

普通小麦—柔软滨麦草易位系抗条锈病基因的遗传分析和微卫星标记

杨敏娜,井金学,刘 佩,侯 璐,胡茂林,宋晓贺,王美南,李振岐

(西北农林科技大学 植保学院与陕西省农业分子生物学重点实验室,陕西 杨凌 712100)

【摘 要】【目的】M853-2是一个通过杂交和回交选育的普通小麦—柔软滨麦草易位系,苗期对中国小麦生产上流行的条锈菌(*Puccinia striiformis* f. sp. tritici)主要生理小种表现良好抗性。研究易位系 M853-2 抗条锈菌的遗传规律,对揭示其遗传机制和抗源的筛选具有重要意义。【方法】以感病品种铭贤 169 和易位系 M853-2 作亲本,通过杂交制备 F₂ 代种子,用人工接种方法研究 M853-2 及其杂交后代对小麦条锈菌不同生理小种的苗期抗性,并进行了遗传分析,最后对其中一个接种群体进行了 SSR 标记。【结果】M853-2 对条中 29 的抗锈性遗传受 2 对显性和 1 对隐性基因的独立控制,对条中 30 的抗锈性遗传受 2 对隐性和 1 对显性核基因以及 3 对隐性胞质基因的共同作用,对条中 31 的抗锈性遗传受 2 对显性(互补作用)基因的独立控制,对 Su-4 的抗锈性遗传受 1 对显性和 1 对隐性核基因以及 2 对显性(互补作用)胞质基因的共同控制,对 Su-11 的抗锈性遗传受 1 对显性基因的独立控制,将该抗锈基因暂命名为 *YrElm2*,并对该接种群体利用 BSA 法进行了 SSR 标记。从 305 对 SSR 引物中筛选到 1 个位于 4BL 上的 SSR 标记 *Xgwm495*,连锁分析表明,*YrElm2* 与 *Xgwm495* 的遗传距离为 7.60 cM,该抗病基因位于 4BL 上。【结论】普通小麦—柔软滨麦草易位系 M853-2 对小麦条锈病有良好的抗性,对所接种的菌系 CY29、CY31 和 Su-11 表现为核基因遗传,对 CY30 和 Su-4 表现为与核质互作有关的抗病性遗传,说明易位系 M853-2 可以作为抗源在我国小麦抗锈育种中应用。

【关键词】 普通小麦;柔软滨麦草;抗条锈病基因;遗传分析;SSR 标记

【中图分类号】 S435.121.4⁺2

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2008)04-0187-06

Genetic analysis and microsatellite makers of a resistance gene *YrElm2* in wheat from *Elymus mollis* (Trin.) Hara

YANG Min-na, JING Jin-xue, LIU Pei, HOU Lu, HU Mao-lin,

SONG Xiao-he, WANG Mei-nan, LI Zhen-qi

(College of Plant Protection and Shaanxi Key Laboratory of Molecular Biology for Agriculture, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract:【Objective】Crossing triticum aestivum 7182 with *Elymus mollis* (Trin.) Hara, a translocation line to be attained and named M853-2 shows excellent resistance to the dominant races of *Puccinia striiformis* f. sp. tritici prevalent in China at seedlings. Inheritance of stripe rust resistance gene in M853-2 is important for revealing the resistance to stripe rust and as a resistant resource.【Method】F₂ seeds were prepared by crossing Mingxian169, a susceptible variety and M853-2. Resistance of M853-2 and its proge-

* [收稿日期] 2007-05-18

[基金项目] 教育部长江学者和创新团队发展计划项目(No. 200558);陕西省科技攻关项目(2005K02-G1-1)

[作者简介] 杨敏娜(1978—),女,陕西临潼人,在读博士,主要从事小麦抗病分子遗传学研究。E-mail:ymn0919@163.com

[通讯作者] 井金学(1950—),男,陕西铜川人,教授,博士生导师,主要从事小麦锈病和植物抗病性遗传研究。
E-mail:jingjinxue@163.com

nies was analyzed genetically by artificial inoculation with different races of the pathogen at seedlings.【Result】The resistance to the race CY29 in M853-2 was controlled by two dominant and one recessive gene independently, and the resistance to the race CY30 was controlled by two dominant and one recessive genes (they are karyplasms genes) and three recessive cytoplasmic genes, and the resistance gene to CY31 was controlled by two dominant complement genes, and the resistance to Su-4 was controlled by one dominant and one recessive karyplasms gene and two dominant cytoplasmic genes, while the resistance to the race Su-11 was controlled by one dominant gene named *YrElm2*. To develop molecular markers for *YrElm2*, bulk segregation analysis combined with 305 SSR markers were used, one SSR marker, *Xgwm495* on the 4BL was associated with *YrElm2*. The genetic distance between *Xgwm495* and *YrElm2* was about 7.60 cM. *YrElm2* was located on the 4BL.【Conclusion】The results indicated that the M853-2 as a resistance resource had a considerable value in wheat breeding for rust resistance.

Key words: common wheat; *Elymus mollis* (Trin.) Hara; resistance gene; genetic analysis; SSR marker

小麦条锈病是由小麦条锈菌 (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) 引起的一种世界性重要小麦气传病害, 具有分布广泛, 大面积爆发流行的特点, 小麦条锈病的多次间歇性爆发曾使中国小麦严重减产^[1-2]。国内外研究和生产实践证明, 种植抗锈良种是综合控制该病害最经济、有效、易行和对环境安全的核心措施。大量的研究证实, 品种抗锈性的丧失是导致中国小麦条锈病周期性大流行的最主要原因。因此, 寻找新抗源、扩大抗源的选择利用范围、发掘和利用优异抗条锈病新基因、增加抗性基因多样性、保持抗病性的持久性, 已成为小麦抗条锈育种工作的当务之急。

柔软滨麦草 (*Elymus mollis* (Trin.) Hara, JJNN, $2n=28$) 属禾本科大麦亚族 (Hordinae) 赖草属 (*Elymus*) 的一个异源四倍体野生种, 对小麦条锈病等多种病害有良好抗性, 同时具有耐盐碱, 秸秆粗壮, 大穗多花等优良性状, 是改良小麦品种的优良种质资源之一, 因而引起国内外许多育种工作者的关注^[3-5]。西北农林科技大学傅杰研究员通过柔软滨麦草与普通小麦和缺体杂交、回交, 创造了一些农艺性状优良的柔软滨麦草异源种质系, 经井金学等^[6]鉴定仍带有柔软滨麦草的一些特性。井金学等^[6]、郭萍等^[7]对柔软滨麦草及其杂交后代的组织病理学及抗条锈性进行了研究, 结果表明, 柔软滨麦草中存在多种抗病机制, 它可在其异染色体系统中高效表达, 这为开发柔软滨麦草的宝贵抗锈基因提供了科学依据。

分子标记技术的发展, 为抗病基因的检测、标记与定位提供了更为快捷的手段, 其中 SSR 标记技术具有多态性强、稳定性高、具锚定性等特点, 能直接将目的基因定位于小麦遗传图谱上, 并且引物序列

公开, 便于应用。利用该方法已标记了许多小麦抗条锈病基因, 如 *Yr2*、*Yr5*、*Yr7*、*Yr9*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr26*、*Yr32*、*Yr34*、*Yr36* 及 *YrZH84*^[8-18], 在抗病基因检测和辅助选择中发挥了重要作用。目前, 有关柔软滨麦草易位系遗传分析及抗条锈病基因分子标记的研究较少。本研究采用分小种接种法, 对普通小麦—柔软滨麦草易位系 M853-2 苗期抗条锈基因进行了遗传分析, 以明确该易位系所含抗条锈基因的数量、类型及其互作关系, 并利用微卫星标记技术对抗 Su-11 菌系的 1 对显性基因进行了分子标记, 以期寻找抗条锈病新基因和合理使用抗病基因提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

普通小麦—柔软滨麦草易位系 M853-2, 易位系供体亲本柔软滨麦草和受体亲本普通小麦 7182, 感病品种铭贤 169, M853-2 与铭贤 169 杂交的 F_2 代种子, 小麦条锈菌生理小种条中 29、30、31 和水源类型菌系 Su-4 和 Su-11, 均由西北农林科技大学植保学院植物抗病遗传研究室提供。

1.2 方法

1.2.1 抗条锈病苗期鉴定 抗病性鉴定在西北农林科技大学植物病理研究所进行, 采用苗期人工接种方法。当小麦幼苗第一叶充分展开第二叶露尖时, 脱去叶面蜡质层, 用涂抹法接种后置于黑暗的保湿箱中保湿 24 h, 温度 10℃ 左右。之后转入温室内 (温度为昼 15~17℃/夜 10~14℃, 光照时间 14~16 h/d, 光照强度 10 000 lx) 潜育发病, 待感病品种铭贤 169 充分发病时调查侵染型。侵染型划分为 11 级, 即 0, 0⁻; 0, 0⁺; 1, 1⁺; 2, 2⁺; 3⁻; 3, 3⁺; 4^[19], 其

中0~2⁺为抗病,3⁻~4为感病。统计双亲、F₂代的侵染型级别及各级侵染型的数目,用 χ^2 检验进行适合度测验,确定合适的分离比例、品种所含的基因数目及其互作方式。

1.2.2 基因组 DNA 的提取和抗、感池的构建 小麦基因组 DNA 的提取参照 CTAB 法^[20]。用 0.8%琼脂糖凝胶电泳对其质量进行检测。F₂代分离群体的幼苗接种鉴定后,按单株取样提取 DNA,用于 SSR 标记的遗传连锁性分析。

参照 Michelmores^[21]的方法,从 F₂代抗、感分离群体中随机选取 10 个抗病植株和 10 个感病植株,分别等量混合建立抗病池和感病池,用于 SSR 标记的初步筛选。

1.2.3 SSR 引物、PCR 扩增和扩增产物的分析 SSR 引物根据 <http://wheat.pw.usda.gov> 发表的引物序列,由上海生物工程公司合成。扩增反应总体积 25 μ L,其中包括 10 mmol/L Tris-HCl (pH 8.3),1.8 mmol/L MgCl₂,5 mmol/L KCl,4 种 dNTP 各 200 μ mol/L,240 μ mol/L 引物,1 U *Taq*

酶,50 ng 基因组 DNA。PCR 反应程序为:94 $^{\circ}$ C 预变性 4 min;94 $^{\circ}$ C 变性 1 min,50~60 $^{\circ}$ C 退火 1 min (依具体引物而定),72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min,共 35 个循环;最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。扩增反应在 MJ Research PTC-200 型 PCR 仪上进行。扩增产物用 8%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,经硝酸银染色后观察照相。

1.2.4 遗传距离估算和连锁分析 用 Mapmaker EXP 3.0 软件计算标记与抗条锈基因之间的遗传距离,利用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传图距 (cM)。

2 结果与分析

2.1 易位系 M853-2 抗条锈基因的来源分析

由表 1 可见,易位系 M853-2 及其供体亲本柔软滨麦草对 CY29、CY30、CY31、Su-4 和 Su-11 5 个条锈菌生理小种均表现近免疫或高抗,而其受体亲本 7182 对这 5 个生理小种均表现高感。由此推断,易位系 M853-2 的抗条锈基因来自柔软滨麦草。

表 1 易位系 M853-2 及其亲本的苗期抗条锈性鉴定结果

Table 1 Resistance of translocation line M853-2 and its parents to wheat stripe rust at seeding

供试材料 Material	CY29	CY30	CY31	Su-4	Su-11
柔软滨麦草 <i>E. mollis</i>	0~0;	0~0;	0~0;	0~0;	0~0;
7182	3	3	4	4	4
M853-2	0~0;	0~0;	0~0;	0~0;	0~0;
铭贤 169 Mingxian169	4	4	4	4	4

2.2 易位系 M853-2 抗条锈基因的遗传分析

由表 2 可以看出,接种 CY29 小种后,M853-2 与铭贤 169 杂交 F₂代正反交抗感分离比均符合 2 对显性(互补作用)和 1 对隐性基因控制的 9:55 比例,说明该易位系对 CY29 小种的抗锈性遗传属细胞核遗传。

接种 CY30 小种后,M853-2 与铭贤 169 杂交 F₂代正交组合抗感分离比符合 3:61 比例,即符合由 2 对隐性和 1 对显性基因控制的分离比;F₂代反交组合抗感分离比符合 7:57 比例,即符合由 3 对隐性基因(其中 2 对表现为基因的累加作用)控制的分离比,正反交抗感分离比不同。因此,该易位系对 CY30 小种的抗锈性遗传除受细胞核基因控制外,可能与细胞质的遗传有关。

接种 CY31 小种后,M853-2 与铭贤 169 杂交 F₂代正反交抗感分离比均符合 2 对显性基因(表现为互补作用)控制的 9:7 比例,说明该易位系对 CY31 小种的抗锈性遗传属细胞核遗传。

接种 Su-4 小种后,M853-2 与铭贤 169 杂交 F₂代正交组合抗感分离比符合 13:3 比例,即符合由 1 对隐性和 1 对显性基因(2 对基因是独立遗传)控制的分离比;F₂代反交组合抗感分离比符合 9:7 比例,即符合由 2 对显性基因(表现为互补作用)控制的分离比,正反交分离比不同,说明该易位系对 Su-4 小种的抗锈性遗传除受细胞核基因控制外,可能与细胞质遗传有关。

接种 Su-11 小种后,M853-2 与铭贤 169 杂交 F₂代正反交组合的抗感分离比均符合 3:1 比例,即符合由 1 对显性基因控制的分离比,说明该易位系对 Su-11 小种的抗性由 1 对显性主效基因控制,该基因暂命名为 *YrElm2*,抗性遗传属细胞核遗传。

以上分析结果表明,易位系 M853-2 对小麦条锈病有良好的抗性,对所接种的菌系 CY29、CY31 和 Su-11 表现为核基因遗传,对 CY30 和 Su-4 表现为与核质互作有关的抗病性遗传,说明抗条锈病遗传可能与所采用的小麦条锈菌生理小种组合有关。

表 2 易位系 M853-2 与铭贤 169 杂交 F₂ 代苗期抗条锈性的遗传分析

Table 2 Genetic analysis of M853-2 and Mingxian 169 to five races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* at seedlings

菌系 Pathotype	杂交类型 Cross type	F ₂ 群体 F ₂ population		期望比 Theoreticalratio (R : S)	χ^2	P 值 P value	抗病基因数目、类型 No. type of R gnsns
		抗病株数 R Plants	感病株数 S Plants				
CY29	正交 Positive	19	109	9 : 55	0.016	>0.95	2D,1R
	反交 Inverse	17	132	9 : 55	0.662	0.25~0.50	2D,1R
CY30	正交 Positive	10	263	3 : 61	0.432	0.50~0.75	1D,2R
	反交 Inverse	35	271	7 : 57	0.013	>0.90	3R
CY31	正交 Positive	160	135	9 : 7	0.407	0.50~0.75	2D
	反交 Inverse	156	100	9 : 7	2.099	0.10~0.25	2D
Su-4	正交 Positive	230	51	13 : 3	0.021	0.90	1D,1R
	反交 Inverse	172	152	9 : 7	1.234	0.25~0.5	2D
Su-11	正交 Positive	199	68	3 : 1	0.012	>0.90	1D
	反交 Inverse	180	67	3 : 1	0.487	0.25~0.50	1D

注：D 指显性,R 指隐性。
Note: D indicates dominate, R indicates recessive.

2.3 易位系 M853-2 抗条锈基因的 SSR 标记与定位

选用接种 Su-11 小种的 171 株 F₂ 群体用于 SSR 标记研究。利用 BSA 法,用 285 对小麦微卫星引物对抗病亲本 M853-2、感病亲本铭贤 169、抗病池和感病池进行 PCR 扩增,有 169 对引物在抗感亲本间扩增出多态性(亲本间多态性为 60.7%),其中有 16 对在抗感池间扩增出多态性,为进一步验证所

获引物与目的基因之间的遗传连锁性,对筛选到的多态性引物进行小群体验证,最终获得一个与 YrElm2 连锁的 SSR 标记 Xgwm495,该标记为共显性标记。其在抗病亲本上扩增出的特征带记作 A,在感病品种上扩增出的特征带记为 B(图 1)。

进一步选用 4BL 上的 Xwmc、Xbarc、Xgwm 共 20 对引物进行扩增,未发现有多态性。

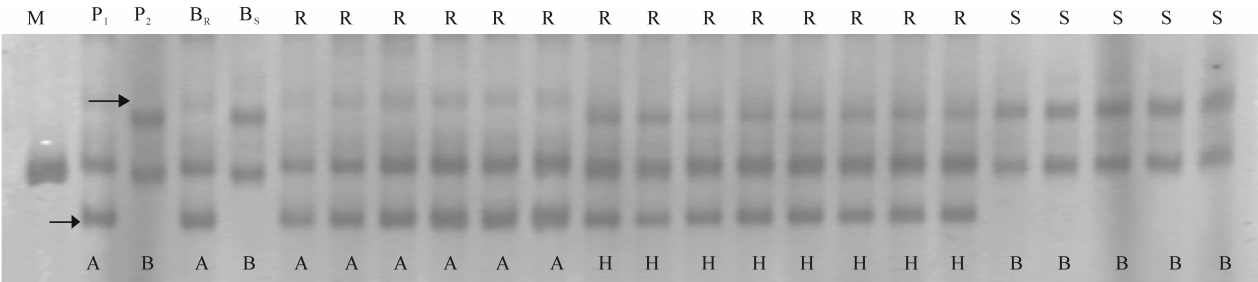


图 1 引物 Xgwm495 在 YrElm2 基因 F₂ 群体上的扩增结果

箭头所示为多态性 DNA 片段;M. DNA Marker;P₁. 抗病亲本 M853-2;P₂. 感病亲本铭贤 169;
B_R. 抗病池;B_S. 感病池;R. 抗病株;S. 感病株;A(RR). 纯合抗病株;H(Rr). 杂合抗病株;B(rr). 感病株

Fig. 1 Amplification results of Xgwm495 on F₂ population of YrElm2

Arrows indicate polymorphic DNA fragments;M. DNA molecular weight Marker;P₁. Resistant parent M853-2;
P₂. Susceptible parent Mingxian169;B_R. Resistant bulk;B_S. Susceptible bulk;R. Resistant plant;S. Susceptible plant;
A(RR). Homozygously resistant plant;H(Rr). Heterozygously resistant plants;B(rr). Susceptible plant

2.4 易位系 M853-2 抗条锈基因的连锁性分析

用 Xgwm495 对 F₂ 代中 125 株抗病单株和 46 株感病单株进行 PCR 扩增和电泳分析(图 1)。结果表明,在 125 株抗病单株中,41 株扩增出 A 型带,77 株扩增出 H 型带,7 株扩增出 B 型带;在 46 株感病单株中,5 株扩增出 A 型带,1 株扩增出 H 型带,

40 株扩增出 B 型带(表 3)。由 F₂ 代单株的 SSR 扩增带型统计结果(表 3)可以看出,SSR 引物 Xgwm495 的扩增位点与 M853-2 抗水源菌系 Su-11 的抗条锈基因有明显的连锁关系,用 Mapmarker EXP 3.0 软件分析表明,Xgwm495 与该抗条锈基因的遗传距离为 7.60 cM。

表 3 连锁标记引物对 *YrElm2* 基因 F₂ 代抗病分离群体的扩增结果

Table 3 Amplification results of linked marker on F₂ population of *YrElm2*

SSR 标记 SSR marker	表现型 Genotype	标记带型 Marker genotype			单株总数 Sum	F ₂ 分离比 F ₂ segregation	遗传距离/cM Genetic distance
		A	H	B			
<i>Xgwm495</i>	R	41	77	7	171	1 : 2 : 1	7.60
	S	5	1	40			

3 讨 论

本研究对普通小麦—柔软滨麦草易位系 M853-2 进行了系统地遗传分析,通过分小种接种法明确了该易位系的遗传机制,并利用 SSR 技术将其中的 1 对显性核基因定位于 4BL 上。目前,已进行染色体定位和分子作图的 *Yr* 基因有 47 个^[22],已定位在 4B 染色体上的抗条锈基因有 *YrMor*、*YrYam*、*YrCle*、*Yr22*、*YrND*、*YrHVII*^[23] 和 *YrJu3*^[24]。王彦梅等^[25]将小麦品种高优 503 抗条锈菌 CY29 小种的基因定位于 4B、5B 染色体上,未确定其是否为新基因;赵文生等^[24]将尤皮 II 号抗条锈基因 *YrJu3* 定位于 4B 染色体上,并认为 *YrJu3* 是不同于 *YrMor*、*YrYam* 和 *YrCle* 的新基因;Chen 等^[26]在对鉴别寄主 Clement、Moro 的抗条锈基因定位研究中,将抗条锈基因 *YrMor*、*YrCle* 定位于 4B 染色体上。*YrMor* 包含于载体品种 Moro 中,可能来源于其亲本普通小麦 P. I178383 或 Omar。井金学等^[27]报道的 *Yrxy* 定位于 4BL 染色体上,小偃 6 号在常温下接种 CY31 表现为感病,易位系 M853-2 接种 CY31 表现为抗病,因此 *YrElm2* 与 *Yrxy* 是完全不同的。*YrJu3* 基因不抗条中 29,而易位系 M853-2 对条中 29 的抗锈性由 2 对显性和 1 对隐性基因控制,*YrElm2* 有可能就是其中之一,所以 *YrElm2* 和 *YrJu3* 可能是不同的,还需进一步研究。*YrYam* 的载体品种是北美鉴别寄主 *Yamhii*,来源于亲本 *Alba*。Clement 为荷兰品种,其含有已知抗条锈基因 *Yr2*、*Yr9* 和位于 4B 染色体上的 *YrCle*。小麦品种高优 503^[25] 的抗条锈基因可能来自于中间偃麦草,并且对 Su-11 表现为感病;而本研究中易位系 M853-2 的抗条锈基因来自柔软滨麦草,并且对 Su-11 表现抗病,因此 *YrElm2* 与高优 503 中被定位在 4B 染色体上的抗条锈基因是完全不同的。关于 *YrElm2* 与 *YrCle*、*Yr22*、*YrNd*、*YrHVII* 和 *YrYam* 的关系如何,需要进行等位性分析,才能进一步确定其是否为新基因。

根据基因对基因学说,抗性基因迟早要被不断衍化的新生理小种所克服,因此挖掘新的抗病资源并有效利用显得尤为重要。本研究的分析表明,易

位系 M853-2 对小麦条锈病有良好抗性,在抗锈育种中可以作为非常好的抗源材料。此外,在小麦抗锈遗传研究中,张建诚等^[28]报道,小麦抗条锈品种冬独 1 号与完全感病品种津丰 1 号正反交,在 F₂ 代正反交结果不同,抗病品种作母本时表现出 1 对基因的分离比,而作父本时全部植株出现感病,是一种典型的核质互作控制的抗病遗传现象。Chen 等^[29]在应用不同品种正反交时得出细胞质对抗条锈基因的表达有影响,认为可能是细胞核基因和细胞质基因相互作用的结果。本研究中,易位系 M853-2 对某些条锈菌生理小种的抗性也存在核质互作现象,进一步证实了前人的研究结果。

一般情况下,引入外源染色体片段很难与小麦的染色体之间发生交换与重组。但本研究中 F₂ 群体出现了少量的重组植株。这种现象在外源抗病基因的分子标记中已有一些报道^[4,30],但其遗传机制尚不清楚,还有待于进一步研究。

4 结 论

本研究首次利用一个抗病易位系对引入到小麦遗传背景中的柔软滨麦草抗条锈病基因进行了遗传学分析和 SSR 分子标记研究。阐明了这一新的抗条锈病基因 *YrElm2* 为显性单基因遗传,并对其抗病基因进行定位,为小麦抗条锈病基因分子标记辅助选择和抗病基因累加奠定了基础。

[参考文献]

[1] 李振岐,曾士迈. 中国小麦锈病[M]. 北京:中国农业出版社, 2002;41-50.
Li Z Q, Zeng S M. Rusts in China disease [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2002;41-50. (in Chinese)

[2] Wan A M, Zhao Z H, Chen X M, et al. Wheat stripe rust epidemic and virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. tritici in China in 2002 [J]. Plant Disease, 2004, 88: 896-904.

[3] 傅 杰,陈淑阳,张安静. 八倍体小滨麦的形成及细胞遗传学研究 [J]. 遗传学报, 1999, 20(4): 317-323.
Fu J, Chen S Y, Zhang A J. Forming of octoploid tritileymusand and identification by cytogenetic analysis [J]. Acta Genetica Sinica, 1999, 20(4): 317-323. (in Chinese)

[4] 周克晨,张相岐,王献平,等. 滨麦抗条锈基因的染色体定位和分子标记 [J]. 遗传学报, 2001, 28(9): 864-869.

- Zhou Y C, Zhang X Q, Wang X P, et al. Chromosomal location and molecular markers of resistance gene to *Puccinia striiformis* West. in *Elymus mollis* Trin. Hara[J]. Acta Genetica Sinica, 2001, 28(9): 864-869. (in Chinese)
- [5] 陆文辉, 李兴峰, 陈寅初, 等. 利用细胞学和 RAPD 技术鉴定抗条锈病小滨麦易位系 [J]. 麦类作物学报, 2004, 24(2): 20-23.
- Lu W H, Li X F, Chen Y C, et al. Identification of Wheat-Elymus translocation line with stripe rust resistance by cytology and RAPD analysis[J]. Journal of Triticeae Crops, 2004, 24(2): 20-23. (in Chinese)
- [6] 井金学, 郭 萍, 李落叶, 等. 柔软滨麦草及其杂交后代抗条锈性的研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2001, 29(6): 107-110.
- Jing J X, Guo P, Li L Y, et al. A study on resistance to stripe rust of *Elymus mollis* (Trin.) Hara and its progeny[J]. Journal of Northwest A & F University: Nat Sci Ed, 2001, 29(6): 107-110. (in Chinese)
- [7] 郭 萍, 井金学, 傅 杰, 等. 柔软滨麦草及其杂交后代抗条锈性的组织病理学研究[J]. 植物病理学报, 2002(8): 274-277.
- Guo P, Jing J X, Fu J, et al. Histopathological studies on the resistance characteristics of *Elymus mollis* and its hybrids to *Puccinia striiformis* f. sp. Tritici [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2002(8): 274-277. (in Chinese)
- [8] 林 凤, 徐世昌, 张立军, 等. 小麦抗条锈病基因 Yr2 的 SSR 标记[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(1): 17-19.
- Lin F, Xu S C, Zhang L J, et al. SSR marker of wheat stripe rust resistance gene Yr2 [J]. Journal of Triticeae Crops, 2005, 25(1): 17-19. (in Chinese)
- [9] Sun Q, Wei Y, Ni C, et al. Microsatellite marker for yellow rust resistance gene Yr5 introgressed from spelt wheat [J]. Plant Breeding, 2002, 121: 539-541.
- [10] 姚占军, 蔺瑞明, 徐世昌, 等. 小麦条锈菌鉴别寄主 Lee 中抗性基因 Yr7 的微卫星标记[J]. 中国农业科学, 2006, 39(6): 1146-1152.
- Yao Z J, Lin R M, Xu S C, et al. The molecular tagging of the yellow rust resistance gene Yr7 in wheat transferred from differential host Lee using microsatellite markers[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(6): 1146-1152. (in Chinese)
- [11] 翁东旭, 徐世昌, 万安民, 等. 小麦条锈菌鉴别寄主抗条锈病基因 Yr9 的微卫星标记[J]. 遗传学报, 2005, 32(9): 937-941.
- Weng D X, Xu S C, Wan A M, et al. Microsatellite marker linked with stripe rust resistance gene Yr9 in wheat [J]. Acta Genetica Sinica, 2005, 32(9): 937-941. (in Chinese)
- [12] Wang L F, Xia M J, Zhou R H, et al. Molecular tagging of the yellow rust resistance gene Yr10 in common wheat P. I. 178383 (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica, 2002, 124: 71-73.
- [13] Sun G L, Fahima T, Korol A B, et al. Identification of molecular markers linked to the Yr15 stripe rust resistance gene of wheat originated in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95: 622-628.
- [14] Ma J X, Zhou R H, Dong Y C, et al. Molecular mapping and detection of the yellow rust resistance gene Yr26 in wheat transferred from *Triticum Turgidum* L. using microsatellite [J]. Euphytica, 2001, 120: 219-226.
- [15] Eriksen L, Afshari F, Christiansen M J, et al. Yr32 for resistance to stripe (yellow) rust present in the wheat cultivar Carstens V [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108: 567-575.
- [16] Bariana H S, Parry N, Barclay I R, et al. Identification and characterization of stripe rust resistance gene Yr34 in common wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 1143-1148.
- [17] Cristobal U, Juan C B, Chen X M, et al. High-temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene Yr36 from *Triticum turgidum* ssp. dicoccoides is closely linked to the grain protein content locus *Gpc-B1* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 112: 97-105.
- [18] Li Z F, Zheng T C, He Z, et al. Molecular tagging of stripe rust resistance gene YrZH84 in Chinese wheat line Zhou8425B [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 1098-1103.
- [19] 刘孝坤. 小麦抗源对条锈病的抗性遗传研究初报[J]. 植物保护学报, 1988, 15(1): 33-39.
- Liu X K. A preliminary study on the inheritance of resistance to stripe rust in wheat [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 1988, 15(1): 33-39. (in Chinese)
- [20] 王关林, 方宏筠. 植物基因工程 [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 742.
- Wang G L, Fang H J. Gene engineering of plant [M]. Beijing: Sci & Tech Press, 2001: 742. (in Chinese)
- [21] Michelmore R W, Paran I, Kesseli R V. Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating segregation populations [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1991, 88: 9828-9832.
- [22] McIntosh R A, Hart G E, Devos K M, et al. Catalogue of gene symbols for wheat supplemental [C]//Slinkard A E. Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium. University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada: University Extension Press, 2000: 235.
- [23] Dilbirligi M, Erayman M, Sandhu D, et al. Identification of wheat chromosomal regions containing expressed resistance genes [J]. Genetics, 2004, 166: 461-481.
- [24] 赵文生, 徐世昌, 张敬原, 等. 小麦条锈菌鉴别寄主尤皮 II 号抗条锈性遗传分析 [J]. 植物保护学报, 2004, 31(2): 127-133.
- Zhao W S, Xu S C, Zhang J Y, et al. Inheritance of stripe rust resistance in wheat cultivar Jubelina II [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 2004, 31(2): 127-133. (in Chinese)