

小麦品种贵农 21 抗条锈病基因的 SSR 标记

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^{* *}

(中国农业大学农业生物技术国家重点实验室/农业部作物基因组学与遗传改良重点开放实验室/北京市作物遗传改良重点实验室/教育部作物杂种优势研究与利用重点实验室,北京 100094)

摘要: 对贵农 21 携带的条锈病 (*Puccinia striiformis* Westend f. sp. *tritici*) 抗性基因进行鉴定和遗传分析,明确了贵农 21 携带 1 个抗条锈病显性单基因,暂命名为 *YrGn21*。采用 F₂ 代抗病分离群体和集群分离分析法 (BSA),建立了与 *YrGn21* 连锁的 11 个微卫星标记 Xcau14、Xwmc49、Xgwm403、Xgdm62、Xwmc272、Xgwm459、Xbarc240、Xbarc187、Xgdm28、Xgwm11 和 Xgwm413,并将 *YrGn21* 定位于小麦 1BS 的近着丝粒区域,与位于 1BS 染色体上的 *Yr26* 基因具有等位性关系,为贵农 21 抗条锈病基因在育种中的利用,进行标记辅助选择和基因累加提供了便利。

关键词: 小麦;贵农 21;抗条锈病基因;微卫星标记

中图分类号: S512

Microsatellite Markers for A Yellow Rust Resistant Gene in Wheat Cultivar Guinong 21

CHENG Ying, SONG Wei, LIU Zhi-Yong, XIE Chao-Jie, NI Zhong-Fu, PENG Hui-Ru, NIE Xiu-Ling, YANG Zuo-Min and SUN Qi-Xin^{*}

(State Key Laboratory of AgroBiotechnology/Key Laboratory of Crop Genomics and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture/Beijing Key Laboratory of Crop Genetic Improvement/Key Laboratory of Crop Heterosis Research and Utilization, Ministry of Education, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: Yellow rust, caused by *Puccinia striiformis* Westend f. sp. *tritici*, is one of the most important diseases of wheat (*Triticum aestivum* L.) worldwide. Breeding for resistance is considered the most economical and effective mean for controlling the disease. Guinong 21, a common wheat cultivar derived from an open pollinated population between common wheat and the F₁ hybrid of *Haynaldia villosa* and *Triticum durum*, provided sound resistance to prevalent Chinese races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* for decades. Genetic analysis indicated that Guinong 21 is carrying a single dominant yellow rust resistance gene, designated as *YrGn21* temporarily. Segregating F₂ progenies of the cross (Guinong 21/704) F₂/Wenmai 8 were used for bulked segregation analysis (BSA). Eleven microsatellite markers, Xcau14, Xwmc49, Xgwm403, Xgdm62, Xwmc272, Xgwm459, Xbarc240, Xbarc187, Xgdm28, Xgwm11 and Xgwm413 were found to be linked to *YrGn21* and all of them were assigned to the same side of gene *YrGn21*. The closest marker Xcau14 was mapped 1.1 cM away from the resistant gene and the furthest marker Xgwm413 was located 7.1 cM to *YrGn21*. Based on the reported genetic and physical maps of microsatellites in wheat, most of these *YrGn21* linked markers have been mapped in the adjacent region of centromere on chromosome 1BS. It had been reported that Xgwm11 and Xgwm413 were linked to yellow rust resistance gene *Yr26*, which was also located on chromosome 1BS. Polymorphisms detected by the 11 *YrGn21* linked markers on a *Yr26* population indicated that same polymorphic fragments could be amplified by 10 out of 11 primers on the resistant plants of *YrGn21* and *Yr26*. It is deduced that *YrGn21* might be an allelic locus of *Yr26* and the 11 close linked markers to the resistant gene (*YrGn21*) established in this research would facilitate

^{*}基金项目:北京市科委重点资助项目(H012010310112);霍英东教育基金优先资助项目(94021);国家高技术研究发展计划(863计划)(2003AA207080)。

作者简介:程颖(1979-),女,山西晋中人,硕士研究生,主要从事植物分子生物学方面的研究。

^{*}通讯作者(Corresponding author):孙其信,教授,博士生导师。E-mail: qxsun62@public.bta.net.cn

Received(收稿日期):2006-01-13; Accepted(接受日期):2006-05-26。

the marker-assisted selection (MAS) and the pyramiding of *YrGn21* in wheat breeding programs.

Key words: Wheat; Guinong 21; Yellow rust resistance gene; Microsatellite marker

条锈病 (*Puccinia striiformis* Westend f. sp. *tritici*) 是小麦的主要病害之一,在世界许多国家和地区均有发生。历史上,条锈病在我国小麦重要产区曾多次流行,并造成不同范围和不同程度的减产,严重影响了我国小麦的安全生产。选育和推广抗条锈病品种是防止条锈病危害、保证小麦稳定增产最经济有效的手段,并且在过去的半个多世纪中卓有成效。但由于条锈病菌生理小种和抗病品种抗病基因的协同进化,以及生产上小麦品种抗源的单一化,导致新的条锈病菌生理小种出现并成为流行优势小种,使原有抗锈品种“丧失”抗性成为感病品种。从1955年至今我国已发生多次主要条锈病菌生理小种变异,尤其是条中32号小种在2001年成为优势小种后^[1],造成四川、云南、陕西、甘肃等省大批生产品种丧失抗性,使我国小麦生产再次面临巨大威胁^[2]。因此,发掘、筛选、鉴定和改良新的“第二线”抗条锈病资源,并对其遗传特点进行深入研究,对于培育新的抗条锈小麦品种,实现抗源轮换、抗源合理布局、抗源多样化和抗源积累,延缓品种抗锈性“丧失”具有重要意义。

DNA分子标记技术已经广泛应用于小麦抗条锈病基因的鉴定和定位。对我国目前流行的条锈病菌优势小种条中32号表现良好抗性的几个抗条锈病基因如 *Yr5*、*Yr10*、*Yr15* 和 *Yr26* 等,已建立了基于 RFLP、RAPD 或 SSR 技术的分子标记^[3],为这些抗锈病基因在小麦育种中的利用、分子标记辅助选择和基因累加奠定了基础。

贵农21是原贵州农学院利用簇毛麦 (*Haynaldia villosa*) 与硬粒小麦 (*Triticum durum*) 杂交, F_1 代自由授粉,之后自交到 F_4 代选育出的普通小麦品种^[4]。自1990年起在全国各地试种,多年来对我国小麦条锈病菌优势生理小种表现良好的抗性^[2,5-7],目前已经在四川、云南、陕西、甘肃等省作为条锈病主要抗源之一进行新品种选育。但目前对于贵农21所携带的抗条锈病基因及其来源仍缺乏明确的认识。本文应用小麦 SSR 标记对来源于贵农21的抗条锈病基因进行了分子标记定位,以期对条锈病基因的分子标记辅助选择、抗条锈病育种及抗病品种合理布局提供依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

供试材料为(贵农21/704) F_2 //温麦8号和92R137/京411//温麦6号/3/2*陕354 F_2 代抗病分离群体。贵农21由原贵州农学院张庆勤教授提供,92R137 (*Yr26*) 由南京农业大学刘大钧教授提供,704、温麦6号、温麦8号、京411和陕354均为高感条锈病菌条中29、31、32号生理小种的普通小麦品种(系)。感病对照品种为燕大1817。

1.2 抗条锈病成株期鉴定

F_2 代分离群体种植于中国农业大学昌平实验站田间,在返青期用扣盆法、在拔节期用注射法2次以条中29、31、32号混合接种,待感病对照品种燕大1817充分发病并大面积传播后,对供试材料记载抗病性,分免疫(0)、近免疫(0:)、高度抗病(1)、中度抗病(2)、中度感病(3)、高度感病(4)6级,并加上“+”、“-”表示轻重程度^[8]。

供试小麦条锈菌生理小种由中国农业科学院植物保护研究所吴立人研究员惠赠。

1.3 基因组DNA提取和抗、感池构建

小麦基因组DNA提取参照Rogers和Bendich的CTAB抽提法^[9]。从 F_2 抗感分离群体中选取10株抗病株DNA、10株感病株DNA,分别等量混合建立抗病池和感病池^[10]。

1.4 SSR引物、PCR扩增和扩增产物检测

SSR引物分别根据Röder等^[11]、Pestsova等^[12]、Eujayl等^[13]和Song等^[14]报道的引物序列合成。PCR反应在Biometra T1 Thermocycler上进行。反应体积为10 μ L(含10 \times buffer 1 μ L, 15 mmol/L MgCl₂ 1 μ L, 2 mmol/L dNTP 1 μ L, 20 ng/ μ L引物 1 μ L, 1 U *Taq* 酶, 去离子水 3.875 μ L, 20 ng/ μ L 基因组DNA 2 μ L)。扩增程序为94 变性 3 min; 94 变性 1 min, 50、55 或 60 复性 1 min, 72 延伸 2 min, 45 个循环; 72 延伸 10 min。扩增产物用5%变性聚丙烯酰胺凝胶或8%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,经硝酸银染色后观察照相。

1.5 遗传距离估算和连锁分析

用Mapmaker EXP 3.0b软件计算标记与抗条锈病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) 构建该基因的分子标记连锁图谱。

1.6 基因的染色体定位

根据 Sourdille 等^[15]报道的小麦微卫星标记缺失系物理定位结果,结合现已发表的小麦微卫星标记遗传图谱^[11,14],对与抗病基因连锁的标记位点进行染色体或染色体臂定位,从而确定基因的染色体位置。

2 结果与分析

2.1 抗性鉴定和遗传分析

田间成株期鉴定结果表明,在 94 株中,69 株抗

病(均为 0 级),25 株感病(均为 4 级)。经卡方测验, $0.1276 < \chi^2_{0.05} = 3.84$,符合 3:1 的显性单基因分离规律。说明该分离群体中含有 1 个来自小麦品种贵农 21 的抗条锈病显性单基因,暂命名为 *YrGn21*。

2.2 *YrGn21* 的 SSR 标记与定位

利用 BSA 法,用 1 856 对小麦微卫星引物在抗病池和感病池之间进行多态性分析,对筛选到的多态性引物进行小群体验证,最终获得 11 个与 *YrGn21* 连锁的 SSR 标记,其中 Xcau14、Xbarc187、Xbarc240、Xgdm28、Xgwm11 和 Xgwm413 为共显性标记(图 1-a); Xwmc49、Xgwm403、Xgdm62、Xwmc272 和 Xgwm459 为排斥型标记(图 1-b)。

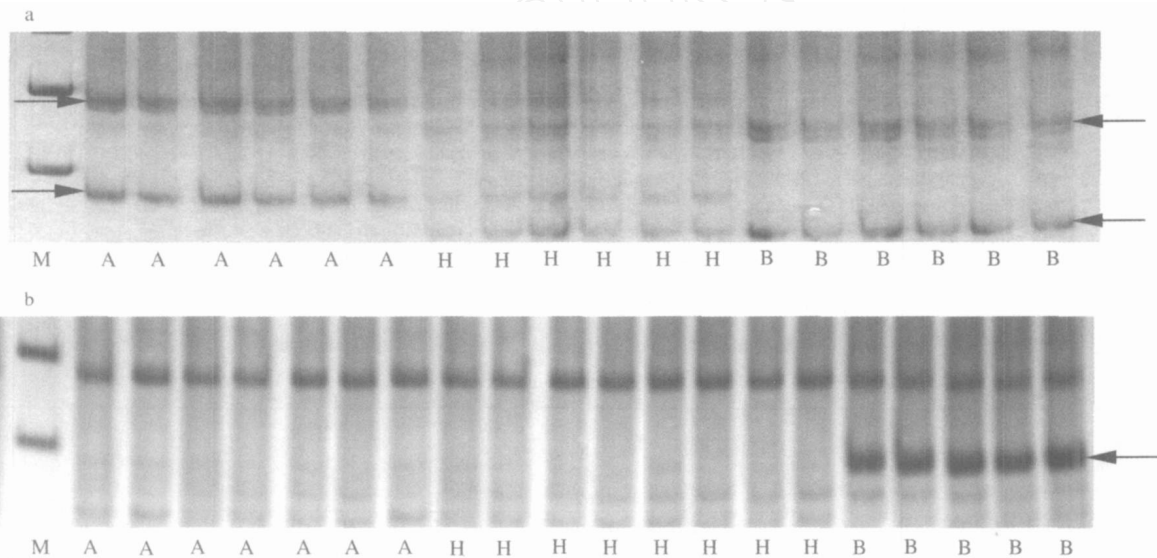


图 1 引物 BARC240(a) 和 GDM62(b) 在 *YrGn21* 基因 F_2 抗病分离群体上的扩增结果

Fig. 1 Amplification results of BARC240 (a) and GDM62 (b) on F_2 population of *YrGn21*

8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶,箭头所示为多态性 DNA 片段。M: DNA marker; A (RR): 纯合抗病株; H (Rr): 杂合抗病株; B (rr): 感病株。
Separated on 8% non-denaturing polyacrylamide gels; arrows indicate polymorphic DNA fragments. M: DNA molecular weight marker; A (RR): homozygously resistant plants; H (Rr): heterozygously resistant plants; B (rr): susceptible plants.

部分与抗条锈基因连锁的 SSR 标记在(贵农 21/704) F_2 // 温麦 8 号和 92R137/京 411//温麦 6 号/3/2^{*} 陕 354 两个 F_2 代抗病分离群体抗病株和感病株上的检测结果如图 2 所示。如引物 GWM11、CAU14 和 GWM413 在纯合抗病株中可以扩增出与抗病基因连锁的特异带;引物 GDM62 和 WMC49 扩增出与感病基因连锁的特异带。

利用这些连锁标记进一步对 F_2 群体 94 个单株进行分析,以确定抗条锈病基因 *YrGn21* 与标记位点之间的连锁关系,所有标记引物对群体的扩增结果见表 1。用 Mapmaker EXP3.0b 软件对抗条锈病基因

YrGn21 与 SSR 标记位点连锁分析结果表明,这些标记均位于该基因的一侧,最近的标记 Xcau14 与 *YrGn21* 之间的遗传距离为 1.1 cM,最远的标记 Xgwm413 与该基因之间的遗传距离为 7.1 cM(图 3)。根据已经发表的小麦微卫星标记遗传图谱和中国春缺失系物理定位结果可知,Xwmc49、Xgwm403、Xbarc240、Xbarc187、Xgdm28、Xgwm11 和 Xgwm413 均被定位在小麦 1B 染色体上,且其中大部分标记位点位于 1BS 的着丝粒附近,因此可以推断抗条锈病基因 *YrGn21* 也位于 1BS 的近着丝粒区域。

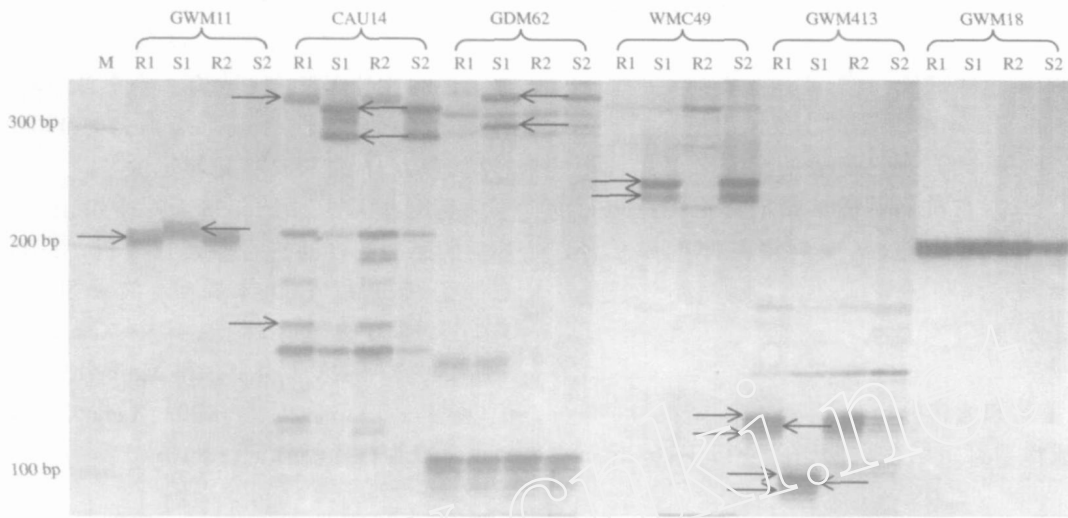


图2 SSR引物 GWMI1、CAUI4、GDM62、WMC49、GWM413、GWM18 在 YrGn21 和 Yr26 的抗病株、感病株中的扩增结果
 Fig. 2 Polymorphic DNA fragments amplified by SSR primers GWMI1, CAUI4, GDM62, WMC49, GWM413, GWM18 in resistant and susceptible individuals of YrGn21 and Yr26
 5%变性聚丙烯酰胺凝胶,箭头所示为多态性DNA片段。
 M: DNA marker; R1: YrGn21 的抗病株; S1: YrGn21 的感病株; R2: Yr26 的抗病株; S2: Yr26 的感病株。
 Separated on 5% denaturing polyacrylamide gels; arrows indicate polymorphic DNA fragments. M: DNA molecular weight marker; R1: resistant individual of YrGn21; S1: susceptible individual of YrGn21; R2: resistant individual of Yr26; S2: susceptible individual of Yr26.

表1 连锁标记引物对 YrGn21 基因 F₂ 抗病分离群体的扩增结果统计

Table 1 Amplification results of linked markers on F₂ population of YrGn21

| 抗病性 Resistance | 株数 No. of plants | 标记基因型 Marker genotype | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|---------------------|-----------------------|----|----|-----------------------------|----|----|--------------------|----|----|----------|----|----|--------|----|----|--------------------|----|----|---------|----|----|
| | | Xcau14 | | | Xwmc49 Xgwm403 Xgdm62 | | | Xwmc272 Xgwm459 | | | Xbarc240 | | | Xgwm11 | | | Xbarc187 Xgdm28 | | | Xgwm413 | | |
| | | A | H | B | A | H | B | A | H | B | A | H | B | A | H | B | A | H | B | A | H | B |
| 抗病 Resistant | 69 | 26 | 43 | 0 | 26 | 43 | 0 | 26 | 43 | 0 | 26 | 43 | 0 | 26 | 43 | 0 | 27 | 42 | 0 | 27 | 42 | 0 |
| 感病 Susceptible | 25 | 0 | 2 | 23 | 1 | 2 | 22 | 1 | 3 | 21 | 1 | 4 | 20 | 1 | 4 | 20 | 1 | 4 | 20 | 2 | 4 | 19 |

3 讨论

3.1 贵农 21 抗条锈病基因的抗病性

条锈抗源贵农 21 是通过簇毛麦和硬粒小麦杂交, F₁ 代开放授粉时, 又接受了普通小麦的花粉, 选育出的普通小麦抗病品系^[4], 其中贵农 21 和贵农 22 为姊妹系, 多年来对我国优势白粉病菌和条锈病菌优势小种表现良好的抗性, 作为抗源在全国各地广泛利用。王凤乐等^[5]通过基因推导, 指出贵农 21 和贵农 22 可能含有 Yr10 基因。而曹张军等^[16]研究表明, 贵农 22 有 3 对独立遗传的显性抗条锈基因 YrGui1、YrGui2 和 YrGui3, 并不具有 Yr10。贵农 22 被证明是普通小麦-簇毛麦 6A(6V) 异代换系^[17], 但任明见等^[18]指出贵农 21 具有 2 对独立的显性抗白粉病基因, 其中之一与 Pm21 相同。可见贵农 21 系

谱来源比较复杂, 其条锈病抗性的遗传组成及来源一直没有明确的结论。本研究发现(贵农 21/704) F₂/温麦 8 号 F₂ 抗条锈病分离群体对小麦条锈病菌的抗感分离比例符合 3:1 的显性单基因分离规律, 表明该分离群体中含有 1 个来源于贵农 21 的显性抗条锈病单基因, 暂命名为 YrGn21。

3.2 YrGn21 的分子标记定位及其与 Yr26 的关系

通过 SSR 分子标记定位, 将来源于贵农 21 的抗条锈病基因 YrGn21 定位于 1BS 染色体近着丝粒区域, 与 11 个微卫星标记 Xcau14、Xwmc49、Xgwm403、Xgdm62、Xwmc272、Xgwm459、Xbarc240、Xbarc187、Xgdm28、Xgwm11 和 Xgwm413 连锁。已知 SSR 标记 Xgwm11、Xgwm18 和 Xgwm413 与抗条锈病基因 Yr26 呈连锁关系^[19]。为了明确来源于贵农 21 的抗条锈病基因 YrGn21 与来源于南京农业大学的 92R055、

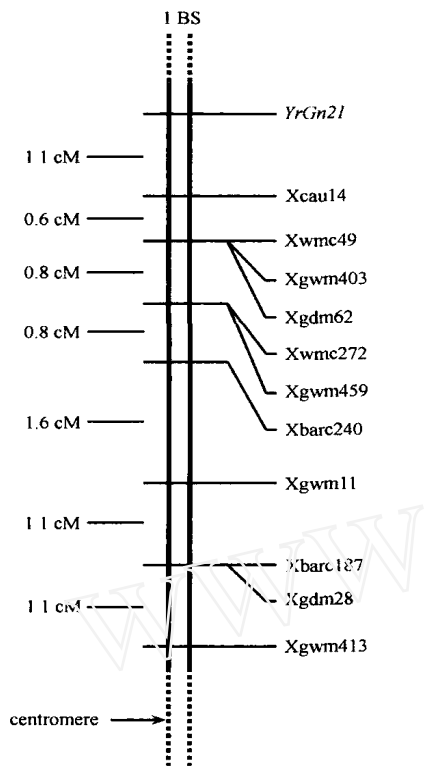


图 3 来源于贵农 21 的抗条锈病基因 *YrGn21* 微卫星标记连锁图谱
Fig. 3 Linkage map of *YrGn21* in relation to microsatellite markers on chromosome 1B in wheat

92R137等品系含有的 *Yr26* 的可能关系,采用本研究建立的 *YrGn21* 的 11 个 SSR 标记和 Xgwm18,对含有 *YrGn21* 与 *Yr26* (92R137/京 411/3/温麦 6 号/4/2 * 陕 354) 基因 2 个分离群体中的抗病和感病植株进行了比较分析。结果发现,除引物 WMC49 外,其余多态性引物在 *YrGn21* 与 *Yr26* 的抗病材料上扩增出相同的与抗条锈病基因连锁的多态性带,表明贵农 21 抗源亲本与 *Yr26* 基因载体品种在抗锈病基因所在的对应染色体区域存在很高的一致性,具有非常相似的基因组构成;但由于 2 个群体中所用的感病亲本不同,个别多态性位点在 2 个分离群体的感病植株中存在一定的差异,如 Xgwm11 和 Xgwm413。Xgwm18 在 Ma 等^[19]的 *Yr26* 群体中表现抗感多态性,但在本研究的两个群体中均未检测到抗感植株间的差异,这可能与定位群体间所用的感病性亲本不同有关。贵农 21 和 *Yr26* 载体品种 92R137 等对我国目前主要优势条锈病菌均表现抵抗^[6],通过多小种鉴定的基因推导目前仍无法区分其异同。据此推测,贵农 21 来源的 *YrGn21* 很可能是与 *Yr26* 等位

的抗条锈病基因。

目前已知定位于 1B 染色体上的抗条锈病基因有 *Yr3a*、*Yr3b*、*Yr3c*、*Yr10*、*Yr15*、*Yr21*、*Yr24*、*Yr26*、*Yr29* 及 *YrH52*^[3],其中 *Yr10*、*Yr15*、*Yr24* 和 *Yr26* 对我国条锈病优势小种条中 32 号具有良好的抗性。*Yr10* 来源于普通小麦 PII78383^[20],*Yr15* 来源于野生二粒小麦^[21],*Yr26* 来源于圆锥小麦^[19],*Yr24* 来源于硬粒小麦^[22]。但 *Yr24* 可能与 *Yr26* 具有等位关系 (McIntosh,夏先春,2005,私人通讯)。这些主效抗条锈病基因均已经建立了 DNA 分子标记,为其在育种中的分子标记辅助选择和抗病基因积聚奠定了基础。本研究通过对贵农 21 来源的抗条锈病基因进行分子标记定位,明确了其所在的染色体位置,及其与已知抗条锈病基因 *Yr26* 的关系,为更好地利用这一优良抗源提供了理论依据。

贵农 21 和 *Yr26* 作为条锈病的优良主效抗病基因在全国小麦育种单位均有大量的使用,部分育成品种已经在生产上推广应用,为控制条锈病的危害发挥了重要作用。但由于二者之间可能的等位性,应警惕抗源单一化的潜在危险,加大使用其他抗条锈病基因的力度,使育成品种实现抗源(抗病基因)多样化,减小对条锈病菌的选择压力,延缓新的毒性优势生理小种产生和流行速度,延长抗病性品种的使用年限。

4 结论

通过对贵农 21 携带的抗条锈病基因进行鉴定、遗传分析和微卫星分子标记定位,明确了贵农 21 携带 1 个抗条锈病显性单基因,建立了与其连锁的微卫星标记,进而将该抗条锈病基因定位于小麦 1BS 的 near centromere 区域,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。

致谢:感谢原贵州农学院张庆勤教授和南京农业大学刘大钧教授分别提供贵农 21 和 92R137 抗源;中国农业科学院植物保护研究所吴立人研究员惠赠供试小麦条锈菌条中 29、31、32 号生理小种。

References

- [1] Wan A-M (万安民), Wu L-R (吴立人), Jia Q-Z (贾秋珍), Jin S-L (金社林), Li G-B (李高宝), Wang B-T (王保通), Yao G (姚革), Yang J-X (杨家秀), Yuan Z-Y (原宗英), Bi Y-Q (毕云青). Pathogenic changes of stripe rust fungus of wheat in China during 1997-2001. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 2003, 33(3): 261-

- 266 (in Chinese with English abstract)
- [2] Yang Z-M (杨作民), Xie C-J (解超杰), Sun Q-X (孙其信). Situation of the sources of stripe rust resistance of wheat in the post-CY32 era in China. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(2): 161-168 (in Chinese with English abstract)
- [3] McIntosh R A, Yamazaki Y, Devos KM, Ubcovsky D J, Rogers W J, Appels R. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Pogna N E, Roman O M, Pogna E A, Galterio G eds. Proc 10th Int Wheat Genet Symp. Rome, Italy: Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura, 2003, Vol. 4. pp 108-124
- [4] Zhang Q-Q (张庆勤), Zhang L-Y (张立异), Zhu W-H (朱文华), Xie S-X (谢水仙). Utilization of *Haynaldia villosa* (L.) Shur. in resistance breeding in wheat. *Acta Phytophylacica Sin* (植物保护学报), 1998, 25(1): 41-45 (in Chinese with English abstract)
- [5] Wang F-L (王凤乐), Wu L-R (吴立人), Xie S-X (谢水仙), Wan A-M (王安民). Postulation of genes and adult resistance to stripe rust of Chinese important wheat resistance resources. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 1994, 24(2): 175-180 (in Chinese with English abstract)
- [6] Cao S-Q (曹世勤), Jin S-L (金社林), Jin M-A (金明安), Jia Q-Z (贾秋珍), Li J-P (李继平). Identification of wheat varieties (lines) for resistance to stripe rust in 1994-2002. *J Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2003, 4(2): 119-122 (in Chinese with English abstract)
- [7] Zhou X-C (周祥椿), Du J-Y (杜久元), Lu Q-L (鲁清林). Study on selection of resistance sources to stripe rust and gene bank setup for stripe rust-resistant wheat breeding. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2005, 25(1): 6-12 (in Chinese with English abstract)
- [8] McIntosh R A, Wellings C R, Park R F. Wheat rusts: an atlas of rust genes. East Melbourne, Australia: CSIRO Publication, 1995
- [9] Rogers S O, Bendich A J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Mol Biol*, 1985, 5: 69-76
- [10] Michelmore R W, Paran I, Kesseli R V. Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregating population. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88(21): 9828-9832
- [11] Röder M S, Körzun V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier M, Leroy P, Ganal M W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, 149: 2007-2023
- [12] Pestsova E, Ganal M W, Roder M S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome*, 2000, 43: 689-697
- [13] Eujayl I, Sorrells M E, Baum M, Wölters P, Powell W. Isolation of EST-derived microsatellite markers for genotyping the A and B genomes of wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 399-407
- [14] Song Q J, Shi J R, Singh S, Fickus E W, Costa J M, Lewis J, Gill B S, Ward R, Cregan P B. Development and mapping of microsatellite (SSR) markers in wheat. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(3): 550-560
- [15] Sourdille P, Singh S, Cadalen T, Brown Guedira GL, Cay G, Qi L L, Gill B S, Dufour P, Murigneux A, Bernard M. Microsatellite-based deletion bin system for the establishment of genetic-physical map relationships in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Funct Integr Genomics*, 2004, 4: 12-25
- [16] Cao Z J (曹张军), Jing J-X (井金学), Wang M-N (王美南), Xu Z-B (徐智斌), Shang H-S (商鸿生), Li Z-Q (李振岐). Analysis of stripe rust resistance inheritance of wheat cultivar Guinong 22. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 2004, 24(6): 991-996 (in Chinese with English abstract)
- [17] Ma J-X (马渐新), Zhou R-H (周荣华), Jia J-Z (贾继增). Identification of wheat *Haynaldia villosa* substitution lines conferring resistance to powdery mildew using genomic *in situ* hybridization (GISH) and RFLP markers. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 1997, 24(5): 447-452 (in Chinese with English abstract)
- [18] Ren M J (任明见), Zhu W-H (朱文华), Zhang Q-Q (张庆勤). Analysis of resistance gene of the new wheat sources—Guinong 21 to powdery mildew. *Seed* (种子), 1999(6): 14-16 (in Chinese with English abstract)
- [19] Ma J X, Zhou R H, Dong Y S, Wang L F, Wang X M, Jia J Z. Molecular mapping and detection of the yellow rust resistance gene *Yr26* in wheat transferred from *Triticum turgidum* L. using microsatellite markers. *Euphytica*, 2001, 120: 219-226
- [20] Wang L, Ma J, Zhou R, Wang X, Jia J Z. Molecular tagging of the yellow rust resistance gene *Yr10* in common wheat, P. I. 178383 (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2002, 124: 71-73
- [21] Sun G L, Fahima T, Kora A B, Turpeiner K, Gama A, Ronin Y I, Nevo E. Identification of molecular markers linked to the *Yr15* stripe rust resistance gene of wheat originated in wild emmer (*Triticum dicoccoides*). *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 622-628
- [22] McIntosh R A, Lagudah E S. Cytogenetical studies in wheat. Gene *Yr24* for resistance to stripe rust. *Plant Breed*, 2000, 119: 81-83