

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2011.01263

两系杂交小麦恢复系 MR168 抗条锈病基因遗传分析及分子标记定位

任勇^{1,3}, 李生荣¹, 李俊², 周强¹, 杜小英¹, 李太军¹, 杨武云², 郑有良³

1. 绵阳市农业科学研究院, 国家小麦改良中心绵阳分中心, 绵阳 621023;
2. 四川省农业科学院作物研究所, 成都 610066;
3. 四川农业大学小麦研究所, 成都 611130

摘要: 小麦条锈病是影响杂交小麦普及推广的重要因素。文章利用基因推导法和SSR分子标记技术, 研究了温光型两系杂交小麦恢复系MR168的抗条锈性遗传规律及其控制基因染色体位置。结果表明, MR168对CY29、CY31、CY32、CY33等条锈菌生理小种表现高抗至免疫; 对SY95-71/MR168杂交组合的正反交F₁、BC₁、F₂和F₃群体分单株接种鉴定显示, MR168对CY32号小种的抗性受1对显性核基因控制, 该抗病基因来源于春小麦品种辽春10号。利用集群分离分析法(Bulked segregant analysis, BSA)和简单重复序列(Simple sequence repeat, SSR)分子标记分析抗病亲本MR168、感病亲本SY95-71及183个F₂代单株, 发现了与MR168抗条锈病基因连锁的5个微卫星标记Xgwm273、Xgwm18、Xbarc187、Xwmc269、Xwmc406, 并将该基因初步定位在1BS着丝粒附近, 暂命名为YrMR168; 构建了包含YrMR168的SSR标记遗传图谱, 距离YrMR168最近的两个微卫星位点是Xgwm18和Xbarc187, 遗传距离分别为1.9 cM和2.4 cM, 这两个微卫星标记可用于杂交小麦抗条锈病分子标记辅助育种。

关键词: 杂交小麦; 恢复系; 抗条锈病基因; 基因推导; 遗传分析; 微卫星标记

Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in a restore line of Thermo-Photo sensitive hybrid wheat MR168

REN Yong^{1,3}, LI Sheng-Rong¹, LI Jun², ZHOU Qiang¹, DU Xiao-Ying¹, LI Tai-Jun¹, YANG Wu-Yun², ZHENG You-Liang³

1. Mianyang Branch of National Wheat Improvement Center, Mianyang Academy of Agricultural Sciences, Mianyang 621023, China;
2. Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, China
3. Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: Stripe rust, caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, is an important limiting factor to popularize hybrid wheat. The objectives of this study were to map a stripe rust resistance gene in a Chinese thermo-photo-sensitive hybrid

收稿日期: 2011-02-15; 修回日期: 2011-04-27

基金项目: 国家高技术研究发展计划项目(863计划)(编号: 2009AA101102)和现代农业产业技术体系建设专项资金(编号: nycytx-03)资助

作者简介: 任勇, 在读博士, 农艺师, 硕士, 研究方向: 小麦遗传育种研究。E-mail: rywheat@126.com

通讯作者: 李生荣, 研究员, 研究方向: 小麦育种研究。E-mail: lishr2000@163.com

杨武云, 博士, 研究员, 研究方向: 小麦遗传资源研究。E-mail: yangwuyun@yahoo.com.cn

致谢: 感谢中国农业科学院植物保护研究所徐世昌研究员在基因推导调查鉴定方面给予的大力帮助。

网络出版时间: 2011-9-13 9:10:45

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20110913.0910.002.html>

wheat restore line MR168 using gene postulation and SSR markers. MR168 was highly resistant to 23 *Pst* races including CYR29, CYR31, CYR32, and CYR33. The populations F_1 , BC_1 , F_2 , and F_3 from the cross between MR168 and SY95-71 (a wheat cultivar susceptible to *Pst* races) were inoculated with the race of *Pst* CYR32 of China in greenhouse. MR168 carried a single dominant gene for resistance to CYR32, tentatively designated *YrMR168*. It originated from Liaochun 10, a spring wheat variety. A total of 183 F_2 plants, the resistant and susceptible parents and resistant and susceptible bulks were used for resistance gene mapping with 329 pairs of wheat SSR markers. Five SSR markers on chromosome 1BS including *Xgwm18*, *Xbarc187*, *Xwmc269*, *Xgwm273*, and *Xwmc406* were linked with *YrMR168*. The resistance gene was closely linked to *Xgwm18* and *Xbarc187* with the genetic distances of 1.9 and 2.4 cM, respectively. *Xgwm18* and *Xbarc187* could be used for molecular marker assisted selection of *YrMR168* in hybrid wheat breeding program.

Keywords: hybrid wheat; restore line; stripe rust; resistance gene; gene postulation; SSR marker

国内外小麦杂种优势利用研究已有近 60 年的历史,但小麦仍然是世界上唯一未实现大规模杂种优势利用的主要粮食作物^[1,2]。2000 年以来,国内利用温光敏雄性核不育系的二系法已培育并经审定 7 个温光型两系杂交小麦品种^[3]。杂交小麦被认为是今后提高小麦产量和质量的两个主要途径之一^[4]。但小麦杂交种及其亲本抗条锈性过快丧失是限制杂交小麦普及推广的重要因素。国家审定的第一个杂交小麦品种绵阳 32 号因为亲本抗条锈性丧失而未能推广应用。因此,发掘新的小麦条锈病抗源,培育新的抗病亲本对强优势抗病小麦杂交种的筛选和推广具有重要意义。

至今已有 48 个位点上的 51 个抗条锈基因 (*Yr1* ~ *Yr48*) 正式命名,另外还有数十个临时命名的基因,这些基因大部分表现小种专化性^[5,6]。其中, *Yr5*^[7]、*Yr10*^[8]、*Yr24*^[9]、*Yr26*^[10]、*Yr41*^[11]、*YrCH42*^[12]、*YrCI191*^[13]、*YrC591*^[14]和 *YrZH84*^[15]等抗病基因对我国条锈病流行小种条中 32(CY32)和条中 33(CY33)表现抗性,这些基因已分别定位在小麦 1B、2B 或 7B 等染色体上。它们的发现与利用为控制小麦条锈病危害正在发挥着重要作用,但当前我国主产区小麦品种抗条锈性整体水平仍较低^[16],可用于小麦强优势杂交组合筛选利用的抗源材料则更少。MR168 是绵阳市农科院育成的温光型两系杂交小麦恢复系,2001 年以来表现高抗条锈病且抗性稳定。MR168 在温光型两系杂交小麦组合配制中对条锈病表现出很强的抗性遗传力^[17]。用其作恢复系已育成首个通过国家和四川双审定的高抗条锈杂交小麦新品种绵阳杂麦 168(MTS-1/MR168)。然而,MR168 抗性遗传基

础,其抗性与我国现有主要抗条锈基因关系尚不清楚。为此,本研究通过基因推导和 SSR 分子标记方法,对 MR168 的抗条锈性遗传规律及其控制基因染色体位置进行了分析,以期为进一步开展抗病、强优势温光型两系杂交小麦选育提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料及来源

抗病材料 MR168 由绵阳市农业科学研究院育成,其系谱为绵阳 96-5/辽春 10 号;感病材料 SY95-71 由四川农业大学舒焕麟提供;MR168 的亲本材料绵阳 96-5(绵阳 20 号/89-10255,绵阳市农业科学研究院选育)和辽春 10 号[(克 71F₄-370-10/墨巴 66//UP321)F₁//辽 70181-2,辽宁省农科院作物研究所选育]由本课题组繁殖提供。SY95-71/MR168 正反交 F_1 、 F_2 、 BC_1 和 F_3 群体由本课题组创制。SY95-71 为感病对照。供试条锈菌 CY32 由四川省农科院植物保护研究所提供。基因推导所用的 23 个条锈菌菌系和 20 个已知抗条锈病基因品种(表 1)由中国农科院植物保护研究所徐世昌提供。

1.2 抗条锈性鉴定及基因推导

抗病性鉴定在温室大棚内进行。苗期和成株期用抖孢子粉法分单株对 MR168、SY95-71、SY95-71/MR168 正反交 F_1 、 F_2 、 BC_1 群体及 F_3 家系群体接种 CY32 号菌种。待感病对照 SY95-71 充分发病后,对供试材料逐株记载反应型。记载标准按六级标准,其中,0、0₁、1 和 2 为抗病反应型;3 和 4 为感病反应型。

参照牛永春等^[18]的方法进行MR168 抗条锈病基因的推导,在温室中培养MR168与20份含已知抗条锈病基因品种(系),用扫抹法把23个条锈菌系接种到一叶期麦苗上,感病对照铭贤169充分发病时调查反应型。

1.3 DNA 提取和抗、感 DNA 池构建

用CTAB法提取小麦基因组DNA。从F₂代抗感分离群体中随机选取10株抗病株DNA、10株感病株DNA分别等量混合建立抗病DNA池和感病DNA池。

1.4 SSR 引物、PCR 扩增和扩增产物检测

SSR引物根据<http://wheat.pw.usda.gov>报道序列合成。PCR 扩增反应总体积15 μL,包括10×PCR缓冲液1.5 μL,15 mmol/L MgCl₂ 1 μL,2 mmol/L dNTPs 1.2 μL,正向和反向SSR引物各0.25 μmol/L,100 ng 基因组DNA,1 U Taq DNA聚合酶和无菌脱离子水。PCR 反应程序为:94 预变性5 min;94 变性30 s,70 复性30 s,72 延伸1 min,共11个循环;94 变性30 s,50~60 复性30 s,72 延伸1 min,共30个循环;最后72 延伸10 min。扩增产物用6%变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,经硝酸银染色后观察照相。

1.5 遗传距离计算

(1)计算交换值,交换值(r)=(交换单株数/总单株数)×100%;

(2)根据Kosambi 函数(1944)计算遗传图距(D), $D=0.25 \times \ln[(1+2r)/(1-2r)] \times 100$ 。用Mapdraw 软件绘制遗传连锁图谱^[19]。

2 结果与分析

2.1 抗病性鉴定及基因推导

用当前流行小种CY32对MR168及其亲本材料辽春10号和绵阳96-5接种鉴定表明,绵阳96-5表现高感反应,辽春10号和MR168表现近免疫反应。因此,推断MR168的抗条锈病基因来自于辽春10号。用来自国内外的23个条锈菌系接种鉴定MR168和20个含已知抗条锈病基因品种(表1)。结果表明,MR168对CY32、CY33等23个条锈菌系均表现免疫至高抗,其抗谱与Yr9、Yr10等17个已知抗条

锈基因不同,与Yr5、Yr24、Yr26和YrC591的抗谱相似,但抗病程度不同。因此,推断MR168可能含有抗条锈病新基因,也可能含有Yr24、Yr26等已知抗条锈基因。

2.2 抗条锈性遗传分析

抗条锈鉴定结果表明(表2),SY95-71与MR168正、反交F₁反应型相同,表明其抗性不受细胞质基因控制。F₂群体(SY95-71/MR168)183个单株中,有139株抗病,44株感病,经 χ^2 测验,符合3R:1S($\chi^2_{3,1}=0.045 < \chi^2_{0.05}$)的分离比;BC₁群体(SY95-71//SY95-71/MR168)79个单株中,有40株抗病,39株感病,经 χ^2 测验符合1R:1S($\chi^2_{3,1}=0.006 < \chi^2_{0.05}$)的分离比,表明MR168对CY32的抗性受单个显性核基因控制,暂命名为YrMR168。

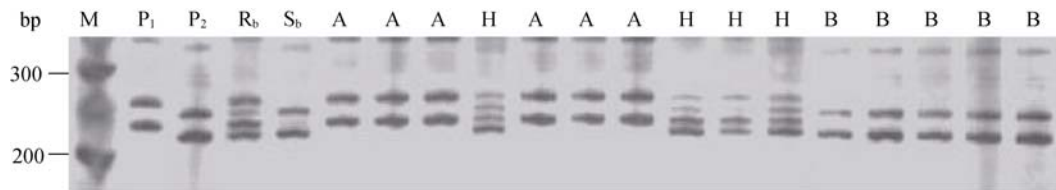
2.3 YrMR168 分子标记与定位

选用分布在小麦21条染色体上的329对SSR引物对抗病材料MR168、感病材料SY95-71、抗病池和感病池进行多态性分析,对筛选到的多态性引物进行小群体验证,最终有5个SSR标记能够在MR168、SY95-71、抗病池、感病池、F₂代抗病单株和感病单株小群体同时扩增出稳定的多态性产物。这5个标记分别是Xwmc406、Xwmc269、Xgwm18、Xgwm273、Xbarc187,均为共显性标记(图1)。

根据183个F₂分离群体单株及该单株对应的F_{2:3}家系群体反应型,确定每个F₂单株的抗感基因型(见表3注释部分),再利用连锁的SSR标记进一步对183个F₂单株进行分析,以明确各标记位点与抗条锈病基因YrMR168之间的遗传距离,5个SSR标记对183个F₂单株扩增结果见表3。根据连锁遗传距离计算公式计算出各标记与YrMR168的遗传距离和顺序后,采用Mapdraw在Excel中绘制遗传连锁图(图2)。这些标记均位于抗条锈病基因YrMR168同侧,顺序为YrMR168-Xgwm18-Xbarc187-Xwmc269-Xgwm273-Xwmc406,5个SSR位点与YrMR168遗传距离分别为1.9 cM、2.4 cM、4.4 cM、9.3 cM、10.8 cM。根据已知小麦微卫星标记遗传图谱,这5个标记均位于小麦染色体1B短臂(1BS)上,因此YrMR168应该位于小麦染色体1BS上。

表 2 MR168 与 SY95-71 杂交组合各世代抗条锈鉴定结果

亲本或组合	世代	分离比		χ^2 测验	
		实际比值	理论比值	χ^2 值	P 值
绵阳 96-5		S			
辽春 10 号		R			
MR168	P ₁	R			
SY95-71	P ₂	S			
SY95-71/MR168	F ₁	R			
MR168/SY95-71	F ₁	R			
SY95-71/MR168	F ₂	139 : 44	3 : 1	0.045	0.8 ~ 0.9
SY95-71// SY95-71/MR168	BC ₁	40 : 39	1 : 1	0.006	0.95 ~ 0.99

图 1 WMC406 引物 PCR 扩增 SY95-71 × MR168 F₂ 群体部分单株的电泳图谱

M : DNA marker; P₁ : 抗病亲本 MR168 ; P₂ : 感病亲本 SY95-71 ; R_b : 抗病池 ; S_b : 感病池 ; A : 纯合抗病亲本 MR168 带型 ; B : 纯合感病亲本 SY95-71 带型 ; H : 双亲杂合带型。

3 讨论

国内小麦杂种优势利用从 T 型、K、V 型到 CHA 小麦杂种，再到温光型两系杂交小麦取得了一系列可喜进展，先后育成 3 个化杀杂交小麦品种和 7 个温光型两系杂交小麦品种通过审定 [1-3, 20]。人们对这些品种进行了大量的研究，主要集中在强优势组合筛选、不育机理和制种技术研究等方面 [1, 21]，对杂交种及其亲本抗病性报道较少。MR168 是本课题组利用自育品系绵阳 96-5 与引进春小麦材料辽春 10 号的迟分蘖穗杂交，用系谱法育成的高抗条锈病、适宜作温光型两系杂交小麦恢复系的新材料 [17]。MR168 抗条锈性鉴定、遗传分析和 SSR 分子标记结果表明，MR168 对 CY29、CY31、CY32、CY33 等国内外 23 个条锈菌菌系表现高抗至免疫，其抗性由一个显性核基因（暂命名 *YrMR168*）控制，该基因位于小麦 1B 染色体短臂上。目前，位于 1B 染色体上已正式命名的抗条锈病基因有 *Yr3*、*Yr9*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr21*、*Yr24*、*Yr26*、*Yr29* 等 8 个，包括 10 个复等位

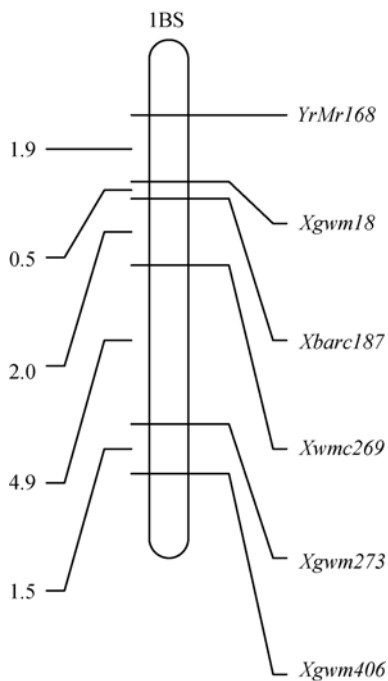
位点 [22]。基因推导结果表明，*YrMR168* 抗谱明显不同于含已知抗病基因品种 *Mega(Yr3)*、*Clement(Yr9)*、*Moro(Yr10)* 和 *Lemhi(Yr21)* 等。其中，*Yr10* 抗我国当前流行小种 CY32 和 CY33，与褐颖基因 *Rg1* 基因紧密连锁 [22]，而 MR168 没有褐颖性状。因此，*YrMR168* 不同于 *Yr10*，也不同于 *Yr3*、*Yr9* 和 *Yr21*。*Yr29* 是具有中等抗性水平的成株抗性基因 [23]，故 *YrMR168* 不同于 *Yr29*。*YrMR168* 抗谱与 *Yr5*、*YrC591*、*Yr24* 和 *Yr26* 相似，但 *Yr5* 和 *YrC591* 分别位于 2B 和 7B 染色体上 [7, 14]，故 *YrMR168* 不同于 *Yr5* 和 *YrC591*；*Yr24* 来源于硬粒小麦 [9]，*Yr26* 来源于圆锥小麦 [10]，均位于 1BS 上，两者很可能是同一基因 [12]；*Yr26* 与 SSR 标记 *Xgwm18/Xgwm11* 紧密连锁，遗传距离为 1.9 cM [10]，本研究表明 *YrMR168* 与 SSR 标记 *Xgwm18* 遗传距离也为 1.9 cM。因此，*YrMR168* 与 *Yr26*、*Yr24* 可能是同一基因或等位基因，两者关系有待进一步等位性验证。

目前，我国条锈病流行区主栽品种中有效抗源主要集中在 92R 系列（携带 *Yr26*）、贵农系和少数携

表 3 微卫星标记对 *YrMRI68* 基因 F_2 分离群体扩增结果

基因型	单株数	wmc406			wmc269			barc187			gwm18			gwm273		
		A	H	B	A	H	B	A	H	B	A	H	B	A	H	B
<i>RR</i>	47	40	7	0	41	6	0	45	2	0	46	1	0	32	14	1
<i>Rr</i>	92	10	72	8	4	85	3	2	89	1	2	88	2	12	80	2
<i>rr</i>	44	1	12	31	0	3	41	0	4	40	0	2	42	0	3	41

注: *RR*: F_2 代单株及该单株对应的 $F_{2,3}$ 家系群体反应型均为 0~2; *Rr*: F_2 代单株反应型为 0~2, 该单株对应的 $F_{2,3}$ 家系群体抗性分离, 反应型为 0~4; *rr*: F_2 代单株及该单株对应的 $F_{2,3}$ 家系群体反应型均为 3~4; A: SSR 标记扩增出的纯合抗病亲本 MR168 带型; B: 纯合感病亲本 SY95-71 带型; H: 双亲杂合带型。

图 2 抗条锈病基因 *YrMRI68* 的 SSR 标记连锁图

带 *Yr24* 的 CIMMYT 抗源种质^[12, 16, 24]。贵农 21 抗条锈病基因定位于 1BS 染色体近着丝粒区域, 很可能与 92R 系列含有的 *Yr26* 基因等位^[25], 川麦 42、川麦 47 等来源于 CIMMYT 人工合成小麦的抗条锈病基因也被定位于小麦染色体 1B 短臂着丝粒附近, 可能与 *Yr24* 和 *Yr26* 属同一个基因^[12, 26]。这些抗病基因的利用为控制我国小麦条锈病的危害正在发挥着重要作用, 但以上分析显示目前国内 *Yr24* 和 *Yr26* 用得过多, 小麦条锈病再一次大流行的潜在威胁较大。而杂交小麦还是新生事物, 同样将受到小麦条锈病的威胁。因此, 加快发掘和聚合新的抗病基因, 丰富两系杂交小麦抗条锈病基因十分迫切。

参考文献(References):

- [1] 张爱民, 刘冬成, 聂秀玲, 郭小丽, 黄铁城. 杂种小麦育种的战略. 中国农业科技导报, 2002, 4(5): 42-48. DOI
- [2] 赵昌平, 王新, 张凤廷, 叶志杰, 戴惠君. 杂种小麦的研究现状与光温敏二系法. 北京农业科学, 1999, 17(2): 3-5. DOI
- [3] 任勇, 李生荣, 陶军, 李太军, 李守国, 杜小英. 温光型两系杂交小麦绵杂麦 168 制种技术研究. 麦类作物学报, 2011, 31(1): 30-34. DOI
- [4] David H, Mireille K, Timothy R, Jean MR, Bent S, Suke-toshi T, Marilyn W. Plant genetic resources: what can they contribute toward increased crop productivity? *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(11): 5937-5943. DOI
- [5] Cheng P, Chen XM. Molecular mapping of a gene for stripe rust resistance in spring wheat cultivar IDO377s. *Theor Appl Genet*, 2010, 121(1): 195-204. DOI
- [6] McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers WJ, Morris C, Appels R, Xia XC. Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 Supplement. *Annu Wheat Newsllett*, 56: 273-282. DOI
- [7] Chen XM, Marcelo AS, Yan GP, Sun J, Jorge D. Development of sequence tagged site and cleaved amplified polymorphic sequence markers for wheat stripe rust resistance gene *Yr5*. *Crop Sci*, 2003, 43(6): 2058-2064. DOI
- [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, 2001, 46(8): 669-672. DOI
- [9] 刘亚萍, 曹双河, 王献平, 徐智斌, 张相岐, 井金学. 小麦抗条锈病基因 *Yr24* 的 SSR 标记. 植物病理学报, 2005, 35(5): 478-480. DOI
- [10] Ma JX, Zhou RH, Dong YS, Wang LF, Wang XM, Jia JZ. Molecular mapping and detection of the yellow rust resistance gene *Yr26* in wheat transferred from *Triticum tur-*

- gidum* L. using microsatellite markers. *Euphytica*, 2001, 120(2): 219–226. [DOI](#)
- [11] Luo PG, Hu XY, Ren ZL, Zhang HY, Shu K, Yang ZJ. Allelic analysis of stripe rust resistance genes on wheat chromosome 2BS. *Genome*, 2008, 51(11): 922–927. [DOI](#)
- [12] Li GQ, Li ZF, Yang WY, Zhang Y, He ZH, Xu SC, Singh RP, Qu YY, Xia XC. Molecular mapping of stripe rust resistance gene *YrCH42* in Chinese wheat cultivar Chuanmai 42 and its allelism with *Yr24* and *Yr26*. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(8): 1434–1440. [DOI](#)
- [13] 任强, 刘慧娟, 陈洋, 徐世昌, 何名召, 辛志勇, 张增艳. 人工合成小麦CI191 抗条锈病基因的鉴定及分子标记定位. *作物学报*, 2010, 36(5): 721–727. [DOI](#)
- [14] Li Y, Niu YC, Chen XM. Mapping a stripe rust resistance gene *YrC591* in wheat variety C591 with SSR and AFLP markers. *Theor Appl Genet*, 2009, 118(2): 339–346. [DOI](#)
- [15] Li ZF, Zheng TC, He ZH, Li GQ, Xu SC, Li XP, Yang GY, Singh RP, Xia XC. Molecular tagging of stripe rust resistance gene *YrZH84* in Chinese wheat line Zhou 8425B. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(6): 1098–1103. [DOI](#)
- [16] 韩德俊, 王琪琳, 张立, 魏国荣, 曾庆东, 赵杰, 王晓杰, 黄丽丽, 康振生. “西北-华北-长江中下游”条锈病流行区系当前小麦品种(系)抗条锈病性评价. *中国农业科学*, 2010, 43(14): 2889–2896. [DOI](#)
- [17] 李生荣, 杜小英, 陶军, 周强, 任勇, 欧俊梅, 雷加容, 李太军. 小麦温光型两系恢复系MR168 的选育与利用初报. *植物遗传资源学报*, 2009, 10(2): 306–308. [DOI](#)
- [18] 牛永春, 乔奇, 吴立人. 豫鲁皖三省重要小麦品种抗条锈基因推导. *植物病理学报*, 2000, 30(2): 122–128. [DOI](#)
- [19] 刘仁虎, 孟金陵. MapDraw, 在Excel中绘制遗传连锁图的宏. *遗传*, 2003, 25(3): 317–321. [DOI](#)
- [20] 李生荣, 陶军, 周强, 任勇. 中国西南温光型两系杂交小麦研究进展. *作物遗传育种研究-麦类特刊*, 2008: 12–16.
- [21] 杨木军, 李绍祥, 刘琨, 顾坚, 田玉仙, 杨和仙, 周金生, 陈佩度. 云南温光敏两系杂交小麦制种技术研究. *麦类作物学报*, 2006, 26(4): 27–31. [DOI](#)
- [22] 张宏, 任志龙, 胡银岗, 王长有, 吉万全. 陕麦 139 抗条锈病基因遗传分析. *作物学报*, 2010, 36(1): 109–114. [DOI](#)
- [23] William M, Singh RP, Huerta-Espino J, Ortiz IS, Hoisington D. Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust resistance gene *Yr29* in wheat. *Phytopathology*, 2003, 93(2): 153–159. [DOI](#)
- [24] 伍玲, 谭君, 朱华忠, 王中烈, 蒲晓蓉. 四川近年小麦区试品系中 $Yr5$ 、 $Yr10$ 和 $Yr15$ 的分子标记检测. *西南农业学报*, 2007, 20(2): 316–320. [DOI](#)
- [25] 程颖, 宋伟, 刘志勇, 解超杰, 倪中福, 彭惠茹, 聂秀玲, 杨作民, 孙其信. 小麦品种贵农 21 抗条锈病基因的SSR标记. *作物学报*, 2006, 32(12): 1867–1872. [DOI](#)
- [26] 李俊, 魏会廷, 胡晓蓉, 彭正松, 杨武云. 人工合成小麦衍生品种材料川麦 47 的抗条锈病SSR分子标记定位. *农业生物技术学报*, 2007, 15(2): 318–322. [DOI](#)