

小麦品种 Bogatka 抗白粉病基因的分子标记定位

张晶 彭福祥 刘祐宇 耿妙苗 董宏图 李映辉

刘婉辉 刘鑫 李峰 解超杰* 孙其信

(中国农业大学 农学与生物技术学院/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 100193)

摘要 为明确小麦品种 Bogatka 抗白粉病性状的遗传基础,利用感病亲本薛早和 Bogatka 以及其杂交所得“薛早/Bogatka”F₁ 与薛早回交得到的 BC₁ 群体,进行遗传分析和分子标记定位。结果表明,Bogatka 中含有 1 个显性抗白粉病基因,暂命名为 *MIBogatka*。进一步利用 BSA 法对 BC₁ 分离群体进行分子标记检测,得到与 *MIBogatka* 基因连锁的分子标记 *STS_{BCD135}*、*Xgwm501* 和 *Xwmc332*,并构建遗传连锁图。根据这些分子标记的染色体定位信息,该基因位于小麦 2B 染色体长臂。综合对该基因的标记定位和 *Pm6* 基因特异分子标记检测结果,推测该基因可能是 *Pm6* 或与 *Pm6* 位点紧密连锁的抗白粉病基因。本研究结果为 Bogatka 在小麦抗白粉病育种中的利用提供了依据。

关键词 普通小麦;遗传分析;Bogatka;抗白粉病基因;分子标记

中图分类号 S 512

文章编号 1007-4333(2014)06-0010-06

文献标志码 A

Molecular mapping of the powdery mildew resistance gene in wheat cultivar Bogatka

ZHANG Jing, PENG Fu-xiang, LIU Hu-yu, GENG Miao-miao, DONG Hong-tu, LI Ying-hui,
LIU Wan-hui, LIU Xin, LI Feng, XIE Chao-jie*, SUN Qi-xin

(College of Agronomy and Biotechnology/State Key Laboratory of Agri-Biotechnology/Key Laboratory of Crop Genomics and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture/Beijing Key Laboratory of Crop Genetic Improvement/Key Laboratory of Crop Heterosis Research & Utilization, Ministry of Education, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Bogatka, a Polish elite wheat cultivar, is highly resistance to powdery mildew in Beijing. In order to clarify the genetics basis of the resistance, a BC₁ segregating population was acquired from Xueza/Bogatka//Xueza, and was inoculated with *Blumeria graminis f. sp. tritici* (Bgt) isolate E09. Results demonstrated that the powdery mildew resistance of Bogatka was conferred by a dominant gene, temporally designated *MIBogatka*. Bulk segregant analysis was used to detect the molecular markers linked to *MIBogatka*. Two polymorphic SSR markers (*Xgwm501*, *Xwmc332*) and one STS marker *STS_{BCD135}* on chromosome 2BL were linked to the resistance gene. A genetic map of *MIBogatka* was established with these markers. Based on the map location and the existence of the *Pm6* specific STS marker, we speculated that this gene was likely to be *Pm6* or other gene which was closely linked to *Pm6* locus. This result provides valuable information for the utilization of Bogatka in wheat powdery mildew resistance breeding program.

Key words common wheat; genetic analysis; Bogatka; powdery mildew resistance gene; molecular mapping

收稿日期: 2014-03-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(31271708); 国家“973”计划项目(2009CB118300)

第一作者: 张晶, 硕士研究生, E-mail: zhangj6406@163.com

通讯作者: 解超杰, 教授, 主要从事小麦抗病遗传育种研究, E-mail: xiejc127@126.com

小麦是我国重要的粮食作物。小麦白粉病是由小麦白粉菌(*Blumeria graminis f. sp. tritici*)引起的气传性真菌病害,对我国及世界小麦生产都构成严重威胁^[1]。培育和推广使用抗病品种是防治小麦白粉病最经济有效的办法,寻找和发掘鉴定优异的抗源则是抗病育种的基础性工作,可以丰富小麦的抗病基因资源,这对于防御逐渐增加的小麦白粉菌小种和解决部分抗病品种抗性丧失问题都有很重要的意义^[2]。

20 世纪 90 年代以来,随着 DNA 分子标记技术的快速发展和不断完善,限制性片段长度多态性(Restriction fragment length polymorphism, RFLP)、随机扩增多态性 DNA(Random amplified polymorphic DNA, RAPD)、扩增片段长度多态性(Amplified fragment length polymorphism, AFLP)、酶切扩增多态性序列(Cleaved amplified polymorphic sequence, CAPS)、序列特异性扩增区段(Sequence characterized amplified region, SCAR)、简单序列重复(Simple sequence repeat, SSR)、序列标签位点(Sequence tagged site, STS)、表达序列标签(Expressed sequence tag, EST)和单核苷酸多态性(Single nucleotide polymorphism, SNP)等各种类型的分子标记广泛应用于小麦抗病基因鉴别,极大地促进了基因的定位和分子标记辅助选择(Marker assisted selection, MAS)研究^[3,4]。至今,在小麦种内与小麦近缘种属中已正式命名和暂时命名了 70 多个小麦抗白粉病主效基因,分布在 40 多个位点上(*Pm1* 到 *Pm50*,其中 *Pm18* = *Pm1c*, *Pm22* = *Pm1e*, *Pm23* = *Pm4c*, *Pm31* = *Pm21*)^[5-8]。

小麦品种 Bogatka 是波兰 Danko 植物育种公司(Danko Plant Breeders LTD)培育的冬小麦品种。据该公司介绍(<http://www.danko.pl/en/Bogatka>),品种 Bogatka 在波兰种植面积广泛,具有抗寒性好,抗倒伏,品质优异等特性,同时具有较好的耐盐性^[9]和抗病性,包括对白粉病抗性。中国农业大学植物遗传育种系小麦组从波兰引进了 Bogatka,用作小麦育种亲本。经过温室和田间鉴定发现该品种对北京地区小麦白粉菌 E09 号小种表现良好的抗性。到目前为止,尚无关于解析小麦品种 Bogatka 抗白粉病基因的报道,本研究通过构建 BC₁ 群体对 Bogatka 进行白粉病抗性遗传分析和抗病基因分子标记鉴定,为在育种中充分利用该优良抗病育种材料提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

小麦品种 Bogatka 由中国农业大学植物遗传育种系孙群副教授从波兰引进,该品种系谱为 Urban/Kobra^[9]。将其与感病材料薛早杂交, F₁ 代与薛早回交得到 BC₁ 群体(共 132 株)。感病对照品种为薛早。含有 *Pm6* 基因的小麦材料保丰 104 和 IGV1-465 由南京农业大学王秀娥老师提供。

1.2 Bogatka 抗白粉病基因的遗传分析

利用北京地区流行的白粉菌 E09 号生理小种(Bgt E09)(该菌种由中国农业科学院植物保护研究所段震瑜研究员提供),对 Bogatka、薛早和薛早/Bogatka//薛早的 BC₁ 群体进行苗期抗白粉病鉴定,该小种对已知的抗白粉病基因 *Pm1d*、*Pm3a*、*Pm3c*、*Pm5a*、*Pm7* 等有毒性^[10],但对 Bogatka 没有毒性。将待鉴定材料播种于塑料培养盘中,每份材料播种 30 粒,并于同一培养盘中同时播种感病对照材料。待其生长至一叶一心期时,将充分发病感病对照材料薛早繁菌盆置于待接种幼苗周围,通过自然传播和人工拂掸等方法进行接种。接种 15 d 后进行抗性评估,标准同 Liu 等^[11]:植株无病斑为“0”;出现坏死反应,叶片有枯死斑为“0;”;病斑少(一般直径小于 1 mm)菌丝层稀薄,可见绿色叶面,产孢量较少为“1”;叶片病斑小于 1 mm,但菌丝层较厚,不透绿,能产生一定量孢子为“2”;叶片病斑多,一般直径大于 1 mm,菌丝层厚,产孢量大,但病斑不连片为“3”;产孢量大,病斑连片为“4”。其中 0~2 级为抗病,3~4 级为感病。

1.3 DNA 提取及 DNA 抗感池的构建

小麦叶片基因组 DNA 的提取参照李丹^[12]采用的 CTAB 法,根据集群分离分析法(Bulked Segregated Analysis, BSA)分别用 10 株抗病单株和 10 株感病单株等量 DNA 构建 DNA 抗病池和感病池^[13],用于与抗病基因连锁分子标记的筛选。

1.4 分子标记检测

本研究用与已知抗白粉病基因连锁的分子标记和已知小麦遗传连锁图上的分子标记进行多态性分析(<http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml>)^[14-15]。在 Applied Biosystems GeneAmp PCR System 9700 上进行 PCR 反应^[16]。PCR 为 10 μ L 反应体积,含 10 \times buffer 1 μ L, 15 mmol/ μ L

MgCl₂ 1 μL, 0.2 mmol/μL dNTP 1 μL, 20 ng/μL 引物 1 μL, 1.5 U *Taq* 酶 0.1 μL, 去离子水 5.7 μL, 20~100 ng/μL 基因组 DNA 2 μL。扩增程序为 94 °C 变性 5 min; 94 °C 变性 30 s, 50~60 °C (根据引物的退火温度) 复性 30 s, 72 °C 延伸 45 s, 40 个循环; 72 °C 延伸 10 min, 最终 PCR 产物保存于 4 °C^[17-18]。PCR 扩增产物检测采用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶 (Acr : Bis = 39 : 1) 电泳^[19]。银染显色, 统计带型。

1.5 数据分析

利用 Mapmaker3.0 软件计算分子标记与抗病基因间的遗传距离 (LOD 值取 3.0)。利用 MapDraw V2.1 软件绘制抗病基因的遗传连锁图谱^[20]。 χ^2 测验方法采用公式 $\chi^2 = \sum \frac{(O-E)^2}{E}$, O 是实测值, E 是理论值, \sum 是总和的符号。根据

表 1 Bogatka、薛早和薛早/Bogatka//薛早 BC₁ 群体苗期白粉病鉴定结果

Table 1 Response of Bogatka, Xuezaao and Xuezaao/Bogatka//Xuezaao BC₁ population to Bgt E09 at seedling stage

组合 Cross	世代 Generation	抗病单株(RR,Rr)/株 Resistant plants	感病单株(rr)/株 Susceptible plants	总数/株 Total	χ^2	期望比率 Expected ratio	$\chi^2_{0.05,1}$
Bogatka	—	25	0	25	—	—	—
薛早	—	0	25	25	—	—	—
薛早/Bogatka//薛早	BC ₁	55	77	132	3.67	01 : 01	3.84

2.2 Bogatka 抗白粉病基因的分子标记

根据 BSA 法, 用已知抗白粉病基因连锁的分子标记筛选抗感池, 发现标记 *STS*_{BCD135} 在抗感池间具有多态性, 经在分离群体中验证, 发现该标记与抗病基因连锁 (图 1)。已知标记 *STS*_{BCD135} 位于小麦染色体 2B 长臂, 并与抗白粉病基因 *Pm6* 紧密连锁^[14], 继续检测已报道的与 *Pm6* 基因紧密连锁的分子标记, 但未发现多态性标记。为寻找更多与 *MLBogatka* 连锁的分子标记, 故选择小麦 2BL 染色体上其他的 SSR 标记进行筛选, 结果发现另外 2 个连锁的小麦 SSR 标记 *Xwmc332* 和 *Xgwm501* (图 1)。

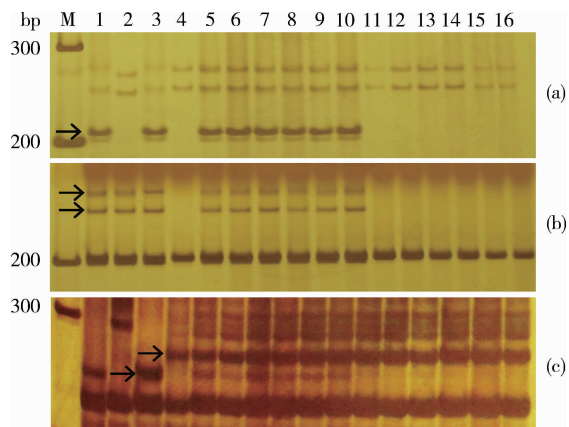
经过对薛早/Bogatka//薛早 BC₁ 共 132 株的基因进行连锁分析, 构建抗白粉病基因 *MLBogatka* 的遗传连锁图 (图 2)。根据这一结果, *MLBogatka* 基因应位于小麦 2BL 染色体, 与 *STS*_{BCD135}、*Xgwm501* 和 *Xwmc332* 连锁, 遗传距离分别是 6.3、7.1 和 8.4 cM, 所有标记均位于抗病基因的一侧。

卡方值和自由度 (用 df 表示, $df = k - 1$, k 为类型数), 就可得出 P 值。 P 值是指实测值与理论值相差一样大以及更大的积加概率, 遗传学试验中 P 值常以 0.05 为标准, 若 $P < 0.05$ 说明差异显著, $P < 0.01$ 说明差异极显著^[21]。

2 结果与分析

2.1 Bogatka 抗白粉病基因的遗传分析

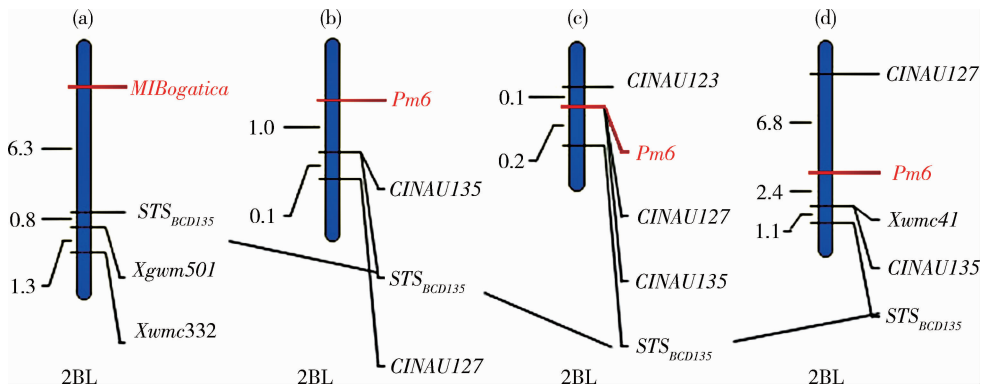
用白粉菌 E09 小种苗期接种 Bogatka、薛早和薛早/Bogatka//薛早的 BC₁ (共 132 株)。结果 Bogatka 表现为高抗 (IT = 1), 薛早表现为高感 (IT = 4), BC₁ 群体的抗病植株 : 感病植株 = 55 : 77 (表 1), 符合单基因控制的回交一代群体的分离比例 ($\chi^2_{1:1} = 3.67, P < 0.05$)。这一结果说明小麦品种 Bogatka 含有 1 个显性抗小麦白粉病基因, 暂时将该抗白粉病基因命名为 *MLBogatka*。



(a) *Xgwm501*, (b) *STS*_{BCD135}, (c) *Xwmc332*. 1: 保丰 104; 2: IGVI-465; 3: 抗病亲本 Bogatka; 4: 感病亲本薛早; 5~10: 不同抗病单株; 11~16: 不同感病单株; M: 100 bp DNA ladder. 箭头所指为多态性。

(a) *Xgwm501*, (b) *STS*_{BCD135}, (c) *Xwmc332*. 1: Baofeng104; 2: IGVI-465; 3: Resistance parent "Bogatka"; 4: Susceptible parent Xuezaao; 5-10: Different resistant plants; 11-16: Different susceptible plants; M: 100 bp DNA ladder. Arrows on the left side indicate DNA fragments polymorphic between resistant and susceptible plants.

图 1 与抗白粉病基因 *MLBogatka* 连锁的分子标记的扩增结果
Fig. 1 Amplification patterns of *MLBogatka*-linked markers



(a) 抗白粉病基因 *MIBogatka*; (b) *Pm6*^[31]; (c) *Pm6*^[31]; (d) *Pm6*^[33]。(a)、(b)、(c) 和 (d) 中左侧为两个相邻位点之间的遗传距离 (cM)，右侧是分子标记和基因所在位置。

(a) *MIBogatka*; (b) *Pm6*^[31]; (c) *Pm6*^[31]; (d) *Pm6*^[33]。In figure (a), (b), (c) and (d), numbers on the left indicate genetic distances (cM) between adjacent loci and the right shows the polymorphic markers.

图 2 抗白粉病基因 *MIBogatka* 与 *Pm6* 遗传连锁图的比较

Fig. 2 Comparison of linkage map of *MIBogatka* and *Pm6*

3 讨论

Bogatka 是波兰 Danko 植物育种公司 (Danko Plant Breeders LTD) 2004 年培育的冬小麦品种。在波兰, 该品种对根腐病、赤霉病、颖枯病、叶锈病、白粉病等都有较好的抗性 (<http://www.danko.pl/en/Bogatka>), 是一个很好的抗病育种材料。本研究发现 Bogatka 也对北京地区小麦白粉菌具有很好的抗性, 并明确其中含有 1 个显性抗白粉病基因, 这一结果对在小麦抗病育种中合理利用该品种有所帮助。

基于 PCR 技术的 SSR 技术具有简单、稳定、位点丰富且多态性高等特点, 得到广泛利用^[22-23], SSR 与集群分离分析法 BSA 结合, 可以找到与目的基因连锁的分子标记, 定位某些重要基因^[24]。目前覆盖整个小麦染色体组的 SSR 图谱已经建立, 这为定位特定性状的基因提供了基础和便利^[15]。本研究通过构建 BC₁ 群体对 Bogatka 进行白粉病抗性遗传分析和抗病基因分子标记定位, BC₁ 群体中每一分离的基因座只有 2 种基因型, 它直接反应 F₁ 代配子的分离比例, 而 F₂ 群体植株的基因型必须通过其衍生系 F_{2,3} 才能确定, 因而 BC₁ 群体具有较高的作图效率。李俊志等^[25] 利用陆地棉推广品种中棉所 36 和海 1 配制杂交组合, 并用中棉所 36 为轮回亲本构建回交群体 (BC₁F₁、BC₂F₁ 和 BC₃S₁), 利用这 3 个群体共定位 16 个产量性状 QTL, 解释表型变异 5.77%~19.86%。Diener 等^[26] 利用拟南芥抗枯萎病材料 Columbia-0 (Col-0) 和感病材料 Taynuilt-0

杂交, F₁ 与 Taynuilt-0 回交得到 BC₁ 群体, 定位 6 个控制拟南芥抗枯萎病的 QTLs。本研究通过构建薛早/Bogatka//薛早的 BC₁ 回交群体, 筛选到与抗白粉病基因 *MIBogatka* 紧密连锁的分子标记 *STS*_{BCD135}、*Xwmc332* 和 *Xgwm501* (图 1、图 2)。

据报道, 在 2BL 染色体上已知定位的抗白粉病基因有来自提莫菲维小麦的 *Pm6*、来自波斯小麦的 *Pm33*、来自野生二粒小麦的 *MIAB10* 和 *MIZec1*^[27-30]。Zhu 等^[28] 用 SSR 标记 *Xwmc317* 将来自波斯小麦的抗白粉病基因 *Pm33* 定位在小麦 2B 染色体长臂上。Maxwell 等^[29] 研究表明, 来自野生二粒小麦的抗白粉病基因 *MIAB10* 与 SSR 标记 *Xwmc445* 距抗病基因距离为 7 cM。Mohler 等^[30] 证明 *MIZec1* 是一个显性抗白粉病基因, 用 SSR 标记 *Xwmc356* 将其定位在小麦染色体 2BL 末端 0.89—1.00 区段上。Qin 等^[31] 研究表明, *Pm6* 定位于 *CINAU123* 与 *STS*_{BCD135} 之间, 与其分别相距 0.1 cM 和 0.2 cM, 其中 *CINAU123* 位于 *Pm6* 的近着丝粒侧, *STS*_{BCD135} 位于其远着丝粒侧。本研究表明, 在与已知定位在 2BL 上的抗白粉病基因紧密连锁的分子标记中, 只有标记 *STS*_{BCD135} 在 Bogatka、薛早间有多态性, 群体验证结果表明此标记与基因 *MIBogatka* 连锁, 说明此基因很可能为 *Pm6*。为明确抗白粉病基因 *MIBogatka* 与 *Pm6* 的关系, 比较本研究发现的 3 个 *MIBogatka* 分子标记在 Bogatka 和 *Pm6* 基因载体品种 IGVI-465 和保丰 104 中的扩增带型 (图 1), 并将 *MIBogatka* 遗传连锁图与 *Pm6* 连锁图进行比较分析 (图 2), 发现两者

之间具有较高的一致性。

Tao等^[32]用RFLP方法检测含有*Pm6*的6个近等基因系,最终得到探针BCD135可以在不同的遗传背景下有效的检测*Pm6*,Ji等^[14]根据*Pm6*基因的RFLP标记建立了4个STS标记。唐华山等^[33]将*Pm6*定位于CINAUI27和STS_{BCD135}之间,与其分别相距6.8和3.5cM。但在本研究中,CINAUI27和CINAUI23在回交群体上无多态性,STS_{BCD135}在Bogatka、保丰104和IGVI-465中的扩增带型基本相同,与抗病基因的遗传位置关系与Qin等^[31]和唐华山等^[33]的研究结果基本一致,但遗传距离较大。但是标记*Xwmc332*和*Xgwm501*在Bogatka中扩增的抗病特异条带与IGVI-465中有所不同,而与保丰104基本一致,这可能是由于Bogatka和IGVI-465的遗传背景差异导致。根据遗传定位和分子标记检测结果,推测*MBogatka*为*Pm6*或者与*Pm6*紧密连锁的抗白粉病基因。

Bogatka是一种优良的、高产的小麦抗病品种,其种植面积较大,且含有较高的谷蛋白含量,较好的抗病性和抗逆性。根据<http://wheatpedigree.net/sort/renderPedigree/10259>网页提供的Bogatka的系谱信息,Bogatka的系谱中包括亲本Maris Huntsman,据前人^[4,34]报道,小麦品种Maris Huntsman含有*Pm2*和*Pm6*基因。因此推测Bogatka很可能含有来自Maris Huntsman的*Pm6*基因。尽管已经出现很多*Pm6*的毒性小种,但是该基因在很多地区表现出较好的成株期抗性,尤其与其他抗白粉病基因如*Pm2*聚合使用时抗性更为突出^[35]。因此,Bogatka在一定程度上可作为*Pm6*的遗传资源,本研究结果为*Pm6*的分子标记辅助选择和基因聚合提供了依据,也为小麦抗病育种奠定了基础。

参 考 文 献

- [1] Griffey C A, Das M K, Stromberg E L. Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter wheat[J]. Plant Disease, 1993, 77(6): 618-622
- [2] 张海泉. 小麦抗白粉病分子育种研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(6): 1060-1066
- [3] Wang J, Xie H, Guo E H, et al. DNA molecular markers and its application on the heredity and breeding research in foxtail millet[J]. J of Beijing Agricultural College, 2005, 20(1): 76-80
- [4] Wang Z L, Li L H, He Z H, et al. Seedling and adult plant resistance to powdery mildew in chinese bread wheat cultivars and lines[J]. Plant Disease, 2005, 89(5): 457-463
- [5] McIntosh R A, Dubcovsky J, Rogers W J, et al. Catalogue of Gene Symbols for Wheat, 2011 supplement[DB/OL]. (2013-09-05) <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>
- [6] Mohler V, Bauer C, Schweizer G, et al. *Pm50*: A new powdery mildew resistance gene in common wheat derived from cultivated emmer[J]. J Appl Genet, 2013, 54(3): 259-263
- [7] Xiao M G, Wang X M, Song F J, et al. Identification of the gene *Pm47* on chromosome 7BS conferring resistance to powdery mildew in the Chinese wheat landrace Hongyanglazi[J]. Theor Appl Genet, 2013, 126(5): 1397-1403
- [8] Peng F X, Song N, Shen H X, et al. Molecular mapping of a recessive powdery mildew resistance gene in spelt wheat cultivar Hubel[J]. Mol Breeding, 2014, 34(2): 491-500
- [9] Stepień L, Mohler V, Bocianowski J, et al. Assessing genetic diversity of Polish wheat (*Triticum aestivum*) varieties using microsatellite markers[J]. Genet Resour Crop Evol, 2007, 54(7): 1499-1506
- [10] 李根桥. 小麦抗白粉病和条锈病基因的发掘、鉴定及其分子标记定位[D]. 北京: 中国农业大学, 2009
- [11] 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(3): 215-219
- [12] 李丹. 小麦新品种(系)抗白粉病基因的鉴定和分子标记定位[D]. 北京: 中国农业大学, 2012
- [13] 廖毅, 孙宝娟, 孙光闻, 等. 集群分离分析法在作物分子标记研究中的应用及问题分析[J]. 分子植物育种, 2009, 7(1): 162-168
- [14] Ji J, Qin B, Wang H, et al. STS markers for powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat[J]. Euphytica, 2007, 163(2): 159-165
- [15] Xue S L, Zhang Z Z, Ma Z Q, et al. A high-density intervarietal map of the wheat genome enriched with markers derived from expressed sequence tags[J]. Theor Appl Genet, 2008, 117(2): 181-189
- [16] 沈红霞. 普通小麦品系7K65抗白粉病基因分子标记[D]. 北京: 中国农业大学, 2011
- [17] Hua W, Liu Z J, Zhu J, et al. Identification and genetic mapping of *Pm42*, a new recessive wheat powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var *dicoccoides*)[J]. Theor Appl Genet, 2009, 119(2): 223-230
- [18] 唐华山, 彭福祥, 王艳洁, 等. 小麦抗叶锈基因LrAlt的比较基因组学定位[J]. 中国农业大学学报, 2013, 18(4): 1-6
- [19] Li G, Fang T, Zhang H, et al. Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene *Pm41* on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var

- dicoccoides* [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119(3): 531-539
- [20] Liu R H, Meng J L. MapDraw: A microsoft excel macro for drawing genetic linkage maps based on given genetic linkage data [J]. Hereditas, 2003, 25(3): 317-321
- [21] 朱军. 遗传学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2010: 81-82
- [22] Daryl, Somers J, Isaac P, et al. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (L) [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109(6): 1105-1114
- [23] Hu T Z, Li H J, Xie C J, et al. Molecular mapping and chromosomal location of the powdery mildew resistance gene in wheat cultivar Tangmai4 [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(7): 1193-1198
- [24] 刘林. SSR 分子标记技术与作物 QTL 定位 [J]. 科技经济市场, 2010, 6(6): 12-14
- [25] 李俊志, 杨泽茂, 李俊文, 等. 利用陆海杂种 BC₁ 群体构建棉花遗传连锁图谱并初步定位产量性状相关的 QTL [J]. 中国农学通报, 2009, 25(9): 11-18
- [26] Diener A C. Routine mapping of Fusarium wilt resistance in BC₁ populations of *Arabidopsis thaliana* [J]. BMC Plant Biology, 2013, 171(13): 1-13
- [27] Jorgensen J H, Jensen C J. Gene *Pm6* for resistance to powdery mildew in wheat [J]. Euphytica, 1973, 22(2): 423
- [28] Zhu Z D, Zhou R H, Kong X Y, et al. Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat [J]. Genome, 2005, 48(4): 585-590
- [29] Maxwell J J, Lyerly J H, Srnec G, et al. *MLAB10*: A *Triticum turgidum* subsp *Dicoccoides* derived powdery mildew resistance gene identified in common wheat [J]. Crop Sci, 2010, 50(6): 2261-2267
- [30] Mohler V, Zeller F J, Wenzel G, et al. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L em Thell) 9 Gene *MLZec1* from the *Triticum dicoccoides*-derived wheat line Zecoi-1 [J]. Euphytica, 2005, 142(1/2): 161-167
- [31] Qin B, Cao A Z, Wang H Y, et al. Collinearity-based marker mining for the fine mapping of *Pm6*, a powdery mildew resistance gene in wheat [J]. Theor Appl Genet, 2011, 123(2): 207-218
- [32] Tao W, Liu D, Liu J, et al. Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat by RFLP analysis [J]. Theor Appl Genet, 2000, 100(3/4): 564-568
- [33] 唐华山, 彭福祥, 沈红霞, 等. 小麦品种保丰 104 抗白粉病基因的分子标记分析 [J]. 麦类作物学报, 2014, 34(3): 323-331
- [34] Hovmoller M S. Race specific powdery mildew resistance in 31 Northwest european wheat cultivars [J]. Plant Breeding, 1989, 103(3): 228-234
- [35] Cai S B, Cheng S H, Wu J Z, et al. Evaluation, improvement and utilization of introduced wheat reserve resource resistant to powdery mildew [J]. Acta Tritical Crops, 2005, 25(6): 116-120

责任编辑: 袁文业