

兼抗白粉病和黄矮病小麦育种材料的创造与鉴定

陈龙飞^{1,2}, 严以莘², 汪信东², 刘艳³, 张怀渝¹, 张增艳²

(¹ 四川农业大学生命科学学院/植物遗传育种省级重点实验室, 雅安 625014; ² 中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程/农业部麦类生物学与遗传育种重点实验室, 北京 100081; ³ 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要: 白粉病和黄矮病是小麦生产上的重要病害, 近几年来这两种病害经常在我国一些小麦产区同时发生。为解决该问题, 本研究通过杂交、回交方法将抗黄矮病的 *Bdv2* 基因(源自于 YW642)和抗白粉病的 *Pm21* 基因(源自于 CB037)聚合在一起, 育成了兼抗黄矮病和白粉病的小麦新材料。通过田间抗病性鉴定与分子标记辅助选择相结合, 得到聚合了 *Bdv2* 基因和 *Pm21* 基因的 BC₁ 小麦 22 株, F₂ 小麦 51 株。农艺性状调查显示, 这些含 *Pm21* 和 *Bdv2* 基因的双抗白粉病和黄矮病小麦新材料的农艺性状优于感病植株和原先的亲本, 可以在小麦白粉病和黄矮病兼性抗病育种中作为优异种质资源加以利用。

关键词: 小麦; 黄矮病; 白粉病; 抗性基因; 基因聚合; 分子标记

Development and Detection of Wheat Breeding Materials Resistant to Both Powdery Mildew and Barley Yellow Dwarf virus

CHEN Long-fei^{1,2}, YAN Yi-ping², Wang Xin-dong², LIU Yan³, ZHANG Huai-yu¹, ZHANG Zeng-yan²

(¹ Life Science Academy of Sichuan Agricultural University/State Key Laboratory of Plant Breeding and Genetics

Ya'an 625014; ² National Key Facility of Crop Gene Resource and Genetic

Improvement/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Triticeae Crops of Ministry of Agriculture/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;

³ Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193)

Abstract: Powdery mildew and barley yellow dwarf virus (BYDV) are important diseases, which affect wheat production worldwide. Recent years, both diseases are simultaneously found in some wheat production areas of China. To solve this problem, a wheat-*Thinopyrum intermedium* translocation YW642, containing BYDV resistance gene *Bdv2*, and a wheat line CB037, containing powdery mildew resistance gene *Pm21*, had been used to cross and backcross in this study. Through the disease resistance tests and molecular marker-assisted selection, 22 BC₁ plants and 51 F₂ plants which contain both *Bdv2* and *Pm21* genes were obtained. These wheat materials showed highly resistant to both powdery mildew and BYDV. Agronomic trait assays displayed that these traits of those resistant plants possessing both *Pm21* and *Bdv2* genes were better than those of the susceptible plants and the parent plants. Thus, these resistant plants developed in the study could be used as good germplasm resources for wheat breeding with resistance to powdery mildew and BYDV.

Key words: wheat; barley yellow dwarf virus; powdery mildew; resistance gene; gene pyramiding; molecular marker

收稿日期: 2013-02-28 修回日期: 2013-03-20 网络出版日期: 2013-08-09

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130809.1447.028.html>

基金项目: 国家“863”计划课题(2012AA101105)

第一作者研究方向为小麦分子育种。E-mail: 13551550935@163.com

通信作者: 张怀渝, 研究方向为小麦抗病育种。E-mail: zhyu@sicau.edu.cn

张增艳, 研究方向为小麦抗病分子生物学与分子育种。E-mail: zhangzengyan@caas.cn

小麦是全球第二大粮食作物(FAQ, 2012), 为人类提供大概五分之一的能量^[1-4]。小麦生产过程中受多种小麦病虫害影响。近年来, 由于气候变化以及小麦品种抗源单一等原因, 同一麦区常遭受2种以上病害的侵扰。白粉病是公认的小麦第一大病害, 每年都会给全球小麦生产造成重大损失, 在我国各大麦区均严重发生; 黄矮病在我国分布地域广阔, 西北至新疆, 西南至四川、云南, 东南至江苏都有发生, 而且有从甘肃、山西、陕西等主发区向江淮和西南麦区蔓延扩散的趋势^[5-8]。因此, 创建兼抗白粉病和黄矮病的小麦种质资源对小麦稳产和高产具有重要意义。

充分利用抗病基因培育抗病品种是防治小麦病害最经济、安全、有效的方法。迄今为止, 正式命名的小麦抗白粉病基因有56个, 涉及43个基因位点(*Pm1* ~ *Pm43*)^[9]。*Pm21* 是位于6AL/6VS小麦簇毛麦染色体易位系上的一个抗白粉病基因, 抗中国所有的白粉菌生理小种, 是目前发现的抗性最强, 抗谱最广的白粉病抗性基因^[10-12]。因此, 加强对*Pm21* 基因的利用, 对我国小麦抗白粉病育种意义重大。

小麦黄矮病是由大麦黄矮病毒(BYDV)经蚜虫传播引起的小麦重要病毒病。中间偃麦草是一个非常好的黄矮病抗源。小麦-中间偃麦草附加系L1携带的黄矮病抗性基因*Bdv2*, 位于中间偃麦草的7Ai-1染色体上, 小麦-中间偃麦草部分双二倍体无芒中4, 携带中间偃麦草2Ai-2染色体上的黄矮病抗性基因^[13-14]。张增艳等^[13-17]利用L1为抗源通过远缘杂交和染色体工程选育出一批抗黄矮病的小麦-中间偃麦草易位系, 如YW642(H960642)、YW243、YW443等, 其中YW642是含有抗黄矮病基因*Bdv2*的小片段易位系, 避免了大片段的中偃麦草染色体带来的不利影响^[15]。*Bdv2* 基因高抗多种黄矮病病毒株系, 且抗病性持久有效。

本研究利用含有抗白粉病基因*Pm21* 的易位系CB037和含有抗黄矮病基因*Bdv2* 的易位系YW642, 通过传统育种与分子标记检测技术相结合的方法, 筛选出农艺性状优良、兼抗白粉病和黄矮病的小麦材料, 为小麦抗病育种提供新资源。

1 材料与方法

1.1 供试材料

YW642(由中国农业科学院作物科学研究所小麦分子育种课题组保存)的杂交组合为中8601 ×

4//中7902/5395-12, 其中5395-12为CSph × 2/L1//CSN5BT5D, 含有40条小麦染色体和2条小麦-中间偃麦草易位染色体, 易位的中间偃麦草7Ai-1片段位于发生易位的小麦染色体7DL端部, 携带高抗黄矮病基因*Bdv2*^[15]。高抗白粉病的小麦种质CB037是由中国农业科学院作物科学研究所陈孝等选育、提供, 其杂交组合为(CA9211/3/93N40/辽10//92R137(*Pm21*)/4辽10/5/京771 × 3, 其中93N40为6V(6D)代换系RW15与小麦杂种后代抗病株系), CB037含有源于簇毛麦的高抗白粉病基因*Pm21*^[18]。

1.2 试验方法

1.2.1 利用传统育种方法 将YW642和CB037进行正交、反交、回交、自交, 分别得到F₁、F₂和BC₁的种子, 将YW642、CB037、F₁、F₂和BC₁的种子于2012年3月种植于试验田, 行长2.5 m, 行距33 cm, 株距10 cm, 其中YW642、CB037各种植1行, F₁和BC₁各种植2行, F₂种植10行。

1.2.2 抗病鉴定 在小麦2叶1心期, 接种带黄矮病毒GAV的蚜虫于小麦基部茎与叶鞘间, 于接种后45 d进行黄矮病分级鉴定; 参照宋风景等^[19]的方法接种白粉病菌、调查抗病级别。

1.2.3 分子标记检测 *Bdv2* 的分子标记检测采用引物BYAgi (F-CATGGATAATTCAGGGAGCAT-TCTG; R-CTGAACACGAATTTGCTGAAGGTTG)^[20], 扩增条件: 94 °C预变性5 min; 94 °C变性35 s, 56 °C退火35 s, 72 °C延伸45 s, 35个循环; 72 °C延伸10 min, 扩增产物用1.5%的琼脂糖凝胶电泳分析, 缓冲体系为1 × TAE溶液, 100 V电压电泳15 ~ 20 min, 用BIO-MED公司的Universal Hood II仪器扫描图像并保存分析。*Pm21* 分子标记检测用引物NAU/xibao15 (F-AGATCCAACACCAGTTCAAG; R-ATGTTATGGAGGCTTGTC), 扩增条件: 94 °C预变性5 min; 94 °C变性40 s, 56 °C退火40 s, 72 °C延伸90 s, 35个循环; 72 °C延伸10 min, 扩增产物用12%的聚丙烯酰胺凝胶电泳分析^[21]。

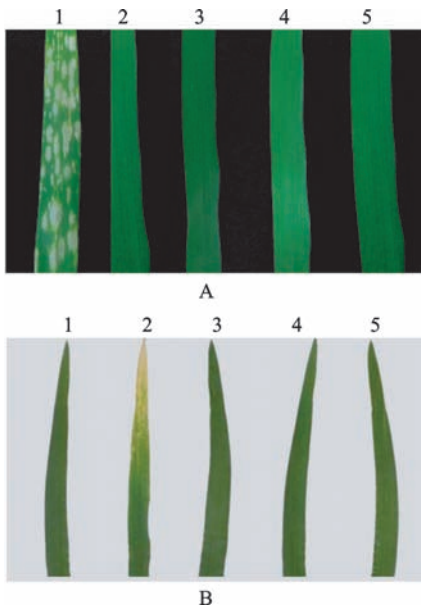
1.2.4 农艺性状统计 参照《小麦种质资源数据质量标准》执行。数据用SPSS 19.0软件分析。

2 结果与分析

2.1 抗病调查结果

YW642高抗黄矮病, 但感白粉病; CB037对白粉病表现高抗, 但对黄矮病表现为感病。对YW642和CB037正反杂交F₁抗病鉴定显示, 正、反杂交植

株对黄矮病和白粉病均表现为高抗,说明 YW642 中抗黄矮病基因 *Bdv2* 和 CB037 中抗白粉病基因 *Pm21* 均为显性基因,且这 2 个基因均不存在细胞质遗传效应,这与以前的研究结果相符。对 YW642/CB037//YW642 BC₁ 45 个植株的抗病性调查结果显示,所有 45 个植株对黄矮病全部表现为抗病,与理论相符;对白粉病 22 株表现为抗病,23 株表现为感病,抗病感病分离比为 1:1,与理论值相符。在 YW642/CB037 F₂ 171 个植株中,107 株抗黄矮病、64 株表现为感病,抗病感病分离比为 1.67:1 与理论值(3:1)差异极显著具有统计学意义;103 株抗白粉病、68 株表现为感病,抗病感病分离比例为 3:2,与理论值(3:1)差异极显著具有统计学意义,在 F₂ 中兼抗黄矮病和白粉病的植株 51 株(图 1)。



A: 白粉病感病情况; B: 黄矮病感病情况; 1: YW642; 2: CB037; 3: F₁ 植株; 4: BC₁ 植株; 5: F₂ 植株

A: powdery mildew resistance, B: barley yellow dwarf virus resistance, 1: YW642, 2: CB037, 3: F₁ plant, 4: BC₁ plant, 5: F₂ plant

图 1 后代材料对白粉病和黄矮病的抗性表现

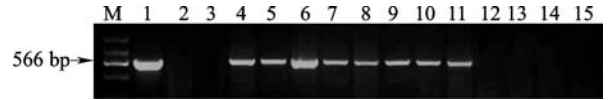
Fig. 1 Resistance phenotypes to powdery mildew and

barley yellow dwarf virus of different wheat hybrid plants

2.2 分子标记检测结果

2.2.1 对 *Bdv2* 基因的分子检测

利用 P. Stoutjesdijk 等^[20] 开发的特异性引物 BYAg1 对所有亲本和杂交后代植株进行 PCR 检测。结果表明, YW642、所有 F₁、BC₁ 植株及 F₂ 中抗白粉病又抗黄矮病植株均能检测到 *Bdv2* 基因,而 CB037 和感黄矮病植株中均未检测到 *Bdv2* 基因(图 2),分子标记检测结果与抗黄矮病调查结果完全一致。



M: MD103-MarkerIII; 1: YW642; 2: CB037; 3: H₂O 对照; 4-5: F₁ 植株; 6-7: BC₁ 植株; 8-11: F₂ 中抗白粉病

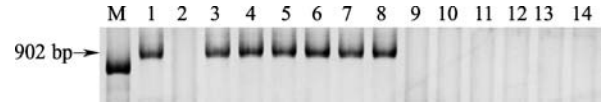
又抗黄矮病的植株; 12-13: F₂ 中抗白粉病但不抗黄矮病的植株; 14-15: F₂ 中既不抗黄矮病又不抗白粉病的植株
M: MD103-Marker III, 1: YW642, 2: CB037, 3: Water, 4-5: F₁ plants, 6-7: BC₁ plants, 8-11: F₂ plants resistant to both powdery mildew and barley yellow dwarf virus, 12-13: F₂ plants only resistant to powdery mildew, 14-15: F₂ plants infected by both powdery mildew and barley yellow dwarf virus

图 2 特异性引物 BYAg1 对小麦亲本及杂交后代中 *Bdv2* 基因的扩增结果

Fig. 2 The PCR result with primer BYAg1 to detect *Bdv2* gene

2.2.2 对 *Pm21* 基因的分子检测

应用 A. Z. Cao 等^[21] 开发的 *Pm21* 功能标记 NAU/xibao15, 对 *Pm21* 基因检测结果表明, CB037、F₁、BC₁ 和 F₂ 中的抗白粉病植株全为阳性, YW642、BC₁ 和 F₂ 中的感白粉病植株全为阴性, 分子标记检测结果与抗白粉病调查结果完全一致(图 3)。



M: MD109-100 bp DNA Ladder; 1: CB037; 2: YW642; 3: F₁ 植株; 4: BC₁ 抗白粉病植株; 5-8: F₂ 抗白粉病又抗黄矮病植株; 9-10: BC₁ 白粉病感病植株; 11-12: F₂ 抗黄矮病感白粉病植株; 13-14: F₂ 既不抗黄矮病也不抗白粉病的植株

M: MD109-100 bp DNA Ladder, 1: CB037, 2: YW642, 3: F₁ plant, 4: BC₁ plant resistant to powdery mildew, 5-8: F₂ plants resistant to both powdery mildew and barley yellow dwarf virus, 9-10: BC₁ plants infected by powdery mildew virus, 11-12: F₂ plants only resistant to barley yellow dwarf virus, 13-14: F₂ plants infected by both powdery mildew and barley yellow dwarf virus

图 3 特异性引物 NAU/xibao15 对小麦亲本及杂交后代中 *Pm21* 基因的检测结果

Fig. 3 The PCR result with primer NAU/xibao15 to detect *Pm21* gene

2.3 农艺性状调查

分蘖数调查显示(表 1), 各种材料的分蘖数没有明显差异, 说明杂交后代分蘖数没有明显变化; 株高调查显示 YW642、F₁、所有 BC₁ 植株和 F₂ 中的抗黄矮病植株间的株高没有显著差异, 且明显高于 CB037 和 F₂ 中的感黄矮病植株, 说明对株高影响的主要是黄矮病, 白粉病对株高没有显著影响; 单株粒数调查显示, F₁、F₂ 中双抗黄矮病、白粉病

植株其单株粒数极显著高于 YW642、CB037、所有 BC₁ 植株和 F₂ 中仅抗黄矮病或白粉病的植株,极显著高于 F₂ 中对 2 种病均感的植株,说明黄矮病和白粉病对小麦单株的子粒数均有一定影响,且同时感染黄矮病和白粉病时单株粒数下降最多;单株粒重调查结果与单株粒数趋势相同;千粒重分析显示,F₁、所有 BC₁ 植株和 F₂ 中抗黄矮病植株的

千粒重略高于 YW642 (未达到统计学意义的显著),显著高于 CB037 和 F₂ 中感黄矮病的植株(具有统计学意义的显著),说明千粒重也主要受到黄矮病的影响,其中 F₁、所有 BC₁ 植株和 F₂ 中抗黄矮病的植株的千粒重略高于 YW642 可能是由于杂交优势的影响。

表 1 杂交后代及其双亲部分农艺性状的调查结果

Table 1 Agronomic traits in F₁ ~ F₂ generations and parent plants

	分蘖数 Tiller number	株高 (cm) Plant height	单株粒数 Kernel number of a whole plant	单株粒重 (g) Seeds weight of a plant	千粒重 (g) Thousand kernel weight
YW642	2.79	65.74 ^b	109.42 ^b	3.91 ^b	35.57 ^a
CB037	2.90	56.67 ^{**}	94.20 ^{**}	2.92 ^{**}	31.00 [*]
F ₁	2.88 [*]	64.28 ^b	120.38 ^{**b}	4.76 ^{**b}	39.86 ^{**b}
BC ₁ -R	2.75 ^a	61.39 ^{*b}	88.95 [*]	3.17 ^{*a}	35.75 ^{*a}
BC ₁ -S	2.79	62.46 ^{*b}	94.46 [*]	3.51 ^{*a}	37.76 ^{*a}
F ₂ -B+P+	2.88	66.51 ^b	124.44 ^{**b}	4.74 ^{**b}	38.91 ^{*b}
F ₂ -B+P-	2.94 [*]	63.00 ^b	106.47 ^a	3.96 ^b	37.36 ^{*a}
F ₂ -B-P+	2.85	57.40 ^{**}	93.00 ^a	2.83 ^{**}	30.13 ^{**b}
F ₂ -B-P-	2.79	57.40 ^{**}	81.21 ^{**b}	2.48 ^{**b}	30.88 ^{**b}

BC₁-R:BC₁ 中抗白粉病的植株;BC₁-S:BC₁ 中感白粉病的植株;F₂-B+P+ :F₂ 中既抗黄矮病又抗白粉病的植株;F₂-B+P-:抗黄矮病但不抗白粉病的植株;F₂-B-P+ :抗白粉病但感黄矮病的植株;F₂-B-P-:既不抗黄矮病又不抗白粉病的植株;* :与 YW642 在 0.05 水平上有差异;** :与 YW642 在 0.01 水平上有差异;a:与 CB037 在 0.05 水平上有差异;b:与 CB037 在 0.01 水平上有差异

BC₁-R:BC₁ plants resistant to powdery mildew,BC₁-S:BC₁ plants susceptible to powdery mildew,F₂-B+P+ :F₂ plants resistant to both powdery mildew and barley yellow dwarf virus,F₂-B+P-:F₂ plants resistant to barley yellow dwarf virus but susceptible to powdery mildew,F₂-B-P+ :F₂ plants resistant to barley yellow dwarf virus but susceptible to powdery mildew,F₂-B-P-:F₂ plants susceptible to both powdery mildew and barley yellow dwarf virus,* : difference at 0.05 level compare to YW642,** :difference at 0.01 level compare to YW642,a:difference at 0.05 level compare to CB037,b:difference at 0.01 level compare to CB037

综上所述,含有 *Bdv2* + *Pm21* 双抗基因的小麦主要农艺性状优于其他植株,其次是仅含 *Bdv2* 基因或仅含 *Pm21* 基因的材料,既不含 *Bdv2* 基因又不含 *Pm21* 基因的植株表现最差,说明将 *Bdv2* + *Pm21* 抗病基因整合在一起是有效的,彼此之间不影响对黄矮病和白粉病的抗性反应,能显著改善创制的新种质的农艺性状。

3 讨论

根据李瑞芬等^[22]对小麦-簇毛麦单体异附加系材料的研究和赵茂林等^[23]对小麦-多枝赖草单体异附加材料的研究,小麦中外源染色体片段在一定程度上影响小麦正常的染色体配对。本研究中 F₂ 抗病性调查和分子标记检测均显示黄矮病的抗病感病分离比例为 1.67:1,白粉病的抗病感病分离比例为

3:2,与理论分离比例 3:1 相偏离,这可能是由于 YW642 中的 T7DS.7DL-7XL(7Ai#1L) 易位片段和 CB037 中的 6VS/6AL 易位片段干扰了小麦同源染色体的正常配对。另外,不同小麦品种的遗传背景和 *Ph* 基因都会影响小麦同源染色体间的联会作用^[24-25],本研究中所用抗黄矮病亲本 YW642 就含有中国春 *ph* 突变体基因的遗传背景,使得其染色体配对情况更加复杂,这也可能是造成 F₂ 抗病感病分离比例偏离理论值的原因。

我国小麦白粉病 1950 年大流行,造成小麦至少 60 亿 kg 的减产,从此开始重视抗病育种^[26],并在近几十年的育种中培育出一系列优异的抗病品种,但由于病原菌小种变异,很多品种很快就失去了抗性,暴露出抗病性不持久的缺点。因此,培育具有持久抗性的小麦品种成了重要课题。另外,由于全球气

候变化等原因现在很多麦区面临着病害多样化的威胁,因此培育兼抗多种病害的小麦品种迫在眉睫。曾祥艳等^[6]通过分子标记辅助育种的方法选育出了分别聚合 $Pm4 + Pm13 + PmV + YrX + Bdv2$ 、 $Pm4 + Pm13 + YrX + Bdv2$ 、 $Pm4 + PmV + YrX + Bdv2$ 、 $Pm13 + YrX + Bdv2$ 和 $PmV + YrX + Bdv2$ 等 5 种兼抗白粉病和黄矮病的小麦品系;刘燕等^[27]选育的兼抗黄矮病和锈病的新种质材料 YW243, 包含有抗条锈病基因 $Yr1$ 、 $Yr2$ 、 $Yr9$ 和 YrX , 抗秆锈病基因 $Sr31$, 抗叶锈病基因 $Lr26$, 抗白粉病基因 $Pm4a$ 、 $Pm8$, 抗黄矮病基因 $Bdv2$ 。这些材料都获得了多种病害的抗性并能持久抗病,但由于其农艺性状等原因未得到广泛推广。

本研究通过传统育种方法结合分子标记辅助选择,利用杂交、回交和自交方式得到聚合了 $Bdv2$ 和 $Pm21$ 基因的 F_1 植株 48 株、 BC_1 植株 22 株和 F_2 植株 51 株。对这些兼抗黄矮病和白粉病植株的农艺性状调查显示,其农艺性状优于亲本,说明将 $Bdv2$ 和 $Pm21$ 基因聚合在一起有助于改善小麦的抗病性和主要农艺性状。为小麦抗病育种提供了一些可靠的抗源。

致谢:衷心感谢中国农业科学院作物科学研究所陈孝研究员提供 CB037 材料。

参考文献

- [1] Reynolds M W, Foulkes M J, Slafer G A, et al. Raising yield potential in wheat [J]. *Exp Bot*, 2009, 60(7): 1899-1918
- [2] Huang X, Roder M S. Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat: A review [J]. *Euphytica*, 2004, 137: 203-223
- [3] Li Z S, Li B, Tong Y P. The contribution of distant hybridization with decaploid *Agropyron elongatum* to wheat improvement in China [J]. *J Genet Genomic*, 2008, 35(8): 451-456
- [4] Cao A Z, Xing L P, Wang X Y, et al. Serine/threonine kinase gene *Stpk-V*, a key member of powdery mildew resistance gene *Pm21* confers powdery mildew resistance in wheat [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 451-456
- [5] 范绍强, 谢咸升, 郑王义, 等. 小麦抗黄矮病遗传育种研究进展 [J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(1): 241-244
- [6] 曾祥艳, 张增艳, 杜丽璞, 等. 分子标记辅助选育兼抗白粉病、条锈病、黄矮病小麦新种质 [J]. *中国农业科学*, 2005, 38(12): 2380-2386
- [7] 曹亚萍, 张明义, 范绍强, 等. 抗黄矮病小麦品系粒重遗传特性研究 [J]. *中国生态农业学报*, 2004, 12(1): 33-35
- [8] Xin M M, Wang Y, Yao Y Y, et al. Diverse set of microRNAs are responsive to powdery mildew infection and heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 123
- [9] 许红星, 许云峰, 耿立格, 等. 我国小麦农家品种和近缘种对白粉病的苗期抗性 [J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19(5): 1210-1214
- [10] Chen P D, Qi L L, Zhou B, et al. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew [J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 91(6): 1125-1128
- [11] 齐莉莉, 陈佩度, 刘大钧, 等. 小麦抗白粉病新抗原—基因 $Pm21$ [J]. *作物学报*, 1995, 21(3): 257-262
- [12] 王振英, 赵红梅, 洪敬欣, 等. 簇毛麦 6VS 上 4 个新分子标记的鉴定及与抗白粉病基因 $Pm21$ 的连锁分析 [J]. *作物学报*, 2007, 33(4): 605-611
- [13] 张增艳, 马有志, 辛志勇, 等. 应用基因组原位杂交技术鉴定抗黄矮病小麦新种质 [J]. *中国农业科学*, 1998, 31(3): 1-4
- [14] 辛志勇, 周广和. 应用生物技术向小麦导入黄矮病抗性的研究 [J]. *中国科学(B辑)*, 1991, 1: 36-42
- [15] Zhang Z Y, Xin Z Y, Ma Y Z, et al. Mapping of a BYDV resistance gene from *Thinopyrum intermedium* in wheat background by molecular markers [J]. *Sci China Ser C*, 1999, 42(6): 663-668
- [16] 张增艳, 辛志勇, 陈孝, 等. 抗黄矮病小麦新品系 YW443 的分子细胞遗传学鉴定 [J]. *遗传学报*, 2000, 27(7): 614-620
- [17] Xie H, Chen X, Zhang Z Y, et al. Identification of wheat line YW243 on comprehensive resistance to several diseases by pathogens and molecular markers [J]. *Cereal Res Commun*, 2008, 36(4): 543-552
- [18] 张云龙, 王美蛟, 张悦, 等. 不同簇毛麦 6VS 染色体臂的白粉病抗性特异功能标记的开发与应用 [J]. *作物学报*, 2012, 38(10): 1-6
- [19] 宋凤景, 肖明纲, 黄江, 等. 12 个小麦品种(系)白粉病抗性的遗传分析 [J]. *作物学报*, 2012, 38(7): 1339-1345
- [20] Stoutjesdijk P, Kammholz S J, Klevenet S, et al. PCR-based molecular marker for the $Bdv2$. *Thinopyrum intermedium* source of barley yellow dwarf virus resistance in wheat [J]. *Aust J Agr Res*, 2001, 52: 1383-1388
- [21] Cao A Z, Wang X E, Chen Y P, et al. A sequence-specific PCR marker linked with $Pm21$ distinguishes chromosomes 6AS, 6BS, 6DS of *Triticum aestivum* and 6VS of *Haynaldia villosa* [J]. *Plant Breeding*, 2006, 125: 201-205
- [22] 李瑞芬, 梁宏霞, 赵茂林. 小麦-簇毛麦单体异附加材料外源染色体减数分裂行为的研究 [J]. *中国农业科学*, 2002, 35(2): 127-131
- [23] 赵茂林, 李瑞芬, 梁宏霞, 等. 小麦-多枝赖草单体异附加材料减数分裂期外源染色体的行为研究 [J]. *自然科学进展*, 2001, 11(9): 945-949
- [24] 郭军洋, 陈劲枫, 钱春桃, 等. 植物减数分裂染色体配对与染色体组分析的研究进展 [J]. *植物学通报*, 2004, 21(5): 513-520
- [25] 樊路, 吴风采, 韩敬花, 等. $ph1b$ 基因诱导小麦 ABD 染色体组部分同源染色体配对的研究 [J]. *遗传学报*, 1992, 19(5): 436-438
- [26] 李振声. 我国小麦育种的回顾与展望 [J]. *中国农业科技导报*, 2010, 12(2): 1-4
- [27] 刘燕, 张增艳, 辛志勇, 等. 利用分子标记解析小麦新种质 YW243 的抗条锈病基因 [J]. *中国农业科学*, 2006, 39(2): 295-299