

人工合成小麦抗白粉病未知基因的 SSR 标记

赵远玲^{1,2}, 李祥羽¹, 孙连发¹, 陈立君¹

(¹黑龙江省农业科学院作物育种研究所, 哈尔滨 150086; ²黑龙江省农业科学院生物技术研究所, 哈尔滨 150086)

摘要: YAV-2/TEZ//A. SQ(895) 是硬粒小麦与粗山羊草杂交获得的抗白粉病人工合成小麦。本研究利用人工合成小麦 YAV-2/TEZ//A. SQ(895) 与感白粉病的普通小麦品系品资 50098 杂交和自交获得的 F₂ 代群体及 F₃ 家系, 在温室条件下鉴定群体的白粉病抗性。遗传分析结果表明, 该抗白粉病基因为显性单基因遗传。利用 647 对小麦 SSR 引物进行了白粉病抗性基因的分子标记分析, 结果表明该白粉病抗性基因与 2A 染色体的 6 个 SSR 标记连锁, 与标记 Xcfa2086 的遗传距离最近, 为 11.8cM。

关键词: 人工合成小麦; 白粉病; 抗性基因; SSR 标记

Developing Molecular Markers of a Resistance Gene to Powdery Mildew in Synthetic Hexaploid Wheat

ZHAO Yuan-ling^{1,2}, LI Xiang-yu¹, SUN Lian-fa¹, CHEN Li-jun¹

(¹Crop Breeding Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086;

²Biotechnology Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086)

Abstract: YAV-2/TEZ//A. SQ(895) is a synthetic hexaploid wheat derived from a cross between *T. durum* Desf. and *T. tauschii* L., which is immune to powdery mildew. Genetic analysis of resistance to powdery mildew in F₂ population and the F₃ families derived from a cross between YAV-2/TEZ//A. SQ(895)/3 and Pinzi 50098 indicated that a single dominant gene controlled the resistance. By bulk segregation analysis, microsatellite marker Xcfa2086 was identified to be closely linked to the resistance gene with the genetic distance of 11.8cM. Based on the location of the linked microsatellite markers, the resistance gene was located on the telomeric region of chromosome 2AL in synthetic hexaploid wheat.

Key words: Synthetic hexaploid wheat; Powdery mildew; Resistance gene; SSR marker

小麦白粉病是由小麦白粉菌 (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) 引起的一种气传真菌病害, 易在气候温和、潮湿多雨的环境下造成危害^[1-2], 近年来对我国小麦生产威胁很大, 有超过条锈病成为小麦生产第一大病害的趋势。筛选和培育抗病品种是防治小麦白粉病最经济有效和环保的方法。迄今已有 34 个基因位点共 50 个主效抗白粉病基因 (包括复等位基因) 被正式命名^[3], 对其中 25 个基因进行标记和作图, 部分基因已经用于生产品种。然而, 由于小麦白粉病菌具有高度的变异性, 品种抗性容易被新的

毒力突变体克服而导致新的病害流行, 一些抗病基因已经失去了抗性^[4]。因此必须挖掘新的抗病资源以及对已发现的基因作进一步的研究, 才能够持续、有效地控制小麦白粉病^[5]。

普通小麦抗白粉病遗传改良中, 外源抗病基因已成为培育新的抗小麦白粉病品种的主要来源^[6]。在已经采用的外源基因利用的方法和策略中, 利用合成双二倍体与普通小麦杂交是实现外源基因转移最有效的方法之一^[7-8]。硬粒小麦 (*Triticum durum* Desf.) 和粗山羊草 (*T. tauschii* L.) 都是普通小麦重

收稿日期: 2010-03-16 修回日期: 2010-10-20

基金项目: 黑龙江省青年基金项目 (2007Q0291-00)

作者简介: 赵远玲, 硕士, 研究实习员, 从事作物分子育种研究。E-mail: lizixin418@sina.com

通讯作者: 孙连发, 博士, 研究员, 从事小麦资源及遗传育种研究。E-mail: sunlianfa@yahoo.com.cn

要的抗性基因来源^[9],它们带有抗叶锈病、秆锈病、条锈病、赤霉病、颖枯病、腥黑穗病、白粉病等抗性基因,同时硬粒小麦对小麦的品质改良也有贡献,利用二者杂交产生的人工合成小麦与普通小麦杂交,是实现抗性基因转移的重要途径。

利用抗病基因分子标记,可以进行基因鉴别,提高选择效率,并能在基因型水平上对抗病基因进行深入评价和鉴定。本研究的目的是发掘与 YAV-2/TEZ//A.SQ(895)抗白粉病基因连锁的分子标记,并根据 SSR 标记的位置,对抗性基因进行染色体定位,以期为该种质在育种中利用和抗性基因的分子标记辅助选择提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

将硬粒小麦与粗山羊草杂交获得的抗白粉病的人工合成小麦 YAV-2/TEZ//A.SQ(895),与高感白粉病的普通小麦品系品资 50098 杂交,获得 156 株 F_2 分离群体,并将其种子全部种下获得 F_3 家系。

1.2 白粉病抗性鉴定

白粉病苗期抗性鉴定在温室中进行, F_2 分离群体的种子播种在直径 30cm 的培养盆中(10 粒/盆)。采用自然混合菌种,该菌种对 *Pm1*、*Pm3a*、*Pm3b*、*Pm3c*、*Pm3f*、*Pm5*、*Pm5* (*Mli*)、*Pm6*、*Pm7*、*Pm8* 等抗白粉病基因具有毒力,是哈尔滨地区的优势毒力类型^[10]。接种方法、条件及抗性评价参照段霞瑜等^[11]的方法。寄主的侵染型分为:免疫(0),近免疫(0;),高抗(1),中抗(2),中感(3),高感(4)。用 χ^2 测验法估算所得 F_2 代抗感分离比例的适合度。 F_3 家系的鉴定方法与 F_2 代相同,每个家系鉴定 5 株。

1.3 DNA 提取

小麦叶片基因组 DNA 的提取参照 CTAB 法^[12]。提取的 DNA 用去离子水溶解,紫外分光光度计定量后稀释至相同浓度。

1.4 SSR 扩增和 PCR 产物的检测

1.4.1 SSR 扩增 ①本研究所用小麦 SSR 引物包括 *Xwms*、*Xwmc*、*Xcfa*、*Xcfd*、*Xbarc* 系列的引物共 647 对,根据 <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/> 以及 Röder 等^[13]发表的序列,由上海生物工程公司合成。②扩增反应在美国 MJ 公司生产的 PTC-200 型梯度 PCR 扩增仪上进行。PCR 反应体系 (15 μ l): 10 \times Taq Buffer (Mg-plus) 1.5 μ l, dNTP Mix (10mmol/L)

0.3 μ l, Primers (2 μ mol/L) 1.88 μ l, Taq 酶 (5U/ μ l) 0.12 μ l, 基因组 DNA (20 ng/ μ l) 1.5 μ l, 超纯水 9.7 μ l。③PCR 扩增条件:95 $^{\circ}$ C 预变性 5min; 然后进入循环,94 $^{\circ}$ C 变性 1min,55 $^{\circ}$ C 复性 1min,72 $^{\circ}$ C 延伸 1min,循环 35 次后在 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min,置于 4 $^{\circ}$ C 下保存(退火温度因引物而异)。

1.4.2 PCR 产物检测 ①扩增 DNA 变性:每个扩增产物加 4 μ l 甲酰胺双色 Loading Buffer,置于 PCR 仪中 95 $^{\circ}$ C 变性 10min,迅速放入冰水中冷却。②电泳:扩增产物检测采用 6% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,80W 恒功率下电泳约 1h。③银染:参照 Bassam 等^[14]的方法对凝胶进行染色,统计带型并照相。

1.5 SSR 标记与分析

双亲和抗感池的多态性分析采用分离群体分组分析法 (bulked segregation analysis, BSA)^[15]; 利用筛选出的多态性引物扩增 F_2 群体的单株,抗、感及杂合标记带型分别记录为 A、B、AB。用 Mapmaker EXP3.0b 软件计算标记位点与抗白粉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。

2 结果与分析

2.1 人工合成小麦 YAV-2/TEZ//A.SQ(895) 对白粉病的抗性及其遗传

在温室条件下,苗期抗性鉴定发现,人工合成小麦材料 YAV-2/TEZ//A.SQ(895) 对哈尔滨地区具有优势毒力的小麦白粉病自然菌种表现为免疫(苗期反应型为 0 级),品资 50098 表现为高度感病, F_1 的 20 个单株均表现免疫(表 1)。 F_2 群体 156 个单株发生抗、感分离,其中 117 株抗病(为 0 或 0; 级),39 株感病(均为 4 级)。经 χ^2 检验,符合 3:1 的分离比例 ($\chi^2 = 0 < \chi_{0.05}^2 = 3.84$),表明人工合成小麦 YAV-2/TEZ//A.SQ(895) 对白粉病的抗性受显性单基因控制。将全部 F_3 家系在温室种植并进行白粉病抗性鉴定,结果表明,39 个感病 F_2 单株在 F_3 代均表现为感病,117 个 F_2 抗病单株在 F_3 家系,有 41 个家系仍表现为抗病,其余的 76 个株系在 F_3 家系中表现为抗感分离,其中抗病株有 274 株,感病株有 109 株,经 χ^2 检验,同样符合 3:1 的显性单基因分离比例 ($\chi^2 = 2.44 < \chi_{0.05}^2 = 3.84$),验证了 F_2 单株鉴定的可靠性。即 F_2 代株系中 $A_{11} : Aa : aa = 1 : 2 : 1$,将这一显性单基因暂命名 *PmYAV-2*。

表 1 YAV-2/TEZ//A.SQ(895)与品资 50098 杂交各世代抗性表现

Table 1 Reaction of the progenies of YAV-2/TEZ//A.SQ(895) × Pinzi 50098

品种和组合 Parents and crosses	世代 Generation	株数 No. of the plants		分离比 Ratio of separation		χ^2 检验 Chi-square test χ^2
		抗 Resistant	感 Susceptible	实际比值 Observed	理论比值 Theoretical	
YAV-2/TEZ//A.SQ(895)	P ₁	10				
品资 50098	P ₂		10			
YAV-2/TEZ//A.SQ(895)/3/品资 50098	F ₁	20				
YAV-2/TEZ//A.SQ(895)/3/品资 50098	F ₂	117	39	3:1	3:1	0

2.2 PmYAV-2 的 SSR 标记与定位

利用亲本筛选了 647 对 SSR 引物,其中 223 对引物在亲本间扩增出多态性带,占 34.47%。利用亲本间有差异的引物,筛选抗感池,结果有 16 对 SSR 引物表现多态性,占 2.47%。对筛选到的特异性引物进行小群体验证,再进一步对 F₂ 群体的 156 个单株进行分析,确定了抗白粉病基因 PmYAV-2 与标记位点之间的连锁关系,最终获得了 6 个与 PmYAV-2 连锁的 SSR 标记,分别为 Xbarc309、Xwms445、Xwmc170、Xwms312、Xwms294 和 Xcfa2086。标记引物对群体的

扩增结果见表 2。用 Mapmaker EXP3.0b 软件对抗白粉病基因 PmYAV-2 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,其中 Xcfa2086 与 PmYAV-2 之间的遗传距离最近,为 11.8 cM(图 1)。根据 Somers 等^[16]和美国农业部 GrainGene 网站的小麦染色体遗传图谱^[17],Xbarc309、Xwms445、Xwmc170、Xwms312、Xwms294 和 Xcfa2086 均被定位在小麦 2AL 染色体上,推断 PmYAV-2 基因也位于 2AL 染色体末端,该基因来自硬粒小麦。

表 2 与抗白粉病基因 PmYAV-2 连锁的 SSR 标记在“YAV-2/TEZ//A.SQ(895)/3/品资 50098”F₂ 分离群体中的带型分布Table 2 Distribution of banding patterns of the SSR markers linked to PmYAV-2 in segregating F₂ population from “YAV-2/TEZ//A.SQ(895)/3/Pinzi 50098”

SSR 标记 SSR marker	表现型 Phenotype	标记带型 Marker genotype			分离比 Ratio of separation		χ^2 检验 Chi-square test χ^2
		A	AB	B	实际比值 Observed	理论比值 Theoretical	
Xcfa2086	R	38	75	4	1.03:2.19:1.00	1:2:1	0.244
	S	0	6	33			
Xwms294	R	38	68	11	1.00:2.11:1.00	1:2:1	0.103
	S	0	12	27			
Xwms312	R	41	64	12	1.08:2.03:1.00	1:2:1	0.141
	S	0	13	26			
Xwmc170	R	38	66	13	0.97:2.03:1.00	1:2:1	0.038
	S	0	13	26			
Xwms445	R	37	65	15	0.90:1.90:1.00	1:2:1	0.205
	S	0	13	26			
Xbarc309	R	40	61	16	1.08:1.92:1.00	1:2:1	0.346
	S	2	14	23			

A: 纯合抗病标记基因型; B: 纯合感病标记基因型; AB: 杂合基因型。 $\chi^2_{0.05} = 5.991$

A: homozygous resistant genotype; B: homozygous susceptible genotype; AB: heterozygous genotype. $\chi^2_{0.05} = 5.991$

3 讨论

本研究采用硬粒小麦与粗山羊草杂交获得的抗白粉病人工合成小麦 YAV-2/TEZ//A.SQ(895), 在

2A 染色体长臂末端定位了抗白粉病未知基因 PmYAV-2, 该基因来自硬粒小麦。

在前人已经定位的小麦抗白粉病已知基因中, 位于 2AL 的只有 2 个, 分别是来自栽培二粒小麦 Khapli

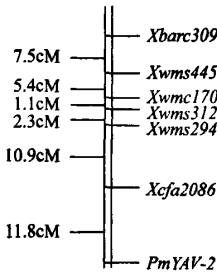


图1 YAV-2/TEZ//A.SQ(895)抗白粉病基因
PmYAV-2 微卫星标记连锁图

Fig.1 SSR genetic map of powdery mildew resistant gene PmYAV-2 in YAV-2/TEZ//A.SQ(895)

的 *Pm4a* 和来自波斯小麦 *Amarda* 的 *Pm4b*^[18-20]。Ma 等^[21]用近等基因系鉴定了 *Pm4a* 的 RFLP 标记, 标记 *Xbcd1231* 的一个位点和标记 *Xcdo678* 与 *Pm4a* 共分离。此外, 朱振东等^[22]利用硬粒小麦 (*Triticum durum* Desf. accession DR147) 和尾状山羊草 (*Aegilops caudate* L. acc. Ae14) 合成的双二倍体鉴定出了一个与 SSR 标记 *Xwms382* 和 *Xwms311* 连锁的小麦白粉病抗性基因 *PmDR147*, 被定位在 2A 染色体长臂末端, 该基因来自硬粒小麦 DR147, 但与 *Pm4a* 基因距离较近, 还不确定是否是同一个基因。该基因的位置与本研究中定位的基因位置相近。鉴于此, 笔者根据已经发表的小麦微卫星标记遗传图谱, 合成了 *Pm4a* 和 *PmDR147* 两个基因标记附近的一系列 SSR 引物 *Xwms382*、*Xwms526*、*Xwms356*、*Xwms265*、*Xwmc181* 和 *Xwms311*。除了 *Xwms265*, 其余引物均在亲本中表现多态性, 但对 F₂ 群体进行扩增结果显示, 这些引物都不与 *PmYAV-2* 基因连锁。因此, 这 2 个同是来自硬粒小麦、在染色体上位置相近的 2 个基因是否为同一个基因还有待于进一步研究。

Pm4a 和 *Pm4b* 分别源自栽培二粒小麦和波斯小麦, 而 *PmDR147* 和 *PmYAV-2* 来自硬粒小麦。在小麦进化过程中, 这 3 个植物种的 A 组染色体均来自乌拉尔图小麦 (*T. uratu*)。因此 3 个白粉病抗性基因有可能都来自于乌拉尔图小麦。李祥羽等^[23]对小麦近缘种属材料进行了白粉病抗性鉴定, 其中乌拉尔图小麦 CW15329 表现为白粉病免疫。对该乌拉尔图小麦进行抗白粉病基因的分子标记和定位, 可进一步明确上述抗白粉病基因的同源性推断。

本研究对一个合成六倍体小麦的抗病白粉病基因进行了初步定位, 获得连锁标记与基因的距离还较远, 由于该基因位于 2AL 染色体末端, 在已经开发出并公开发表的 SSR 引物中, *Xcfa2086* 是 SSR 图

谱中最末端的一个, 若想找到距离基因更近的标记, 还有待于开发出新的 SSR 引物或使用 AFLP 等其他标记引物继续研究。

参考文献

- [1] 邱永春, 张书坤. 小麦抗白粉病基因及其分子标记研究进展 [J]. 麦类作物学报, 2004, 24(2): 127-132
- [2] 张海泉, 符晓荣, 郝晨阳, 等. 小麦白粉病抗性基因的研究进展 [J]. 沈阳农业大学学报, 2003, 34(1): 68-71
- [3] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 113(8): 1497-1504
- [4] 段霞瑜, 盛宝钦, 周益林, 等. 小麦白粉病菌生理小种的鉴定与病菌毒性的监测 [J]. 植物保护学报, 1998, 25(1): 31-36
- [5] 刘素兰, 王长有, 王秋英, 等. 小麦新种质 N9628-2 抗白粉病基因的 SSR 分析 [J]. 作物学报, 2008, 34(1): 84-88
- [6] McIntosh R A, Devos K M, Dubcovsky J, et al. Catalogue of gene symbols for wheat. [EB/OL]. [2010-02-01]. <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2000Supplement/>
- [7] Jiang J M, Friebe B, Gill B S. Recent advances in alien gene transfer in wheat [J]. Euphytica, 1994, 73: 199-212
- [8] 朱振东, 周荣华, 贾继增. 小麦品系抗小麦白粉病基因分子标记鉴定 [J]. 作物学报, 2005 31(8): 977-982
- [9] 李韬, 张增艳, 林志珊, 等. 小麦抗白粉病新基因的 AFLP 和 SSR 标记及其染色体定位 [J]. 作物学报, 2005, 31(9): 1105-1109
- [10] 孟庆林, 张匀华, 季宏平, 等. 黑龙江省小麦白粉病菌毒性结构及毒力频率初步研究 [J]. 黑龙江农业科学 2005(5): 1-2
- [11] 段霞瑜, 向齐君, 周益林, 等. 四个小麦农家品种所携抗白粉病菌基因的等位性测定 [J]. 植物病理学报, 2001, 31(3, 增刊): 32-35
- [12] Aldrich C. CTAB DNA extraction from plant tissues [J]. Plant Mol Biol Rep, 1993, 11: 128-141
- [13] Röder M S, Korum V, Wendehake K, et al. A microsatellite map in wheat [J]. Genetics, 1998, 149: 2007-2023
- [14] Bassam B J, Gaetano-Anollés G, Gresshoff P M. Fast and sensitive silver staining of DNA in polyacrylamide gels [J]. Anal Biochem, 1991, 196: 80-83
- [15] Michelmore R W, Paran I, Kesseli R V. Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregating population [J]. Proc Nat Acad Sci USA, 1991, 88(21): 9828-9832
- [16] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109: 1105-1114
- [17] 杨雪, 牛永春, 邓晖. 小麦农家品种红麦 (苏 1661) 中一个主效抗条锈病基因的微卫星标记定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 131-137
- [18] 王竹林. 小麦慢白粉病种鉴定与百农 64 的慢病性 QTL 分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2005
- [19] 熊恩惠, 曹瑜, 朱伟, 等. 十年来小麦抗白粉病基因资源的抗性变化及抗源的利用策略 [J]. 作物品种资源, 1994(2): 1-4
- [20] 曹亚萍. 小麦的起源、进化与中国小麦遗传资源 [J]. 小麦研究, 2008, 29(3): 1-10
- [21] Ma Z Q, Sorrells M E, Tanksley S D. RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes *Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, and *Pm4* in wheat [J]. Genome, 1994, 37: 871-875
- [22] 朱振东, 孔秀英, 周荣华, 等. 一个来自硬粒小麦的抗白粉病基因的鉴定和微卫星标记 [J]. 植物学报, 2004, 46(7): 867-872
- [23] 李祥羽, 孙连发, 陈立君, 等. 小麦白粉病抗源筛选及抗源分布规律研究 [J]. 黑龙江农业科学, 2009(3): 45-46

人工合成小麦抗白粉病未知基因的SSR标记

作者: [赵远玲](#), [李祥羽](#), [孙连发](#), [陈立君](#), [ZHAO Yuan-ling](#), [LI Xiang-yu](#), [SUN Lian-fa](#),
[CHEN Li-jun](#)

作者单位: [赵远玲, ZHAO Yuan-ling\(黑龙江省农业科学院作物育种研究所, 哈尔滨, 150086; 黑龙江省农业科学院生物技术研究所, 哈尔滨, 150086\)](#), [李祥羽, 孙连发, 陈立君, LI Xiang-yu, SUN Lian-fa, CHEN Li-jun\(黑龙江省农业科学院作物育种研究所, 哈尔滨, 150086\)](#)

刊名: [植物遗传资源学报](#) **ISTIC|PKU**

英文刊名: [JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES](#)

年, 卷(期): 2011, 12(2)

参考文献(23条)

1. 朱振东;孔秀英;周荣华 [一个来自硬粒小麦的抗白粉病基因的鉴定和微卫星标记](#)[期刊论文]-[植物学报](#) 2004(07)
2. Ma Z Q;Sorrells M E;Tanksley S D [RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes Pm1, Pm2, Pm3, and Pm4 in wheat](#) 1994
3. 曹亚萍 [小麦的起源、进化与中国小麦遗传资源](#) 2008(03)
4. 熊恩惠;曹旸;朱伟 [十年来小麦抗白粉病基因资源的抗性变化及抗源的利用策略](#) 1994(02)
5. 李祥羽;孙连发;陈立君 [小麦白粉病抗源筛选及抗源分布规律研究](#)[期刊论文]-[黑龙江农业科学](#) 2009(03)
6. 朱振东;周荣华;贾继增 [小麦品系抗小麦白粉病基因分子标记鉴定](#)[期刊论文]-[作物学报](#) 2005(08)
7. Jiang J M;Friebe B;Gill B S [Recent advances in alien gene transfer in wheat](#)[外文期刊] 1994
8. McIntosh R A;Devos K M;Dubcovsky J [Catalogue of gene symbols for wheat](#) 2010
9. 刘素兰;王长有;王秋英 [小麦新种质N9628-2抗白粉病基因的SSR分析](#)[期刊论文]-[作物学报](#) 2008(01)
10. 段霞瑜;盛宝钦;周益林 [小麦白粉病菌生理小种的鉴定与病菌毒性的监测](#)[期刊论文]-[植物保护学报](#) 1998(01)
11. R(o)er M S;Korum V;Wendehake K A [A microsatellite map in wheat](#) 1998
12. Aldrich C [CTAB DNA extraction from plant tissues](#)[外文期刊] 1993
13. 段霞瑜;向齐君;周益林 [四个小麦农家品种所携抗白粉病菌基因的等位性测定](#) 2001(3, 增刊)
14. 孟庆林;张匀华;季宏平 [黑龙江省小麦白粉病菌毒性结构及毒力频率初步研究](#)[期刊论文]-[黑龙江农业科学](#) 2005(05)
15. 李韬;张增艳;林志珊 [小麦抗白粉病新基因的AFLP和SSR标记及其染色体定位](#)[期刊论文]-[作物学报](#) 2005(09)
16. 王竹林 [小麦慢白粉品种鉴定与百农64的慢性性QTL分析](#) 2005
17. 杨雪;牛永春;邓晖 [小麦农家品种红麦\(苏1661\)中一个主效抗条锈病基因的微卫星标记定位](#)[期刊论文]-[植物遗传资源学报](#) 2008(02)
18. Somers D J;Isaac P;Edwards K A [A high-density microsatellite consensus map for bread wheat \(Triticum aestivum L.\)](#)[外文期刊] 2004(6)
19. Michelmore R W;Paran I;Kesseli R V [Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregating population](#)[外文期刊] 1991(21)
20. Bassam B J;Gaetano-Anollés G;Gresshoff P M [Fast and sensitive silver staining of DNA in polyacrylamide gels](#) 1991
21. Miranda L M;Murphy J P;Marshall D [Pm34: a new powdery mildew resistance gene transferred from Aegilops tauschii Coss. to common wheat \(Triticum aestivum L.\)](#)[外文期刊] 2006(08)
22. 张海泉;符晓棠;郝晨阳 [小麦白粉病抗性基因的研究进展](#)[期刊论文]-[沈阳农业大学学报](#) 2003(01)
23. 邱永春;张书绅 [小麦抗白粉病基因及其分子标记研究进展](#)[期刊论文]-[麦类作物学报](#) 2004(02)

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201102016.aspx