

小麦高代品系中抗条锈病基因 *Yr69* 的分子标记检测

张晓军, 杨文静, 郭慧娟, 闫贵云, 李 欣, 乔麟轶, 常利芳, 阎晓涛, 张树伟, 郭数进, 贾举庆, 畅志坚
(山西农业大学农学院 / 作物遗传与分子改良山西省重点实验室, 太谷 030801)

摘要: 利用抗病基因改良品种的抗病性是防治条锈病危害的有效途径, 育种过程中使用分子标记辅助选择 (MAS, marker-assisted selection) 能够有效提高目标基因的选择效率。为了检测长 4738/CH7086 和烟农 999/CH7086 后代选系中是否含有抗条锈病基因 *Yr69* 并验证 *Yr69* 连锁标记的有效性, 利用分子标记 2AS33 和人工接种鉴定的方法对 2 个群体的 63 个 F_6 品系进行了标记检测和抗性评价。结果表明, 长 4738/CH7086 后代的 35 个品系中有 32 个含有 *Yr69*, 且全部表现为抗病, 1 个品系未检测到 *Yr69* 但也表现为抗病; 烟农 999/CH7086 后代的 28 个品系中有 8 个含有 *Yr69*, 其中 7 个抗性稳定, 1 个出现抗、感分离现象; 63 个品系中有 3 个基因型与表型不一致, 2AS33 检测的准确率为 95.2%, 可有效用于抗条锈病基因 *Yr69* 的分子标记辅助选择。筛选出的 40 个稳定抗病品系经过产量与适应性鉴定后可用于参加品种比较试验, 也可作为优良亲本用于抗病育种。

关键词: 小麦; 抗条锈病基因; *Yr69*; 分子标记; 育种

Molecular Marker Detection of Stripe Rust Resistance Gene *Yr69* in Advanced-generation Lines of Wheat

ZHANG Xiao-jun, YANG Wen-jing, GUO Hui-juan, YAN Gui-yun, LI Xin, QIAO Lin-yi, CHANG Li-fang,
YAN Xiao-tao, ZHANG Shu-wei, GUO Shu-jin, JIA Ju-qing, CHANG Zhi-jian
(College of Agronomy, Shanxi Agricultural University/ Shanxi Key Laboratory of Crop Genetics and Molecular Improvement, Taigu 030801)

Abstract: One of the effective ways to control the damage of stripe rust in wheat is the introduction of stripe rust resistant genes into cultivars to improve their resistance. Molecular marker-assisted selection (MAS) can improve the selection efficiency of target genes in breeding. In order to detect the stripe rust resistant gene *Yr69* and verify the validity of molecular marker linked to *Yr69*, the genotypes of 63 F_6 lines derived from Chang4738/CH7086 and Yannong999/CH7086 were identified by molecular marker 2AS33, and their resistance to stripe rust were identified with the *Pst* mixed with CYR32, CYR32 and CYR34. The results showed that 32 lines among the 35 lines derived from Chang 4738/CH7086 had *Yr69* and showed resistance to stripe rust, and one line showed resistance to stripe rust without *Yr69* being detected; 8 lines among the 28 lines derived from Yannong 999/CH7086 had *Yr69*, of which 7 lines showed homozygous resistance and one line showed segregation of resistance and susceptibility. Among the total 63 lines, 3 had genotypes inconsistent with phenotypes. It suggested that the marker 2AS33 had a high accuracy of 95.2% and it could be used to detect the *Yr69* gene effectively in molecular marker-assisted selection breeding. The 40 resistant lines identified, after yield and adaptability identification, may be entered for regional trials of cultivars directly or as good parents for stripe rust resistance breeding.

Key words: wheat; stripe rust resistance gene; *Yr69*; molecular marker; breeding

收稿日期: 2020-02-11 修回日期: 2020-03-21 网络出版日期: 2020-05-08

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200211002>

第一作者研究方向为小麦遗传改良与种质创新研究, E-mail: zxjemail@163.com

通信作者: 畅志坚, 研究方向为作物遗传改良与分子育种, E-mail: wrczj@126.com

贾举庆, 研究方向为作物新基因挖掘及分子改良, E-mail: jiajuqing@126.com

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0100600); 山西省重点研发计划 (201903D211003, 201803D221018-5, 201803D421020, 201903D211073, 201803D221008-2); 山西省重点科技创新平台 (201605D151002)

Foundation projects: National Key R&D Program of China (2017YFD0100600), Key R&D Program of Shanxi Province (201903D211003, 201803D221018-5, 201803D421020, 201903D211073, 201803D221008-2), Key Scientific and Technological Innovation Platform (201605D151002)

由小麦专化型条形柄锈菌 (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) 引起的小麦条锈病是一种严重威胁世界小麦生产的气传性真菌病害,具有流行速度快、发病面积广、危害程度大等特点^[1]。我国小麦条锈病年发病面积约为 5000~9000 万亩,流行区域跨越冀、鲁、豫、皖、云、贵、川、渝、陕、甘、宁、鄂 12 个省份^[2]。小麦感病后,一般年份可造成 10%~20% 的产量损失,严重时可使小麦减产 40%~60%,甚至绝收^[3]。1949 年以来,我国发生过 4 次 (1950、1964、1990 和 2002 年) 条锈病大规模爆发^[4],每次发病面积均超过 1 亿亩,造成小麦大范围减产。仅 1950 年,因条锈病危害造成的产量损失就达到 60 亿 kg,占当年全国小麦总产量的 41.4%^[5]。因此,预防与控制小麦条锈病危害和流行、减少因病害造成的产量损失是促进小麦增产、保障粮食安全的重要举措。

选育与推广抗病品种是控制病害最经济、有效的手段^[6]。但由于小麦条锈菌的快速变异特性,致使大多数品种抗性不能持久,很容易被条锈菌新毒性小种所克服。研究证明,历史上的每一次条锈病大爆发几乎都是由条锈菌小种变异引起。1997 年以来,由于条锈菌毒性小种 CYR32^[7]、CYR33^[8] 和 CYR34^[9] 的出现与流行,使碧蚂 1 号 (*Yr1*)、阿勃 (*YrAbb1*、*YrAbb2*)、洛夫林 10 (*Yr9*)、繁 6 (*Yr3b*、*Yr4b*)、92R137 (*Yr24* 或 *Yr26*)、贵农 22 (*Yr10*、*YrMor*) 等抗源先后丧失抗性,今后条锈病爆发的风险将持续增加。因此,鉴定并利用高抗且具有广谱抗性的抗病基因,通过高效育种手段进行基因转移和聚合,培育具有持久抗性的优良品种是解决问题的关键。迄今,国际上已定位并正式命名 83 个抗条锈病基因^[10],部分基因对 CYR32、CYR33 和 CYR34 等目前条锈菌小种具有抗性,利用分子标记将其中的有效基因转移到栽培品种中以改良品种的抗病性是解决这一问题的有效途径。

来源于彭梯卡偃麦草 (*Thinopyrum ponticum*) 的小偃麦衍生品系 CH7086 兼抗 CYR23、CYR29、CYR31、CYR32、CYR33、CYR34 (V26) 等多个条锈菌生理小种,Hou 等^[11] 利用分子标记将其对 CYR32 的抗性基因定位于小麦 2AS 染色体上,并正式命名为 *Yr69*,获得 8 个连锁标记,其中 2AS33 为共显性标记,与 *Yr69* 遗传距离最近,为 1.9 cM。本研究利用 2AS33 对长 4738/CH7086 和烟农 999/CH7086 的 63 个 F_6 品系进行了分子标记检测,并通过田间接种鉴定的方法进行了抗病性评价,以验证 2AS33 在育种群体中对 *Yr69* 辅助选择的有效性,为

Yr69 向栽培品种中转移其条锈病抗性提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

抗条锈病基因 *Yr69* 载体品系 CH7086 是由山西省农业科学院作物科学研究所从中 8701/小偃 7430//冀麦 26///冀麦 26 的 BC₂F₇ 选育出的抗条锈病新品系,其中小偃 7430 为来源于彭梯卡偃麦草的部分双二倍体 (2n=56)^[11];长 4738 是经水旱交叉法选育而成的集高产、稳产、节水、广适于一体的国审小麦品种^[12],来自山西省农业科学院谷子研究所,系谱为 82230-6/94-5383,经鉴定高感条锈病;烟农 999 是经山东省审定和国家黄淮南片水地组审定的超高产品种^[13],来自山东省烟台市农业科学研究院,系谱为烟航选 2 号/临 9511//烟 BLU14-15,经鉴定高感条锈病;以长 4738/CH7086 获得的 35 个 F_6 品系和以烟农 999/CH7086 获得的 28 个 F_6 品系;条锈病鉴定所用条锈菌生理小种为 CYR32、CYR33 和 CYR34 混合生理小种,与感病对照品种 Taichung 29 和条锈病诱发品种川育 12 均来自四川省农业科学院作物研究所。

1.2 PCR 扩增与分子标记检测

在幼苗三叶期,取少量幼嫩的叶片置于 2 mL 离心管中,在液氮中冷冻后用研磨棒磨碎叶片,采用 CTAB 法^[14] 提取基因组 DNA。DNA 晾干后用 1×TE (PH=8.0) 溶解,并稀释至 50~80 ng/μL, -20℃ 保存备用。

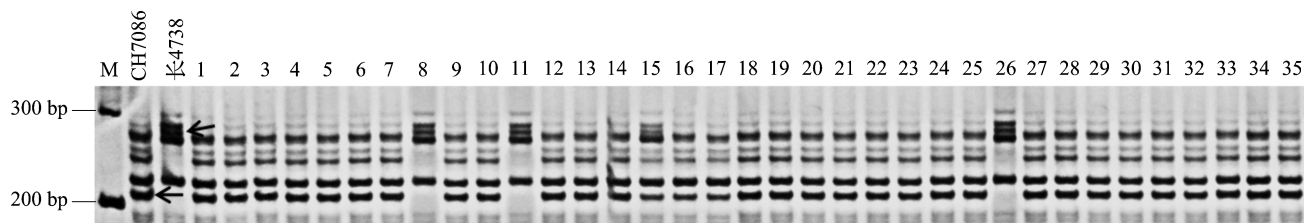
分别以 *Yr69* 的载体品系 CH7086,感病亲本长 4738、烟农 999 为对照,对待鉴定的 63 个 F_6 品系进行 PCR 扩增,所用引物为与抗条锈病基因 *Yr69* 连锁的分子标记 2AS33,其引物序列为 2AS33-F: 5'-ATTTGTTTACGCCGAGCA-3'和 2AS33-R: 5'-ATCCAGCATTACATTACATCA-3',特异扩增条带片段大小为 209 bp。

扩增完成后加入 6×Loading buffer 3 μL,混匀后用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离扩增产物,硝酸银染色后拍照。

1.3 抗病性鉴定

两个群体的 63 个 F_6 品系及其亲本的抗病鉴定采用成株期人工接种鉴定的方法,分别于 2018-2019 年和 2019-2020 年在四川省农业科学院现代农业科技创新示范园进行。每年 10 月 25 日-11 月 5 日之间播种,每个材料播种 2 行,每行 20 粒种子,行长 2 m,行距 25 cm,每 10 行播种 1 行对照

品种 Taichung 29, 每行两端垂直条播川育 12 作为条锈病诱发材料。翌年 1 月初采用孢子悬液喷雾法^[15]接种条锈菌 CRY32、CRY33 和 CYR34 等量混合生理小种。3 月中旬左右, 感病对照 Taichung 29 充分发病时, 调查各材料对条锈菌的抗性反应。调查方法按严重程度 8 级标准进行记载^[16], 分别为 0 (免疫, I)、1% (近免疫, NI)、5% (高抗, R)、10% (中抗, MR)、25% (中抗, MR)、40% (中感, MS)、65% (高感, S)、100% (极感, HS)。鉴定材料 2 年的抗性反应以严重程度最高的一次作为最终结果。



下方箭头所指为抗病基因 *Yr69* 特征条带; 上方箭头所指为感病植株特征条带; 1~35 分别为系 I-1~系 I-35。下同
The arrow on the up side indicates the fragment linked to the resistance gene *Yr69*, the arrow on the down side indicates the fragment of the susceptible plants, 1-35 indicated line I-1-line I-35 respectively. The same as below

图 1 分子标记 2AS33 在长 4738/CH7086 后代中的扩增结果

Fig. 1 Amplification of molecular marker 2AS33 in the 35 lines derived from Chang 4738/CH7086

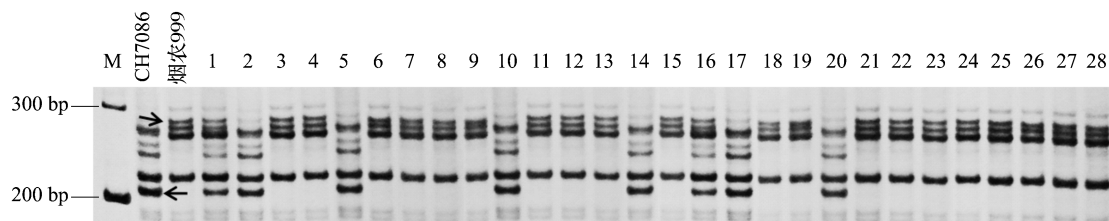
在 28 个烟农 999/CH7086 组合的 F_6 品系中, 有 8 个品系能够扩增出 209 bp 的条带 (图 2), 20 个品系未能扩增出该条带, 表明在 28 个品系中有 8 个携带 *Yr69* 基因, 占检测品系总数的 28.6%, 20 个品系中未检测到 *Yr69* 基因, 占总数的 71.4%。

2 结果与分析

2.1 抗条锈病基因 *Yr69* 的分子标记鉴定

使用与抗条锈病基因 *Yr69* 紧密连锁的分子标记 2AS33 对采用系谱法选育的 63 个小麦高代品系进行 PCR 扩增, 结果显示, 在 35 个长 4738/CH7086 组合的 F_6 品系中, 有 32 个品系能够扩增出清晰的 209 bp 的条带 (图 1), 3 个品系未能扩增出该条带, 表明在上述 35 个品系中, 有 32 个品系携带 *Yr69* 基因, 占检测品系总数的 91.4%, 3 个品系未检测到 *Yr69* 基因, 占总数的 8.6%。

从图 1 和图 2 中可以看出, 在长 4738/CH7086 后代的系 I-15 品系和烟农 999/CH7086 后代的系 II-1 品系中都扩增出共显性带型, 表明 2AS33 在这 2 个组合的群体中都可清晰地识别纯合抗病、纯合感病和杂合型 3 种基因型。



1~28 分别为系 II-1~系 II-28
1-28 indicated line II-1-line II-28 respectively

图 2 分子标记 2AS33 在烟农 999/CH7086 后代中的扩增结果

Fig. 2 Amplification of molecular marker 2AS33 in the 28 lines derived from Yannong 999/CH7086

2.2 条锈病抗性评价

为了验证 2AS33 扩增结果的有效性, 利用条锈菌混合小种对 63 个小麦高代育种品系进行条锈病成株期抗性鉴定。结果表明, 在长 4738/CH7086 的 35 个品系中, 有 33 个品系表现为抗病, 2 个品系表现为感病 (表 1)。32 个能扩增出 *Yr69* 特征带型的品系全部表现为抗病, 其中系 I-15 品系的基因型为 H, 但该品系在 2 年的抗病性鉴定中均

未发现感病植株。未扩增出 *Yr69* 特征带型的 3 个品系中, 有 2 个品系表现为感病, 1 个品系表现为抗病。这表明, 2AS33 在检测长 4738/CH7086 组合的后代中可能存在一定误差, 即有可能存在基因型与表型不一致的现象, 但比率较低, 仅为 5.7%。

在烟农 999/CH7086 的 28 个品系中, 有 7 个品系表现为抗病, 20 个品系表现为感病, 1 个品系 (系

Ⅱ-1)表现出抗、感分离情况(表2)。8个能扩增出 *Yr69* 特征带型的品系中,有2个品系的基因型为 H,其中系Ⅱ-1中出现感病植株,表明其抗病基因尚未完全纯合,系Ⅱ-16中则未发现感病植株。20个

未扩增出 *Yr69* 特征带型的品系全部表现为感病。这表明,2AS33在检测烟农999/CH7086组合的后代中也存在基因型与表型不一致的现象,占检测材料总数的3.6%。

表1 35个长4738/CH7086后代品系的表型与基因型

Table 1 Phenotypes and genotypes of 35 F_6 lines derived from Chang 4738/CH7086

序号 No.	品系 Line	2AS33 检测结果 Genotype	条锈病严重度 (%) Severity	条锈病抗性 Resistance type	序号 No.	品系 Line	2AS33 检测结果 Genotype	条锈病严重度 (%) Severity	条锈病抗性 Resistance type
1	系 I-1	A	1	NI	20	系 I-20	A	5	R
2	系 I-2	A	5	R	21	系 I-21	A	5	R
3	系 I-3	A	1	NI	22	系 I-22	A	1	NI
4	系 I-4	A	25	MR	23	系 I-23	A	5	R
5	系 I-5	A	0	I	24	系 I-24	A	10	MR
6	系 I-6	A	5	R	25	系 I-25	A	0	I
7	系 I-7	A	10	MR	26	系 I-26	B	100	HS
8	系 I-8	B	5	R	27	系 I-27	A	25	MR
9	系 I-9	A	1	NI	28	系 I-28	A	0	I
10	系 I-10	A	1	NI	29	系 I-29	A	1	NI
11	系 I-11	B	65	S	30	系 I-30	A	5	R
12	系 I-12	A	5	R	31	系 I-31	A	10	MR
13	系 I-13	A	25	MR	32	系 I-32	A	1	NI
14	系 I-14	A	1	NI	33	系 I-33	A	1	NI
15	系 I-15	H	1	NI	34	系 I-34	A	1	NI
16	系 I-16	A	10	MR	35	系 I-35	A	0	I
17	系 I-17	A	5	R	36	CH7086	A	0	I
18	系 I-18	A	1	NI	37	长 4738	B	100	HS
19	系 I-19	A	10	MR	—	—	—	—	—

A: 纯合抗病; B: 纯合感病; H: 杂合带型; I: 免疫; NI: 近免疫; R: 高抗; MR: 中抗; MS: 中感; S: 高感; HS: 极感

A: homozygous resistant genotype, B: homozygous susceptible genotype, H: heterozygous genotype, I: immune, NI: nearly immune, R: resistant, MR: mediumly resistant, MS: mediumly susceptible, S: susceptible, HS: highly susceptible

表2 28个烟农999/CH7086后代品系的表型与基因型

Table 2 Phenotypes and genotypes of 28 F_6 lines derived from Yannong 999/CH7086

序号 No.	品系 Line	2AS33 检测结果 Genotype	条锈病严重度 (%) Severity	条锈病抗性 Resistance type	序号 No.	品系 Line	2AS33 检测结果 Genotype	条锈病严重度 (%) Severity	条锈病抗性 Resistance type
1	系Ⅱ -1	H	AVG8	Segregation	16	系Ⅱ -16	H	10	MR
2	系Ⅱ -2	A	0	I	17	系Ⅱ -17	A	5	R
3	系Ⅱ -3	B	100	HS	18	系Ⅱ -18	B	100	HS
4	系Ⅱ -4	B	100	HS	19	系Ⅱ -19	B	40	MS
5	系Ⅱ -5	A	25	MR	20	系Ⅱ -20	A	1	NI
6	系Ⅱ -6	B	65	S	21	系Ⅱ -21	B	65	S
7	系Ⅱ -7	B	100	HS	22	系Ⅱ -22	B	40	MS
8	系Ⅱ -8	B	100	HS	23	系Ⅱ -23	B	100	HS
9	系Ⅱ -9	B	65	S	24	系Ⅱ -24	B	65	S
10	系Ⅱ -10	A	1	NI	25	系Ⅱ -25	B	65	S
11	系Ⅱ -11	B	100	HS	26	系Ⅱ -26	B	40	MS
12	系Ⅱ -12	B	40	MS	27	系Ⅱ -27	B	100	HS
13	系Ⅱ -13	B	65	S	28	系Ⅱ -28	B	100	HS
14	系Ⅱ -14	A	5	R	29	CH7086	A	0	I
15	系Ⅱ -15	B	65	S	30	烟农 999	B	100	HS

A: 纯合抗病; B: 纯合感病; H: 杂合带型; I: 免疫; NI: 近免疫; R: 高抗; MR: 中抗; MS: 中感; S: 高感; HS: 极感; Segregation: 抗、感分离; AVG: 表示平均值

A: homozygous resistant genotype, B: homozygous susceptible genotype, H: heterozygous genotype, I: immune, NI: nearly immune, R: resistant, MR: mediumly resistant, MS: mediumly susceptible, S: susceptible, HS: highly susceptible, Segregation: segregation in resistant and susceptible, AVG: average

3 讨论

传统育种通常在田间自然条件下进行选育,发病情况易受环境因素影响,难以做到客观准确的表型鉴定,选择效率低下。分子标记辅助选择育种技术的发展为抗病基因的准确选择提供了有利条件^[17]。Salameh 等^[18]利用分子标记将 *Fhb1* 基因导入 9 个欧洲冬小麦中,育成多个抗赤霉病新品系。范春捆等^[19]利用连锁标记将来源于簇毛麦的 *Pm21* 导入普通小麦背景中,有效改良了大面积推广品种宁春 4 号的白粉病抗性。

本研究利用 *Yr69* 的连锁标记 2AS33 对从组合长 4738/CH7086 和烟农 999/CH7086 中选育的 63 个 F_6 品系进行了检测,结果表明,在长 4738/CH7086 组合的 35 个品系中,有 32 个品系可以检测到 *Yr69* 的特征条带,含 *Yr69* 的比例高达 91.4%。其原因是前期选育过程中,我们曾于 2015 年利用 *Yr69* 的分子标记在长 4738/CH7086 的 F_2 筛选出 88 个纯合抗病株系,本试验鉴定的 35 个品系全部来自上述纯合株系连续自交多代选择的结果。在 35 个鉴定品系中,系 I-8 品系和系 I-15 品系出现基因型与表型不一致的情况,可能是因为 2AS33 并非 *Yr69* 的共分离标记,在基因组交换过程中发生了重组,从而出现部分 2AS33 与 *Yr69* 分离的株系。国内外研究也表明,使用连锁标记进行辅助选择的效率与其连锁距离有关^[20-22]。烟农 999/CH7086 组合的 28 个品系中仅有 8 个品系检测到 *Yr69*,可能是因为前期系选过程中未进行过标记选择或抗病选择,含有抗病基因的类型在其后代中会随机出现。在其后代中也有 1 个品系(系 II-16)出现基因型与表型不一致的现象。在 2 个组合 63 个品系的鉴定中,共出现 3 个基因型与表型不一致的品系,占鉴定材料的 4.8%,2AS33 检测的准确率为 95.2%,这表明使用 2AS33 进行抗条锈病基因 *Yr69* 的选择可获得令人满意的效果。

以河南、山东、江苏、陕西为主的西北-华北-长江中下游麦区是我国小麦条锈病最主要的流行区域,但 70% 以上的小麦品种对条锈病不具有抗性,条锈病抗性水平整体偏低^[23]。长 4738 和烟农 999 是两个在生产上大面积推广应用的优良品种,具有丰产性突出、稳产性好、适应性广的特点,烟农 999 667m² 产 817kg^[24],创全国冬小麦最高产记录。但这两个品种都不具有条锈病抗性,在推广应用过程中需要大量的人力物力进行病害防治,不仅增加了生产成本,还为条锈菌的越冬和哺育提供了有利

的寄主环境^[25],导致菌源量充足,增加了条锈病爆发的风险。抗条锈病基因 *Yr69* 对目前流行的多个小种以及强毒力小种 CYR33、CYR34 都具有良好抗性,但其载体品系 CH7086 的丰产性欠佳,直接作为亲本育种效率较低。将其抗性导入丰产性好的长 4738 或烟农 999 背景中,可在保持其丰产性的前提下,有效改良该品种的抗病性。筛选出的抗病品系经过产量与适应性鉴定后可直接参加品种比较试验,也可作为抗病育种中的优良亲本资源。

参考文献

- [1] Chen X M. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat. Canadian Journal of Plant Pathology, 2005, 27(3): 314-337
- [2] 陈天青,黄芳,李文贞,蒋选利,王伟,刘冬成,阳文龙,张爱民,张立昇. 西南地区小麦抗条锈病种质的遗传多样性及群体结构分析. 植物遗传资源学报, 2015, 16(6): 1157-1167
Chen T Q, Huang F, Li W Z, Jiang X L, Wang W, Liu D C, Yang W L, Zhang A M, Zhang L Y. Investigation and analysis of genetic diversity and population structure for wheat germplasm resistant to stripe rust in Southwest China. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(6): 1157-1167
- [3] 刘太国,王保通,贾秋珍,章振羽,李强,曹世勤,彭云良,金社林,李明菊,刘博,高利,胡小平,陈万权. 2020-2011 年度我国小麦条锈菌生理专化研究. 麦类作物学报, 2012, 32(3): 574-578
Liu T G, Wang B T, Jia Q Z, Zhang Z Y, Li Q, Cao S Q, Peng Y L, Jin S L, Li M J, Liu B, Gao L, He X P, Chen W Q. Physiologic specialization of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China during 2020-2011. Journal of Triticeae Crops, 2012, 32(3): 574-578
- [4] 康振生,王晓杰,赵杰,汤春蕾,黄丽丽. 小麦条锈菌致病性及其变异研究进展. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3439-3453
Kang Z S, Wang X J, Zhao J, Tang C L, Huang L L. Advances in research of pathogenicity and virulence variation of the wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(17): 3439-3453
- [5] 陈万权,康振生,马占鸿,徐世昌,金社林,姜玉英. 中国小麦条锈病综合治理理论与实践. 中国农业科学, 2013, 46(20): 4254-4262
Chen W Q, Kang Z S, Ma Z H, Xu S C, Jin S L, Jiang Y Y. Integrated management of wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(20): 4254-4262
- [6] 杨作民,唐伯让,沈克全,夏先春. 小麦抗病育种的战略问题: 小麦对锈病和白粉病第二线抗源的建立和利用. 作物学报, 1994, 20: 385-394
Yang Z M, Tang B R, Shen K Q, Xia X C. Strategic issues in wheat disease resistance breeding: establishment and utilization of second-line resistance sources of wheat rust and powdery mildew. Acta Agronomica Sinica, 1994, 20: 385-394
- [7] 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, Yang Z Y. Wheat stripe rust epidemic and virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China in 2002. Plant Disease, 2004, 88(8): 896-904
- [8] 鲁传强,马丽杰,王保通,康振生,胡小平. 条形柄锈菌 33 号

- 生理小种的分子标记. 菌物学报, 2015, 34(6): 1111-1117
- Lu C Q, Ma L J, Wang B T, Kang Z S, Hu X P. The molecular markers of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* race CYR33. *Mycosystema*, 2015, 34(6): 1111-1117
- [9] 刘博, 刘太国, 章振羽, 贾秋珍, 王保通, 高利, 彭云良, 金社林, 陈万权. 中国小麦条锈菌条中 34 号的发现及其致病特性. 植物病理学报, 2017, 47(5): 681-687
- Liu B, Liu T G, Zhang Z Y, Jia Q Z, Wang B T, Gao L, Peng Y L, Jin S L, Chen W Q. Discovery and pathogenicity of CYR34, a new race of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2017, 47(5): 681-687
- [10] Li J B, Dundas L, Dong C M, Li G R, Trethowan R, Yang Z J, Hoxha S, Zhang P. Identification and characterization of a new stripe rust resistance gene *Yr83*, on rye chromosome 6R in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 132(1): 1-13
- [11] Hou L Y, Jia J Q, Zhang X J, Li X, Yang Z J, Ma J, Guo H J, Zhan H X, Qiao L Y, Chang Z J. Molecular mapping of the stripe rust resistance gene *Yr69* on wheat chromosome 2AS. *Plant Disease*, 2016, 100(8): 1717-1724
- [12] 张俊灵, 闫金龙, 张东旭, 孙美荣, 霍成斌, 常海霞. 抗旱节水高产稳产广适小麦品种的选育——以长 6359 和长 4738 为例. 安徽农业科学, 2017, 45(1): 31-37
- Zhang J L, Yan J L, Zhang D X, Sun M R, Huo C B, Chang H X. Breeding of the new wheat varieties with drought resistance, water saving, high yield, stable yield and wide adaptation-taking Chang6359 and Chang4738 as the research cases. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2017, 45(1): 31-37
- [13] 殷岩, 王江春, 严美玲, 赵倩, 刘翠玲, 王冬梅, 李安东, 辛庆国. 小麦新品种烟农 999 主要特性及超高产栽培技术. 农业科技通讯, 2018, 48(6): 290-292
- Yin Y, Wang J C, Yang M L, Zhao Q, Liu C L, Wang D M, Li A D, Xin Q G. Main characteristics and super-high-yield cultivate techniques of the new wheat variety Yannong 999. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2018, 48(6): 290-292
- [14] 陈昆松, 李方, 徐昌杰, 张上隆, 傅承新. 改良 CTAB 法用于多年生植物组织基因组 DNA 的大量提取. 遗传, 2004, 26(4): 529-531
- Chen K S, Li F, Xu C J, Zhang S L, Fu C X. An efficient macro-method of genomic DNA isolation from *Actinidia chinensis* leaves. *Hereditas*, 2004, 26(4): 529-531
- [15] 刘太国, 章振羽, 刘博, 高利, 彭云良, 陈万权. 小麦抗条锈病基因 *Yr26* 毒性小种的发现及其对我国小麦主栽品种苗期致病性分析. 植物病理学报, 2015, 45(1): 41-47
- Liu T G, Zhang Z Y, Liu B, Gao L, Peng Y L, Chen W Q. Detection of virulence to *Yr26* and pathogenicity to Chinese commercial winter wheat cultivars at seedling stage. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2015, 45(1): 41-47
- [16] 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
- [17] 王亚琦, 孙子淇, 郑峰, 黄冰艳, 董文召, 汤丰收, 张新友. 作物分子标记辅助选择育种的现状与展望. 江苏农业科学, 2018, 46(5): 6-12
- Wang Y Q, Sun Z Q, Zheng Z, Huang B Y, Dong W Z, Tang F S, Zhang X Y. Current situation and prospect of crop molecular marker-assisted selection breeding. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46(5): 6-12
- [18] Salameh A, Buerstmayr M, Steiner M, Neumayer A, Lemmens M, Buerstmayr H. Effects of introgression of two QTL for *Fusarium* head blight resistance from Asian spring wheat by marker-assisted backcrossing into European winter wheat on *Fusarium* head blight resistance, yield and quality traits. *Molecular Breeding*, 2011, 28(4): 485-494
- [19] 范春捆, 林志珊, 王珂, 张双喜, 杜丽璞, 魏亦勤, 晏月明, 叶兴国. 分子标记辅助选择使得宁春 4 号等大面积推广小麦品种获得白粉病抗性. 科技导报, 2016, 34(2): 305-306
- Fan C K, Lin Z S, Wang K, Zhang S X, Du L P, Wei Y Q, Yan Y M, Ye X G. Molecular marker-assisted selection (Mas) made it possible for wheat varieties such as Ningchun 4 to acquire powdery mildew resistance. *Science and Technology Review*, 2016, 34(2): 305-306
- [20] 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(1): 141-154
- [21] 宋茂兴, 瞿会, 闫伟, 张旷野, 李凤海, 朱敏, 钟雪梅, 王宏伟, 杜万里, 吕香玲. 2 个玉米抗矮花叶病分子标记的有效性评价. 植物遗传资源学报, 2016, 17(3): 555-561
- Song M X, Zhai H, Yan W, Zhang K Y, Li F H, Zhu M, Zhong X M, Wang H W, Du W L, Lv X L. Efficiency evaluation of two molecular markers linked with resistance to maize dwarf mosaic disease. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2016, 17(3): 555-561
- [22] 陈芳, 李欣, 乔麟铁, 李锐, 郭慧娟, 常利芳, 张树伟, 阎晓涛, 畅志坚, 张晓军, 李东方. 抗白粉病基因 *PmCH1357* 相关分子标记验证与评价. 麦类作物学报, 2020, 40(1): 41-48
- Chen F, Li X, Qiao L Y, Li R, Guo H J, Chang L F, Zhang S W, Yan X T, Chang Z J, Zhang X J, Li D F. Evaluation and validation of molecular markers associated with powdery mildew resistance gene *PmCH1357*. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(1): 41-48
- [23] 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
- Han D J, Wang Q L, Zhang L, Wei G R, Zeng Q D, Zhao J, Wang X J, Huang L L, Kang Z S. Evaluation of resistance of current wheat cultivars to stripe rust in Northwest China, North China and the middle and lower reaches of Changjiang river epidemic area. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(14): 2889-2896
- [24] 辛庆国, 殷岩, 刘学卿, 李林志, 赵倩, 姜鸿明, 王江春. 小麦新品种“烟农 999”的特征特性及其选育策略. 中国农学通报, 2019, 35(19): 6-10
- Xin Q G, Yin Y, Liu X Q, Li L Z, Zhao Q, Jiang H M, Wang J C. New wheat variety Yannong 999: characteristics and breeding strategy. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2019, 35(19): 6-10
- [25] 彭红, 吕国强, 王江蓉. 河南省 2015 年小麦主要病害发生特点及原因分析. 中国植保导刊, 2016, 36(4): 29-33
- Peng H, Lv G Q, Wang J R. Characteristics and causes of major wheat diseases in Henan province in 2015. *China Plant Protection*, 2016, 36(4): 29-33