet C, Schachermayr G, Keller B. 1997. Molecular cloning of a new receptor-like kinase gene encoded at the *Lr10* disease resistance locus of wheat. *Plant J* 11: 45-52.
32. Feuillet C, Travella S, Stein N, Albar L, Nublat A, Keller B. 2003. Map-based isolation of the leaf rust disease resistance gene *Lr10* from the hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genome. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 15253-15258.
33. Figueroa M, Hammond-Kosack KE, Solomon PS. 2018. A review of wheat diseases a field perspective. *Mol Plant Pathol* 6: 99-111.
34. Gennaro A, Koebner RM, Ceoloni C. 2009. A candidate for *Lr19*, an exotic gene conditioning leaf rust resistance in wheat. *Funct Integr Genomic* 9: 325-334.
35. Goyeau H, Park R, Schaeffer B, Lannou C. 2006. Distribution of pathotypes with regard to host cultivars and French wheat leaf rust populations. *Phytopathology* 96: 264-273.
36. Gupta SK, Charpe A, Koul S, Prabhu KV, Haq QMR. 2005. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf-rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat. *Genome* 48: 823-830.
37. Gupta SK, Charpe A, Prabhu, KV, Haque QMR. 2006. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat. *Theor Appl Genet* 113: 1027-1036.
38. Helguera M, Khan IA, Dubcovsky J. 2000. Development of PCR markers for the wheat leaf rust resistance gene *Lr47*. *Theor Appl Genet* 100: 1137-1143.
39. Helguera M, Khan IA, Kolmer J, Ljavetzky D, Zhong-Qi L, Dubcovsky J. 2003. PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38*

- cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Sci* 43: 1839-1847.
40. Helguera M, Vanzetti L, Soria M, Khan IA, Kolmer J, Dubcovsky J. 2005. PCR markers for *Triticum speltoides* leaf rust resistance gene *Lr51* and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Sci* 45: 728-734.
 41. Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, William M, Rosewarne G, Djurle A, Yuen J. 2007. Identification and mapping of *Lr3* and a linked leaf rust resistance gene in durum wheat. *Crop Sci* 47: 1459-1466.
 42. Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, William HM, Garcia V, Djurle A, Yuen J. 2008a. Identification and molecular characterization of leaf rust resistance gene *Lr14a* in durum wheat. *Plant Dis* 92: 469-473.
 43. Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, William HM, Djurle A, Yuen J. 2008b. Molecular mapping of a leaf rust resistance gene on the short arm of chromosome 6B of durum wheat. *Plant Dis* 92: 1650-1654.
 44. Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, Rosewarne GM, Periyannan SK, Viccars L, Calvo-Salazar V, Lan CX, Lagudah ES. 2012. *Lr68*: A new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Theor Appl Genet* 124: 1475-1486.
 45. Herrera-Foessel SA, Singh R, Lillemo M, Huerta-Espino J, Bhavani S, Singh S, Lan C, Calvo-Salazar V, Lagudah ES. 2014a. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat. *Theor Appl Genet* 127: 781-789.
 46. Herrera-Foessel SA, Huerta-Espino J, Calvo-Salazar V, Lan CX, Singh RP. 2014b. *Lr72* confers resistance to leaf rust in durum wheat cultivar Atil C2000. *Plant Dis* 98: 631-635.
 47. Hiebert CW, Thomas JB, Somers DJ, McCallum BD, Fox SL. 2007. Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat. *Theor Appl Genet* 115: 877-884.
 48. Hiebert CW, Thomas JB, McCallum BD, Somers DJ. 2008. Genetic mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr60* (*LrW2*). *Crop Sci* 48: 1020-1026.
 49. Hiebert CW, McCallum BD, Thomas JB. 2014. *Lr70*, a new gene for leaf rust resistance mapped in common wheat accession KU3198. *Theor Appl Genet* 127: 2005-2009.
 50. Huang L, Brooks SA, Li W, Fellers JP, Trick HN, Gill BS. 2003. Map-based cloning of leaf rust resistance gene *Lr21* from the large and polyploid genome of bread wheat. *Genetics* 164: 655-664.
 51. Huerta-Espino J, Singh RP, Germán S, McCallum BD, Park RF, Chen WQ, Bhardwaj SC, Goyeau H. 2011. Global status of wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. *Euphytica* 179: 143-160.
 52. Jin Y, Szabo LJ, Carson M. 2010. Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of berberis as an alternate host. *Phytopathology* 100: 432-435.
 53. Kadkhodaei M, Dadkhodaie A, Assad MT, Heidari B, Mostowfizadeh-Ghalemfarsa R. 2012. Identification of the leaf rust resistance genes *Lr9*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr34*, and *Lr35* in a collection of Iranian wheat genotypes using STS and SCAR markers. *J Crop Sci Biotechnol* 15: 267-274.
 54. Khan MH, Bukhari A, Dar ZA, Razvi SM. 2013. Status and strategies in breeding for rust resistance in wheat. *Agric Sci* 4: 292-301.
 55. Kim M, Lee A, Truong HA, Kang CS, Choi C, Chung N, Lee BC. 2019. Evaluation of leaf rust resistance and characteristics of Korean wheats. *J Appl Bio Chem* 62: 293-297.
 56. Kolmer JA. 2005. Tracking wheat rust on a continental scale. *Curr Opin Plant Biol* 8: 441-449.
 57. Kolmer JA, Anderson JA, Flor JM. 2010. Chromosome location, linkage with simple sequence repeat markers, and leaf rust resistance conditioned by gene *Lr63* in wheat. *Crop Sci* 50: 2392-2395.
 58. Kolmer JA, Bernardo A, Bai G, Hayden MJ, Chao S. 2018a. Adult plant leaf rust resistance derived from Toropi wheat is conditioned by *Lr78* and three minor QTL. *Phytopathology* 108: 246-253.
 59. Kolmer JA, Chao S, Brown-Guedira G, Bansal U, Bariana H. 2018b. Adult plant leaf rust resistance derived from the soft red winter wheat cultivar 'Caldwell' maps to chromosome 3BS. *Crop Sci* 58: 152-158.
 60. Kolmer JA, Su Z, Bernardo A, Bai G, Chao S. 2018c. Mapping and characterization of the new adult plant leaf rust resistance gene *Lr77* derived from Santa Fe winter wheat. *Theor Appl Genet* 131: 1553-1560.
 61. Kolmer JA, Bernardo A, Bai G, Hayden MJ, Anderson JA. 2019. Thatcher wheat line RL6149 carries *Lr64* and a second leaf rust resistance gene on chromosome 1DS. *Theor Appl Genet* 132: 2809-2814.
 62. Krattinger SG, Lagudah ES, Spielmeier 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: 1360-1363.
63. Kuraparthi V, Sood S, Gill BS. 2009. Molecular genetic description of the cryptic wheat *Aegilops geniculata* introgression carrying rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* using wheat ESTs and synteny with rice. *Genome* 52: 1025-1036.
64. Kuraparthi V, Sood S, Guedira GB, Gill BS. 2011. Development of a PCR assay and marker-assisted transfer of leaf rust resistance gene *Lr58* into adapted winter wheats. *Euphytica* 180: 227-234.
65. Lagudah E. 2011. Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. *Euphytica* 179: 81-91.
66. Lagudah ES, Krattinger SG, Herrera-Foessel S, Singh RP, Huerta-Espino J, Spielmeier W, Brown-Guedira G, Selter LL, Keller B. 2009. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. *Theor Appl Genet* 119: 889-898.
67. Lan C, Zhang Y, Herrera-Foessel SA, Basnet BR, Huerta-Espino J, Lagudah ES, Singh RP. 2015. Identification and characterization of pleiotropic and co-located resistance loci to leaf rust and stripe rust in bread wheat cultivar Sujata. *Theor Appl Genet* 128: 549-561.
68. Leonard KJ, Szabo LJ. 2005. Stem rust of small grains and grasses caused by *Puccinia graminis*. *Mol Plant Pathol* 6: 99-111.
69. Li Z, Lan C, He Z, Singh RP, Rosewarne GM, Chen XC, Xia X. 2014. Overview and application of QTL for adult plant resistance to leaf rust and powdery mildew in wheat. *Crop Sci* 54: 1907-1925.
70. Lillemo M, Asalf B, Singh RP, Huerta-Espino J, Chen XM, He ZH, Bjornstad A. 2008. 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. *Theor Appl Genet* 116: 1155-1166.
71. Lowe I, Cantu D, Dubcovsky J. 2011. Durable resistance to the wheat rusts: Integrating systems biology and traditional phenotype-based research methods to guide the deployment of resistance genes. *Euphytica* 179: 69-79.
72. Mago R, Miah H, Lawrence GJ, Wellings CR, Spielmeier W, Bariana HS, Ellis JG. 2005. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1. *Theor Appl Genet* 112: 41-50.
73. Marais GF, McCallum B, Marais AS. 2006. Leaf rust and stripe rust resistance genes derived from *Aegilops sharonensis*. *Euphytica* 149: 373-380.
74. Marais GF, Badenhorst PE, Eksteen A, Pretorius ZA. 2010. Reduction of *Aegilops sharonensis* chromatin associated with resistance genes *Lr56* and *Yr38* in wheat. *Euphytica* 171: 15-22.
75. Mateos-Hernandez M, Singh RP, Hulbert SH, Bowden RL, Huerta-Espino J, Gill BS, Brown-Guedira G. 2006. Targeted mapping of ESTs linked to the adult plant resistance gene *Lr46* in wheat using synteny with rice. *Funct Integr Genomic* 6: 122-131.
76. McCallum BD, Hiebert CW, Cloutier S, Bakkeren G, Rosa SB, Humphreys DG, Marais GF, McCartney CA, Panwar V, Rampitsch C, Saville BJ, Wang X. 2016. A review of wheat leaf rust research and the development of resistant cultivars in Canada. *Can J Plant Pathol* 38: 1-18.
77. McCartney CA, Somers DJ, McCallum BD, Thomas J, Humphreys DG, Menzies JG, Brown PD. 2005. Microsatellite tagging of the leaf rust resistance gene *Lr16* on wheat chromosome 2BS. *Mol Breeding* 15: 329-337.
78. McIntosh RA, Wellings CR, Park RF. 1995. Wheat Rusts: an atlas of resistance genes. CSIRO Publishing.
79. McIntosh RA, Yamazaki Y, Devos KM, Dubcovsky J, Rogers WJ, Appels R. 2003. Catalogue of gene symbols for wheat. *Wheat Information Service* 97: 27-37.
80. McIntosh R. 2009. The history and status of the wheat rusts. In: NGRI Technical Workshop. 11-24.
81. McIntosh RA, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers WJ, Morris C, Appels R, Xia XC. 2013. Catalogue of gene symbols for wheat.
82. McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers WJ, Morris C, Appels R, Xia XC, Azul B. 2015. Catalogue of gene symbols for wheat.
83. Mebrate SA, Oerke EC, Dehne HW, Pillen K. 2008. Mapping of the leaf rust resistance gene *Lr38* on wheat chromosome arm 6DL using SSR markers. *Euphytica* 162: 457-466.
84. Mohler V, Singh D, Singrün C, Park RF. 2012. Characterization and mapping of *Lr65* in spelt wheat 'Altgold Rotkorn'. *Plant Breeding* 131: 252-257.
85. Moore JW, Herrera-Foessel S, Lan C, Schnippenkoetter W, Ayliffe M, Huerta-Espino J, Lillemo M, Viccars L, Milne R, Periyannan S, Kong X, Spielmeier W, Talbot M, Bariana H, Patrick JW, Dodds P, Singh R, Lagudah E. 2015. A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nat Genet* 47: 1494-1500.

86. Mundt CC. 2018. Pyramiding for Resistance Durability: Theory and Practice. *Phytopathology* 108: 792-802.
87. Naik BK, Sharma JB, Sivasamy M, Prabhu KV, Tomar RS, Tomar SMS. 2015. Molecular mapping and validation of the microsatellite markers linked to the *Secale cereale*-derived leaf rust resistance gene *Lr45* in wheat. *Mol Breeding* 35: 61.
88. Naik S, Gill KS, Rao VP, Gupta VS, Tamhankar SA, Pujar S, Ranjekar PK. 1998. Identification of a STS marker linked to the *Aegilops speltoides*-derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat. *Theor Appl Genet* 97: 535-540.
89. Neelam K, Brown-Guedira G, Huang L. 2013. Development and validation of a breeder-friendly KASPar marker for wheat leaf rust resistance locus *Lr21*. *Mol Breeding* 31: 233-237.
90. Nelson JC, Singh RP, Autrique JE, Sorrells ME. 1997. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. *Crop Sci* 37: 1928-1935.
91. Neu C, Stein N, Keller B. 2002. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. *Genome* 45: 737-744.
92. Periyannan S, Milne RJ, Figueroa M, Lagudah ES, Dodds PN. 2017. An overview of genetic rust resistance: from broad to specific mechanisms. *PLoS Pathog* 13: e1006380.
93. Ponce-Molina LJ, Huerta-Espino J, Singh RP, Basnet BR, Lagudah E, Aguilar-Rincón VH, Alvarado G, Lobato-Ortiz R, García-Zavala J, Lan C. 2018. Characterization of adult plant resistance to leaf rust and stripe rust in Indian wheat cultivar 'New Pusa 876'. *Crop Sci* 58: 630-638.
94. Prabhu KV, Gupta SK, Charpe A, Koul S. 2004. SCAR marker tagged to the alien leaf rust resistance gene *Lr19* uniquely marking the *Agropyron elongatum*-derived gene *Lr24* in wheat: a revision. *Plant Breeding* 123: 417-420.
95. Prokunier JD, Townley-Smith TF, Fox S, Prashar S, Gray M, Kim WK, Dyck PL. 1995. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Genet Breeding* 49: 87-91.
96. Qiu JW, Schürch AC, Yahiaoui N, Dong LL, Fan HJ, Zhang ZJ, Ling HQ. 2007. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat. *Theor Appl Genet* 115: 159-168.
97. Qureshi N, Bariana H, Forrest K, Hayden M, Keller B, Wicker T, Bansal U. 2017. Fine mapping of the chromosome 5B region carrying closely linked rust resistance genes *Yr47* and *Lr52* in wheat. *Theor Appl Genet* 130: 495-504.
98. Qureshi N, Bariana H, Kumran VV, Muruga S, Forrest K, Haden MJ, Bansal U. 2018. A new leaf rust resistance gene *Lr79* mapped in chromosome 3BL from the durum wheat landrace Aus26582. *Theor Appl Genet* 131: 1091-1098.
99. Raupp WJ, Brown-Guedira GL, Gill BS. 2001. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr39* in wheat. *Theor Apple Genet* 102: 347-352.
100. Roberson RW, Luttrell ES. 1987. Ultrastructure of teliospore ontogeny in *Tilletia indica*. *Mycologia* 79: 753-763.
101. Sacco F, Suarez EY, Naranjo T. 1998. Mapping of the leaf rust resistance gene *Lr3* on chromosome 6B of Sinvalocho MA wheat. *Genome* 41: 686-690.
102. Sadeghabad AA, Dadkhodaie A, Heidari B, Razi H, Mostowfizadeh-Ghahamfarsa R. 2017. Microsatellite markers for the *Triticum timopheevi*-derived leaf rust resistance gene *Lr18* on wheat 5BL chromosome. *Breeding Sci* 16148.
103. Samsapour D, Maleki Zanjani B, Pallavi JK, Singh A, Charpe A, Gupta SK, Prabhu KV. 2010. Identification of molecular markers linked to adult plant leaf rust resistance gene *Lr48* in wheat and detection of *Lr48* in the Thatcher near-isogenic line with gene *Lr25*. *Euphytica* 174: 337-342.
104. Schachermayr G, Siedler H, Gale MD, Winzeler H, Winzeler M, Keller B. 1994. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat. *Theor Appl Genet* 88: 110-115.
105. Schnurbusch T, Paillard S, Schori A, Messmer M, Schachermayr G, Winzeler M, Keller B. 2004. Dissection of quantitative and durable leaf rust resistance in Swiss winter wheat reveals a major resistance QTL in the *Lr34* chromosomal region. *Theor Appl Genet*. 108: 477-484.
106. Seyfarth R, Feuillet C, Keller B. 1998. Development and characterization of molecular markers for the adult leaf rust resistance genes *Lr13* and *Lr35* in wheat. In *Proc. 9th Int Wheat Symp* 154-155.
107. Seyfarth R, Feuillet C, Schachermayr G, Winzeler M, Keller B. 1999. Development of a molecular marker for the adult plant leaf rust resistance gene *Lr35* in wheat. *Theor Appl Genet* 99: 554-560.
108. Seyfarth R, Feuillet C, Schachermayr G, Messmer M, Winzeler M, Keller B. 2000. Molecular mapping of the adult-plant leaf rust resistance gene *Lr13* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Genet Breeding* 54: 193-198.
109. Singh A, Pallavi JK, Gupta P, Prabhu KV. 2012. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene

- Lr25* in wheat. J Appl Genet 53: 19-25.
110. Singh D, Mohler V, Park RF. 2013. Discovery, characterisation and mapping of wheat leaf rust resistance gene *Lr71*. Euphytica 190: 131-136.
 111. Singh RP, Mujeeb-Kazi A, Huerta-Espino J. 1998. *Lr46*: A gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat. Phytopathology 88: 890-894.
 112. Singh RP, Huerta-Espino J, William HM. 2005. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat. Turk J Agric For 29: 121-127.
 113. Singh S, Bowden RL. 2011. Molecular mapping of adult-plant race specific leaf rust resistance gene *Lr12* in bread wheat. Mol Breeding 28: 137-142.
 114. Singla J, Lüthi L, Wicker T, Bansal U, Krattinger SG, Keller B. 2017. Characterization of *Lr75*: a partial, broad-spectrum leaf rust resistance gene in wheat. Theor Appl Genet 130: 1-12.
 115. Spielmeier W, Lagudah E. 2003. Homoeologous set of NBS-LRR genes located at leaf and stripe rust resistance loci on short arms of chromosome 1 of wheat. Funct Integr Genomic 3: 86-90.
 116. Spielmeier W, McIntosh RA, Kolmer J, Lagudah ES. 2005. 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. Theor Appl Genet 111: 731-735.
 117. Steuernagel B, Periyannan SK, Hernández-Pinzón I, Witek K, Rouse MN, Yu G, Hatta A, Ayliffe M, Bariana H, Jones JD. 2016. Rapid cloning of disease-resistance genes in plants using mutagenesis and sequence capture. Nat Biotechnol 34: 652-655.
 118. Stuthman DD, Leonard KJ, Miller-Garvin J, Donald LS. 2007. Breeding crops for durable resistance to disease. Advances in Agronomy Cambridge: Academic Press 95: 319-367.
 119. Suenaga K, Singh RP, Huerta-Espino J, William HM. 2003. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat. Phytopathology 93: 881-890.
 120. Sumikova T, Hanzalova A. 2010. Multiplex PCR assay to detect rust resistance genes *Lr26* and *Lr37* in wheat. Czech. Genet Plant Breed 46: 85-89.
 121. Sun X, Bai G, Carver BF. 2009. Molecular markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr41*. Mol Breeding 23: 311-321.
 122. Sun X, Bai G, Carver BF, Bowden R. 2010. Molecular mapping of wheat leaf rust resistance gene *Lr42*. Crop Sci 50: 59-66.
 123. Thind AK, Wicker T, Simkova H, Fossati D, Moullet O, Brabant C, Vrana J, Dolezel J, Krattinger SG. 2017. Rapid cloning of genes in hexaploid wheat using cultivar-specific long-range chromosome assembly. Nat Biotechnol 35: 793-796.
 124. Tsilo TJ, Kolmer JA, Anderson JA. 2014. Molecular mapping and improvement of leaf rust resistance in wheat breeding lines. Phytopathology 104: 865-870.
 125. Wang MN, Chen X. 2017. First report of Oregon grape (*Mahonia aquifolium*) as an alternate host for the wheat stripe rust pathogen (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) under artificial inoculation. Phytopathology 107: 329-344.
 126. William HM, Singh RP, Huerta-Espino J, Islas SO, Hoisington D. 2003. Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust gene *Yr29* in wheat. Phytopathology 93: 153-159.
 127. Yan HF, Yang WX, Chu D, Liu DQ. 2008. A new marker tagged to the leaf rust resistance gene *Lr38*. Scientia Agri Sinica 41: 3604-3609.
 128. Zambino P, Kubelik A, Szabo L. 2000. Gene action and linkage of avirulence genes to DNA markers in the rust fungus *Puccinia graminis*. Phytopathology 90: 819-826.
 129. Zhang N, Yang W, Li Y, Zhang T, Liu D. 2007. Developing molecular markers for leaf rust resistance gene *Lr45* in wheat based on SSR. Europepmc 657-662.
 130. Zhang R, Singh RP, Lillemo M, He X, Randhawa MS, Huerta-Espino J, Lan C. 2019. Two main stripe rust resistance genes identified in synthetic-derived wheat line Soru# 1. Phytopathology 109: 120-126.
 131. Zhao XL, Zheng TC, Xia XC, He ZH, Liu DQ, Yang WX, Yin GH, Li ZF. 2008. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *LrZH84* in Chinese wheat line Zhou 8425B. Theor Appl Genet 117: 1069-1075.
 132. Zhou HX, Xia XC, He ZH, Li X, Wang CF, Li ZF, Liu DQ. 2013. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *LrNJ97* in Chinese wheat line Neijiang 977671. Theor Appl Genet 126: 2141-2147.