

小麦品系 19HRWSN-76 的抗叶锈性研究

师令智, 朱琳, 任志宽, 康占海, 李星, 刘大群

(河北省农作物病虫害生物防治工程技术研究中心/河北农业大学植物保护学院, 保定 071001)

摘要:小麦叶锈病是影响小麦产量的最主要病害之一, CIMMYT 品系 19HRWSN-76 高抗小麦叶锈病, 以该品系与感病品系郑州 5389 杂交得到 F_2 群体, 利用叶锈菌生理小种 FHJP 对 F_2 群体接菌鉴定, 结果显示群体的抗感比例符合 3:1 的理论比值, 推测 19HRWSN-76 的抗叶锈性由一对显型基因控制, 暂命名为 *LrHR76*。利用分子标记技术和分离群体分组分析法对 F_2 群体进行分子标记检测, 位于 3DL 的 SSR 标记 *barc71* 与该抗病基因连锁, 遗传距离为 3.0 cM。

关键词:小麦; 抗叶锈病基因; SSR; 分子作图

Study of Leaf Rust Resistance Gene in Wheat Line 19HRWSN-76

SHI Ling-zhi, ZHU Lin, REN Zhi-kuan, KANG Zhan-hai, LI Xing, LIU Da-qun

(Biological Control Center of Plant Diseases and Pests of Hebei Province/College of Plant Protection, Agricultural University of Hebei, Baoding, 071001)

Abstract: Leaf rust is one of the most severe fungal diseases in wheat, causing dramatic yield loss in wheat production worldwide. Wheat line 19HRWSN-76 showed resistance to major *Puccinia triticina* races in China. This line was crossed with susceptible wheat line Zhengzhou 5389 for further genetic research. By evaluating the infection type of leaf rust race FHJP on the segregating F_2 population, a single dominant resistance locus was identified and temporally designated as *LrHR76*. By screening SSR makers, the resistance locus of wheat line 19HRWSN-76 was located on chromosome 3DL. The genetic distance between *LrHR76* and *barc71* is 3.0 cM.

Key words: wheat; leaf rust resistance gene; SSR; molecular mapping

小麦是广泛种植在世界各地的禾本科作物, 发生在小麦上的病害有很多, 其中叶锈病是在小麦产区均有发生的一种真菌病害, 严重影响我国小麦产量, 曾有报道指出小麦叶锈病在大流行时可造成小麦产量损失高达 40% 以上^[1]。防治该病害最有效、安全的方法是培育和种植抗叶锈病小麦品种。到目前为止, 国内外发现的小麦抗叶锈病基因已有 100 多个, 其中 72 个已正式命名^[2], 但是随着叶锈菌生理小种的不断变异, 大部分小麦抗叶锈基因已经失去抗性, 目前仅 *Lr9*、*Lr19*、*Lr24*、*Lr38* 等基因在国内

仍具有高效抗叶锈性。因此, 种植新的小麦抗叶锈品种对控制小麦叶锈病的大流行具有重要意义, 发现、定位新的抗叶锈病基因是其中需要解决的关键问题。

SSR (simple sequence repeat) 一般是由 1~6 个简单核苷酸为重复单位串联在一起的核苷酸序列。SSR 分子标记具有能区分纯合基因型与杂合基因型、容易操作、对模板质量要求低等特点, 被广泛应用于小麦、大麦、玉米、水稻、拟南芥等植物的遗传研究。目前利用 SSR 技术对多个小麦抗叶锈基因进行了标记^[3-12]。STS 标记可以由已知的抗叶锈基因

收稿日期: 2015-09-14 修回日期: 2015-10-13 网络出版日期: 2016-04-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20160608.1434.024.html>

基金项目:国家自然科学基金(31361140367); 教育部高等学校博士学科点专项科研基金联合资助项目(20131302120004); 植物病虫害生物学国家重点实验室开放基金资助课题(SKLOF201513); 河北省教育厅优秀青年项目(YQ2013024)

第一作者主要从事分子植物病理学研究。E-mail: SHILINGZHI@163.com

通信作者: 李星, 主要从事分子植物病理学研究。E-mail: lixing@hebau.edu.cn

刘大群, 主要从事植物病害生物防治及分子植物病理学研究。E-mail: ldq@hebau.edu.cn

EST、AFLP 标记转化得到^[13],具有可重复性高、操作简便、省时、经济等特点,被普遍的应用于遗传育种和分子辅助选择。

Lr24 在国内对叶锈生理小种具有很好的抗性。目前关于 *Lr24* 的相关研究中, G. M. Schachermayr 等^[14]得到了与 *Lr24* 完全连锁的 RAPD 标记 OPJ09。张娜等^[15]利用 EST-SSR 标记设计了一个 STS 标记,可以扩增出一个 180 bp 的片段,与 OPJ09 不存在重叠区域,与 *Lr24* 共分离。S. K. Gupta 等^[16]开发并验证的与 *Lr24* 共分离的 SCAR 标记 S1302-609 能扩增出一个 609 bp 的特异性条带。

19HRWSN-76 是由 CIMMYT 培育的综合性状良好的小麦品种,对多数叶锈菌生理小种表现为抗病,系谱为 THELIN/3/2 * BABA × LR42//BABAX。韩烨等^[17]对该材料已进行过初步鉴定,本研究继续在分子层面进一步确定其所携带的抗叶锈基因。

1 材料与方法

1.1 供试材料

抗病亲本 19HRWSN-76,感病亲本郑州 5389,由抗病亲本和感病亲本杂交得到 F_1 、 F_2 群体用于遗传分析。用于抗性鉴定的小麦叶锈菌生理小种和 36 个小麦抗叶锈病近等基因系,以上小麦材料及小麦叶锈菌由河北农业大学植物保护学院小麦锈病研究实验室提供。根据 D. L. Long 等^[18]提出的小麦叶锈菌密码命名系统对各小麦叶锈菌生理小种进行命名。

1.2 苗期抗病性鉴定及遗传分析

在 25 cm × 40 cm 的铁盘中按顺序种植 36 个近等基因系、抗病亲本和感病亲本材料 15 套(品种和序号如表 1 所示),每个小麦材料播种 10 粒,每套接种 1 个生理小种。对 F_1 、 F_2 群体接种叶锈菌生理小种 FHJP(如表 2 所示)。当小麦第 1 片叶完全展开时,采用涂抹法接种经活化后的叶锈菌生理小种,接好叶锈菌的小麦植株置于保湿筒中 18 °C、相对湿度 100% 条件下黑暗保湿 14 h 左右,随后将其转移到 18 ~ 22 °C 温室中继续培养。培养 15 d 左右,当感病对照小麦品种郑州 5389 充分发病时,根据 Roelf 提出的 0、1、2、3、4 小麦叶锈菌 6 级侵染型标准进行鉴定,将 0 ~ 2 级低侵染型划为抗病,3 ~ 4 级高侵染型划为感病。利用 H. J. Dubin 等^[19]提出的基因推导原则对小麦材料中所含有的抗叶锈病基因进行推导分析。

1.3 小麦 DNA 的提取及抗感池的构建

小麦苗期叶片基因组 DNA 用 CTAB 法提取^[20],利用分光光度计测定提取的 DNA 浓度,将模板 DNA 稀释成 30 ng/μL。根据 R. W. Michelmore 等^[21]1991 年提出的分离群体分组分析法(BSA),由 F_2 后代群体植株中选取 10 个表现抗病的单株,等量混合各单株 DNA 组成抗病池,同时选取 10 个表现感病的单株,等量混合各单株 DNA 组成感病池。

1.4 PCR 扩增

利用已知的分布于小麦 21 条染色体上的 626 对 SSR 引物与 *Lr24* 共分离的 STS 标记(STS24-16)^[15]、SCAR 标记(S1302-609)^[16]筛选连锁标记。首先用抗病亲本和感病亲本及抗感池筛选到有多态性的引物,然后利用这些引物检测 F_2 群体。SSR 引物序列由网站(<http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/DEM/ggtabledefs.html>)获得,STS24-16 引物序列为 R:5'-GGACAGCTGTAAACGGGTTC-3',F:5'-CTTCG-GACAGGAGGGTATGA-3',SCAR 标记 S1302-609 引物序列为 R:5'-CGCAGGTTCTACCTAATGCAA-3',F:5'-CGCAGGTTCCAAATACTTTTC-3'。所用引物由上海生工生物工程技术有限公司合成。PCR 扩增总体积为 10 μL,即 10 × PCR buffer 1 μL、1 μL 引物(4 μmol / L)、10 mmol / L dNTP 0.2 μL、30 ng/μL DNA 模板 1 μL 及 *Taq* 酶 1 U。PCR 反应条件:首先 94 °C 预变性 5 min;然后每个循环 94 °C 变性 1 min;50 ~ 60 °C 退火 1 min(根据引物的不同退火温度);72 °C 延伸 1 min;共 35 个循环;最后 72 °C 延伸 10 min;扩增产物 10 °C 保存。根据扩增产物的大小,分别利用琼脂糖凝胶电泳和聚丙烯酰胺凝胶电泳检测。

1.5 遗传距离估算和连锁分析

用 Mapmanager 软件计算标记与抗叶锈病基因之间的遗传距离并绘制基因的遗传连锁图谱。

2 结果与分析

2.1 小麦抗叶锈病基因推导

用 15 个小麦叶锈菌生理小种在苗期对 19HRWSN-76、郑州 5389 和 36 个含单个抗病基因的小麦材料进行抗性鉴定(表 1),比较 19HRWSN-76 和这些近等基因系对 15 个小种的反应型。结果表明,19HRWSN-76 对 15 个小麦叶锈病生理小种均表现为免疫或高抗。36 个含单个抗病基因的小麦材料中,对 15 个生理小种同时表现为免疫或高抗的有 RL6010(*Lr9*)、RL6064(*Lr24*)、RL6040(*Lr19*)、RL6079

(*Lr28*)、KS86NGRC02 (*Lr39*)、KS91WGRC11 (*Lr42*)、PAVON76(*Lr47*)、C78.5 (*Lr51*)、98M71 (*Lr53*)。因此

推测,如果 19HRWSN-76 的抗性是由一个抗病基因控制,则可能含有以上列出的某一个已知基因。

表 1 15 个供试菌株在 19HRWSN-76、郑州 5389 和 36 个近等基因系上的反应型

Table 1 Infection types of 19HRWSN-76, Zhengzhou 5389 and 36 near-isogenic lines to 15 *Puccinia triticina* pathotypes

品系 line	基因 gene	生理小种 Pathotype														
		PH	MH	FH	FG	FH	FH	FG	TH	FH	FG	FH	TH	TG	PH	TH
		JS	JS	DQ	BQ	BR	BQ	BR	JL	DR	DQ	DS	JP	TT	GN	JC
RL6003	<i>Lr1</i>	4	4	;	;	;	;	;	4	0	;	0	4	4	4	4
RL6016	<i>Lr2a</i>	;	;	1+	;	;	1	1	3	;	;	2	3	3	;	4
RL6019	<i>Lr2b</i>	1	0;	4	;	3	3+	2	4	3	3+	3+	2	4	3C	4
RL6047	<i>Lr2c</i>	4	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
RL6002	<i>Lr3</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
RL6042	<i>Lr3bg</i>	4	4	4	4	4	3+	4	4	4	4	4	4	4	4	4
RL6007	<i>Lr3ka</i>	X	X	;	;	;	;	1	1	;	;	;	1	4	;	X
RL6051	<i>LrB</i>	3+	4	4	4	3+	4	4	3+	4	4	4	4	4	4	X
RL6010	<i>Lr9</i>	;	;	;	;	0;	0	0	;	0	0	;	;	;	0	;
RL6004	<i>Lr10</i>	3	3	4	4	4	4	4	2	4	4	4	2+	4	1	X
RL6053	<i>Lr11</i>	4	4	1	;	;	1+	2	3+	1	1	2	4	3+	4	4
RL4031	<i>Lr13</i>	3	4	4	3	3	4	4	3	3	2	3+	4	4	4	4
RL6013	<i>Lr14a</i>	4	4	X	X	X	X	X	X	X	2	4	4	4	3+	X
RL6006	<i>Lr14b</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	X	4	X	4
RL6052	<i>Lr15</i>	1	;	;	;	;	;	;	4	1	;	;	4	3+	4	4
RL6005	<i>Lr16</i>	4	4	4	4	4	4	3+	3+	4	4	4	4	4	3	4
RL6008	<i>Lr17</i>	4	3+	3+	2	2	2	2+	4	3+	4	4	4	4	2+	4
RL6009	<i>Lr18</i>	1	1+	2	2	4	2	4	1+	4	2+	2	4	3+	3C	3
RL6040	<i>Lr19</i>	0	0	;	0	0	;	0	0	0	0	;	0	0	0	;
RL6092	<i>Lr20</i>	4	4	;	;	;	;	0	;	;	;	;	4	1	4	;
RL6043	<i>Lr21</i>	4	2	2	;	2+	3	2	;	1	;	1+	;	3	1	1
RL6012	<i>Lr23</i>	4	4	4	3+	3+	4	3+	1	4	4	4	4	4	3+	4
RL6064	<i>Lr24</i>	;1	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;
RL6078	<i>Lr26</i>	4	4	4	1	4	4	;	4	4	1	4	4	2	4	4
RL6079	<i>Lr28</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RL6080	<i>Lr29</i>	0	0	0	0	;	0	0	;	;	0	3+	4	;	0	0
RL6049	<i>Lr30</i>	3C	1	1	;	;	;	;	1	;	;	;	;	4	;	1
RL6057	<i>Lr33</i>	3	4	3+	3+	3+	4	2+	3C	3+	3	4	4	4	3+	3+
E84018	<i>Lr36</i>	4	2	1+	;	2	2	1	1	2	2+	3	2+	3+	2+	3+
KS86 NGRC02	<i>Lr39</i>	;	;1	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;	;
KS91 WGRC11	<i>Lr42</i>	;	;	;	0	0	;	;	;	1	;	;	0	;	0	1
RL6147	<i>Lr44</i>	1	;	4	4	4	4	4	1	4	4	4	;	1+	;1	1
RL614	<i>Lr45</i>	4	4	4	4	4	4	4	;	4	4	4	4	;	;	;
PAVON76	<i>Lr47</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C78. 5	<i>Lr51</i>	;	;	;	;	1	;	0	;	;	;	;	0	;	;	;
–98M71	<i>Lr53</i>	;	0	0	0	0	0	0	;	0	0	0	0	0	0	0
19HRWSN-76	<i>LrHR76</i>	1	;	0	;	;	;	;	0	;	;	0	;	0	;	;
Zhengzhou5389		4	4	4	4	3+	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4

C:较正常侵染型有更多的坏死斑;+:夏孢子堆较正常侵染型略大

C:more necrotic spots than normal infection type,t:slightly larger uredium than normal infection type

2.2 遗传分析

对抗病亲本 19HRWSN-76,感病亲本郑州 5389 及待测群体的 F_1 、 F_2 单株分别接种叶锈菌生理小种 FHJP,结果表明,19HRWSN-76 和 20 株 F_1 单株表现抗病(侵染型为;),郑州 5389 表现为感病(侵染型

为 4),207 株 F_2 群体单株中有 147 株抗病,60 株感病,群体抗病单株与感病单株比经卡方测验($\chi^2_{0.05} = 1.91 < \chi^2_{0.05} = 3.84$)符合 3:1 的比例(表 2),表明 19HRWSN-76 中的苗期抗叶锈性是 1 个显性基因控制,暂命名为 *LrHR76*。

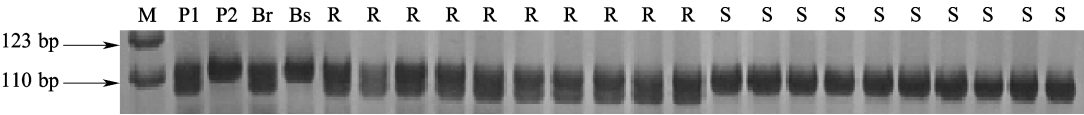
表 2 19HRWSN-76、郑州 5389 以及 F₁、F₂群体苗期对小麦叶锈菌生理小种 FHJP 的反应

Table 2 Segregation of seedling reactions to the pathotype FHJP in19HRWSN-76, Zhengzhou5389 and their F₁ and F₂ progenies

材料 Material	总数 Total	抗感反应 Infection types		方差分析 Chi-square tests
		抗	感	
		Resistant	Susceptible	
19HR WSN-76	20	20		
郑州 5389	20		20	
F ₁	20	20		
F ₂	207	147	60	$\chi^2_{0.05} = 1.91 < \chi^2_{0.05} = 3.84$

2.3 连锁分析和遗传作图

用 626 对 SSR 引物在亲本及抗感池间筛选多态性,筛选到一个位于 3D 染色体长臂末端的 *Xbarc71* (图 1) 标记在亲本和抗感池间具有多态性,经 F₂群体进行验证和连锁分析发现其与该抗病基因连锁。位于 3D 染色体上的已知基因包括 *Lr24* 和 *Lr32*,其中 *Lr32* 被定位在 3DS 上,并与 3DS 上的 2 个 SSR 标记 *Xwmc43* 和 *Xbarc135* 连锁。*Lr24* 被定位在 3DL 上,但是还未报道与之连锁的 SSR 标记。用与 *Lr24* 共分离的 STS 标记 STS24-16 (图 2) 和 SCAR 标记 S1302-609 (图 3) 对 F₂群体进行验证和连锁分析发现与该抗病基因连锁。



M: PBR322 Marker; P₁: 19HRWSN-76; P₂: 郑州 5389; Br: 抗病池; Bs: 感病池; R: F₂抗病单株; S: F₂感病单株。下同
M: PBR322 Marker, P₁: 19HRWSN-76, P₂: Zhengzhou 5389, Br: Resistant bulk, Bs: Susceptible bulk,
R: the resistant plant individual of F₂, S: the susceptible plant individual of F₂. The same as blow

图 1 SSR 标记 *Xbarc71* 在亲本、抗感池和 F₂个体中扩增出的特异性条带
Fig. 1 The specific PCR fragments amplified of parents, resistant and susceptible bulks, and F₂ population with SSR marker *Xbarc71*

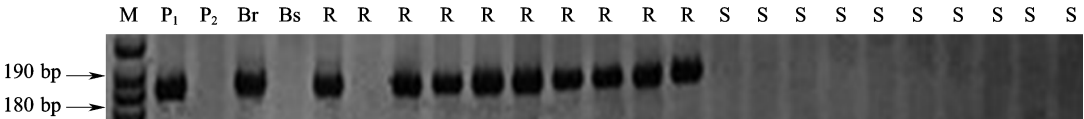


图 2 STS 标记 24-16 在亲本、抗感池和 F₂个体中扩增出的特异性条带
Fig. 2 The specific PCR fragments amplified of parents, resistant and susceptible bulks, and F₂ population with STS marker 24-16

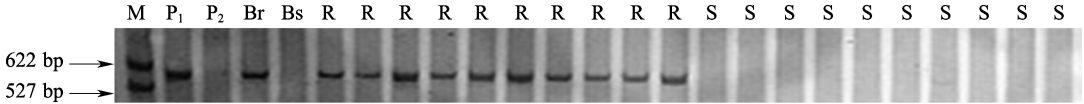


图 3 SCAR 标记 S1302-609 在亲本、抗感池和 F₂个体中扩增出的特异性条带
Fig. 3 The specific PCR fragments amplified of parents, resistant and susceptible bulks, and F₂ population with SCAR marker S1302-609

上述与抗病基因连锁的分子标记分别检测 F₂群体,连锁分析结果表明,3 个分子标记均在抗病基因的一侧,其中最近和最远的标记分别为 SSR 标记 *Xbarc71* 和 SCAR 标记 S1302-609,距离分别为 3.0 cM 和 4.0 cM (图 4)。

3 讨论

在温室苗期抗叶锈性鉴定中,19HRWSN-76 衍生的 F₂群体表现出 3:1 的抗感分离比,证明在其苗期的抗性由一个显性基因控制。本课题组对

19HRWSN-76 F₂群体成株期抗叶锈性进行了鉴定,结果显示,抗感比例不符合 3:1,证明 19HRWSN-76 在成株期的抗性由多对基因共同起作用。由于试验时间所限,暂时不能确定 *LrHR76* 在成株期是否表现抗性。

就基因推导的结果来看,*LrHR76* 在苗期对检测的多数生理小种表现低侵染型,个别表现免疫。共同检测的 36 个近等基因系中对所有生理小种表现免疫或是低侵染型的包括 TcLr9、TcLr24、TcLr19、TcLr28、TcLr39、TcLr42、TcLr47、TcLr51、TcLr53。苗期抗性遗

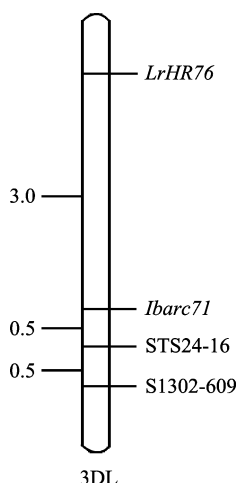


图4 小麦抗叶锈基因 *LrHR76* 与3个标记的遗传连锁图谱

Fig. 4 The linkage map of wheat leaf rust resistance gene *LrHR76* and three markers

传分析表明,19HRWSN-76的抗叶锈性是由一个显性基因控制,因此 *LrHR76* 可能是 RL6010 (*Lr9*)、RL6064 (*Lr24*)、RL6040 (*Lr19*)、RL6079 (*Lr28*)、KS86NGRC02 (*Lr39*)、KS91WGRC11 (*Lr42*)、PAVON76 (*Lr47*)、C78.5 (*Lr51*) 和 98M71 (*Lr53*) 其中的一个。19HRWSN-76 系谱为 THELIN/3/2 * BABAX/LR42//BABAX,该品系亲本之一含有 *Lr42*,但分子标记验证时把 19HRWSN-76 中的抗叶锈病基因 *LrHR76* 定位在 3DL 上,而 *Lr42* 位于 1D 染色体上,因此推断 19HRWSN-76 中的抗叶锈病基因不是 *Lr42*。以上基因只有 *Lr24* 位于 3DL 染色体,所以 *LrHR76* 不是 *Lr9*、*Lr19*、*Lr28*、*Lr39*、*Lr42*、*Lr47*、*Lr51* 和 *Lr53*。

遗传连锁图中 2 个 STS 标记 STS24-16^[15]、S1302-609^[16] 都与 *Lr24* 共分离。*Lr24* 来源于长穗偃麦草,属外源基因,目前还没有报道指出与其共分离的标记是否与普通小麦也具有同源性。因此,不能在 STS 标记检测结果中出现特异性条带就确定抗性亲本的抗性来自 *Lr24*。而且利用标记对群体进行检测,显示存在遗传距离,并非完全连锁,由此推测 *LrHR76* 不是 *Lr24*,而是 1 个新的抗叶锈基因。为了更加确定 *LrHR76* 与 *Lr24* 之间的关系,后续我们将做等位性检测。

参考文献

- [1] Knott D R. The wheat rust breeding for resistance[J]. Theor Appl Genet, 1989, 191-198

- [2] Herrera-Foessel S A, Huerta-Espino J, Calvo-Salazar V, et al. *Lr72* confers resistance to leaf rust in durum wheat cultivar Atil C2000[J]. Plant Disease, 2014, 98(5): 631-635
- [3] 周会欣,郑漫漫,王翠芬,等. 2 个小麦品种中抗叶锈病基因的基因定位[J]. 河北农业大学学报, 2012, 35(6): 7-11
- [4] 王佳真,师令智,朱琳,等. 小麦品种维麦 8 号成株抗叶锈 QTL 定位[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(4): 868-871
- [5] 王佳真,李在峰,李星,等. 小麦品系 5R618 抗叶锈病基因的初步定位[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(6): 1348-1351
- [6] Blaszczyk L, Goyeau H, Huang X Q, et al. Identifying leaf rust resistance genes and mapping gene *Lr37* on the microsatellite map of wheat[J]. Cell Mol Biol Lett, 2004, 9: 869-878
- [7] Raupp W J, Sukhwinder-Singh, Brown-Guedira G L, et al. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr39* in wheat[J]. Theor Appl Genet, 2001, 102: 347-352
- [8] 张娜,杨文香,李亚宁,等. 小麦抗叶锈病基因 *Lr45* 的 SSR 分子标记[J]. 作物学报, 2007, 33(4): 657-662
- [9] Brown G L, Singh S, Fritz A K. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniicum*[J]. Phytopathology, 2003, 93: 784-789
- [10] Hiebert C, Thomas J, McCallum B. Locating the broad-spectrum wheat leaf rust resistance gene *Lr52* (*LrW*) to chromosome 5B by a new cytogenetic method[J]. Theor Appl Genet, 2005, 110: 1453-1457
- [11] Kuraparthi V, Sood S, Chhuneja P, et al. A cryptic wheat-*Aegilops triuncialis* translocation with leaf rust resistance gene *Lr58*[J]. Crop Science, 2007, 47: 1995-2003
- [12] Herrera-Foessel S A, Singh R P, Huerta-Espino J, et al. Molecular mapping of a leaf rust resistance gene on the short arm of chromosome 6B of durum wheat[J]. Plant Disease, 2008, 92: 1596-1603
- [13] Sacco F, Suarez E Y, Narango T. Mapping of the leaf rust resistance gene *Lr3* on chromosome 6B of Sinvalocho MA wheat[J]. Genome, 1988, 41: 686-690
- [14] Schachermayr G M, Messmer M M, Feuillet C, et al. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat[J]. Theor Appl Genet, 1995, 90: 982-990
- [15] 张娜,陈玉婷,李亚宁,等. 小麦抗叶锈病基因 *Lr24* 的一个新 STS 标记[J]. 作物学报, 2008, 34(2): 212-216
- [16] Gupta S K, Charpe A, Koul S, et al. Development and validation of SCAR markers co-segregating with an *Agropyron elongatum* derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat[J]. Euphytica, 2006, 150: 233-240
- [17] 韩烨,何中虎,夏先春,等. CIMMYT 小麦材料的苗期和成株抗叶锈病鉴定[J]. 作物学报, 2011, 37(7): 1125-1133
- [18] Long D L, Kolmer J A. A North American system of nomenclature for *Puccinia triticina*[J]. Phytopathology, 1989, 79: 525-529
- [19] Dubin H J, Johnson R, Stubbs R W. Postulated genes for resistance to strip rust in selected CIMMYT and related wheats[J]. Plant Disease, 1989, 73: 472-475
- [20] Sharp P J, Kreis M, Shewry P R, et al. Location of β -amylase sequence in wheat and its relatives[J]. Theor Appl Genet, 1988, 75: 286-290
- [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 populations[J]. PNAS, 1991, 88: 9828-9832