

# 栽培一粒小麦 3AA30 中抗白粉病基因的鉴定及分子标记定位

刘婉辉, 董宏图, 李映辉, 耿妙苗, 李峰, 刘鑫, 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/教育部作物杂交优势研究与利用重点实验室, 北京 100193)

**摘要:**栽培一粒小麦是普通小麦的近缘种, 遗传多样性丰富, 蕴含丰富的抗病基因, 是小麦抗病性改良的重要资源。本文对栽培一粒小麦抗白粉病材料 3AA30 的抗白粉病基因进行了遗传分析和分子标记定位。结果表明, 3AA30 中含有一个隐性抗白粉病基因, 暂命名为 *ml3AA30*, 找到了 5 个与该基因连锁的 SSR 分子标记 *Xgwm6*、*Xcfd39*、*Xcfa2185*、*Xcfa2141*、*Xcfa2155* 及 2 个 STS 标记 *Xmag2170*、*Xmag1491*, 并构建了 *ml3AA30* 的遗传连锁图, 将该基因定位在小麦 5A 染色体长臂上。本研究为小麦抗病育种提供了新的抗源材料。

**关键词:**栽培一粒小麦; 3AA30; 抗白粉病基因; 分子标记

## Identification and Molecular Mapping of the Powdery Mildew Resistance Gene in Einkorn Wheat (*Triticum monococcum* L.) Accession 3AA30

LIU Wan-hui, DONG Hong-tu, LI Ying-hui, GENG Miao-miao,

LI Feng, LIU Xin, XIE Chao-jie, SUN Qi-xin

(State Key Laboratory of Agro-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/College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193)

**Abstract:** The einkorn wheat contains abundant resistance genes and is one of important resources for common wheat cultivar improvement. An einkorn wheat accession 3AA30 was proved to be resistant to wheat powdery mildew in Beijing. Genetic analysis showed that 3AA30 carried a recessive resistance gene, temporarily designated as *ml3AA30*. Five SSR markers (*Xgwm6*, *Xcfd39*, *Xcfa2185*, *Xcfa2141*, and *Xcfa2155*) and two STS markers (*Xmag2170* and *Xmag1491*) on chromosome 5AL of wheat were found linked to *ml3AA30* by bulked segregant analysis, and a genetic map of *ml3AA30* was established. Based on the above result, powdery mildew resistance gene *ml3AA30* was located on the long arm of wheat chromosome 5A. This result provided new material for wheat powdery mildew resistance breeding program.

**Key words:** *Triticum monococcum*; 3AA30; powdery mildew resistance gene; molecular markers

小麦白粉病是由专性寄生的小麦白粉病菌 (*Bgt*, *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) 侵入寄主表皮细胞引起的真菌病害, 发病几率高, 流行区域广, 严重影响小麦的安全生产<sup>[1-2]</sup>。与化学方法防治小麦

白粉病<sup>[3]</sup>相比, 有效利用抗病品种是最经济安全的措施, 而抗源的不断发掘和利用对于解决白粉菌菌株逐步增多及一些抗病品种抗性丧失等问题有重要意义<sup>[4]</sup>。

收稿日期: 2015-05-27 修回日期: 2015-07-31 网络出版日期: 2016-04-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20160406.1409.028.html>

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

第一作者研究方向为小麦抗白粉病基因的分子标记定位。E-mail: whliu90@163.com

通信作者: 解超杰, 研究方向为小麦抗病遗传育种。E-mail: xiej127@126.com

一粒系小麦材料(einkorn wheat)是普通小麦的近缘种,只含有 A 基因组,其遗传多样性丰富,含有丰富的抗白粉病、抗锈病及抗生物胁迫等有利基因<sup>[5-6]</sup>,其中栽培一粒小麦(*Triticum monococcum*, A<sup>m</sup> A<sup>m</sup>)是一粒系小麦材料之一。邱永春等<sup>[7]</sup>对 8 份栽培一粒小麦材料接种白粉菌,结果显示有 4 份材料抗白粉病,且其中 1 份材料对 21 种白粉菌菌株均表现为抗病。董宏图等<sup>[8]</sup>对 24 份栽培一粒小麦材料进行苗期抗白粉病和抗叶锈病鉴定,结果显示抗白粉病材料占 54%,抗叶锈病材料占 83%。因此从栽培一粒小麦中挖掘抗白粉病基因是进行小麦抗病改良的重要途径。迄今,已经定位了多个来源于栽培一粒小麦的抗白粉病基因,包括 *Pm1b*<sup>[9]</sup>、*Mlm80*<sup>[10]</sup>、*Mlm2033*<sup>[10]</sup>、*pm2026*<sup>[11]</sup>和 *Pm4d*<sup>[12]</sup>。

分子生物学技术的快速发展使分子标记迅速运用到抗病育种研究中,寻找与抗病基因紧密连锁的 SSR (simple sequence repeat)、STS (sequence tagged site)、SCAR (sequence characterized amplified region)、EST (expressed sequence tag) 和 SNP (single nucleotide polymorphism) 等分子标记,可以快速定位、发掘、鉴定不同的抗病基因,极大地促进了基因定位和分子标记辅助选择(MAS, marker-assisted selection)研究<sup>[13-15]</sup>。孟雅宁等<sup>[16]</sup>利用 STS 标记技术从 65 份小麦材料中快速检测出了携带抗白粉病基因 *Pm21*、*Pm4a* 及 *csLV34* 的品种。李丹等<sup>[17]</sup>利用分子标记方法定位了小麦品种农大 399 中的抗白粉病基因,为抗病基因聚合和分子标记辅助选择育种提供了基础。本研究对栽培一粒小麦抗病材料 3AA30 与感病材料 3AA33 构建的后代分离群体进行白粉病抗性遗传分析及抗病基因分子标记定位,为育种中利用抗病材料 3AA30 提供了理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

抗病亲本为 3AA30,感病亲本为 3AA33,均为栽培一粒小麦材料,材料来源同董宏图等<sup>[8]</sup>,由日本东京大学植物种质资源研究所(Plant Germplasm Institute, Kyoto University, Japan)提供。将 3AA33 与 3AA30 杂交, F<sub>1</sub> 自交得到 F<sub>2</sub> 群体, F<sub>2</sub> 分单株收获得到了 33 个 F<sub>2,3</sub> 家系,用于白粉病鉴定。为了扩大遗传分析的群体单株数量,又将 F<sub>2,3</sub> 家系中的分离家系当作 F<sub>2</sub> 分离群体进行了苗期抗白粉病鉴定。感病对照品种为薛早。所用白粉菌菌株为北京地区流行菌株 E09 号(*Bgt* E09),该菌株由中国农业科学

院植物保护研究所段霞瑜研究员提供。

### 1.2 苗期抗白粉病鉴定

利用 *Bgt* E09 菌株对 2 个亲本、3AA33/3AA30 F<sub>2,3</sub> 家系及重新构建的 F<sub>2</sub> 分离群体进行苗期抗白粉病鉴定,整个过程在小麦温室进行。将普通土、营养土及蛭石按 2:1:1 比例混合,放入 50 穴的育苗盘中(每穴直径为 10 cm),亲本及每个 F<sub>2,3</sub> 家系各播种 30 粒, F<sub>2</sub> 分离群体每穴播种 5 粒,播种后浇充足的水。一周后(幼苗生长至 1 叶 1 心期时),将发病充分的薛早繁菌盆置于待接种材料周围,每天用掸子轻轻拂掸,使材料充分接种白粉菌。接种 15~18 d 后进行抗性评估,标准同 Z. Y. Liu 等<sup>[18]</sup>:免疫(0),过敏性坏死(0;),高抗(1),中抗(2),中感(3)和高感(4)。其中 0~2 为抗病,3~4 为感病。

### 1.3 DNA 提取及抗感池构建

F<sub>2,3</sub> 家系及 F<sub>2</sub> 群体叶片 DNA 的提取参照李丹<sup>[19]</sup>的 CTAB 法, F<sub>2,3</sub> 家系是每个家系(各单株取 2~3 cm 叶片)混合提取 DNA。根据温室苗期鉴定结果,分别用 F<sub>2,3</sub> 家系中 6 个纯合抗病家系和 6 个纯合感病家系构建 DNA 抗病池(B<sub>R</sub>)和感病池(B<sub>S</sub>)<sup>[20]</sup>,利用集群分离分析法(BSA, bulked segregated analysis)进行分子标记筛选。

### 1.4 PCR 扩增及非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳

栽培一粒小麦只含有 A 基因组,因此本研究用与已知位于小麦 A 基因组的抗白粉病基因连锁的分子标记和已知小麦遗传连锁图上位于 A 染色体组的分子标记进行多态性分析<sup>[21-22]</sup>。在 Analytikjena easy cyclor PCR 仪上进行扩增。PCR 反应体系为 10 μL,含 Genestar 2 × Tag PCR StarMix with Loading Dye 5 μL,去离子水 3 μL,10~100 ng/μL 基因组 DNA 1 μL,20 ng/μL 引物 1 μL。反应程序为:94 °C 预变性 5 min;94 °C 变性 30 s,55 °C 退火 30 s,72 °C 延伸 1 min,35 个循环,最后 72 °C 延伸 10 min。

PCR 扩增产物采用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶(丙烯酰胺:甲叉双丙烯酰胺=39:1)电泳的方法进行检测<sup>[23]</sup>。点样量为 2 μL,110~130 V 电泳 4~5 h。采用快速银染法染色显带,照相后统计带型。

### 1.5 数据分析和遗传作图

利用卡方检验( $\chi^2$ )估测 F<sub>2</sub> 分离群体抗感单株分离比是否符合预期<sup>[24]</sup>。分子标记与抗病基因间遗传距离的计算用 Mapmaker3.0 软件(LOD 值取 3.0)<sup>[25]</sup>,遗传连锁图的绘制采用 MapDraw V2.1 软件<sup>[26]</sup>。由于 F<sub>2,3</sub> 家系群体较小,遗传连锁图谱的构建依据 F<sub>2</sub> 分离群体数据。

## 2 结果与分析

### 2.1 3AA30 抗白粉病遗传分析

用 *Bgt* E09 菌株苗期接种 3AA30、3AA33 和 33 个 3AA33/3AA30  $F_{2,3}$  家系。结果显示,3AA30 表现为高抗,3AA33 表现为中感。 $F_{2,3}$  家系鉴定结果显示 14 个为抗病家系,12 个为分离家系,7 个为感病家系。由于  $F_{2,3}$  家系数量较少,又把  $F_{2,3}$  家系中的分

离家系当作  $F_2$  分离群体进行了苗期白粉病鉴定,2 次苗期鉴定单株数分别是 166 株和 95 株,抗病单株和感病单株的分离比分别为抗:感 = 55:111 ( $\chi^2_{1:3} = 5.86, P > 0.01$ ) 和抗:感 = 31:64 ( $\chi^2_{1:3} = 2.95, P > 0.05$ ), 都符合单隐性基因控制的 1:3 的抗感分离比(表 1)。以上结果表明,3AA30 中含有 1 个隐性抗白粉病基因,暂时将该基因命名为 *ml3AA30*。

表 1 3AA30、3AA33、3AA33/3AA30  $F_2$  及  $F_{2,3}$  家系对小麦白粉菌 E09 小种的反应

Table 1 Reaction of 3AA30, 3AA33,  $F_2$  and  $F_{2,3}$  families from 3AA33/3AA30 to powdery mildew isolate E09

检测材料 Test material	世代 Generation	抗病株数(系) Resistant plants	分离株系 Segregating	感病株数(系) Susceptible plants	总数 Total	期望比率 Expected ratio	$\chi^2$	<i>P</i>
3AA30	$P_1$	25	—	—	25	—	—	—
3AA33	$P_2$	—	—	25	25	—	—	—
3AA33/3AA30	$F_{2,3}$	14	12	7	33	—	—	—
3AA33/3AA30	$F_2$	55	—	111	166	1:3	5.86	0.015*
3AA33/3AA30	$F_2$	31	—	64	95	1:3	2.95	0.086

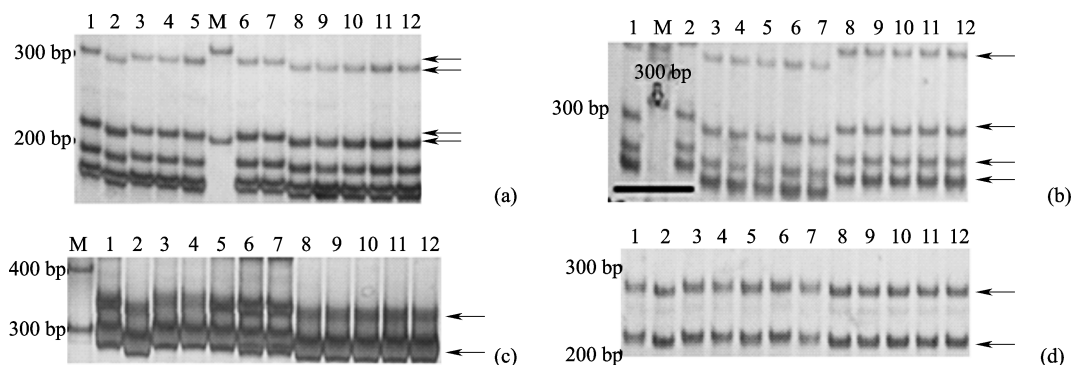
\*  $P < 0.05$ ; “—”表示无

\*  $P < 0.05$ ; “—”means null

### 2.2 3AA30 抗白粉病基因的分子标记

利用  $F_{2,3}$  家系 6 个纯合抗病家系和 6 个纯合感病家系构建了抗感池,用 BSA 法对已知位于小麦 A 基因组的抗白粉病基因连锁的分子标记及小麦遗传连锁图上 A 染色体组的分子标记进行筛选,发现标记 *Xgwm6*、*Xcfa2141*、*Xcfa2155*、*Xcfa2185* 和 *Xcfd39* 在抗感池间有多态性,经  $F_{2,3}$  家系小群体验证,这些标记与抗病基因连锁(图 1a, b, d)。由于  $F_{2,3}$  家系群

体较小,又将这些多态性标记在 166 株新建  $F_2$  群体中进行了验证,同样发现标记与抗病基因连锁。通过染色体位置查找发现这些标记位于小麦 5AL 染色体上。H. Xu 等<sup>[11]</sup>报道了在栽培一粒小麦材料中定位了一个位于 5AL 染色体的抗白粉病基因 *pm2026*,于是又用与 *pm2026* 紧密连锁的分子标记在群体中进行检测,结果发现 STS 标记 *Xmag2170*、*Xmag1491* 与 *ml3AA30* 连锁(图 1c)。



(a) *Xgwm6*; (b) *Xcfa2141*; (c) *Xmag1491*; (d) *Xcfa2185*。1: 抗池;

2: 感池; 3~7:  $F_{2,3}$  家系中纯合抗病家系; 8~12:  $F_{2,3}$  家系中纯合感病家系; M: 100bp ladder marker

(a) *Xgwm6*, (b) *Xcfa2141*, (c) *Xmag1491*, (d) *Xcfa2185*。1:  $B_R$ , 2:  $B_S$ ,

3-7: Homozygous resistant plants of  $F_{2,3}$  families, 8-12: Homozygous susceptible plants of  $F_{2,3}$  families, M: 100bp ladder marker

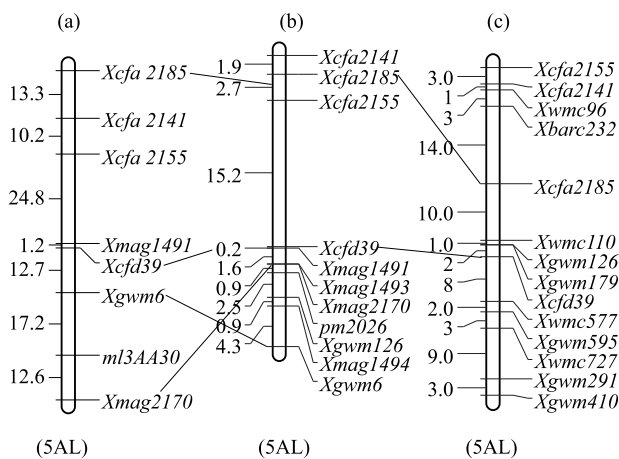
图 1 与抗白粉病基因 *ml3AA30* 连锁的分子标记的扩增结果

Fig. 1 Amplification patterns of *ml3AA30*-linked markers



### 2.3 ml3AA30 遗传连锁图的构建

将上述 7 个多态性分子标记在 166 株新建 F<sub>2</sub> 分离群体中进行扩增,利用该群体构建了 ml3AA30 基因的遗传连锁图谱(图 2a)。从图中可以看出,ml3AA30 位于标记 Xgwm6 和 Xmag2170 之间,与这 2 个标记的遗传距离分别为 17.2 cM 和 12.6 cM。根据已报道的小麦遗传连锁图<sup>[11,21-22]</sup>,这些与 ml3AA30 基因连锁的标记均位于小麦 5A 染色体长臂,因此判断该基因也位于 5A 染色体长臂。



(a) ml3AA30 遗传连锁图;(b) pm2026 遗传连锁图<sup>[11]</sup>;

(c) 小麦 5AL 染色体 SSR 标记遗传连锁图<sup>[21]</sup>。

遗传图谱的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) ml3AA30, (b) pm2026<sup>[11]</sup>, (c) A linkage map of wheat 5AL chromosome<sup>[21]</sup>. Numbers on the left indicate genetic distances(cM) of the linkage map and the right show the polymorphic markers

图 2 抗白粉病基因 ml3AA30 与 pm2026、小麦 5AL 染色体 SSR 标记遗传连锁图的比较

Fig. 2 Comparison of linkage map between ml3AA30 and pm2026, SSR markers of wheat 5AL chromosome

## 3 讨论

栽培一粒小麦是普通小麦的近缘种,蕴藏着丰富的抗白粉病基因。本研究对栽培一粒小麦 3AA30/3AA33 构建的分离群体进行抗白粉病遗传分析,结果表明 3AA30 的抗病性受 1 个隐性基因控制,暂时命名为 ml3AA30。通过 BSA 法构建了该抗病基因的遗传连锁图谱(图 2a),将基因定位在小麦 5AL 染色体上。

目前,已经从栽培一粒小麦中定位了 5 个抗白粉病基因,包括 Pm4d、Mlm2033、Mlm80、Pm1b 及 pm2026。Pm4d 为显性抗白粉病基因,来自栽培一粒小麦材料 Tm27d2, S. Michael 等<sup>[12]</sup>将该基因定位

于 2AL 1-0.85-1.00 染色体区段内,与 SSR 标记 Xgwm526 和 Xbarc122 紧密连锁,遗传距离分别为 3.4 cM 与 1.0 cM。Mlm2033、Mlm80、Pm1 位于 7AL 染色体上,均为显性抗白粉病基因,Q. G. Yao 等<sup>[10]</sup>通过开发标记和等位性测验方法证明 Mlm2033 与 Mlm80 可能互为等位基因,且与 Pm1 位点有一定的遗传距离。pm2026 为一个隐性抗白粉病基因,姚国旗<sup>[27]</sup>在栽培小麦品系 TA2026 中发现了该基因,H. Xu 等<sup>[11]</sup>将其定位于 5A<sup>m</sup>L 染色体末端 3.4 cM 的遗传距离内,STS 标记 Xmag1491、Xmag1493、Xmag2170 和 Xmag4586 与其紧密连锁。吴坤<sup>[28]</sup>又根据小麦与水稻、短柄草的共线性关系开发标记对 pm2026 进行了精细定位,将该基因定位在了 15 kb 物理距离内,STS 标记 Xmag5066、Xmag5067 与 pm2026 共分离。

ml3AA30 位于 5AL 染色体上,用与 pm2026 连锁的分子标记在群体中验证,只有 2 个标记 Xmag1491 和 Xmag2170 与 ml3AA30 连锁,其余标记都没有多态性。比较这 2 个基因的遗传连锁图可以看出(图 2a, b), ml3AA30 与 pm2026 所在标记区间一致,都位于分子标记 Xgwm6 和 Xmag2170 之间,但这 2 个标记位置上下颠倒,遗传距离不同。为了确定 ml3AA30 和 pm2026 的关系,将 ml3AA30、pm2026 与 5AL 染色体 SSR 标记遗传连锁图进行了比较(图 2),发现 3 个遗传连锁图上分子标记 Xcfa2185、Xcfa2141、Xcfa2155 位置都不同。pm2026 遗传连锁图上标记顺序为 Xcfa2141-Xcfa2185-Xcfa2155,3 个标记之间的遗传距离共为 4.6 cM(图 2b),5AL 染色体 SSR 标记遗传连锁图中标记顺序为 Xcfa2155-Xcfa2141-Xcfa2185,3 个标记之间的遗传距离共为 21 cM(图 2c),ml3AA30 遗传连锁图上标记顺序为 Xcfa2185-Xcfa2141-Xcfa2155,3 个标记之间的遗传距离共为 23.5 cM(图 2a)。出现 3 个遗传连锁图位置不同的原因可能是小麦 5AL 染色体 ml3AA30 基因目标区段内染色体结构变化较大,遗传距离不同是由于材料遗传背景差异造成的。3 个遗传连锁图中分子标记 Xcfd39 的位置一致,都位于 Xcfa2185、Xcfa2141、Xcfa2155 三个标记的下侧。ml3AA30 与 pm2026 两个基因又都位于 Xcfd39 下侧。因此,根据抗病来源和定位结果,推测 ml3AA30 可能是与 pm2026 位点紧密连锁的抗白粉病基因或者是 pm2026 位点的等位基因,上述推论还需要进一步研究确认。

小麦抗白粉病基因大都为主效抗病基因,且显

性遗传较多,如 *Pm3*<sup>[29]</sup>、*Pm54*<sup>[30]</sup>等,少数表现为隐性遗传,如 *pm42*<sup>[31]</sup>、*pm2026*<sup>[11]</sup>等。一些研究表明隐性抗白粉病基因相对显性抗白粉病基因具有更加广谱、稳定和持久的抗性<sup>[32-33]</sup>。本研究定位了一个来自栽培一粒小麦的隐性抗白粉病基因,并构建了基因的遗传连锁图谱,不仅丰富了小麦抗源材料,还为该基因在抗病育种中的运用提供了理论基础。

#### 参考文献

- [1] 周益林,刘孝坤. 小麦白粉病危害产量损失估计的研究[J]. 植物病理学报,1992,10(22):184
- [2] Griffey C A, Das M K, Stromberg E L. Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter [J]. Plant Dis, 1993, 77(6):618-622
- [3] 刘君丽,司乃国,解会敏,等. 小麦白粉病化学防治现状及发展方向[J]. 农药,2002,41(4):20-22
- [4] 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(4):1060-1066
- [5] Paull J G, Pallotta M A, Langridge P. RFLP markers associated with *Sr22* and recombination between chromosome 7A of bread wheat and the diploid species *Triticum boeoticum*[J]. Theor Appl Genet, 1994, 89(7-8):1039-1045
- [6] Munns R, James R A, Xu B, et al. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na<sup>+</sup> transporter gene [J]. Nat Biotechnol, 2012, 30(4):360-364
- [7] 邱永春,周荣华,孔秀英,等. 一粒小麦抗白粉病和条锈病基因的分析[J]. 植物遗传资源学报,2005,6(4):400-405
- [8] 董宏图,刘婉辉,彭福祥,等. 一粒系小麦遗传多样性分析及抗病性鉴定[J]. 植物遗传资源学报,2014,15(2):377-382
- [9] Hu X Y, Ohm H W, Dweikat I. Identification of RAPD markers linked to the gene *Pm1* for resistance to powdery mildew in wheat [J]. Theor Appl Genet, 1997, 94(6-7):832-840
- [10] Yao G Q, Zhang J L, Yang L L, et al. Genetic mapping of two powdery mildew resistance genes in einkorn (*Triticum monococcum* L.) accession [J]. Theor Appl Genet, 2007, 114(2):351-358
- [11] Xu H, Yao G, Xiong L, et al. Identification and mapping of *pm2026*: a recessive powdery mildew resistance gene in an einkorn (*Triticum monococcum* L.) accession [J]. Theor Appl Genet, 2008, 117(4):471-477
- [12] Schmolke M, Mohler V, Hartl L, et al. A new powdery mildew resistance allele at the *Pm4* wheat locus transferred from einkorn (*Triticum monococcum* L.) [J]. Mol Breeding, 2012, 29(2):449-456
- [13] Mohler V, Bauer C, Schweizer G, et al. *Pm50*: a new powdery mildew resistance gene in common wheat derived from cultivated emmer [J]. Theor Appl Genet, 2013, 54(3):259-263
- [14] 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
- [15] Petersen S, Lyerly J, Worthington, et al. Mapping of powdery mildew resistance gene *Pm53* introgressed from *Aegilops speltoides* into soft red winter wheat [J]. Theor Appl Genet, 2015, 128(2):303-312
- [16] 孟雅宁,徐有,张业伦,等. 小麦遗传资源抗白粉病基因的 STS 标记检测[J]. 华北农学报,2012,27(4):140-143
- [17] 李丹,袁成国,吴海彬,等. 普通小麦品种农大 399 抗白粉病基因 SSR 和 AFLP-SCAR 分子标记[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(1):104-108
- [18] 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 Breeding, 1999, 118(3):215-219
- [19] 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
- [20] Michelmore R W, Paran I, Kesseli V R. Identification of markers closely linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1991, 88(21):9828-9832
- [21] 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(6):1105-1114
- [22] Torada A, Koike M, Mochida K, et al. SSR-based linkage map with new markers using an intraspecific population of common wheat [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112(6):1042-1051
- [23] Liu Z Y, Sun Q X, Ni Z F, et al. Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene *Pm30* in wheat originating from wild emmer [J]. Euphytica, 2002, 123:21-29
- [24] 朱军. 遗传学[M]. 北京:中国农业大学出版社,2010:81-82
- [25] Lincoln S, Daly M, Lander E. Constructing genetic maps with Mapmaker/EXP3.0 [R]. Whitehead Institute Technical Report, 3rd edn. Cambridge, Massachusetts, USA: Whitehead Institute, 1992
- [26] 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
- [27] 姚国旗. 一粒小麦中抗白粉病新基因的发掘[D]. 南京:南京农业大学,2006
- [28] 吴坤. 小麦突变体研究和隐性抗白粉病基因 *pm2026* 的精确定位[D]. 南京:南京农业大学,2011
- [29] Yahiaoui N, Srichumpa P, Dudler R, et al. Genome analysis at different ploidy levels allows cloning of the powdery mildew resistance gene *Pm3b* from hexaploid wheat [J]. Plant J, 2004, 37(4):528-538
- [30] Hao Y, Parks R, Cowger C, et al. Molecular characterization of a new powdery mildew resistance gene *Pm54* in soft red winter wheat [J]. Theor Appl Genet, 2015, 128(3):465-476
- [31] Hua W, Liu Z, 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
- [32] Huang X Q, Hsam S L K, Zeller F J. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). IX. Cultivars, land races and breeding lines grown in China [J]. Plant Breeding, 1997, 116(3):233-238
- [33] Zeller F J, Hsam S L K. Progress in breeding for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [C]// Proceedings of the Ninth International Wheat Genetics Symposium, 1998, 1:178-180