

黄淮麦区 126 个小麦品种 (系) 抗条锈病基因的分子检测

李峰奇, 韩德俊, 魏国荣, 曾庆东, 黄丽丽, 康振生

(西北农林科技大学植物保护学院/陕西省农业分子生物学重点实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要: 【目的】鉴定黄淮麦区近年小麦主栽品种和后备品种对当前条锈菌流行小种的抗性水平; 了解抗条锈病基因在该区小麦品种中分布状况, 为小麦安全生产与品种合理布局提供依据。【方法】以中国小麦条锈菌当前流行小种条中 32(CYR32)和水源致病类型 14 对黄淮麦区 126 个小麦品种(系)进行苗期抗性鉴定; 分别用 *Yr9* 1B/1R)、*Yr5*、*Yr10*、*Yr15* 和 *Yr26* 基因有效的分子标记检测其在参试品种(系)中的分布状况。【结果】在 126 个供试材料中, 对 CY32 和水源致病类型 14 均表现免疫或近免疫的品种(系)只有 11 个, 占 8.73%; 携带 *Yr9* 基因的小麦-黑麦 1B/1R 易位系的频率仍高达 41.6%; 分子检测表明, 14 份抗 CY32 的小麦品种(系)中, 6 份可能含有 *Yr5* 基因, 4 份可能含有 *Yr10* 基因, 4 份可能含有 *Yr15* 基因, 3 份可能含有 *Yr26* 基因; 周麦 17、0020-332 和 N19 等 3 份材料未检测到上述 *Yr* 基因(分子标记)的存在, 其对 CYR32 的抗性可能是受其它未知基因控制。【结论】黄淮麦区小麦品种(系), 特别是主栽品种对当前条锈菌流行小种的抗性水平较低, 对新小种具有良好抗性的 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15* 和 *Yr26* 基因在小麦品种(系)中的分布频率很低, 亟待将这些抗条锈病基因转育至小麦品种中。

关键词: 小麦; 抗病基因分子检测; 1B/1R; *Yr5*; *Yr10*; *Yr15*; *Yr26*; 黄淮麦区

Molecular Detection of Stripe Rust Resistant Genes in 126 Winter Wheat Varieties from the Huanghuai Wheat Region

LI Feng-qi, HAN De-jun, WEI Guo-rong, ZENG Qing-dong, HUANG Li-li, KANG Zhen-sheng

(Shaanxi Key Laboratory of Molecular Biology for Agriculture, College of Plant Protection, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, Shaanxi)

Abstract: 【Objective】 This study was to estimate the level of resistance of wheat cultivars or breeding lines against the stripe rust, and to detect the stripe rust resistant genes deployed in these wheat cultivars by molecular markers. 【Method】 One hundred and twenty-six wheat cultivars and breeding lines, collected from Huanghuai wheat region, were tested at the seedling stage using two Chinese races of *P. striiformis* f. sp. *tritici* (*pst*), CYR32 and Su14, and the five stripe rust resistance genes, *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr26* and *Yr9* (1BL/1RS wheat-rye translocation), were detected by itself molecular markers, respectively. 【Result】 There were 11 resistance cultivars (or breeding lines) against the two Chinese *pst*, account for 8.73%; 1BL/1RS wheat-rye translocation was account for 41.6%. Out of 14 cultivars showing resistance to CY32, *Yr5* was detected in six cultivars, *Yr10* was detected in four cultivars, *Yr15* was detected in four cultivars, *Yr26* was detected in three cultivars; and the resistance against CYR32 in the other three entries, Zhoumai17, 0020-332 and N19, were controlled by unknown resistant genes. 【Conclusion】 Most of the cultivars planted in the Huanghuai wheat region could not be resistant to the both current virulent races, CYR32 and Su14, and there are indications that *Yr5*, *Yr10*, *Yr15* and *Yr26* exist in a few cultivars, respectively, in Huanghuai wheat region.

Key words: Common wheat; Molecular detection; 1BL/1RS translocation (*Yr9*); *Yr5*; *Yr10*; *Yr15*; *Yr26*; Huanghuai wheat region

0 引言

【研究意义】黄淮麦区是中国最重要的小麦生产

基地, 小麦播种面积和产量分占全国的 45%和 51%。小麦条锈病 (stripe rust) 是该区最重要的病害, 每年都有不同程度的发生。选育并推广抗病品种是防止条

收稿日期: 2008-05-28; 接受日期: 2008-08-06

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划 (2006BAD08A05); 现代农业产业技术体系建设专项资金资助; 教育部长江学者和创新团队发展计划项目 (IRT0558); 高等学校学科创新引智计划资助项目 (B07049)

作者简介: 李峰奇 (1982-), 男, 河南新乡人, 硕士研究生, 研究方向为植物免疫学。E-mail: pandit@163.com; 共同第一作者韩德俊 (1966-), 男, 北京通州人, 博士, 研究方向为植物抗病遗传育种。E-mail: handejunxy@sina.com。通讯作者康振生 (1957-) 男, 四川安岳人, 研究方向为小麦条锈病防控技术。Tel: 029-87080061; E-mail: kangzs@nwsuaf.edu.cn

锈病为害、保证小麦稳产增收最为经济、有效的手段^[1]。快速、准确鉴定生产品种对条锈病的抗性水平及其携带何种抗条锈病基因, 对于小麦安全生产, 实现抗源合理布局, 延缓品种抗锈性“丧失”具有重要意义。【前人研究进展】条锈菌新小种产生和发展是小麦品种抗锈性“丧失”的主要原因^[2-4]。2002 年来, 新条锈菌小种条中 32 (CYR32) 和水源 11 致病类型 14 (Su-14) 已经成为中国当前最主要的毒性小种^[3,4], 二者对中国当前小麦主要抗源, 如具有 1B/1R 的洛类品种、抗引 655、水源 11、繁 6 等, 都具有致病力, 只有 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr26* 以及一些未知抗病基因保持抗性^[4,5]。新毒性小种 CYR32 和 Su-14 的出现与发展必将再次引发小麦抗源和生产品种的更迭。目前, 小麦品种抗病基因鉴定多采用基因推导法, 即依据一系列侵染反应型推导基因型, 该方法对于抗条锈病单基因系的完整性和可靠性, 以及对条锈菌小种的鉴别能力和环境条件的稳定性等都具有很高的要求, 不仅速度慢、效率低, 而且难以同时对众多材料或同一品种的多个抗病基因进行鉴定。随着分子标记技术的发展, 不论是条锈菌毒性小种^[6]还是寄主植物的抗条锈基因^[7-11], 都获得了可供检测的标记, 包括 RFLP、AFLP、RAPD、SSR、RGAP 等, 并且许多被转化成方便使用的 SCAR、CAPS、STS 等标记, 获得的标记与目标基因连锁程度越来越紧密。目前对于抗条锈病基因 *Yr5*^[7]、*Yr10*^[8,9]、*Yr15*^[10]、*Yr26*^[11,12]和 *Yr9*^[13] (或 1B/1R 易位系) 都有紧密连锁的标记被报道, 这使得通过分子标记检测抗病基因成为可能。【本研究切入点】本研究用流行小种 CYR32 和 Su-14 对黄淮麦区品种进行抗性鉴定, 在此基础上对黄淮麦区品种进行抗病基因分子检测, 包括对当前优势流行小种 CYR32 具有抗性的基因 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15* 和 *Yr26*, 以及携带 *Yr9* 基因的 1B/1R 易位系。【拟解决的关键问题】初步建立小麦抗条锈病基因的分子检测体系, 评估 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr26* 和 *Yr9* 基因在当前生产品种和后备品种中的分布情况。

1 材料与方法

1.1 供试材料和菌种

供试小麦品种为 2003~2007 年黄淮麦区生产上主栽品种和后备品种, 共计 126 份, 其中包括主栽品种共 50 份, 参加区试品系有 55 份, 育种高代材料 21 份, 由西北农林科技大学生物技术中心收集并保存, 用于分子检测的抗病单基因系: *Yr5/6*Avocet S*、

*Yr9/6*Avocet S*、*Yr10/6*Avocet S*、*Yr15/6*Avocet S*、*Yr26/6*Avocet S* 以及感病对照 *Avocet S*, 由美国华盛顿州立大学陈贤明教授惠赠, 条锈菌 CY32 和 Su-14 菌种以及抗性鉴定所用感病对照品种铭贤 169 由西北农林科技大学植物保护学院提供。

1.2 试验方法

1.2.1 小麦抗条锈病苗期鉴定 按照文献^[14]方法进行小麦苗期抗条锈病鉴定, 待感病对照铭贤 169 充分发病后 (约 15 d), 调查发病情况, 按 6 级标准记录反应型。

1.2.2 抗病基因的分子检测方法 小麦种子在室温下发芽, 待有两叶时剪取幼叶, 用改良的 CTAB 法^[15]提取 DNA。用于检测 *Yr* 基因分子标记的引物 (表 1), 由上海捷瑞生物工程有限公司合成。各抗病基因分子检测按照 *Yr5*^[7]、*Yr10*^[8,9]、*Yr15*^[10]、*Yr26*^[11, 12]和 *Yr9*^[13]相应文献方法进行。

2 结果与分析

2.1 黄淮麦区小麦品种条锈病抗病鉴定

分别用当前条锈病流行小种 CY32 和 Su14 对参试品种 (系) 进行抗病鉴定, 以评价当前生产品种和后备品种对小麦条锈病的抗性水平。鉴定结果 (表 2) 显示: 参试品种 (系) 中, 对 CY32 表现为免疫或近免疫 (IT: 0~0;) 的有 11 份, 占 8.73%; 高度抗病 (IT: 1) 的有 4 份, 占 3.17%; 中度抗病 (IT: 2) 的有 24 份, 占 19.48%; 中度感病 (IT: 3) 的有 47 份, 占 37.30%; 高度感病 (IT: 4) 41 份, 占 32.54%。总体看来, 抗病 (IT: 0~2) 品种 (系) 约占 30%, 其中, 主栽品种、区试品系和育种材料各自表现抗性的比例分别为 32%、32.73%和 23.81%。Su14 抗病鉴定结果显示: 参试品种 (系) 中, 表现免疫或近免疫 (IT: 0~0;) 的有 65 份, 占 51.59%; 高度抗病 (IT: 1) 的有 4 份, 占 3.17%; 中度抗病 (IT: 2) 的有 16 份, 占 12.70%; 中度感病 (IT: 3) 的有 29 份, 占 23.02%; 高度感病 (IT: 4) 12 份, 占 9.52%。总体来看, 抗病的约占 67%。参试品种中, 对这两个小种表现免疫或近免疫的有 11 个, 占 8.73%, 其中: 主栽品种有 6 个, 周麦 17、郑育麦 031、远丰 175、陕麦 139、小偃 166、陕麦 107; 区试品系有 3 个, 陕农 339、普冰 202、小偃 153; 育种材料有 2 个, N19 和 N20。

2.2 抗条锈病基因的分子检测

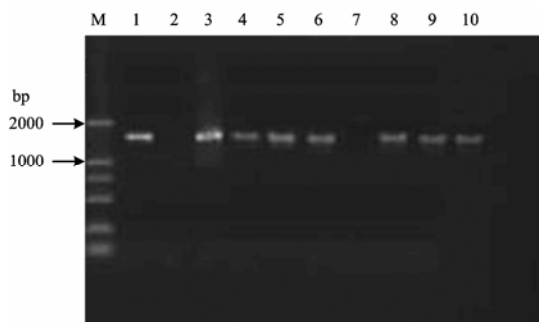
2.2.1 1B/1R 易位系的分子检测 Francis 等^[13]开发了一个小麦-黑麦 1B/1R 易位系的 SCAR 标记, 可扩

表 1 用于检测小麦抗条锈病基因的分子标记及其引物序列

Table 1 Molecular markers for stripe rust resistance genes, primer name and sequence for the markers, marker distance, and references

<i>Yr</i> 基因 <i>Yr gene</i>	分子标记 Linked flanking markers	引物序列 Primer sequence (5'→3')	距离 Distance (cM)	参考文献 References
1B/1R (<i>Yr9</i>)	AF1/AF4	GGAGACATCATGAAACATTG CTGTTGTTGGGCAGAAAG		Francis ^[13]
<i>Yr5</i>	STS9/STS10	AAAGAATACTTTAATGAA CAAACCTATCAGGATTAC		Chen 等 ^[7]
<i>Yr10</i>	SC ₂₀₀	CTGCAGAGTGACATCATACA	0.5	Shao 等 ^[8]
	Yr10 SCAR	TCGAACTAGTAGATGCTGGC		
	Xpsp3000	GCAGACCTGTGTCATTGGTC GATATAGTGGCAGCAGGATACG	1.2	Wang 等 ^[9]
<i>Yr15</i>	Barc8	GCGGGAATCATGCATAGGAAAACAGAA GCGGGGGCGAAAACATACACATAAAAAACA	9	Peng 等 ^[10]
	Xgwm273	ATTGGACGGACAGATGCTTT AGCAGTGAGGAAGGGGATC		
	Barc181	CGCTGGAGGGGTAAGTCATCAC CGCAAATCAAGAACACGGGAGAAAGAA	6.7	Wang 等 ^[12]
<i>Yr26</i>	We173	GGGACAAGGGGAGTTGAAGC GAGAGTTCCAAGCAGAACAC	1.4	

增多与 1B/1R 共分离的 1.5kb 特征片段 (图 1), 由于 1B/1R 易位系携带有包括 *Yr9* 在内的多个抗病基因, 因此该 SCAR 可作为检测 *Yr9* 的分子标记。检测结果 (图 1 和表 2) 表明, 参试的 126 份试验材料中, 含有 1B/1R 易位系的有 52 份, 约占 41.3%; 其中在主栽品种中有 27 份, 约占 54%; 区试品种中有 19 份,



M: DL2000; 1: *Yr9/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: 周麦 17; 4: 淮麦 20; 5: 郑育麦 031; 6: 郑育麦 032; 7: 豫农 949; 8: 周麦 16; 9: 项城 986 6; 10: 花培 5 号

M: DL2000; 1: *Yr9/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: Zhoumai17; 4: Huaimai20; 5: Zhengyumai031; 6: Zhengyumai032; 7: Yunong949; 8: Zhoumai16; 9: Xiangcheng98; 10: Huapei5

图 1 部分参试品种的 1B/1R 的电泳检测图

Fig. 1 The PCR products of 1B/1R detection in partial wheat cultivars

占 34.6%; 在 21 份育种材料中有 7 份, 占 33.3%。

2.2.2 抗 CY32 的小麦品种 *Yr* 基因的分子检测 根据 Wan^[3] 研究结果, 条锈菌 CYR32 对 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr26* 抗条锈基因无毒性。为了鉴定参试品种是否携带上述 *Yr* 基因, 以各 *Yr* 基因的分子标记为检测对象, 对 14 个高抗 CY32 的小麦品种进行分子检测。试验中, 以单基因系 *Yr5/6*Avocet S*、*Yr10/6*Avocet S*、*Yr15/6*Avocet S* 和 *Yr26/6*Avocet S* 的 DNA 样品分别作为 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr26* 分子检测体系的阳性对照, 以感病的 *Avocet S* 作为阴性对照, 以检验各分子标记检测方法的信度。结果 (图 2~图 5) 显示, 各 *Yr* 基因的分子检测体系中, 各单基因系与 *Avocet S* 间, 其特征带型均表现出多态性, 表明每个 *Yr* 基因的分子检测体系可行。除 *Yr5* 以外, 只有两个标记同时被检测到, 判定该 *Yr* 基因存在。分子检测结果 (表 3) 表明, 在 14 个高抗 CY32 的小麦品种中: 6 份材料检测出 *Yr5*, 包括郑育麦 031、陕麦 139、陕农 339、小偃 166、小偃 153 和陕麦 107; 4 份材料检测出 *Yr10*, 包括陕麦 139、周麦 98165、西农 739 和普冰 202; 4 份材料检测出 *Yr15*, 包括陕麦 139、小偃 166、小偃 153 和 N20; 3 份材料检测出 *Yr26*, 包括远丰 175、陕麦 139 和西农 389。周麦 17、0020-332 和 N19 未检测到上述 *Yr* 基因。

表 2 黄淮麦区品种 CY32、Su14 抗病鉴定和 1B/1R 分子检测结果

Table 2 Identification of the resistance to CY32 and Su14, and the detection of 1B/1R translocation by molecular markers in 126 cultivars from Huanghuai wheat region

编号 Code	品种名 Cultivar name	育种地区 Breeding areas	CY32	Su 14	1B/1R
主栽品种 Commercial cultivars					
1	豫麦 18 Yumai18	河南 Henan	2	2	-
2	周麦 17 Zhoumai17	河南 Henan	0;	0;	+
3	郑育麦 031 Zhengyumai031	河南 Henan	0;	0	+
4	豫农 949 Yunong949	河南 Henan	4	0;	-
5	豫麦 34 yumai34	河南 Henan	3	3	-
6	周麦 16 Zhoumai16	河南 Henan	3	1	+
7	项城 986 Xiangcheng986	河南 Henan	2	0;	+
8	新麦 18 Xinmai18	河南 Henan	2	4	-
9	新麦 9817 Xinmai9817	河南 Henan	3	3	-
10	花培 5 号 Huapei5	河南 Henan	3	2	+
11	新麦 19 Xinmai19	河南 Henan	3	3	-
12	矮抗 58 Aikang59	河南 Henan	2	0;	+
13	周麦 18 Zhoumai18	河南 Henan	3	3	+
14	郑麦 366 Zhengmai366	河南 Henan	2	2	-
15	矮大早 2 号 Aidazao2	河南 Henan	3	1	+
16	豫麦 43 Yumai43	河南 Henan	4	4	+
17	豫麦 49 Yumai49	河南 Henan	4	3	-
18	假展 4110 Yanzhan4110	河南 Henan	4	4	-
19	漯丰 0501 Luofeng0501	河南 Henan	3	0;	-
20	漯 9908 Luo9908	河南 Henan	3	0;	+
21	许农 5 号 Xunong5	河南 Henan	3	2	+
22	兰考 906 Lankao906	河南 Henan	3	3	+
23	郑麦 9023 Zhengmai9023	河南 Henan	4	4	+
24	西农 2611 Xinong2611	陕西 Shaanxi	4	4	-
25	西农 979 Xinong979	陕西 Shaanxi	3	3	-
26	西农 9718 Xinong9718	陕西 Shaanxi	4	3	-
27	西农 928 Xinong928	陕西 Shaanxi	4	4	-
28	远丰 175 Yuanfeng175	陕西 Shaanxi	0;	0;	+
29	秦农 142 Qinnong142	陕西 Shaanxi	4	0;	-
30	陕农 757 Shannong757	陕西 Shaanxi	2	2	+
31	陕农 78 Shannong78	陕西 Shaanxi	4	3	+
32	小偃 22 Xiaoyan22	陕西 Shaanxi	4	0;	-
33	普冰 143 Pubing143	陕西 Shaanxi	3	2	+
34	陕农 138 Shannong138	陕西 Shaanxi	2	0;	+
35	小偃 216 Xiaoyan216	陕西 Shaanxi	3	0;	+
36	西农 9871 Xinong9871	陕西 Shaanxi	4	0;	+
37	小偃 166 Xiaoyan166	陕西 Shaanxi	0;	0;	+
38	陕 627 Shan627	陕西 Shaanxi	2	0;	+
39	西农 3517 Xinong3517	陕西 Shaanxi	3	0;	-
40	西农 2000 Xinong2000	陕西 Shaanxi	4	0;	-
41	陕麦 107 Shanmai107	陕西 Shaanxi	0;	0;	-
42	陕麦 139 Shanmai139	陕西 Shaanxi	0;	0	-

续表 2 Continued from table 2

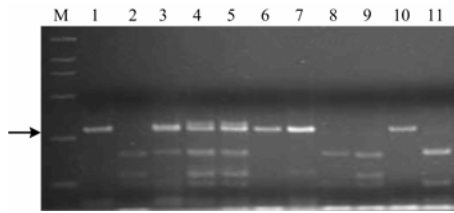
编号 Code	品种名 Cultivar name	育种地区 Breeding areas	CY32	Su 14	1B/1R
43	淮麦 0454 Huaimai0454	江苏 Jiangsu	2	2	+
44	淮麦 20 Huaimai20	江苏 Jiangsu	2	0	+
45	淮麦 0320 Huaimai0320	江苏 Jiangsu	3	3	+
46	藁麦 8901 Gaomai8901	河北 Hebei	4	2	-
47	石家庄 15 号 Shijiazhuang15	河北 Hebei	3	4	+
48	石家庄 8 号 Shijiazhuang8	河北 Hebei	3	3	+
49	皖麦 53 号 Wanmai53	安徽 Anhui	3	3	-
50	丰华 8829 Fenghua8829	安徽 Anhui	3	2	-
区试品系 Regional test lines					
51	郑丰 6 号 Zhengfeng6	河南 Henan	2	2	-
52	Ta5430	河南 Henan	2	3	+
53	郑农 20 Zhengnong20	河南 Henan	4	3	-
54	郑农 99013-3 Zheng99013-3	河南 Henan	4	3	-
55	新 89019 Xin89019	河南 Henan	4	0;	-
56	新 9852 Xin9852	河南 Henan	3	3	+
57	新 9944 Xin9944	河南 Henan	3	3	+
58	内乡 203 Neixiang203	河南 Henan	2	0;	+
59	豫教 0388 Yujiao0388	河南 Henan	3	3	-
60	周麦 9823 Zhoumai9823	河南 Henan	2	1	-
61	周麦 98165 Zhoumai98165	河南 Henan	1	3	-
62	郑 2062 Zheng2062	河南 Henan	2	0;	+
63	安农 0487 Annong0487	河南 Henan	4	3	-
64	户麦 928 Humai928	河南 Henan	2	2	+
65	郑育麦 032 Zhengyumai032	河南 Henan	3	2	+
66	陕农 339 Shannong339	陕西 Shaanxi	1	0;	+
67	普冰 202 Pubing202	陕西 Shaanxi	0	0	-
68	普冰 151 Pubing151	陕西 Shaanxi	3	0;	-
69	西农 889-2 Xinong889-2	陕西 Shaanxi	2	0;	-
70	西农 739 Xinong739	陕西 Shaanxi	0;	2	-
71	西农 389 Xinong389	陕西 Shaanxi	0;	2	-
72	小偃 328 Xiaoyan328	陕西 Shaanxi	3	0;	-
73	小偃 99-2 Xiaoyan99-2	陕西 Shaanxi	3	3	+
74	秦农 161 Qinnong161	陕西 Shaanxi	3	0;	+
75	武农 986 Wunong986	陕西 Shaanxi	3	3	-
76	陕 481 Shan481	陕西 Shaanxi	3	0;	-
77	陕 872 Shan872	陕西 Shaanxi	4	3	+
78	小偃 153 Xiaoyan153	陕西 Shaanxi	1	1	-
79	陕 534 Shan534	陕西 Shaanxi	3	0;	+
80	陕麦 94 Shanmai94	陕西 Shaanxi	3	0;	-
81	陕糯 1 号 Shannuo1	陕西 Shaanxi	4	0;	-
82	轮选 069 Lunxuan069	陕西 Shaanxi	4	3	-
83	西农 1029 Xinong1029	陕西 Shaanxi	3	3	-
84	长武 612 Changwu612	陕西 Shaanxi	3	0;	-
85	荔高 8 号 Ligao8	陕西 Shaanxi	4	0;	+

续表 2 Continued from table 2

编号 Code	品种名 Cultivar name	育种地区 Breeding areas	CY32	Su 14	1B/1R
86	西农 4211 Xinong4211	陕西 Shaanxi	4	0;	-
87	西农 318 Xinong318	陕西 Shaanxi	4	0;	+
88	长武 318 Changwu318	陕西 Shaanxi	2	0;	-
89	陕麦 168 Shanmai168	陕西 Shaanxi	4	0;	-
90	陕 538 Shan538	陕西 Shaanxi	4	0;	-
91	大唐 991 Datang991	陕西 Shaanxi	4	0;	+
92	植 200 Zhi200	陕西 Shaanxi	2	0;	+
93	陕 515 Shan515	陕西 Shaanxi	4	0;	+
94	西农 4421 Xinong4421	陕西 Shaanxi	4	4	-
95	明天 0420 Mingtian0420	江苏 Jiangsu	2	0;	-
96	淮 0559 Huai0559	江苏 Jiangsu	3	3	-
97	淮 05155 Huai05155	江苏 Jiangsu	4	4	+
98	轮选 061 Lunxuan061	河北 Hebei	4	0;	-
99	轮选 506 Lunxuan506	河北 Hebei	4	4	-
100	石 03-Y119 Shi03-Y119	河北 Hebei	2	0	+
101	石 02-6207 Shi02-6207	河北 Hebei	2	3	-
102	山农 14 Shannong14	山东 Shandong	3	3	-
103	泰山 4606 Taishan4606	山东 Shandong	3	3	-
104	泰山 6016 Taishan6016	山东 Shandong	3	2	-
105	烟 0428 Yan0428	山东 Shandong	3	4	-
育种材料 Breeding lines					
106	9907	陕西 Shaanxi	3	0;	-
107	H-101	陕西 Shaanxi	4	0;	-
108	XC-3669	陕西 Shaanxi	4	0;	+
109	8983	陕西 Shaanxi	4	3	+
110	2122	陕西 Shaanxi	4	2	+
111	1254	陕西 Shaanxi	3	0;	-
112	2871	陕西 Shaanxi	4	0;	-
113	213	陕西 Shaanxi	3	0;	-
114	8006	陕西 Shaanxi	2	4	+
115	XZ5-1	陕西 Shaanxi	4	0;	+
116	378	陕西 Shaanxi	4	0;	-
117	1821	陕西 Shaanxi	3	0;	+
118	N19	陕西 Shaanxi	0;	0;	-
119	N20	陕西 Shaanxi	0;	0;	-
120	06D10	陕西 Shaanxi	4	0;	-
121	06D48	陕西 Shaanxi	4	0;	-
122	01E-31	陕西 Shaanxi	3	0;	-
123	01E-32	陕西 Shaanxi	3	0;	-
124	2595	陕西 Shaanxi	3	0;	-
125	0020-332	陕西 Shaanxi	1	0;	+
126	23-1	陕西 Shaanxi	2	0;	-

“+”: 存在; “-”: 不存在

“+”: Present; “-”: Absent

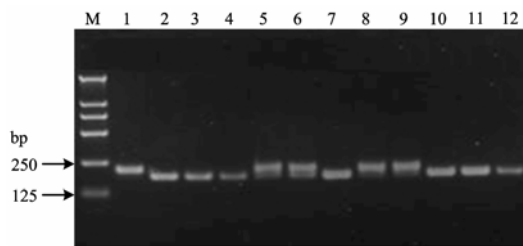


M: DL2000; 1: *Yr5/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: 郑育麦 031; 4: 陕麦 139; 5: 陕农 339; 6: 小偃 166; 7: 小偃 153; 8: 周麦 17; 9: 远丰 175; 10: 陕麦 107; 11: 普冰 202

M: DL2000; 1: *Yr5/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: *Zhengyumai031*; 4: *Shanmai139*; 5: *Shannong339*; 6: *Xiaoyan166*; 7: *Xiaoyan153*; 8: *Zhoumai117*; 9: *Yuanfeng175*; 10: *Shanmai107*; 11: *Pubing202*

图 2 用引物 STS9/STS10 检测 *Yr5* 的电泳图

Fig. 2 The PCR products of STS9/STS10 for *Yr5* detection

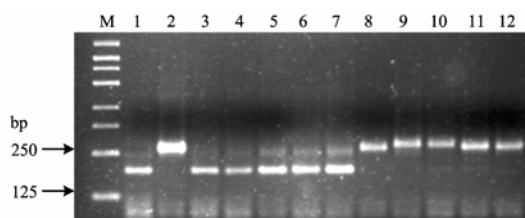


M: DL2000; 1: *Yr10/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: 周麦 17; 4: 郑育麦 031; 5: 远丰 175; 6: 陕麦 139; 7: 西农 389; 8: 西农 739; 9: 小偃 166; 10: 小偃 153; 11: 陕麦 107; 12: N19

M: DL2000; 1: *Yr10/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: *Zhoumai17*; 4: *Zhengyumai031*; 5: *Yuanfeng175*; 6: *Shanmai139*; 7: *Xinong389*; 8: *Xinong739*; 9: *Xiaoyan166*; 10: *Xiaoyan153*; 11: *Shanmai107*; 12: N19

图 3 用引物 *Yr10* SCAR 检测 *Yr10* 的电泳图

Fig. 3 The PCR products of *Yr10* SCAR for *Yr10* detection



M: DL2000; 1: *Yr15/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: 周麦 17; 4: 陕麦 139; 5: 陕农 339; 6: 小偃 166; 7: 小偃 153; 8: 郑育麦 031; 9: 远丰 175; 10: 周麦 98165; 11: 西农 739; 12: 西农 389

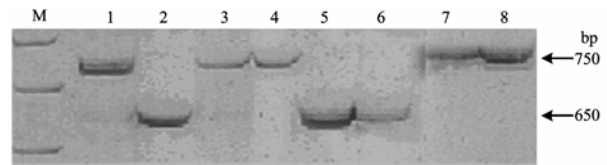
M: DL2000; 1: *Yr15/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: *Zhoumai17*; 4: *Shanmai139*; 5: *Shannong339*; 6: *Xiaoyan166*; 7: *Xiaoyan153*; 8: *Zhengyumai031*; 9: *Yuanfeng175*; 10: *Zhoumai98165*; 11: *Xinong739*; 12: *Xinong389*

图 4 用 *Barc8* 检测 *Yr15* 电泳图

Fig. 4 The PCR products of *Barc8* for *Yr15* detection

3 讨论

3.1 1B/1R 易位系的分子检测



M: 分子量标准; 1: *Yr26/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: 远丰 175; 4: 陕麦 139; 5: 周麦 17; 6: 郑育麦 031; 7: 西农 389; 8: 92R137

M: 100 bp ladder marker; 1: *Yr26/6*Avocet S*; 2: *Avocet S*; 3: *Yuanfeng175*; 4: *Shanmai139*; 5: *Zhoumai1*; 6: *Zhengyumai031*; 7: *Xinong389*; 8: 92R137

图 5 用 *We173* 检测 *Yr26* 电泳图

Fig. 5 The PCR products of *We17* for *Yr26* detection

1B/1R 易位系作为抗源曾在小麦抗病育种工作中起着积极的作用,在易位片段上有 4 个抗病基因: *Yr9*、*Lr26*、*Pm8* 和 *Sr31*, 兼抗白粉病和 3 种锈病,而且具有很好的丰产性,因此深受育种家的喜爱,自从 20 世纪 70 年代以来,作为主要抗源在世界范围内广泛应用。由于抗源单一,条锈病原菌种群的组成变化,特别是新毒性小种 CY29 产生以后,1B/1R 给小麦带来的抗性也在逐渐丧失,导致 20 世纪 90 年代以来条锈和白粉病在有些地区大面积流行^[16, 17]。准确评估当前小麦品种中 1B/1R 类品种为抗源的分布状况对于新小种流行的预测、预报以及品种轮换具有重要参考价值。Francis 等^[13]开发了与 1B/1R 易位系特异的 RAPD 标记,进而将其转化成快速有效检测 1B/1R 易位系 SCAR 标记。周阳等^[17]用该 SCAR 标记对中国近 30 年来主要推广品种进行了鉴定,检测结果与其用 SDS-PAGE 结果完全相同。Li 等^[18]用该 SCAR 标记检测 *Yr9* 结果与基因推倒的结果是一致的。本研究对 2003~2007 年黄淮麦区生产主栽品种和一些后备品种带有 1B/1R 易位系的频率进行检测,结果表明,当前小麦品种 1B/1R 易位系的频率仍达到 41.6%,特别是在主栽品种中,这一频率高达 50% 以上,而新育品种中,其频率有明显降低趋势,这与周阳等^[17]的研究结果基本一致,由于这类抗源对当前流行小种不具抗病,如果仍过分依赖,小麦灾变态势严峻,建议加强该区对新抗源的发掘和应用。

3.2 *Yr5* 基因的检测体系

小麦抗条锈病基因 *Yr5* 是由 Macer 最早在斯卑尔脱小麦中发现的, Law 将其定位在染色体 2BL 上, 离着丝点有 21 cM^[7]。因其能抗条锈菌现有的所有生理小种, *Yr5* 基因被广泛关注, Kema 等^[19]已将其转育到商业品种中。Yan 等^[20]开发了两个与该基因紧密连锁的 RGAP 标记,并转化成 2 个 STS 标记和 1 个 CAPS

表 3 抗 CY32 的小麦品种分子检测 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr26* 基因结果Table 3 Detection of resistance genes *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, and *Yr26* in 14 wheat cultivars resistant to CYR32

品种 Cultivars	系谱 Pedigree	<i>Yr5</i>		<i>Yr10</i>		<i>Yr15</i>		<i>Yr26</i>	
		STS9/STS10	<i>Xpsp3000</i>	<i>Yr10</i> SCAR	<i>Barc8</i>	<i>gwm273</i>	<i>We173</i>	<i>Barc181</i>	
周麦 17	矮早 781/周 8425B//周麦 9 号	-	-	-	+	-	-	-	
Zhoumai17	Aizao781/Zhou8425B//Zhoumai9								
郑育麦 031	WK628/冀麦 5418	+	-	-	-	-	-	-	
Zhengyumai031	WK628/Jimai5418								
远丰 175	92R149/咸 87(30)//小偃 6 号	-	-	+	-	-	+	+	
Yuanfeng175	92R149/Xian87(30)// Xiaoyan6 号								
陕麦 139	小偃 22/6[野生二粒小麦 AS846/(陕麦 8003/陕麦 8007)F4/3/陕 229/4/矮早丰] F3/5/ N9134	+	+	+	+	+	+	+	
Shanmai139	Xiaoyan22 /6/ [Wild emmerAS846 //(Shanmai8003/ Shanmai8007)F4/3/shan229 /4/Aizaofeng]F3/5/N9134								
周麦 98165	周麦 12/温麦 6 号//周麦 13	-	+	+	-	-	-	-	
Zhoumai98165	Zhoumai12/Wenmai6//Zhoumai13								
陕农 339	陕农 468//日本 1 号/9062	+	-	-	+	-	-	-	
Shannong339	Shannong468//Japan1/9062								
西农 739	[73 (36) /中四//小偃 693]/83352 //小偃 6 号	-	+	+	-	-	-	-	
Xinong739	[73 (36) /Zhong4//Xiaoyan693]/83352// Xiaoyan6								
西农 389	9209/304//植 763	-	+	-	-	+	+	+	
Xinong389	9209/304//Zhi763								
小偃 166	小麦与长穗偃麦草杂交后代 87135/88111	+	-	+	+	+	-	+	
Xiaoyan166									
小偃 153	/	+	-	-	+	+	-	+	
Xiaoyan153									
陕麦 107	N9434 / 陕 253	+	+	-	-	-	-	-	
Shanmai107	N9434 / Shan253								
普冰 202	/	-	+	+	-	+	-	+	
Pubing202									
0020-332	/	-	-	-	-	-	-	-	
0020-332									
N19	/	-	-	-	+	-	+	-	
N20	/	-	-	+	+	+	-	+	

+: 存在, -: 不存在, /: 未找到系谱 “+”: Present; “-”: Absent

标记。STS 标记所产生的抗病带和非抗病带的大小仅差别 6 bp, 检测时不易区分, 而 CAPS 标记可产生 100 bp 大小的区别, 更适合作为检测 *Yr5* 基因的标记。Chen 等^[7]用该 CAPS 标记对 26 份不具有 *Yr5* 位点的小麦材料验证表明, 有 4 份材料出现了杂合性带, 这说明用分子标记筛选的电泳谱带中具有该抗病标记带的材料不一定具有该抗病基因。

3.3 *Yr10* 基因的检测体系

来源于小麦品种 Moro 的抗病基因 *Yr10*, 位于染色体 1B 染色体上, 对中国目前出现的所有条锈菌生理小种都具有抗性。Shao 等^[8]开发了 *Yr10* 的 SCAR 标记, 二者的连锁距离为 0.5 cM。Wang 等^[9]利用具有 *Yr10* 的小麦种质 P.L178383, 找到了 3 个 SSR 标记: *Xpsp3000*、*Xgwm11* 和 *Xgwm18*, 都位于 *Yr10* 的同侧, 其中位于 1BS 染色体末端的标记 *Xpsp3000* 离该基因的距离最近, 为 1.2 cM。本研究同时利用两个 *Yr10*

标记, 对抗性品种进行检测, 发现 4 个品种 (系) 同时检测到两个标记存在, 从育种系谱看 (表 3), 陕麦 139 具有野生二粒小麦血缘, 西农 739 具有中间偃麦草和长穗偃麦草血缘, 普冰 202 具有冰麦草血缘, 可以初步判定, 这些品种可能含有 *Yr10* 基因。

3.4 *Yr15* 基因的检测体系

Yr15 是 1970 年由 Gerechter-Amitai 等^[21]在野生二粒小麦中发现的, 该基因对条锈菌很多生理小种都具有抗性。彭俊华等^[22]发布了一张 *Yr15* 染色体区的高密度图。*Yr15* 的分子标记有 RFLP 和 SSR。包括有 RFLP 标记 *XTri* 和 *Xcdo1173*, SSR 标记有 *Xbarc8*、*Xgwm273* 和 *Xgwm413* 等, 据 <http://maswheat.ucdavis.edu/> 所提供的方法描述, 当前对于 *Yr15* 的检测多用微卫星标记 *Barc8* 和 *Gwm273*, 二者分别位于 *Yr15* 基因两侧。本研究发现, 陕麦 139、小偃 166、小偃 153 和 N20 4 个品种同时检测到两个标记存在, 初步判定 4 者可能

携带有 *Yr15* 基因。

3.5 *Yr26* 基因的检测体系

小麦-簇毛麦 6VS/6AL 易位系 92R137 高抗 CYR32^[12]。Ma 等^[11]用分子标记将其携带的抗条锈病基因定位于 1BS 上, 定名 *Yr26*, 推测其来自该易位系的亲本之一四倍体的圆锥小麦。Ma 等^[11]找到了 1BS 上 3 个与 *Yr26* 连锁的 SSR 标记, *Xgwm11*、*Xgwm18* 和 *Xgwm413*, 它们和 *Yr26* 的连锁距离分别为 1.9、1.9 和 4.3 cM。Wang 等^[12]进一步找到了与 *Yr26* 连锁的 5 个 SSR 标记和 8 个 STS 标记。其中的 STS 标记 *WE173* 与该基因的距离为 1.4 cM。本试验以位于 *Yr26* 两端最近的 SSR 标记 *Xbarc181* 和 STS 标记 *We173* 来检测 *Yr26* 基因, 检测结果 (表 3) 显示, 在远丰 175、陕麦 139 和西农 389 品种中, *Yr26* 双侧标记都存在, 可初步判定其具有 *Yr26* 基因, 结合系谱分析, 远丰 175 的亲本中有 92R149, 因此可确定其携带 *Yr26* 基因。

值得注意的是, 在陕麦 139 中检测到所有标记, 这可能与其复杂的遗传背景有关, 系谱分析表明, 陕麦 139 是利用黑麦、八倍体小偃麦和野生二粒小麦创制的陕麦 8003、陕麦 8007、N9134 等抗病种质与野生二粒小麦 AS846, 用复合杂交、阶梯式杂交和回交等方法创制而成, 其后代有可能将多个抗病基因聚合, 另一种可能是复杂的遗传背景干扰了分子标记的检测。陕麦 139 是否为多个抗病基因聚合品种及其在防控条锈病中的应用价值有待进一步研究。

3.6 抗病基因分子检测的有效性和准确性

分别用位于主基因两侧的两个分子标记同时选择可提高选择效率^[23]。Landry 等^[24]在莠苣抗霜霉病基因 *Dm5/8* 两侧各找到一个 RFLP 标记 (距离均为 10 cM), 用一个标记选择获得抗性个体的概率为 90%, 用两个标记则可达到 99%。Peng^[22]提出并系统地论述了主基因分子标记辅助选择的有效性和准确性, 他认为, 使用目标基因两侧的两个标记能显著地提高检测的准确性, 即使两个标记的距离达 81.9 cM 时, 检测的准确性也能达到 70%, 当使用的标记与主基因距离小于 20 cM 时, 能使检测的准确性 $\geq 90\%$, 有效性 $\geq 70\%$ ^[22]。本试验检测结果再次证实, 使用目标基因两侧较近的标记来检测以提高有效性和准确性。对于连锁的抗病基因, 如 *Yr15* 和 *Yr26* 同处 1B 染色体, 两个基因距离较近, 且都对 CY32 具有抗病, 此时用分子标记方法难以将其区分, 最好结合系谱进行分析和等位性分析将其区分开。

分子标记技术在小麦分子标记辅助选择^[25-27]和基

因组研究^[28]等方面一取得广泛进展, 本研究在利用分子标记检测小麦抗条锈病基因方面进行了有益尝试, 初步建立了 1B/1R 易位系 (*Yr9*)、*Yr5*、*Yr10*、*Yr15* 和 *Yr26* 基因的分子检测体系。该方法的建立主要依赖于所用标记的开发情况, 目前这些基因虽然都有标记被开发使用, 但只能作为诊断标记使用, 称不上是完美标记。有些标记还存在一些问题, 如同一 Yr 基因在不同品种背景下, 其分子标记被检测的稳定性和可靠性程度可能不同。因此, 就目前小麦抗病基因分子检测体系中, 单独检测分子标记的有无还不足以判断抗病基因是否存在, 必须结合系谱分析和抗病谱鉴定予以辅证。令人欣慰的是, 随着小麦抗病基因新型分子标记不断开发, 特别是一些功能性分子标记 (functional markers, FM)^[29,30]的出现, 小麦抗病基因分子检测体系必将日臻完善。

4 结论

黄淮麦区小麦主栽品种对中国当前流行的条锈菌毒性小种 (CYR32 和 Su14) 抗性水平普遍较低; 对新小种具有良好抗性的 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15* 和 *Yr26* 基因在该区小麦品种中的分布频率很低, 亟待将这些抗条锈病基因转育至小麦品种, 以提高小麦对条锈病整体抗性。

References

- [1] Line R F. Stripe rust of wheat and barley in North America: A retrospective historical review. *Annual Review of Phytopathology*, 2002, 40: 75 - 118.
- [2] 李振岐. 我国小麦品种抗条锈性丧失原因及其解决途径. *中国农业科学*, 1980, (3): 72-76.
Li Z Q. The variation of wheat variety resistance to stripe rust in china and the way of its solution. *Scientia Agricultura Sinica*, 1980, (3): 72-76. (in Chinese)
- [3] Wan A M, Zhao Z H, Chen X M, He Z H, Jin S L, Jia Q Z, Yao G, Yang J X, Wang B T, Li G B, Bi Y Q, Yuan X Y. Wheat stripe rust epidemic and virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China in 2002. *Plant Disease*, 2004, 88: 896-904
- [4] 贾秋珍, 金社林, 曹世勤, 骆惠生, 金明安. 小麦条锈菌生理小种条中 32 号及水源 14 致病类型在甘肃的流行与发展趋势. *植物保护学报*, 2007, 34(2): 263-267.
Jia Q Z, Jin S L, Cao S Q, Lu H S, Jin M A. Tending to prevalence and progress of CY32 and Shuiyuan14 pathotypes in Gansu Province. *Plant Protection*, 2007, 34(2): 263-267. (in Chinese)
- [5] 韩德俊, 张小娟, 魏国荣, 李峰奇, 张庆勤, 康振生. 一粒小麦与葡萄牙野燕麦远缘杂交后代抗条锈病鉴定及抗性株系的筛选. 麦

- 类作物学报, 2008, 28(2): 345-348.
- Han D J, Zhang X J, Wei G R, Li F Q, Zhang Q Q, Kang Z S. Identification and selection of stripe rust resistance lines from derivatives of cross between *Triticum monotriticum* and wild oat. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(2): 345-348. (in Chinese)
- [6] Wang X J, Zheng W M, Buchenauer H, Zhao J, Han Q M, Huang L L, Kang Z S. The development of a PCR-based method for detecting *Puccinia striiformis* latent infections in wheat leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 2008, 120(3): 241-247.
- [7] Chen X M, Soria M A, Yan G P, Sun J, Dubcovsky J. Development of Sequence tagged site and cleaved amplified polymorphic sequence markers for wheat stripe rust resistance gene *Yr5*. *Crop Science*, 2003, 43: 2058-2064.
- [8] 邵映田, 牛永春, 朱立煌, 翟文学, 徐世昌, 吴立人. 小麦抗条锈病基因 *Yr10* 的 AFLP 标记. 科学通报(C 辑), 2001, 46(8): 669-672. Shao Y T, Niu Y C, Zhu L H, Zhai W X, Xu S C, Wu L R. Identification of an AFLP marker linked to the stripe rust resistance gene *Yr10* in wheat. *Chinese Science Bulletin*, 2001, 46(8): 669-672. (in Chinese)
- [9] Wang L F, Ma J X, Zhou R H, Wang X M, Jia J Z. Molecular tagging of the yellow rust resistance gene *Yr10* in common wheat, P.I.178383 (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2002, 124: 71-73.
- [10] Peng J H, Fahima T, Roeder M S, Huang Q Y, Dahan A, Li Y C, Grama A, Nevo E. High-density molecular map of chromosome region harboring stripe-rust resistance genes *YrH52* and *Yr15* derived from wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*. *Genetica*, 2000, 109(3): 199-210.
- [11] Ma J X, Zhou R H, Dong Y S, Wang L F, Wang X M, Jia J Z. Molecular mapping and detection of the yellow rust resistance gene *Yr26* in wheat transferred from *Triticum turgidum* L. using microsatellite markers. *Euphytica*, 2001, 120: 219-226.
- [12] Wang C M, Zhang Y P, Han D J, Kang Z S, Li G P, Cao A Z, Chen P D. SSR and STS markers for wheat stripe rust resistance gene *Yr26*. *Euphytica*, 2008, 159:359-366.
- [13] Francis H A, Leitch A R, Koebner R M D. Conversion of a RAPD-generated PCR product, containing a novel dispersed repetitive element, into a fast and robust assay for the presence of rye chromatin in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90: 636-642.
- [14] 李振岐, 曾士迈. 中国小麦锈病. 北京: 中国农业出版社, 2002: 370-373. Li Z Q, Zeng S M. *Wheat Rust in China*. Beijing: China Agriculture Press, 2002: 370-373. (in Chinese)
- [15] Hill-Ambroz K L, Brown-Guedira G L, Fellers J P. Modified rapid DNA extraction protocol for high throughput microsatellite analysis in wheat. *Crop Science*, 2002, 42: 2088-2091.
- [16] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业出版社, 2003. Zhuang Q S. *Improvement and Pedigree Analysis of Chinese Wheat*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2003. (in Chinese)
- [17] 周阳, 何中虎, 张改生等. 1BL/1RS 易位系在我国小麦育种中的应用. 作物学报, 2004, 30(6): 531-535. Zhou Y, He Z H, Zhang G S, Xia L Q, Chen X M, Gao Y C, Jing Z B, Yu G J. Utilization of 1BL/1RS translocation in wheat breeding in China. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(6): 531-535. (in Chinese)
- [18] Li Z F, Xia X C, Zhou X C, Niu Y C, He Z H, Zhang Y, Li G Q, Wan A M, Wang D S, Chen X M, Lu Q L, Singh R P. Seedling and slow rusting resistance to stripe rust in Chinese common wheats. *Plant Disease*, 2006, 90: 1302-1312.
- [19] Kema Gert H J. Resistance in spelt wheat to yellow rust I. Formal analysis and variation for gliadin patterns. *Euphytica*, 1992, 63: 207-217.
- [20] Sun G L, Fahima T, Korol A B, Turpeinen T, Grama A, Ronin Y I, Nevo E. Identification of molecular markers linked to the *Yr15* stripe rust resistance gene of wheat originated in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95: 622-628.
- [21] Gerechter-Amitai ZK, Stubbs RW. A valuable source of yellow rust resistance in Israeli population of wild emmer *Triticum dicoccoides* Koern. *Euphytica*, 1970, 19: 12-21.
- [22] Peng J H, Fahima T, Röder M S, Li Y C, Grama A, Nevo E. Microsatellite high-density mapping of the stripe rust resistance gene *YrH52* region on chromosome 1B and evaluation of its marker-assisted selection in the F₂ generation in wild emmer wheat. *New Phytologist*, 2000, 146, 141-154.
- [23] Tanksley S D. Molecular markers in plant breeding. *Plant Molecular Biology Reporter*, 1983, 1: 3-8.
- [24] Landry B S, Kesseli R V, Farrara B, Michelmore R W. A genetic map of lettuce (*Lactuca sativa* L.) with restriction fragment length polymorphisms, isozymes, disease resistance genes and morphological markers. *Genetics*, 1987, 116: 331-337.
- [25] Hovmöller M S. Sources of seedling and adult plant resistance to *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* in European wheats. *Plant Breeding*, 2007, 126: 225-233.
- [26] William H M, Trethowan R, Crosby-Galvan E M. Wheat breeding assisted by markers: CIMMYT's experience. *Euphytica*, 2007, 157(3): 307-319.
- [27] Smith P H, Hadfield J, Hart N J, Koebner R M D, Boyd L A. STS markers for the wheat yellow rust resistance gene *Yr5* suggest a NBS-LRR-type resistance gene cluster. *Genome*, 2007, 50: 259-265.
- [28] Gupta P K, Mir R R, Mohan A, Kumar J. Wheat genomics: Present status and future prospects. *International Journal of Plant Genomics*, 2008: 36. 2008. doi:10.1155/2008/896451.
- [29] Bagge M, Xia X C, Lübberstedt T. Functional markers in wheat. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10: 211-216
- [30] Bagge M, Lübberstedt T. Functional markers in wheat: technical and economic aspects. *Molecular Breeding*, 2008, 22(3): 319-328.