

# 甜瓜 ‘PMR6’ 抗白粉病基因的遗传及其定位研究

卢浩, 王贤磊, 高兴旺, 宁雪飞, 陈静, 李冠\*

(新疆大学生命科学与技术学院, 乌鲁木齐 830046)

**摘要:** 以甜瓜 (*Cucumis melo* L.) 感白粉病品种 ‘Hami413’ 为受体亲本, 抗白粉病品种 ‘PMR6’ 为供体亲本构建的 255 株 BC<sub>2</sub> 分离群体为材料, 研究 ‘PMR6’ 抗白粉病的遗传规律及基因定位。群体遗传分析表明, BC<sub>2</sub> 群体中对白粉病菌 *Podosphaera xanthii* 生理小种 1 的抗性由显性单基因控制, 基因命名为 *Pm-PMR6-1*; 利用混合分组分析法 (Bulked segregant analysis, BSA) 从分布于甜瓜 12 个连锁群上的 390 个 SSR 分子标记中筛选出 5 个多态性标记; 通过连锁分析, 将该抗性基因定位于 12 号连锁群 SSR 标记 DM0191 与 CMBR111 之间; 根据甜瓜基因组信息设计 SSR 引物, 进一步将该基因定位于 SSR12407 与 SSR12202 之间, 并且该抗性基因与标记 Mu7191 共分离; 比对基因组序列, 两标记间物理距离约 226 kb, 预测 35 个候选基因。

**关键词:** 甜瓜; *Podosphaera xanthii* 生理小种 1; SSR; 抗性基因

**中图分类号:** S 652

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2015) 06-1121-08

## Inheritance and Location of Powdery Mildew Resistance Gene in Melon PMR6

LU Hao, WANG Xian-lei, GAO Xing-wang, NING Xue-fei, CHEN Jing, and LI Guan\*

(College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China)

**Abstract:** To identify the chromosomal location associated with powdery mildew resistance gene, the segregation of resistance was evaluated in BC<sub>2</sub> population derived from a cross between the resistance melon PMR6 and the susceptible melon Hami413. Genetic analysis showed that the resistance to *Podosphaera xanthii* race 1 was controlled by one single dominant gene in BC<sub>2</sub> population, and the gene was named *Pm-PMR6-1*. Among 390 simple sequence repeat (SSR) markers distributed on 12 linkage groups, 5 polymorphic markers were identified by Bulked segregant analysis (BSA). The resistance gene was located on linkage group XII between SSR markers SSR12407 and SSR12202, and the physical distance was 226 kb according to the melon genome database. Thirty-five candidate genes were predicted in this region. The resistance gene *Pm-PMR6-1* co-segregated with SSR marker Mu7191 in 255 BC<sub>2</sub> progeny. The candidate genes in this region provide a potential target site for further fine mapping and cloning of powdery mildew resistance gene in melon PMR6.

**收稿日期:** 2015-02-03; **修回日期:** 2015-04-08

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31260258)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: guanli@xju.edu.cn)

**Key words:** *Cucumis melo*; *Podosphaera xanthii* race 1; SSR; resistance gene

2002—2012年新疆的甜瓜 (*Cucumis melo* L.) 产量在全国各省份中高居前三, 并且呈逐年上升趋势 (王志丹, 2014), 然而甜瓜产区均面临着白粉病危害。该病引起甜瓜叶片发病, 严重时将降低甜瓜的品质和产量。危害甜瓜生长的白粉病病原菌主要是单丝壳白粉菌 *Podosphaera xanthii* (原名 *Sphaerotheca fuliginea*), 该病原菌存在 11 个生理小种 (McCreight, 2006), 在新疆主要是 *P. xanthii* 生理小种 1 (张学军 等, 2013)。

甜瓜抗白粉病品种 ‘PMR45’、‘PMR5’ 和 ‘PMR6’ 是由美国加利福尼亚大学和美国农业部 La Jolla 育成, 具有亲缘关系 (王坚, 2000)。‘PMR45’ 只对 *P. xanthii* 生理小种 1 表现抗性, 是由单显性基因控制, 该基因定位在 LG II 上 (Epinat et al., 1993; 宁雪飞 等, 2013)。‘PMR5’ 对 *P. xanthii* 生理小种 1 的抗性可能由 2 个独立显性基因控制, 1 个基因定位于 SSR 标记 CMGA36 与 SSR25208 之间约 104 113 bp, 位于甜瓜 LG II 上; 另 1 个基因可能位于 LG XII, 与标记 CSAT425 连锁 (Epinat et al., 1993; Diaz et al., 2011; 王晓娟 等, 2012; 王贤磊 等, 2014)。甜瓜品种 ‘AR5’ 与 ‘PMR5’ 的抗白粉病基因相同, ‘AR5’ 中抗 *P. xanthii* 生理小种 1 的 2 个抗性基因, 一个定位在 LG II, 与标记 CMBR8 和 CMBR120 连锁; 另一个定位在 LG XII, 与 CMBR111 连锁 (Fukino et al., 2004, 2008)。‘PMR6’ 中也含有抗 *P. xanthii* 生理小种 1 的基因 (Kenigsbuch & Cohen, 1992), 其抗性可能来源于 ‘PMR5’ (王娟 等, 2006)。目前对 ‘PMR6’ 抗白粉病基因的定位以及对 ‘PMR5’ 或 ‘PMR6’ 位于 LG XII 的抗 *P. xanthii* 生理小种 1 的基因精细定位还未见报道。

近几年, 利用 SSR 分子标记定位的甜瓜基因包括裂叶基因 *pll* (Gao et al., 2014)、矮化基因 *mdw1* (Hwang et al., 2014)、短侧枝基因 *slb* (Fukino et al., 2012)、抗白粉病基因 *Pm-2F* (Zhang et al., 2013)、*Pm-Edisto47-1* (Ning et al., 2014)、*Pm-AN* (Wang et al., 2011) 等。本研究中对甜瓜品种 ‘PMR6’ 抗白粉菌 *P. xanthii* 生理小种 1 基因进行遗传规律研究, 利用 BSA 法和 SSR 分子标记技术对位于 LG XII 抗白粉病基因进行精细定位, 获得了与抗性基因紧密连锁的 SSR 标记, 为甜瓜抗白粉病分子辅助育种和抗白粉病基因的克隆奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

抗白粉病甜瓜品种 ‘PMR6’ 和感白粉病甜瓜品种 ‘Hami413’ 由新疆国家瓜类工程技术研究中心提供。‘Hami413’ 果实长卵形, 网纹细密, 果肉橘红色, 松脆, 属于典型的中亚厚皮甜瓜, 易感白粉病。‘PMR6’ 是由美国加利福尼亚大学和美国农业部 La Jolla 育成, 抗白粉病菌 *P. xanthii* 生理小种 1 (Kenigsbuch & Cohen, 1992; 王坚, 2000)。以 ‘Hami413’ 为母本, 以提供抗白粉基因的 ‘PMR6’ 为父本进行杂交, 得到的 F<sub>1</sub> 代与 ‘Hami413’ 回交, 得到 BC<sub>1</sub> 代再与 ‘Hami413’ 回交, 获得 BC<sub>2</sub> 后代分离群体。将 BC<sub>2</sub> 群体单株和国际通用的 13 个鉴别寄主 (‘PMR45’、‘PMR5’、‘PMR6’、‘PI 414723’、‘PI 124111’、‘PI 124112’、‘MR-1’、‘WMR29’、‘Iran H’、‘Vedrantais’、‘Edisto47’、‘Topmark’ 和 ‘Nantais Oblong’) 同期播种在新疆昌吉国家瓜类工程技术研究中心实验田。SSR 引物由华大基因公司合成, 500 bp Marker 购自宝生物工程 (大连) 有限公司, 其他分子试剂均购自北京博迈德公司。

## 1.2 方法

### 1.2.1 甜瓜 PMR6 对白粉病抗性的检测

白粉病菌在新疆昌吉国家瓜类工程技术研究中心试验田采集, 苗龄 30 d 时以浓度为  $10^6$  个  $\cdot$  mL<sup>-1</sup> 的孢子悬浮液对甜瓜叶片喷雾接种白粉病菌 *P. xanthii* 生理小种 1 (王迪等, 2010), 接种 14 d 后统计发病情况, 叶片有白粉病病斑记为感病 (A), 无白粉病病斑记为抗病 (H), 用  $\chi^2$  检验分析抗白粉病基因的遗传规律。同时检测 13 个鉴别寄主感病情况, 参照 McCreight (2006) 与张学军等 (2013) 对白粉病小种的鉴定结果, 确定田间白粉病。

### 1.2.2 甜瓜白粉病抗病 DNA 池和感病 DNA 池的构建

采集 BC<sub>2</sub> 分离群体单株幼叶, 低温保存带回实验室, 按照 CTAB 方法提取各单株的 DNA (Porebski et al., 1997), 并将提取的 DNA 溶液稀释成 100 ng  $\cdot$   $\mu$ L<sup>-1</sup>, -20 °C 保存备用。利用 BSA 法筛选与目标性状连锁的标记, 从抗病和感病群分别选取 15 个个体, 吸取等量的 DNA 混合, 构建抗、感病基因池 (方宣钧等, 2000)。

### 1.2.3 抗白粉病基因的 SSR 连锁标记筛选

参照已构建的甜瓜连锁图谱 (Ritschel et al., 2004; Gonzalo et al., 2005; Fernandez-Silva et al., 2008; Diaz et al., 2011) 从甜瓜 12 条连锁群上选取 390 个 SSR 标记, 对两个基因池进行检测, 筛选在两池间表现多态性的 SSR 分子标记。SSR 扩增体系为 20  $\mu$ L, 其中 DNA 模板 0.6  $\mu$ L, 10  $\times$  PCR 缓冲液 (含 15 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> Mg<sup>2+</sup>) 2  $\mu$ L, 上、下游引物各 (50  $\mu$ mol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>) 0.2  $\mu$ L, 10 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> dNTPs 0.4  $\mu$ L, *Taq* DNA 酶 (Biomed, China, 5 U  $\cdot$   $\mu$ L<sup>-1</sup>) 0.2  $\mu$ L。SSR 扩增程序: 94 °C 预变性 3 min; 94 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s, 35 个循环; 72 °C 延伸 5 min; 4 °C 保存。SSR 扩增产物用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测, 银染显色。

### 1.2.4 PMR6 抗白粉病基因的定位

用连锁标记对 BC<sub>2</sub> 分离群体的 95 株单株进行检测, 扩增产物用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测, 银染显色, 带型与抗病池带型一致的记为抗病 (H), 与感病带型一致的记为感病 (A)。用 JoinMap 4.0 软件处理分析数据, 绘制抗性基因的连锁图谱。

## 2 结果与分析

### 2.1 抗白粉病基因的遗传分析

田间接种后观察 13 个鉴别寄主感病情况, 其中 ‘IranH’、‘Vedrantais’、‘Topmark’ 和 ‘Nantais Oblong’ 表现感病, ‘PMR45’、‘PMR5’、‘PMR6’、‘PI 414723’、‘PI 124111’、‘PI 124112’、‘MR-1’、‘WMR29’ 和 ‘Edisto47’ 表现抗病, 根据 McCreight (2006) 和张学军等 (2013) 对甜瓜白粉菌生理小种的鉴定结果, 田间白粉病菌是 *P. xanthii* 生理小种 1, 表明无外源病原菌小种入侵。田间播种的 10 株 ‘PMR6’ 均表现完全抗病, 15 株 ‘Hami413’ 均表现完全感病, 255 个 BC<sub>2</sub> 群体单株中抗感比率为 120:135, 抗感分离比符合 1:1 的分离比 ( $\chi^2 = 0.882$ ,  $P = 0.348$ ), 推测 BC<sub>2</sub> 群体中抗 *P. xanthii* 生理小种 1 可能由显性单基因控制。

### 2.2 连锁抗白粉病基因的 SSR 分子标记

用 390 个 SSR 标记检测抗病与感病基因池, 有 5 个标记 (1.28%) 在抗病与感病基因池表现多态性 (图 1), 遗传上与抗白粉病基因座位相连锁, 分别为 CMBR111、Mu7191、DM0191、ECM218

和 CMGAN80 (表 1), 均位于甜瓜 LGXII。用这 5 个连锁的 SSR 标记对 BC<sub>2</sub> 分离群体 95 个单株进行检测, 与田间抗病与感病平均符合率依次为 97.9%、100%、93.7%、70.5%和 68.4% (表 2), 进一步证明 5 个标记与白粉病抗性基因连锁。

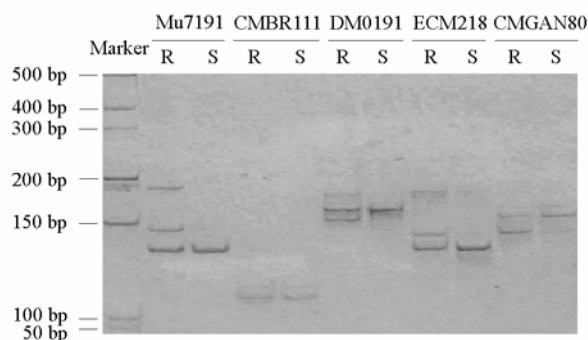


图 1 聚丙烯酰胺凝胶电泳检测多态的 SSR 分子标记

M: 500 bp marker; R: 抗病基因池; S: 感病基因池。

Fig. 1 Polymorphic SSR markers were detected by polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE)

M: 500 bp marker; R: Resistant gene pool; S: Susceptible gene pool.

表 1 用于多态检测的 SSR 标记

Table 1 Polymorphic SSR markers for detection

标记 Marker	上游引物 Forward primer	下游引物 Reverse primer	参考文献 Reference
CMBR111	TTTCTCCATTTAACTTAGCC	AAGAGAGAAGCCATGGATGAA	Ritschel et al., 2004
Mu7191	CTCTATCAGCTCAAAGGCCG	TTCGTCTCGTTCCTTGCT	Fang et al., unpublished
DM0191	TGGAAGGCTTTGCTGAAG	GCCTACCACATTTAATTCC	Syngenta., unpublished
ECM218	TCCTTCCGGTTTGCTAAT	GGACCAAACATGGTTGAAAAG	Fernandez-Silva et al., 2008
CMGAN80	ATATTGATTGCTGGGAAAGG	CTTTTTGGCTTTATTGGGTC	Gonzalo et al., 2005
SSR12608	TAATGATTGTGGTTGGTT	ACACTTTTGTGGCTTATC	
SSR12510	CATAACGTCATCCCATAAAT	AGATTGAAGGTTGATTGGAC	
SSR12407	TAAAAATGACCATAGCACC	AAGTAAATGGCAGACAGAAC	
SSR12314	CTGGGGCATAATCTTTGTTA	CGTAGTGGTATGGTAGTGGC	
SSR12202	AGATTTGGAAGGATGTTAGA	AAGTCGGGTGGTAGTTGTTT	

表 2 SSR 分子标记检测与田间抗感表型符合率

Table 2 SSR markers assisted selection efficiency

标记 Marker	植株数 Number of plant	人工接种表型 Phenotype by inoculation		标记带型 Marker band		检测率/% Efficiency	
		表型 Phenotype	植株数 Number of plant	抗病 Resistant	感病 Susceptible	抗(感)符合率 R (S) coincidence	平均符合率 Mean coincidence
		抗病 Resistant	40	38	2	95.0	97.9
感病 Susceptible	55	0	55	100.0			
Mu7191	95	抗病 Resistant	40	40	0	100.0	100.0
感病 Susceptible	55	0	55	100.0			
DM0191	95	抗病 Resistant	40	37	3	92.5	93.7
感病 Susceptible	55	3	52	94.5			
ECM218	95	抗病 Resistant	40	28	12	70.0	70.5
感病 Susceptible	55	16	39	70.9			
CMGAN80	95	抗病 Resistant	40	28	12	70.0	68.4
感病 Susceptible	55	18	37	67.3			
SSR12202	95	抗病 Resistant	40	39	1	97.5	98.9
感病 Susceptible	55	0	55	100.0			
SSR12608	95	抗病 Resistant	40	38	2	95.0	95.8
感病 Susceptible	55	2	53	96.4			

### 2.3 甜瓜‘PMR6’抗白粉病基因的定位

对表 2 数据用 JoinMap 4.0 软件绘制的连锁图 (图 2, A), SSR 标记顺序与 Diaz 等 (2011) 的甜瓜连锁图谱中的顺序一致; 甜瓜抗白粉病基因命名为 *Pm-PMR6-1*, 与标记 Mu7191 共分离, 定位在标记 DM0191 和 CMBR111 之间 9.1 cM 区域内。初步将 BC<sub>2</sub> 群体中抗白粉病菌 *P. xanthii* 生理小种 1 基因定位在 LGXII。

根据甜瓜基因组序列, 在两个标记 DM0191 和 CMBR111 之间设计 SSR 标记 SSR12608、SSR12510、SSR12407、SSR12314 和 SSR12202 (表 1), 利用 SSR12608 和 SSR12202 标记对 BC<sub>2</sub> 分离群体 95 个单株进行检测, 进一步将抗性基因的候选范围缩小到这两个标记间 5.6 cM 的区域 (图 2, A)。用这两个标记对 255 个 BC<sub>2</sub> 群体单株进行检测, 检测出 8 个位于 SSR12608 和 SSR12202 之间的重组基因型 (表 3)。根据表 3 中标记检测结果, 用 JoinMap 4.0 软件绘制连锁图 (图 2, B), 抗性基因被定位在 SSR12407 和 SSR12202 之间 1.6 cM 区域内。

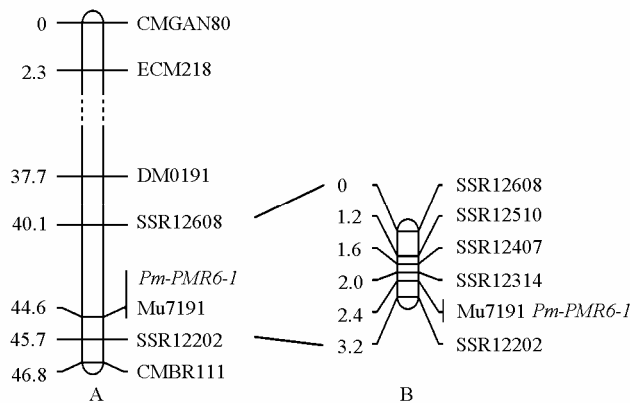


图 2 利用 BC<sub>2</sub> 群体定位甜瓜抗白粉病基因

A: 95 株系连锁图; B: 255 株系连锁图。

左侧所示为各标记与第一个标记之间的遗传距离, 单位为 cM; 右侧所示为对应的标记名称及顺序。

Fig. 2 Fine mapping of powdery mildew resistant gene by BC<sub>2</sub> population of BC<sub>2</sub> in melon (*Cucumis melo* L.)

A: 95 lines; B: 255 lines. Genetic distances between loci are expressed in centiMorgans (cM) on the left;

Locus name and corresponding locations are indicated on the right.

表 3 BC<sub>2</sub> 群体在 SSR 标记 SSR12608 与 SSR12202 之间的重组个体基因型检测结果

Table 3 Recombination near powdery mildew resistance gene identified from BC<sub>2</sub> by SSR markers SSR12608 and SSR12202

植株编号 No. of recombinants	植株表型 Phenotype	标记带型 Marker band					
		SSR12608	SSR12510	SSR12407	SSR12314	Mu7191	SSR12202
1	H	A	A	A	A	H	H
2	A	H	H	A	A	A	A
3	H	H	H	H	H	H	A
4	A	H	H	H	A	A	A
5	H	A	H	H	H	H	H
6	H	H	H	H	H	H	A
7	A	H	A	A	A	A	A
8	H	A	H	H	H	H	H

注: H: 抗白粉病性状和杂合子带型; A: 感白粉病性状和纯合子带型。

Note: H: Powdery mildew resistance or heterozygous bands; A: Powdery mildew susceptible or homozygous bands.

比对甜瓜基因组数据库 (<https://melonomics.net/>), 标记 SSR12407 和 SSR12202 之间物理距离约 226 kb, 该区域包含 35 个候选基因, 从 MELO3C002413 到 MELO3C002447; 该数据库已经分析了这些基因, 12 个基因与其他物种中的基因功能可能相似, 其中 MELO3C002419 与拟南芥 At2g39430 基因功能可能相似; At2g39430 基因编码的蛋白与植物抗病反应有关 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)。

### 3 讨论

本研究中选用的材料为甜瓜品种 ‘PMR6’ 与 ‘Hami413’ 回交的 BC<sub>2</sub> 群体, 利用 BSA 法筛选与抗白粉病基因连锁的 SSR 分子标记, 在 390 个 SSR 分子标记中, 仅有 5 个 (1.28%) 多态性的 SSR 标记, 多态性水平低的原因与选择的群体有很大关系。利用分子标记辅助选择 (Marker-assisted selection, MAS) 技术可以快速培育抗白粉病的改良品种 (Collard & Mackill, 2008), 本研究中获得与抗白粉病基因紧密连锁的 SSR 标记 SSR12608、SSR12510、SSR12407、SSR12314、SSR12202 以及 CMBR111、Mu7191 等, 均可以运用到甜瓜抗白粉病分子育种中。甜瓜 PMR6 的抗白粉病基因定位于两标记 SSR12202 与 SSR12407 之间, 试验结果中标记 SSR12314 比 SSR12407 与抗性基因连锁更紧密, 然而 SSR12314 仅有一个重组个体基因型数据支持; 标记 Mu7191 与抗白粉病基因 *Pm-PMR6-1* 共分离, 表明在此群体中该标记基因型就能代表植株抗性表型。

本研究中首次将甜瓜品种 ‘PMR6’ 中 1 个抗白粉病菌 *P. xanthii* 生理小种 1 的基因定位在 LGXII, 与 CMBR111 紧密连锁。已经定位在 LGXII 的抗白粉病基因有: 甜瓜品种 ‘VA435’ 的 *Pm-y* (Pitrat, 1991)、甜瓜品种 ‘PI124112’ 的 *PmXII.1* (Perchepied et al., 2005)、甜瓜品种 ‘AR5’ 的 1 个抗性基因 (Fukino et al., 2008)。*‘AR5’* 与甜瓜品种 ‘PMR5’ 的抗白粉病基因相同 (Fukino et al., 2004), ‘PMR5’ 与 ‘PMR6’ 存在亲缘关系 (王坚, 2000), 并且 ‘PMR6’ 抗 *P. xanthii* 生理小种 1 的基因可能源自 ‘PMR5’ (王娟 等, 2006); ‘AR5’ 抗 *P. xanthii* 生理小种 1 的 2 个独立显性基因, 一个定位在 LG II, 另一个定位在 LGXII, 也与 CMBR111 连锁, 定位在 CMBR111 与 CMBR150 之间 (Fukino et al., 2008)。因此推测 ‘PMR6’ 中位于 LGXII 抗 *P. xanthii* 生理小种 1 的基因可能也与 ‘PMR5’ 和 ‘AR5’ 相同。在 Diaz 等 (2011) 构建的甜瓜连锁图谱基础上, 本研究中将此抗白粉病基因定位在 CMBR111 与 DM0191 之间, 比 CMBR111 与 CMBR150 之间确定的遗传距离更近。

本研究中将甜瓜 ‘PMR6’ 抗白粉病的候选基因确定到 35 个基因范围内, 根据甜瓜基因组数据库对基因的分析, MELO3C002419 的功能与拟南芥 At2g39430 可能相似, At2g39430 表达的蛋白属于 Dirigent-like protein (DIR) 家族。DIR 基因存在所有维管植物中, 编码的蛋白参与木质素的合成, 一些 DIR 基因在真菌诱导后表达, 说明 DIR 基因与真菌侵染应答有关 (Davin & Lewis, 2000; Burlat et al., 2001; 赵付安 等, 2011; 张洪伟 等, 2012)。白粉病菌 *P. xanthii* 侵染甜瓜 ‘PMR6’ 叶片后能够诱导抗性基因的应答反应, 邻近感染细胞的非感染细胞能够积累胼胝体和木质素 (Kenigsbuch & Cohen, 1992)。因此推测 MELO3C002419 编码的蛋白可能与甜瓜 ‘PMR6’ 对白粉病的抗性相关。

### References

- Burlat V, Kwon M, Davin L B, Lewis N G. 2001. Dirigent proteins and dirigent sites in lignifying tissues. *Phytochemistry*, 57: 883 - 897.

- Collard B C Y, Mackill D J. 2008. Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 557 - 572.
- Davin L B, Lewis N G. 2000. Dirigent proteins and dirigent sites explain the mystery of specificity of radical precursor coupling in lignan and lignin biosynthesis. *Plant Physiology*, 123: 453 - 462.
- Diaz A, Fergany M, Formisano G, Ziarsolo P, Blanca J, Fei Z, Staub J E, Zalapa J E, Cuevas H E, Dace G, Oliver M, Boissot N, Dogimont C, Pitrat M, Hofstede R, Koert P, Harel-Beja R, Tzuri G, Portnoy V, Cohen S, Schaffer A, Katzir N, Xu Y, Zhang H, Fukino N, Matsumoto S, Garcia-Mas J, Monforte A J. 2011. A consensus linkage map for molecular markers and quantitative trait loci associated with economically important traits in melon (*Cucumis melo* L.). *BMC Plant Biology*, 11: 111 - 124.
- Epinat C, Pitrat M, Bertrand F. 1993. Genetic analysis of resistance of five melon lines to powdery mildews. *Euphytica*, 65: 135 - 144.
- Fang Xuan-jun, Wu Wei-ren, Tang Ji-liang. 2000. DNA marker-assisted breeding in crops. Beijing: Science Press. (in Chinese)  
方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 2000. 作物 DNA 标记辅助育种. 北京: 科学出版社.
- Fernandez-Silva I, Eduardo I, Blanca J, Esteras C, Pico B, Nuez F, Arus P, Garcia-Mas J, Monforte A J. 2008. Bin mapping of genomic and EST-derived SSRs in melon (*Cucumis melo* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 118: 139 - 150.
- Fukino N, Kunihisa M, Matsumoto S. 2004. Characterization of recombinant inbred lines derived from crosses in melon (*Cucumis melo* L.), PMAR No. 5 × Harukei No. 3. *Breeding Science*, 54: 141 - 145.
- Fukino N, Ohara T, Monforte A J, Sugiyama M, Sakata Y, Kunihisa M, Matsumoto S. 2008. Identification of QTLs for resistance to powdery mildew and SSR markers diagnostic for powdery mildew resistance genes in melon (*Cucumis melo* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 118: 165 - 175.
- Fukino N, Ohara T, Sugiyama M, Kubo N, Hirai M, Sakata Y, Matsumoto S. 2012. Mapping of a gene that confers short lateral branching (*slb*) in melon (*Cucumis melo* L.). *Euphytica*, 187: 133 - 143.
- Gao X W, Ning X F, Wang Y M, Wang X L, Yan W L, Zhang Z Q, Li G. 2014. Fine mapping of a gene that confers palmately lobed leaf (*pll*) in melon (*Cucumis melo* L.). *Euphytica*, 200: 337 - 347.
- Gonzalo M J, Oliver M, Garcia-Mas J, Monfort A, Dolcet-Sanjuan R, Katzir N, Arus P, Monforte A J. 2005. Simple-sequence repeat markers used in merging linkage maps of melon (*Cucumis melo* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 110: 802 - 811.
- Hwang J, Oh J, Kim Z, Staub J E, Chung S, Park Y. 2014. Fine genetic mapping of a locus controlling short internode length in melon (*Cucumis melo* L.). *Molecular Breeding*, 34: 949 - 961.
- Kenigsbuch D, Cohen Y. 1992. Inheritance and allelism of genes for resistance to races 1 and 2 of *Sphaerotheca fuliginea* in muskmelon. *Plant Disease*, 76: 626 - 629.
- McCreight J D. 2006. Melon-powdery mildew interactions reveal variation in melon cultigens and *Podosphaera xanthii* races 1 and 2. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131: 59 - 65.
- Ning X F, Wang X L, Gao X W, Zhang Z Q, Zhang L H, Yan W L, Li G. 2014. Inheritances and location of powdery mildew resistance gene in melon Edisto47. *Euphytica*, 195: 345 - 353.
- Ning Xue-fei, Wang Xian-lei, Gao Xing-wang, Lu Hao, Li Guan. 2013. Genetic analysis and location of powdery mildew resistance in melon. *Biotechnology*, 23 (6): 67 - 72. (in Chinese)  
宁雪飞, 王贤磊, 高兴旺, 卢浩, 李冠. 2013. 甜瓜白粉病抗性基因遗传分析及定位. *生物技术*, 23 (6): 67 - 72.
- Perchepped L, Bardin M, Dogimont C, Pitrat M. 2005. Relationship between loci conferring downy mildew and powdery mildew resistance in melon assessed by quantitative trait loci mapping. *Phytopathology*, 95: 556 - 565.
- Pitrat M. 1991. Linkage groups in *Cucumis melo* L. *The Journal of Heredity*, 82: 406 - 411.
- Porebski S, Bailey L G, Baum B R. 1997. Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components. *Plant Molecular Biology Reporter*, 15: 8 - 15.
- Ritschel P S, Lins T C L, Tristan R L, Buso G S C, Buso J A, Ferreira M E. 2004. Development of microsatellite markers from an enriched genomic library for genetic analysis of melon (*Cucumis melo* L.). *BMC Plant Biology*, 4: 9.
- Wang Di, Tian Li-mei, Li De-ze, Li Zhi-xue, Hu Xi-xi, Han Mo. 2010. Inoculation method and inoculum concentration of melon powdery mildew

- at seedling stage. *Northern Horticulture*, (11): 185 - 186. (in Chinese)
- 王 迪, 田丽美, 李德泽, 李志学, 胡溪熙, 韩 墨. 2010. 甜瓜白粉病苗期接种方法和接种浓度的研究. *北方园艺*, (11): 185 - 186.
- Wang Jian. 2000. Chinese watermelon and muskmelon. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 王 坚. 2000. 中国西瓜甜瓜. 北京: 中国农业出版社.
- Wang Juan, Deng Jian-xin, Gong Guo-yi, Guo Shao-gui, Wang Qian, Xu Yong. 2006. Breeding advances in powdery mildew of melon. *Chinese Cucurbits and Vegetables*, (1): 33 - 36. (in Chinese)
- 王 娟, 邓建新, 宫国义, 郭绍贵, 王 倩, 徐 勇. 2006. 甜瓜抗白粉病育种研究进展. *中国瓜菜*, (1): 33 - 36.
- Wang X L, Li G, Gao X W, Xiong L M, Wang W L, Han R. 2011. Powdery mildew resistance gene (*Pm-AN*) located in a segregation distortion region of melon LGV. *Euphytica*, 180: 421 - 428.
- Wang Xian-lei, Ning Xue-fei, Gao Xing-wang, Xie Li-qiong, Li Guan. 2014. Mapping of powdery mildew resistance gene in melon PMR5. *Northern Horticulture*, (21): 118 - 122. (in Chinese)
- 王贤磊, 宁雪飞, 高兴旺, 谢丽琼, 李 冠. 2014. 甜瓜 PMR5 抗白粉病基因的遗传定位. *北方园艺*, (21): 118 - 122.
- Wang Xiao-juan, Zhang Jian-nong, Qu Ya-ling, Wang Qiang. 2012. SSR markers of powdery mildew resistance gene in melons. *Journal of Gansu Agricultural University*, 47 (4): 61 - 63. (in Chinese)
- 王晓娟, 张建农, 曲亚玲, 王 强. 2012. 甜瓜抗白粉病基因的 SSR 标记. *甘肃农业大学学报*, 47 (4): 61 - 63.
- Wang Zhi-dan. 2014. Study on the development of muskmelon industry economy in China [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 王志丹. 2014. 中国甜瓜产业经济发展研究 [博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Zhang C Q, Ren Y, Guo S G, Zhang H Y, Gong G Y, Du Y C, Xu Y. 2013. Application of comparative genomics in developing markers tightly linked to the *Pm-2F* gene for powdery mildew resistance in melon (*Cucumis melo* L.). *Euphytica*, 190: 157 - 168.
- Zhang Hong-wei, Li Ji-gang, Zheng Jian-po, Qu Zhan-liang. 2012. Cloning and expression of a potato dirigent-like gene (*StDIR1*) responsive to infection by *phytophthora infestans*. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 27 (2): 23 - 29. (in Chinese)
- 张洪伟, 李继刚, 郑建坡, 曲占良. 2012. 马铃薯晚疫病抗性相关基因 *StDIR1* 的克隆与表达. *华北农学报*, 27 (2): 23 - 29.
- Zhang Xue-jun, Ji Juan, Zhai Wen-qiang, Li Mei-hua, Wang Hao-jie, Yi Hong-ping. 2013. Identification of physiological races of powdery mildew on *Cucumis melo* ssp. *melo* in Xinjiang. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 50 (8): 1450 - 1455. (in Chinese)
- 张学军, 季 娟, 翟文强, 李寐华, 王豪杰, 伊鸿平. 2013. 新疆地区厚皮甜瓜白粉病菌生理小种的鉴定. *新疆农业科学*, 50 (8): 1450 - 1455.
- Zhao Fu-an, Fang Wei-ping, Yang Xiao-jie, Xie De-yi, Li Wu, Tang Zhong-jie. 2011. Cloning and analysis of upland cotton (*Gossypium hirsutum*) dirigent-like gene (*GhDIR*). *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 26 (5): 29 - 33. (in Chinese)
- 赵付安, 房卫平, 杨晓杰, 谢德意, 李 武, 唐中杰. 2011. 陆地棉 Dirigent-like 基因 (*GhDIR*) 的克隆与分析. *华北农学报*, 26 (5): 29 - 33.