

# DNA 分子标记技术在小麦遗传育种中的应用综述

周喜旺<sup>1</sup>, 刘鸿燕<sup>1</sup>, 王娜<sup>1</sup>, 南海<sup>1</sup>, 赵尚文<sup>1</sup>, 魏志平<sup>1</sup>, 岳维云<sup>1</sup>, 张耀辉<sup>1</sup>, 宋建荣<sup>1</sup>, 曹世勤<sup>2</sup>

(1. 甘肃省天水市农业科学研究所, 甘肃 天水 741001; 2. 甘肃省农业科学院植物保护研究所, 甘肃兰州 730070)

**摘要:** 在简述 DNA 分子标记的种类和特点的基础上, 综述了分子标记技术在小麦遗传育种研究中主要用于遗传图谱构建、基因标记和定位、品种鉴定和指纹图谱绘制、物种亲缘关系和遗传多样性研究及分子标记辅助育种等方面的现状, 并对分子标记技术的发展和前景进行了展望。

**关键词:** DNA 分子标记; 小麦; 遗传育种; 综述

**中图分类号:** S512.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-1463(2017)05-0064-05

[doi:10.3969/j.issn.1001-1463.2017.05.021](https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-1463.2017.05.021)

## Application Review of DNA Molecular Markers Technique in Wheat Genetic Breeding

ZHOU Xiwang<sup>1</sup>, LIU Hongyan<sup>1</sup>, WANG Na<sup>1</sup>, NAN Hai<sup>1</sup>, ZHAO Shangwen<sup>1</sup>, WEI Zhiping<sup>1</sup>, YUE Weiyun<sup>1</sup>, ZHANG Yaohui<sup>1</sup>, SONG Jianrong<sup>1</sup>, CAO Shiqin<sup>2</sup>

(1. Institute of Agricultural Science of Tianshui, Tianshui Gansu 741001, China; 2. Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

**Abstract:** The types and characteristics of DNA molecular markers were briefly introduced in this paper, while it emphatically illustrated construction of genetic map, mapping of gene, identification of varieties and construction of fingerprinting, genetic relationship and diversity and molecular marker-assisted selection in wheat genetic breeding. Then, the future development and application prospects of DNA molecular markers were prospected.

**Key words:** DNA molecular marker; Wheat; Genetic breeding; Review

小麦是世界上最重要的粮食作物之一。长期以来, 由于病虫害、不良气候等因素严重制约着小麦的高产稳产, 加之小麦常规育种周期技术改进不大, 效率较低, 小麦育种水平难有突破性提高, 育种进程缓慢。随着分子生物学的发展, 分子标记技术在小麦遗传育种研究中发挥着重要作用, 成为国内外近年来的研究热点, 在发达国家应用日益广泛<sup>[1]</sup>。我们在简述 DNA 分子标记的种类和特点的基础上, 重点阐述了分子标记技术在小麦遗传育种研究中主要应用于遗传图谱构建、

基因标记和定位、品种鉴定和指纹图谱绘制、物种亲缘关系和遗传多样性研究及分子标记辅助育种等方面的现状, 并对分子标记技术的发展和前景进行了展望。

### 1 DNA 分子标记的种类和特点

DNA 分子标记技术兴起于 20 世纪 80 年代, 随着分子生物学技术的不断发展和完善, 到 21 世纪初, 已经成为应用十分广泛而且比较成熟的技术。根据 DNA 检测方法的不同可以将 DNA 标记分为 4 类: 一是基于分子杂交为基础的分子标记

收稿日期: 2017-02-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(31360433, 31560504); 甘肃省科技支撑计划-农业类项目(1504NKCE115)。

作者简介: 周喜旺(1977—), 女, 甘肃静宁人, 助理研究员, 硕士, 主要从事冬小麦育种研究工作。联系电话: (0)13739381152。E-mail: zhouxwang1208@163.com。

通信作者: 宋建荣(1963—), 男, 甘肃天水人, 研究员, 主要从事冬小麦育种研究工作。E-mail: tskd228202@163.com。

技术,主要有 RFLP (限制性片段长度多态性)和 VNTR(数目可变串联重复多态性);二是以 PCR 为基础的分子标记技术,包括随机引物 PCR 和特异引物 PCR,主要有 RAPD(随机扩增多态性 DNA)、STS(序列标签位点)、SSR(简单序列重复)、SCAR(序列特征化扩增区域)、SPAR(单引物扩增反应)、SSCP(DNA单链构象多态性)、RGAP(抗病基因同源序列法);三是限制性内切酶和 PCR 相结合的技术,主要有 AFLP(扩增片段长度多态性)和 CAPS(酶切扩增多态性序列);四是以单个核苷酸变异为核心的标记,主要有 SNP(单核苷酸多态性)标记。

DNA 分子标记具有许多优点:一是可以利用动植物各个发育时期的个体、组织以及器官做材料进行检测,不受环境条件的限制;二是检测数量多,可以覆盖整个基因组;三是标记比较稳定,多态性高。这些优点使得 DNA 分子标记技术能够得到广泛的应用。目前在小麦遗传育种研究中应用较广泛的有 RAPD、AFLP、RFLP、SSR 和 RGAP 等。

## 2 分子标记在小麦遗传育种中的应用

### 2.1 遗传图谱的构建

遗传图谱(Genetic map)是通过遗传重组交换结果进行连锁分析得到的基因在染色体上相对位置的排列图,是植物遗传育种及分子克隆等应用研究的理论依据和基础。高密度的遗传连锁图谱是遗传学家所追求的理想图谱,也是分子标记辅助选择育种的前提和基础。将分子标记应用于遗传图谱的构建是遗传界的又一重大进展。分子标记出现前,小麦没有一个较为完整的遗传连锁图,20世纪80年代以来,分子标记技术的迅速发展大大促进了遗传图谱的构建。小麦的 RFLP 连锁图目前主要有两套<sup>[2]</sup>:一套为英国剑桥实验室绘制,该图谱标记已有 500 多个,平均每条染色体上有 25 个;另一套为美国康耐尔大学与法国等合作绘制,标记数 850 多个,已较为饱和。Marino 等<sup>[3]</sup>绘制了小麦第 6 部分同源群染色体 RFLP 连锁图,将 76 个位点标定在相应染色体上;Röder 等<sup>[4]</sup>用 230 个 SSR 引物对普通小麦扩增出 279 个条带,其中 80%有特异性,分别定位到 RFLP 连锁图中,其中 A 组 93 个, B 组 115 个, D 组 71 个;贾继

增等<sup>[5]</sup>报道了小麦第 6 部分同源群 RFLP 连锁图,82 个位点被绘制在连锁图上,其中 28 个在染色体 6A 上,28 个在染色体 6B 上,26 个在染色体 6D 上;Somers 等<sup>[6]</sup>将 4 个作图群体的结果整合到一起,绘制了包含 1235 个 SSR 标记、全长 2569 cM 的遗传连锁图谱;Yu 等<sup>[7]</sup>将 90 对 EST-SSR 引物的 149 个位点整合到了国际小麦作图计划“Opa-ta85 × W7984”作图群体遗传框架图上,并利用缺体—四体定位了 80 对 EST-SSR 引物的 104 个位点;Gao 等<sup>[8]</sup>利用小麦 3 个作图群体将 88 个引物的 101 个位点定位于硬粒小麦的 20 个染色体,并进一步将这些标记定位到已有的 450 个 SSR 位点的小麦遗传图谱上。随着多种标记的不断添加和定位,小麦分子遗传图谱正日渐趋于饱和。

高密度分子连锁图的绘制反过来也为筛选与目的基因紧密连锁的分子标记提供了良好开端,极大地提高了筛选效率<sup>[9]</sup>。Tixier 等<sup>[10]</sup>利用品种间分子标记图谱分析了来自小麦品种 Courtot 和中国春的双单倍体群体,找到了 1 个与可杂交性相关的与 RFLP 标记 Xjba367-5B 相邻的主要数量性状位点(QTL)和两个额外位点;Sourdille 等<sup>[11]</sup>基于一个构建好的含 380 个标记的分子连锁图,对 Courtot—中国春的双单倍体群体进行鉴定,找到了 2 个与抽穗时间和光周期反应相关的数量性状位点。

### 2.2 对性状和基因进行标记和定位

基因定位是筛选与目标基因紧密连锁的遗传标记,它是基因图位克隆和分子辅助选择育种的前提。近年来,国内外开展了许多小麦抗病虫、品质性状及农艺性状的基因定位研究。近等基因系(Near Isogenic Lines -NIL)分析法和集团分组分析法(Bulked Segregation Analysis -BSA)是对质量性状基因进行快速标记和定位的有效方法<sup>[12]</sup>。用 NIL 和 BSA 筛选出的分子标记通过进一步检测和连锁分析,可以确定它与目标基因是否连锁及连锁的紧密程度;数量性状基因位点作图常用的方法有区间作图法、多元回归法、精确作图法、标定回归法及用已知完整连锁图作图法等<sup>[13]</sup>。目前,在小麦上已经有不少基因和重要性状被标记和定位到相应染色体上,其中大部分是抗性基因,抗病基因如抗白粉病、条锈病、黄矮病、赤霉病

等<sup>[14-19]</sup>, 抗虫基因如抗线虫、抗蚜虫等<sup>[20-21]</sup>。近年来一些控制小麦品质和其它农艺性状的数量性状位点研究成为热点, 如蛋白质含量、淀粉含量、Zeleny 沉降值、面粉颜色、株高及抗穗发芽等<sup>[22-29]</sup>。

### 2.3 鉴定品种和绘制指纹图谱

品种指纹图谱(finger-print)是指能够鉴别生物个体之间差异的电泳图谱。目前主要有 2 种指纹图谱, 一种是较早研究的蛋白质电泳指纹图谱, 另一种是 20 世纪 90 年代后发展起来的 DNA 指纹图谱。目前用作 DNA 指纹图谱的标记主要有 RFLP、小卫星 DNA、AFLP、RAPD、SSR 等。与蛋白质电泳指纹图谱相比, DNA 指纹图谱具有多态性丰富、分辨率高、稳定性强等优点。Vaccino 等<sup>[30]</sup>利用 RFLP 技术, 用 2 个特异性的麦谷蛋白和麦醇溶蛋白基因探针, 将 54 个意大利普通小麦品种区分开; Law 等<sup>[31]</sup>对英国过去 60 a 普遍种植的 55 个小麦品种进行了 AFLP 分析, 研究结果表明 AFLP 非常适合于绘制小麦品种指纹图谱和鉴定品种真实性及纯度。李宏博等<sup>[32]</sup>利用 42 个 SSR 标记对 2009—2013 年河北省区域试验的 70 份小麦品种(系)进行了 DNA 指纹图谱构建和遗传差异分析, 为河北小麦品种改良和种质资源创新提供了依据。李莉等<sup>[33]</sup>以山东省 41 份小麦种质资源为材料, 通过 SSR 标记对其进行了 DNA 指纹数据库的构建, 为山东省小麦遗传资源的收集、保存、分类及核心种质的建立等研究提供了可靠信息。如果 DNA 指纹图谱技术能进一步简化步骤, 降低成本, 实现自动化, 一定可在小麦科研与生产上发挥更大的作用。

### 2.4 研究近缘种属间遗传进化关系和品种间遗传多样性

分子标记已广泛地应用于物种系统演化及种间亲缘关系分析, 这类研究有助于弄清一些物种种属的分类地位和起源, 同时也有利于指导育种工作<sup>[34]</sup>。Wei 等<sup>[35]</sup>用 30 个随机引物对小麦族内代表 8 个不同属的 22 个物种进行了分析, 获得了 29 个属特异和 11 个物种特异片段, 阐明了各属各物种间亲缘关系远近, 与染色体配对、同工酶和 DNA 测序获得的结果一致。近年来微卫星标记越来越多地被用于小麦遗传多样性研究和品种鉴定。

Sun 等<sup>[36]</sup>用 RAPD 和 SSR 技术研究四倍体披碱草的群体分化, 证明 SSR 比 RAPD 多态更丰富, 更有效; Stachel 等<sup>[37]</sup>用微卫星标记成功地分析了起源于 3 个农业生态区的 60 个小麦种植品种的遗传多样性; 郝晨阳等<sup>[38]</sup>对我国西北春麦区 56 份小麦育成品种利用 AFLP 分子标记技术进行遗传多样性分析, 得知依据 AFLP 数据的类群划分结果与品种的亲缘系谱关系基本一致, 表明 AFLP 技术用于种质鉴定和遗传多样性研究是有效可取的。SNP (Single Nucleotide Polymorphism) 是普遍存在于生物基因组中的一种新型分子标记, 具有在基因组中数量最多、分布密度高、无需电泳、可高通量自动化检测等优点<sup>[39]</sup>。曹廷杰等<sup>[40]</sup>利用 Illumina iSelect 90 k SNP 标记对 96 个河南省 2000—2013 年审定的小麦品种的遗传多样性和遗传基础进行分析, 发现小麦品种间的遗传相似性仍然很高, 并且有逐年增加的趋势。陈广凤等<sup>[41]</sup>利用 Illumina iSelect 90 k 基因芯片对中国冬麦区 205 份小麦自然群体进行遗传多样性分析, 检测到 32 432 个具有多态性的位点, 得到 64 864 个等位变异, SNP 的多态性位点平均值 0.26, 表明中国冬麦区的小麦遗传多样性丰富。

### 2.5 分子标记辅助育种

分子标记辅助育种技术利用与目标性状紧密连锁的分子标记, 在早代对目标基因的转移进行准确、稳定的选择, 并且克服隐性基因再度利用时识别的困难, 从而加速育种进程, 提高育种效率。近年来, 利用分子标记辅助选择手段进行的抗病品种选育已在抗小麦条病锈、白粉病和叶锈病品种中取得显著成绩。王竹林等<sup>[42]</sup>利用与 Pm4 基因紧密连锁的 STS470 分子标记, 对 7 个小麦品种间的 6 个杂交组合 F<sub>3</sub> 代单株进行分子标记检测, 并结合田间抗性鉴定筛选出抗病单株 14 个; 曾祥艳等<sup>[43]</sup>通过复合杂交和分子标记辅助选择, 选育出聚合了 3~5 个抗病基因的兼抗白粉、条锈和黄矮病的冬性小麦新种质和春性小麦新种质; 高安礼等<sup>[44]</sup>利用与小麦抗白粉病基因 Pm2、Pm4a 和 Pm21 紧密连锁的 PCR 标记, 复合杂交后代经 3 轮分子标记选择, 得到了一批聚合有 Pm2、Pm4a、Pm21 3 个基因的抗病植株; 姚宏鹏等<sup>[45]</sup>利用 Lr10、Lr24、Lr34、Lr37 和 Lr38 的分子标记对获

得的杂交优势 F2 代材料进行选择, 筛选出聚合目的基因的中间材料 47 份, 提高了目的基因选择的准确度, 加速了育种进程。

### 3 展望

分子标记技术已成为小麦遗传育种研究的重要工具, 虽然在应用上还存在一些不足之处, 但与其他传统标记方法相比有着无可替代的优越性。随着分子生物学技术的快速发展, 已有的分子标记技术也将会得到改良和完善, 达到更加准确、经济和快捷的检测目的。目前, 小麦 SNP 标记已广泛应用于小麦遗传图谱的构建、DNA 指纹分析、群体结构、遗传多样性及关联分析等诸多领域, 其高效快速高通量的检测方法, 不仅可以极大地缩短检测时间, 减少人工成本, 还能够达到精确定位的要求, 在小麦研究中由 9K、90K 快速发展到 660K<sup>[46]</sup>, 这将为小麦分子育种带来新的飞跃。基于功能性 SNP 位点, 开发与基因功能相关的分子标记将是未来分子标记的发展方向<sup>[47]</sup>。

### 参考文献:

- [1] GUPTA P K, LANGRIDGE P, MIR R R. Marker-assisted wheat breeding: present status and future possibilities[J]. *Molecular Breeding*, 2010, 26(2): 145-161.
- [2] 王长有, 吉万全, 薛秀庄. 分子标记技术在小麦遗传育种中的应用现状[J]. *麦类作物学报*, 2000, 20(4): 75-80.
- [3] MARINO C L, TULEEN N A, HART G E, *et al.* Molecular genetic maps of the group 6 chromosomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. Em. Thell.)[J]. *Genome*, 1996, 39(2): 359-366.
- [4] RÖDER M S, KORZUN V, WENDEHAKE K, *et al.* A microsatellite map of wheat[J]. *Genetics*, 1998, 149(4): 2007-2023.
- [5] 贾继增, GALE M D. 小麦染色体第六部分同源群 RFLP 连锁图绘制[J]. *中国科学(B 辑)*, 1994, 24(12): 1281-1289.
- [6] SOMERS D J, ISAAC P, EDWARDS K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109(6): 1105-1114.
- [7] YU J K, DAKE T M, SINGH S, *et al.* Development and mapping of EST-derived simple sequence repeat markers for hexaploid wheat [J]. *Genome*, 2004, 47(47): 805-818.
- [8] GAO L F, JING R L, HUO N X, *et al.* One hundred and one new microsatellite loci derived from ESTs (EST-SSRs) in bread wheat.[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108(7): 1392-1400.
- [9] 李红霞. 粘类小麦雄性不育恢复基因的遗传分析及 RAPD 标记[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2005.
- [10] TIXIER M H, SOURDILLE P, CHARMET G, *et al.* Detection of QTLs for crossability in wheat using a double-haploid population[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97(7): 1076-1082.
- [11] SOURDILLE P, SNAPE J W, CADALEN T, *et al.* Detection of QTLs for heading time and photoperiod response in wheat using a doubled-haploid population [J]. *Genome*, 2000, 43(3): 487-494.
- [12] 邓怀, 余懋群. 小麦分子标记及其在遗传育种研究中的应用[J]. *世界科技研究与发展*, 2002, 24(2): 37-43.
- [13] 马翎健. 光周期敏感小麦雄性不育系 A31 育性转换机制研究及光敏基因分子标记[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2002.
- [14] PETERSEN S, LYERLY J H, WORTHINGTON M L, *et al.* Mapping of powdery mildew resistance gene Pm53 introgressed from *Aegilops speltoides* into soft red winter wheat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(2): 303-312.
- [15] 张向展, 赵卜, 陈林, 等. 小麦品系 91260 抗白粉基因的分子标记定位[J]. *麦类作物学报*, 2015, 35(8): 1067-1075.
- [16] 殷贵鸿, 王建武, 闻伟锴, 等. 小麦抗条锈病基因 YrZH84 的 RGAP 标记及其应用[J]. *作物学报*, 2009, 35(7): 1274-1281.
- [17] 肖永贵, 殷贵鸿, 李慧慧, 等. 小麦骨干亲本“周 8425B”及其衍生品种的遗传解析和抗条锈病基因定位[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(19): 3919-3929.
- [18] 马有志, 徐琼芳, 辛志勇, 等. 抗黄矮病小麦种质的分子标记[J]. *作物学报*, 1999, 25(4): 433-436.
- [19] 陆维忠. 小麦赤霉病抗性分子标记的筛选及其利用[J]. *江苏农业学报*, 2011, 27(2): 14-18.
- [20] 宗莹莹. 栽培小麦品种对两种禾谷孢囊线虫的抗性遗传分析及抗性 QTL 的定位[D]. 河南: 河南农业大学, 2013.
- [21] 付晶, 张树华, 温树敏, 等. 用 SSR 分子标记定位普通小麦品种正科 1 号的抗麦蚜基因[J]. *河北农*

- 业大学学报, 2008, 31(5): 1-4.
- [22] DENG Z, HU S, CHEN F, *et al.* Genetic dissection of interaction between wheat protein and starch using three mapping populations[J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35(1): 1-9.
- [23] CUI F, FAN X, CHEN M, *et al.* QTL detection for wheat kernel size and quality and the responses of these traits to low nitrogen stress[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(3): 469-484.
- [24] 郭利建, 王竹林, 汪世娟, 等. 基于 SRAP 和 SSR 标记的小麦品质相关性状的 QTL 定位[J]. *麦类作物学报*, 2016, 36(10): 1275-1282.
- [25] 吴云鹏, 张业伦, 肖永贵, 等. 小麦重要品质性状的 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(2): 331-339.
- [26] ZHANG Y L, WU Y P, XIAO Y G, *et al.* QTL mapping for flour and noodle color components and yellow pigment content in common wheat[J]. *Euphytica*, 2009, 165(3): 435-444.
- [27] 周森平, 黄益洪, 任丽娟, 等. 利用重组自交系检测小麦株高的 QTL [J]. *江苏农业学报*, 2004, 20(4): 201-206.
- [28] YANG Y, ZHAO X L, XIA L Q, *et al.* Development and validation of a Viviparous-1 STS marker for pre-harvest sprouting tolerance in Chinese wheats[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(7): 971-980.
- [29] 白宇皓, 陈真真, 谈宏斌, 等. 穗发芽抗性相关分子标记在 73 个小麦品种中的有效性评价[J]. *麦类作物学报*, 2016, 36(11): 1449-1455.
- [30] VACCINO P, ACCERBI M, CORBELLINI M. Cultivar identification in *T. aestivum* using highly polymorphic RFLP Probes[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 86(7): 833-836.
- [31] LAW J R, DONINI P, RMD K, *et al.* DNA profiling and plant variety registration. III. The statistical assessment of distinctness in wheat using amplified fragment length polymorphisms[J]. *Euphytica*, 1998, 102(3): 335-342.
- [32] 李宏博, 庞斌双, 刘丽华, 等. 河北区试小麦品种(系)DNA 指纹图谱构建及遗传差异分析[J]. *生物技术通报*, 2015, 31(6): 93-99.
- [33] 李莉, 王俊峰, 颜廷进, 等. 基于 SSR 标记的山东省小麦 DNA 指纹图谱的构建[J]. *植物遗传资源学报*, 2013, 14(3): 537-541.
- [34] 黄冰雪. 旱地春小麦不同基因型苗期抗旱性及 RAPD 分析研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2007.
- [35] WEI J Z, WANG R R. Genome- and species-specific markers and genome relationships of diploid perennial species in Triticeae based on RAPD analysis[J]. *Genome*, 1995, 38(6): 1230-1236.
- [36] SUN G L, SALOMON B, BOTHMER R. Analysis of tetraploid *Elymus* species using wheat microsatellite markers and RAPD markers[J]. *Genome*, 1997, 40(6): 806-814.
- [37] STACHEL M, LELLEY T, GRAUSGRUBER H, *et al.* Application of microsatellites in wheat(*Triticum aestivum* L.) for studying genetic differentiation caused by selection for adaptation and use [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100(2): 242-248.
- [38] 郝晨阳, 王兰芬, 董玉琛, 等. 我国西北春麦区小麦育成品种遗传多样性的 AFLP 分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2003, 4(4): 285-291.
- [39] 邹喻苹, 葛颂. 新一代分子标记-SNPs 及其应用[J]. *生物多样性*, 2003, 11: 370-382.
- [40] 曹廷杰, 谢菁忠, 吴秋红, 等. 河南省近年审定小麦品种基于系谱和 SNP 标记的遗传多样性分析[J]. *作物学报*, 2015, 41(2): 197-206.
- [41] 陈广凤, 田纪春. 基于 SNP 标记小麦自然群体遗传多样性及复合图谱的构建[J]. *分子植物育种*, 2015, 13(7): 1441-1449.
- [42] 王竹林, 王艺桦, 刘联正, 等. 小麦抗白粉病基因 Pm4 的分子标记辅助育种研究[J]. *麦类作物学报*, 2011, 31(5): 819-823.
- [43] 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.
- [44] 高安礼, 何华纲, 陈全战, 等. 分子标记辅助选择小麦抗白粉病基因 Pm2、Pm4a 和 Pm21 的聚合体[J]. *作物学报*, 2005, 11(31): 1400-1405.
- [45] 姚宏鹏, 安哲, 张毓妹, 等. 小麦抗叶锈病聚合品种中间材料的分子标记辅助选择[J]. *分子植物育种*, 2015, 13(11): 2421-2428.
- [46] 连俊方. 利用基因芯片技术进行小麦遗传图谱构建及株型相关性状的 QTL 定位[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [47] ANDERSEN J R, LÜBBERSTEDT T. Functional markers in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(11): 554-560.