

普通小麦品种农大 399 抗白粉病基因 SSR 和 AFLP-SCAR 分子标记

李 丹¹,袁成国²,吴海彬¹,张 栋¹,梁 永¹,王振忠¹,
吴秋红¹,陈永兴¹,杨作民¹,孙其信¹,刘志勇¹

(¹中国农业大学植物遗传育种系,北京 100193; ²河北省高邑县原种场,051330)

摘要:小麦白粉病是由布氏禾白粉菌(*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)引起,在小麦生产上发生最广泛的世界性病害之一。普通小麦品种农大 399(系谱为 Torino/2 * 2552//9516/3/5 * 石 4185)是利用“滚动式加代回交转育”育成的高产、抗白粉病新品种。利用农大 399 和高感白粉病小麦品种石 4185 进行杂交,获得农大 399/石 4185 的 F₁、F₂ 分离群体和 F_{2,3} 家系。对 F₁、F₂ 分离群体和 F_{2,3} 家系进行了苗期抗白粉病鉴定和遗传分析,结果表明:农大 399 对白粉菌生理小种 E09 的抗性受 1 对显性基因控制,暂命名为 *MIND399*。通过 BSA 和分子标记分析,获得了与 *MIND399* 连锁的 1 个 SSR 标记 *Xcfd81* 和 2 个 AFLP-SCAR 标记 *SCAR203* 和 *SCAR112*。其中 *MIND399* 与 *Xcfd81* 的遗传距离为 0.2 cM,与 *SCAR203* 的遗传距离为 1.0 cM,与 *SCAR112* 的遗传距离为 1.2 cM。根据 SSR 标记在中国春缺体-四体、双端体和缺失系中的定位结果,将 *MIND399* 定位在小麦染色体臂 5DS Bin 0.67~0.78 区间上。根据对抗白粉病基因的染色体定位结果,推测 *MIND399* 是 *Pm2* 基因。这些与 *MIND399* 连锁分子标记为利用农大 399 的抗白粉病基因进行抗病基因聚合和分子标记辅助选择育种奠定了基础。

关键词:农大 399;白粉病;SSR 标记;SCAR 标记;*Pm2*

SSR and AFLP-derived SCAR Markers Associated with the Powdery Mildew Resistance Gene in Common Wheat Cultivar ND399

LI Dan¹, YUAN Chen-guo², WU Hai-bin¹, ZHANG Dong¹, LIANG Yong¹, WANG Zhen-zhong¹,
WU Qiu-hong¹, CHEN Yong-xing¹, YANG Zuo-min¹, SUN Qi-xin¹, LIU Zhi-yong¹

(¹ Department of Plant Genetics & Breeding, China Agricultural University, Beijing 100193;

² Gaoyi Seeds Plantation in Hebei province, 051330)

Abstract: Powdery mildew caused by *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (*Bgt*), is one of the most important world-wide wheat diseases. Common wheat cultivar ND399 (pedigree Torino/2 * 2552// 9516/3/5 * Shi 4185) is a new registered high-yielding and powdery mildew resistant cultivar. Genetic analysis using an F₂ segregating population and F_{2,3} families originating from a cross between susceptible line Shi 4185 (IT:4) and ND399 (IT:0;) indicated that a single dominant gene, temporarily designated *MIND399*, was responsible for powdery mildew resistance in ND399 at seedling stage. By means of molecular markers and bulked segregant analysis (BSA), a polymorphic SSR marker (*Xcfd81*) and two AFLP-derived SCAR markers (*SCAR203* and *SCAR112*) were linked to *MIND399*. Among these markers, *Xcfd81*, *SCAR203*, and *SCAR112* were linked to *MIND399* with the genetic distances of 0.2, 1.0, and 1.2 cM, respectively. *MIND399* was physically located on chromosome 5DS bin 0.67-0.78 using Chinese Spring nullisomic-tetrasomic and deletion lines. According to the infection type of *MIND399* to *Bgt* isolate E09 and molecu-

收稿日期:2011-12-22 修回日期:2012-04-19 网络出版日期:

URL:

基金项目:国家自然科学基金项目(30425039, 30971780, 31030056)、国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2011AA100104, 2012AA101105)。

作者简介:李丹,硕士,主要从事小麦基因学研究。E-mail:qldidan@126.com

通信作者:刘志勇,博士,教授,主要从事小麦基因学与分子育种研究。E-mail:zhiyongliu@cau.edu.cn

lar marker mapping results, *MLND399* was supposed to be powdery mildew resistance gene *Pm2*. The molecular markers linked to *MLND399* provide a useful tool in pyramiding and maker-assisted selection of the powdery mildew resistance gene in ND399.

Key words: ND399; Powdery mildew; SSR marker; SCAR marker; *Pm2*

小麦作为世界上最重要的粮食作物之一^[1],其产量和品质与国家粮食安全、国民经济发展及人民生活水平提高有着密切的关系。病原菌和虫害严重影响小麦的产量和品质,其中由布氏禾白粉菌(*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)引起的小麦白粉病是影响小麦产量和品质的一种世界性病害。近年来,随着矮秆和半矮秆品种的推广,作物种植密度的增高,灌溉面积和氮肥施用量的增加,主要栽培品种抗源单一化及抗病性“丧失”,小麦白粉病日趋严重。抗病育种是防治小麦白粉病最经济、有效和环保的手段,而抗白粉病新基因的不断发掘和有效利用是保证这种手段顺利进行的基础^[2]。目前已正式命名的小麦抗白粉病基因有 41 个位点上(*Pm1-Pm45*)的 60 多个主效抗白粉病基因,除 3A、4D、6D 染色体外,其余染色体上均有抗白粉病基因位点存在^[3]。

分子标记技术的发展为小麦抗白粉病基因的研究提供了极大的便利。通过寻找与抗病基因紧密连锁的分子标记对抗病基因进行定位,不仅能够识别抗病基因的异同,而且有利于多个抗病基因聚合到同一个品种中,从而提高品种抗性的持久性和使用年限。更为重要的是,通过建立与抗病基因紧密连锁的分子标记,进行分子标记辅助选择和抗病基因聚合,可以大大提高育种效率。王心宇等^[4]把抗病性鉴定和分子标记辅助选择结合起来,成功地将小麦抗白粉病基因 *Pm4a + Pm21*、*Pm4a + Pm2* 和 *Pm21 + Pm8* 聚合在一起;张增艳等^[5]利用与小麦抗白粉病基因 *Pm4b*、*Pm13* 和 *Pm21* 紧密连锁的分子标记,选择出了含有 *Pm4b + Pm13*、*Pm4b + Pm13 + Pm21*、*Pm4b + Pm21* 和 *Pm21 + Pm13* 的抗病植株。

Simple Sequence Repeat(SSR)标记即简单序列重复多态性,也叫微卫星分子标记。SSR 分子标记多为共显性标记^[6]且具有操作简单、多态性高并且稳定可靠的特点。在小麦基因组学研究中,SSR 标记连锁图谱被越来越多地作为骨干标记系统用于抗病基因研究。例如 *Pm5e* 已经建立了紧密连锁的 SSR 标记^[7]。

Sequence Characterized Amplified Region(SCAR)标记即特征序列扩增区,该方法是 1993 年由 Paran 和 Michelmore 首次提出并应用的^[8]。SCAR 标记是

通过对 AFLP、RAPD 或 RGAP 等标记的目标多态性 DNA 片段进行克隆和测序,根据目标 DNA 两端的序列设计更长的特定引物(一般长度为 20 ~ 24 bp),再进行 PCR 扩增。SCAR 标记克服了 RAPD 标记的稳定性差、重复性差等缺点,并且操作简单,在基因定位和遗传作图中有更好的应用前景。Liu 等^[9]将 *Pm21* 的 *RAPD*₁₄₀₀ 标记转换成 *SCAR*₁₄₀₀ 和 *SCAR*₁₂₆₅,用于 *Pm21* 基因检测和分子标记辅助选择育种。尽管有多个小麦抗白粉病基因已建立了紧密连锁的分子标记,并已应用到分子标记辅助选择中,然而,迄今为止,已成功图位克隆的小麦抗白粉病基因只有 *Pm3*^[10-11]、*Lr34/Yr18/Pm38*^[12] 和抗白粉病基因 *Pm21* 调控途径相关基因 *Stpk-V*^[13]。

农大 399 是中国农业大学通过“滚动式加代回交转育”选育出的高产、抗白粉病普通小麦新品系,2012 年通过河北省审定(冀审麦 2012004 号),其系谱是 Torino/2 * 2552//9516/3/5 * 4185。选育过程中采用北京-河北高邑两地穿梭育种及温室加代,以加快育种进程和提高品种适应性。本研究对农大 399 的抗白粉病基因进行遗传分析,利用小麦 SSR 和 SCAR 标记对其抗性基因进行定位,为更好地利用农大 399 及其抗白粉病基因进行分子标记辅助选择和抗病基因聚合奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

普通小麦品种农大 399 为中国农业大学选育出的高产、抗白粉病品种。利用农大 399 与石 4185 配制杂交组合,杂种 F_1 自交得 F_2 分离群体及 $F_{2,3}$ 家系。对 F_2 分离群体和 $F_{2,3}$ 家系进行苗期抗白粉病鉴定、遗传分析和分子标记定位。中国春第 5 部分同源群缺体-四体系、双端体系和缺失系是由美国堪萨斯州立大学小麦遗传资源中心 Raupp W J 博士和 Gill B S 博士惠赠。其中缺体-四体系、双端体系是用于分子标记的染色体和染色体臂定位,而缺失系则用于分子标记染色体 Bin 的物理定位。

1.2 白粉病抗性鉴定

白粉病鉴定采用温室苗期鉴定的方法。小麦白粉菌采用华北地区流行的生理小种 E09,由中国农

业科学院植物保护研究所段霞瑜研究员惠赠。具体方法为:将种子播种在塑料培养盘的穴中,当小麦幼苗长至 1 叶 1 心时,将已充分发病的高感白粉病对照品种薛早繁菌盆置于待鉴定幼苗培养盘的四周,定期用掸子扫动。待幼苗长到 2 叶 1 心时(约 15 d),进行抗性鉴定和记载,3 d 后复查 1 次。鉴定按 6 级标准^[14]:免疫(0)、过敏性坏死(0;)、高抗(1)、中抗(2)、中感(3)和高感(4)。通过 F₃家系的抗性鉴定表现确定 F₂单株的抗病基因型,分别以 A、H 和 B 表示纯合抗病、杂合抗病和纯合感病。对 F₂代抗病单株在未确定其基因型之前,以 D 表示。

1.3 基因组 DNA 的提取和 DNA 抗、感池的构建

小麦基因组 DNA 的提取参照 Saghai-Marooof 等^[15]的 CTAB 抽提方法。根据 F_{2,3}家系的抗病鉴定结果,选取 10 个 F₂纯合抗病单株和 10 个纯合感病单株的 DNA 工作液分别等量混合形成 DNA 抗病池、DNA 感病池。以抗病池和感病池的 DNA 为模板进行 PCR 扩增,筛选与抗病基因连锁的分子标记。

1.4 SSR 及 SCAR 标记分析

从实验室已有的引物中随机选取分布在每一条染色体上的 50 对引物,用 BSA 法进行多态性标记的初步筛选。待确定抗病基因所在染色体位置后,再选择位于该染色体区段的其他 SSR 标记进行进一步筛选。

利用本实验室通过 AFLP 标记分析建立的与小麦品种 Brock 中抗白粉病基因 *MLBrock* 连锁的 *SCAR203* 以及 *SCAR112*^[16] 在分离群体上进行连锁分析。

在 Applied Biosystems GeneAmp PCR System 9700 上进行 PCR 反应。反应体系为 10 μl,含有 1 μl 10 × buffer,1 μl MgCl₂ (15 mmol/L),0.2 μl dNTP Mixture (10 mmol/L),1 μl 引物(2 μmol/L),0.1 μl *Taq* DNA 聚合酶(5 U/μl),2 μL 基因组 DNA (20 ng/μl),4.7 μl 去离子水。扩增程序为 94 °C 5 min;94 °C 45 s,50 °C ~60 °C (根据具体引物确定退火温度)退火 45 s,72 °C 1.5 min,35 个循环;最后 72 °C 延伸 10 min。PCR 产物保存在 4 °C。扩增产物经 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,银染色后进行带型统计。

2 结果与分析

2.1 白粉病抗性鉴定与遗传分析

白粉病抗性鉴定结果表明,农大 399 对白粉病

表现为过敏性坏死(IT:0;),而石 4185 表现为高感(IT:4),杂种 F₁表现为抗病(表 1)。F₂ 312 个单株中 235 株抗病(IT:0;或 1 或 2),77 株感病(IT:3 或 4)。经卡方检验,符合 3:1 的分离比例($\chi^2 = 0.0032, \chi_{0.05,1}^2 = 3.84$)。在 93 个抗病株 F_{2,3}家系中,有 31 个家系表现为纯合抗病,62 个家系出现为抗感分离;而 35 个感病株 F_{2,3}家系都表现为感病,其抗性分离符合 1:2:1 的分离比例($\chi^2 = 0.375, \chi_{0.05,2}^2 = 5.99$) (表 1)。结合 F₁、F₂ 和 F_{2,3}家系的鉴定结果,农大 399 苗期对白粉菌小种 E09 的抗性受 1 对显性基因控制,暂定名为 *MIND399*。

表 1 农大 399 苗期白粉病抗性的遗传分析

Table 1 Genetic analysis of the powdery mildew resistance in ND399 at seedling stage

世代 Generation	抗病株数 感病株数		总数 Total	χ^2	$\chi_{0.05}^2$
	No. of resistant plants	No. of susceptible plants			
农大 399 ND399 *	25	0	25		
石 4185 Shi 4185 *	0	18	18		
农大 399/石 4185 F ₁ ND399/Shi 4185 F ₁	20	0	20		
农大 399/石 4185 F ₂ ND399/Shi 4185 F ₂	235	77	312	0.0032	3.84
农大 399/石 4185 F _{2,3} ND399/Shi 4185 F _{2,3}	31(A) + 62(H)	35(B)	128	0.375	5.99

*: 亲本品种名称 * : parental variety

2.2 与 *MIND399* 连锁 SSR 标记的筛选和连锁分析

首先选取随机分布在每一条染色体上的 50 对 SSR 引物在抗病亲本农大 399、感病亲本石 4185,抗病池、感病池上进行 PCR 扩增,结果发现位于 5DS 染色体臂上的 SSR 标记 *Xcfd81* 在抗、感亲本和抗、感池间均扩增出差异条带。将标记 *Xcfd81* 在农大 399/石 4185 的 F₂ 分离群体上进行检测(图 1),发现标记 *Xcfd81* (箭头所示) 是一个共显性标记。用 Mapmaker3.0^[17] 对 SSR 标记 *Xcfd81* 扩增带型数据与抗白粉病基因进行标记的连锁性分析,用 Kosambi 函数计算遗传距离(cM),将阈值设为 LDD ≥ 3.0,标记 *Xcfd81* 与 *MIND399* 共分离,这个标记在 F₂ 群体上符合 1:2:1 的分离比例(表 2)。

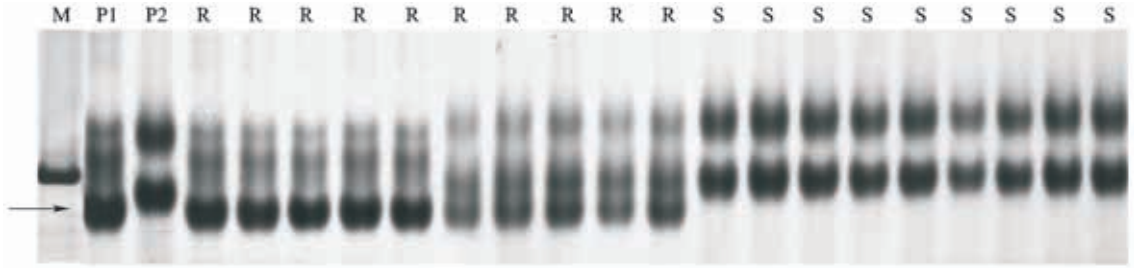


图 1 *Xcf d81* 在农大 399/石 4185 的 F₂ 分离群体部分单株上的 PCR 扩增结果
 Fig.1 Amplification pattern of polymorphic marker *Xcf d81* in the F₂ individuals of the ND399/Shi 4185 segregating population

M:Marker; P1:农大 399;P2:石 4185;R:抗病;S:感病,下同
 M:Marker; P1:ND399; P2:Shi 4185; R:resistant plants; S:susceptible plants. The same as below.

表 2 多态性分子标记与 *MIND399* 的连锁分析

Table 2 Linkage analysis of the *MIND399*-linked polymorphic markers

标记 Locus	标记带型 Marker patterns			总数 Total	期望分离比 Expected ratio	χ ²	与 <i>MIND399</i> 的连锁距离(cM) Distance to <i>MIND399</i>
	A(D)	H	B				
<i>MIND399</i>	31	62	35	128	A: H: B = 1: 2: 1	0.375	
<i>Xcf d81</i>	31	62	35	128	A: H: B = 1: 2: 1	0.375	0.2
<i>SCAR203</i>	94		34	128	D: B = 3: 1	0.1667	1.0
<i>SCAR112</i>	93		35	128	D: B = 3: 1	0.375	1.2

2.3 SCAR 标记的连锁分析

利用从 AFLP 转化的 SCAR 标记 *SCAR112* 和 *SCAR203* 分别在抗病亲本农大 399、感病亲本石 4185, 抗、感病池 DNA 上进行 PCR 扩增检测。结果显示:*SCAR112* 在抗病亲本和抗病单株上扩增出了 112 bp 的 DNA 条带,而在感病亲本和感病单株上没有相应的扩增产物,为显性标记(图 2);*SCAR203* 在

抗病亲本和抗病单株上扩增出了 203 bp 的多态性条带,而在感病亲本和感病单株上可扩增出 210 bp 的多态性条带,为共显性标记(图 3)。将 *SCAR112* 和 *SCAR203* 在农大 399/石 4185 的 F₂ 分离群体上进行连锁分析,这两个 SCAR 标记在 F₂ 群体上符合 3:1 的分离比例(表 2),标记 *SCAR203* 和标记 *SCAR112* 与 *MIND399* 的遗传距离分别为 1.0 cM 和 1.2 cM。

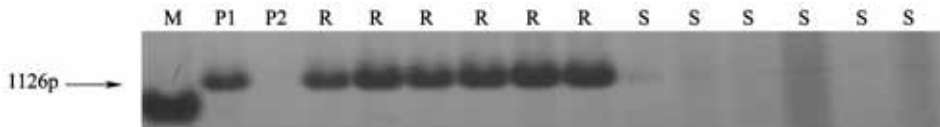


图 2 *SCAR112* 在农大 399/石 4185 的 F₂ 分离群体部分单株上的扩增结果
 Fig.2 Amplification pattern of *SCAR112* in the F₂ individuals of the ND399/Shi 4185 segregating population

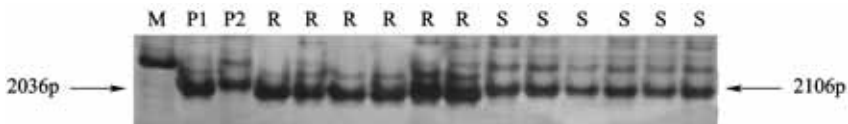


图 3 *SCAR203* 在农大 399/石 4185 的 F₂ 分离群体部分单株上的扩增结果
 Fig.3 Amplification pattern of *SCAR203* in the F₂ individuals of the ND399/Shi 4185 segregating population

2.4 抗白粉病基因 *MIND399* 物理定位

为了明确 *MIND399* 在染色体上的物理位置,利用与 *MIND399* 紧密连锁的分子标记 *Xcfd81* 在中国春第 5 部分同源群缺体-四体、双端体和 5DS 的缺失系上进行检测,发现与抗白粉病基因 *MI Brock* 所在位置一样^[16],位于 5DS-5 的区段上,即 5DS 的 Bin 0.67~0.78 区间。

3 讨论

小麦白粉病菌具有群体大,生理小种多,变异快等特点,在抗源(抗病基因)单一化的情况下,一旦产生新的毒性菌株或种群发生变化,会导致抗病基因抗性“丧失”,引起小麦白粉病的大规模爆发,给小麦生产带来巨大损失^[18-19]。生产上大面积推广的小麦抗病品种一般应用 3~5 年便会丧失抗性^[20]。虽然目前已经命名了 41 个位点上的 60 多个主效小麦抗白粉病基因,但其中许多小麦抗白粉病基因对我国白粉病菌的优势生理小种已经失去抗性,如 *Pm1*、*Pm3a*、*Pm3b*、*Pm3c*、*Pm3f*、*Pm5*、*Pm7*、*Pm8* 等^[21]。在生产上现在仍然有效且利用较多的小麦抗白粉病基因有 *Pm2* 和 *Pm21*。因此,建立这些对优势白粉菌具有良好抗性的抗白粉病基因的分子标记遗传连锁图谱,通过分子标记辅助选择和基因积聚的方法,将其转育到主栽品种中去,是十分必要的^[22]。普通小麦新品系农大 399 对华北地区白

粉病菌优势生理小种 E09 表现高抗,对该地区混合白粉病菌系表现中抗,是具有良好应用前景的高产、抗病品种,并可作为优异的高产、抗病育种亲本资源。因此,明确其携带的抗白粉病基因十分必要。

分子标记的定位结果表明农大 399 携带的抗白粉病基因位于 5DS 染色体臂上,与 SSR 标记 *Xcfd81* 和 SCAR 标记 *SCAR203* 及 *SCAR112* 紧密连锁。目前,位于 5DS 上的小麦抗白粉病基因有 *Pm2*^[23-24]。相关研究表明,小麦品种(系) Brock^[16] 和 Grandin^[25] 中含有 *Pm2* 基因。Qiu 等^[24] 发现 SSR 标记 *Xcfd81* 与 *Pm2* 基因相距 2.0 cM;而赵军等^[25] 的结果认为小麦品种 Grandin 中的 *Pm2* 基因与 SSR 标记 *Xcfd81* 的遗传距离为 0.9 cM。来自普通小麦 Brock 的抗白粉病基因 *MI Brock* 与 *Xcfd81* 共分离^[16]。在 Somers 等^[26] 发表的遗传图谱和 Sourdille 等^[27] 发表的小麦 SSR 标记物理图谱上,*Xcfd81* 都被定位在 5DS 上。此外,李根桥^[16] 等在研究 Brock 的白粉病抗性时报道的 *Xcfd78* 和 *Xgwm159* 两个标记在本研究的抗、感亲本上均有扩增条带,但在 F₂ 分离群体上没有多态性,这可能是由于不同的研究采用的抗病和感病亲本遗传背景不同引起的。综合比较已经报道的位于 5DS 抗白粉病基因的分子标记连锁图谱(图 4),推测小麦品种农大 399 中的抗白粉病基因是 *Pm2*。

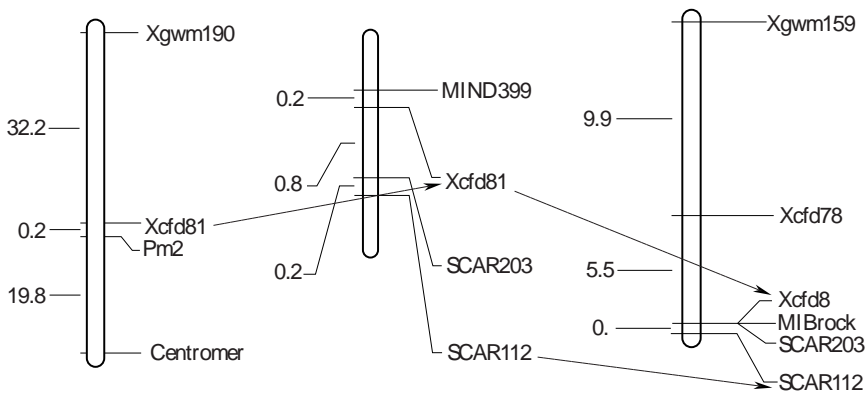


图 4 小麦 5DS 染色体臂抗白粉病基因的分子标记连锁图谱^[16,21]

Fig. 4 Linkage maps of powdery mildew resistance gene(s) on wheat chromosome arm 5DS^[16,21]

参考文献

- [1] Röder M S, Korzun V, Wendehake K, et al. A Microsatellite map of wheat [J]. *Genetics*, 1988, 149: 2007-2023
- [2] 杨作民, 唐伯让, 沈克全, 等. 小麦抗病育种的战略问题——小麦对锈病、白粉病第二线抗源的建立和应用 [J]. *作物学报*, 1994, 20(4): 385-394
- [3] Alam M A, Xue F, Wang C Y, et al. Powdery mildew resistance genes in wheat: identification and genetic analysis [J]. *J Mol Biol Res*, 2011, 1(1): 21-39
- [4] 王心宇, 陈佩度, 张守忠. 小麦白粉病抗性基因的聚合及其分子标记辅助选择 [J]. *遗传学报*, 2001, 28(7): 640-646
- [5] 张增艳, 陈孝, 张超, 等. 分子标记选择小麦抗白粉病基因 *Pm4b*、*Pm13* 和 *Pm21* 聚合体 [J]. *中国农业科学*, 2002, 35(7): 789-793
- [6] Zietkiewicz E, Rafalski A, Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reac-

- tion amplification[J]. *Genomics*, 1994, 20:176-183
- [7] Huang X Q, Wang L X, Xu M X, et al. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 858-865
- [8] Donini P, Law J R, Koeber R M D, et al. Temporal trends in the diversity of UK wheat[J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 100:912-917
- [9] Liu Z Y, Sun Q X, Ni Z F, et al. Development of SCAR markers linked to the *Pm21* gene conferring resistance to powdery mildew in common wheat[J]. *Plant Breed*, 1999, 118:215-219
- [10] Tommasini L, Yahiaoui N, Srichumpa P, et al. Development of functional markers specific for seven *Pm3* resistance alleles and their validation in the bread wheat gene pool[J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 114:165-175
- [11] Yahiaoui N, Kaur N, Keller B. Independent evolution of functional *Pm3* resistance genes in wild tetraploid wheat and domesticated bread wheat[J]. *Plant J*, 2009, 57:846-856
- [12] Krattinger S G, Lagudah E S, Spielmeier W, et al. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat[J]. *Sci*, 2009, 323:1360-1363
- [13] 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]. *PNAS*, 2011, 108(19):7727-7732
- [14] 吴全安, 沈瑛, 余子林, 等. 八种粮食作物种质资源抗病虫特性鉴定与评价[M]. 北京: 中国农业出版社, 1991
- [15] Saghai-Marouf M A, Soliman K M, Jorgensen R A, et al. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1984, 81:8014-8018.
- [16] 李根桥, 房体麟, 朱婕, 等. 普通小麦品种 Brock 抗白粉病基因分子标记定位[J]. *作物学报*, 2009, 35(9):1613-1619
- [17] Lincoln S, Daly M, Lander E. Constructing genetic maps with Mapmaker/EXP3.0 [M]//Whitehead Institute Techn Rep, 3rd edn. Cambridge, Massachusetts, USA: Whitehead Institute, 1992
- [18] 解超杰, 孙其信, 杨作民. 部分小麦近缘物种材料的白粉病抗性鉴定[J]. *植物遗传资源科学*, 2002, 3(1):36-40
- [19] 赵远玲, 李祥羽, 孙连发, 等. 人工合成小麦抗白粉病未知基因的 SSR 标记[J]. *植物遗传资源学报*, 2011, 12(2):271-274
- [20] 陈企村, 段双科, 李振岐. 小麦慢白粉抗病性的组分和影响因素研究进展[J]. *麦类作物学报*, 2004, 24(1):86-89
- [21] 詹海仙, 畅志坚, 杨足君, 等. 小麦抗白粉病基因来源及抗性评价的研究进展[J]. *中国农学通报*, 2010, 26(10):42-46
- [22] 桑利群, 刘素兰, 王长有, 等. 小麦新种质 N9659 抗白粉病基因的遗传分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2009, 10(1):103-105
- [23] McIntosh R A, Baker E P. Cytogenetic studies in wheat: IV. chromosome location and linkage studies involving the *Pm2* locus for powdery mildew resistance[J]. *Euphytica*, 1970, 19:71-77
- [24] Qiu Y C, Sun X L, Zhou R H, et al. Identification of microsatellite markers linked to powdery mildew resistance gene *Pm2* in wheat [J]. *Cereal Res Commun*, 2006, 34:1267-1273
- [25] 赵军, 王军, 倪中福, 等. 小麦品种 Grandin 抗白粉病基因的鉴定和 SSR 标记[J]. *麦类作物学报*, 2007, 27(4):570-576
- [26] 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
- [27] Sourdille P, Singh S, Cadalen T. Microsatellite-based deletion bin system for the establishment of genetic-physical map relationships in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Funct Integr Genomics*, 2004, 4:12-25