

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2008.00084

小麦新种质 N9628-2 抗白粉病基因的 SSR 分析

刘素兰 王长有 王秋英 吉万全*

(西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 以抗白粉病的波斯小麦-小伞山羊草双二倍体 Am9 为母本, 与高感白粉病的普通小麦品种陕 160 杂交, 并用陕 160 回交一次, 从其后代中选育的普通小麦种质 N9628-2 对陕西省关中地区白粉病流行小种关中 4 号表现免疫。为了明确 N9628-2 所携带抗性基因的遗传方式及与抗性基因连锁的分子标记, 对该种质的抗白粉病基因进行了遗传分析和 SSR 标记分析。用高感白粉病品种陕 160、陕优 225 与 N9628-2 杂交, F₁ 代对白粉病均表现高抗, F₂ 代抗感分离比例均符合 3 : 1, 表明 N9628-2 的白粉病抗性由 1 对显性基因控制。通过 208 对 SSR 引物对陕 160 × N9628-2 F₂ 代抗感分离群体的 142 个单株的检测, 发现位于 6A 上的 SSR 位点 Xwmc553 和 Xwmc684 在双亲和抗、感池间有特异性, 并与抗性基因连锁, 遗传距离分别是 10.99 和 7.43 cM, 表明抗病基因可能位于 6A 染色体上。用中国春部分第 6 同源群的缺体-四体系和双端体系进行验证, 进一步将抗性基因定位在 6AS。用连锁的 SSR 标记和相关亲本分析表明, 该抗病基因可能来源于小伞山羊草 Y39, 它不同于已有抗白粉病基因, 可能是一个新基因。

关键词: 普通小麦; 小伞山羊草; 白粉病; 抗性基因; SSR 分析

SSR Analysis of Powdery Mildew Resistance Gene in a New Germplasm N9628-2 of *Triticum aestivum* L.

LIU Su-Lan, WANG Chang-You, WANG Qiu-Ying, and JI Wan-Quan*

(College of Agronomy, Northwest Sci-Tech University of A & F, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Powdery mildew, caused by *Blumeria graminis* D C f. sp. *tritici* (former *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*), is one of the devastating diseases of wheat (*Triticum aestivum* L.). So far, a total of 34 resistance genes have been formally named. However, very few of them are used in wheat production due to resistance lose and close linkage to ill agronomic traits. The new resistant germplasm N9628-2, which was derived from the backcross of Am9 (F₁ progeny of the cross between tetraploid wheat-*Aegilops* amphidiploid and a sensitive wheat cultivar "Shaan 160") and Shaan 160, showed highly resistant to Guanzhong 4, the prevailing *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* race in Shaanxi province. In the present study, we aimed to identify the resistance gene in N9628-2, and locate it on wheat chromosome. The F₁ (308 plants) and F₂ (275 plants) populations derived from crosses of N9628-2 and highly susceptible cultivars Shaan 160 and Shaanyou 225 were inoculated with powdery mildew race Guanzhong 4 at the seedling stage for resistance identification. The parents and F₂ individuals were used for gene location with 208 pairs of SSR markers including 38 pairs polymorphic marker between two parents, and the result was verified by analyzing Chinese Spring nullisomic-tetrasomic and ditelosomic lines. According to inoculation test, the resistance to powdery mildew in N9628-2 was controlled by a single dominant gene ($\chi^2 = 0.038$ and 0.068 in Shaan 160 × N9628-2 and Shaanyou 225 × N9628-2, respectively; $\chi^2_{0.05} = 3.84$). Two markers Xwmc553 and Xwmc684 on chromosome 6A generated polymorphic DNA fragments between the resistant and susceptible pools, indicating the resistance gene might be located on chromosome 6A and linked to the two markers. The resistance gene was further located on chromosome 6AS by the absence of the above polymorphic DNA fragments only in Chinese Spring 6A nullisomic-tetrasomic and 6AL ditelosomic lines. The genetic distances between the resistance gene and the two markers, calculated by Kosambi's formula, were 10.99 (Xwmc553) and 7.43 cM (Xwmc684) respectively. Our research found that the resistance gene in N9628-2 was probably a new gene differing from the reported resistance genes *PmY39*, *PmPS5B* (*Pm33*), and *PmPS5A*.

基金项目: 陕西省重大科技攻关专项项目(2006 kz 05-G3)

作者简介: 刘素兰(1983-), 女, 安徽亳州人, 在读硕士研究生, 主要从事小麦遗传育种及其分子生物学研究。E-mail: liusulan1202@163.com

* 通讯作者(Corresponding author): 吉万全(1963-), 男, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: jiwanguan2003@126.com

Received(收稿日期): 2007-07-19; Accepted(接受日期): 2007-08-08.

Keywords: *Triticum aestivum* L.; *Aegilops umbelluata*; Powdery mildew; Resistance gene; SSR analysis

小麦白粉病是由 *Blumeria graminis* D C f. sp. *tritici* (原名 *Erysiphe graminis* D C f. sp. *tritici* Marchal) 引起的世界性病害, 每年发生面积超过 1200 万 hm^2 ^[1], 造成小麦减产。目前已正式命名了 34 个小麦白粉病抗性基因^[2-3], 但由于大多数已丧失抗性或与不良性状紧密连锁, 能在育种上应用的非常有限^[4], 因此必须发掘新的抗病基因, 拓宽小麦遗传基础, 以培育新的抗病品种, 持续有效地控制小麦白粉病。由于普通小麦中缺乏对白粉病的抗性基因, 外源抗病基因已成为培育新抗病品种的主要来源。利用外源基因的方法和策略很多, 其中用合成双二倍体与普通小麦杂交是实现外源基因向普通小麦(*Triticum aestivum* L.)转移的最有效方法之一^[5]。西北农林科技大学农学院用免疫白粉病波斯小麦-小伞山羊草双二倍体 Am9 与白粉病高感品种陕 160 杂交, F₁ 代与陕 160 回交, 后代采用选种圃与白粉病圃相结合创造出对陕西关中地区白粉病流行小种关中 4 号表现免疫的新种质 N9628-2^[6]。

分子标记技术尤其是 SSR 标记技术现已成为培育抗病品种、发现抗病新基因不可或缺的主要手段和技术之一, 目前已被广泛地应用于抗白粉病研究。本研究利用 SSR 标记技术, 结合抗感分离分析池(BSA)对 N9628-2 进行抗白粉病基因染色体定位, 并借助中国春缺体-四体和双端体材料对其进行物理定位, 为评价和利用该抗源, 以及该抗病基因进一步的深入研究和应用提供基础。

1 材料与方 法

1.1 材 料

1.1.1 植物材料 利用抗白粉病材料 N9628-2 和高感品种陕 160、陕优 225 分别配制杂交组合陕 160×N9628-2 和陕优 225×N9628-2, 获得 F₁ 308 株和 F₂ 275 株。分别对杂交亲本及其 F₁ 代和 F₂ 代进行抗白粉病鉴定和抗性基因 SSR 分子标记, 以小伞山羊草 Y39、波斯小麦 PS5、波斯小麦-小伞山羊草双二倍体 Am9 为抗病对照。采用中国春及其第 6 部分同源群上的 3 个缺体-四体系(CSN6AT6B、CSN6BT6A 和 CSN6DT6A)和 6 个双端体系(CSDT6BL、CSDT6BS、CSDT6AL、CSDT6AS、CSDT6DL 和 CSDT6DS 进行抗性基因染色体定位。以上植物材料均由西北农林科技大学农学院小麦所生物室提供。

1.1.2 白粉病菌 采用关中地区白粉病菌流行小

种关中 4 号, 由西北农林科技大学植物保护学院提供。

1.2 白粉病抗性鉴定

采用室内苗期人工接种法。将试验材料播于营养钵中, 幼苗长至两叶一心时, 人工弹撒接种白粉病菌孢子, 在人工气候室内培养 15 d 左右, 充分发病, 按照 0~4 级分级标准进行抗病性调查^[7], 0~2 级为抗病, 3~4 级为感病, 3 d 后再调查一次。

1.3 SSR 分子标记分析

1.3.1 基因组 DNA 提取 采用 CTAB 法^[8]提取亲本和 F₂ 代分离群体单株的基因组 DNA。

1.3.2 SSR 引物筛选 用分离群体分组分析法(bulked segregation analysis, BSA)^[9] 鉴定与抗病基因连锁的微卫星标记。按 Roder^[10]、Guyomarc^[11]和 Somers^[12]的报道合成 208 对 SSR 引物。杂种 F₂ 代幼苗在二叶一心期分单株提取 DNA, 然后用关中 4 号接种鉴定抗病性, 建立 F₂ 代抗感分离群体。将 10 株高抗单株 DNA 等量混合构成抗病池, 10 株高感单株 DNA 等量混合构成感病池, 以抗病亲本、感病亲本、抗病池、感病池的 DNA 为模板筛选 SSR 引物。

1.3.3 PCR 扩增及电泳 将筛选出的具有多态性的 SSR 分子标记在 F₂ 抗感分离群体的单株 DNA 中进行 PCR 扩增。扩增反应在 Perkin2Elmer 480 型热循环仪上进行, 反应混合液组成、扩增程序及电泳方法均参考 Wang 等^[13] 的方法。

1.3.4 抗病基因染色体定位 根据美国农业部 GrainGenes 网站信息 (<http://wheat.pw.usda.gov/cmap/>), 将筛选得到的 SSR 分子标记定位在染色体上, 以中国春及其第 6 部分同源群上的缺体-四体系和双端体系 SSR 分子标记检测结果进行验证。

1.4 数据统计与分析

$\chi^2 = (|A-3a|-2)^2/3n$, A 为显性实际观测值, a 为隐性实际观测值, $n=A+a$ ^[14]。

根据最大似然法计算抗病基因与特异性引物之间的重组率^[15], 按 Kosambi 公式^[16]将重组率转化为遗传距离(cM)。

用 MapDraw V2.1 软件^[17]绘制基因连锁图。

2 结果与分析

2.1 N9628-2 白粉病抗性的遗传分析

接种鉴定结果显示, N9628-2 对关中 4 号小种表现免疫, 陕 160、陕优 225 表现高感, 两个杂交的 F₁ 代均表现高抗, F₂ 群体的抗、感植株比例分别为

108 : 34 (抗病株除 1 株 2 级外全为 0 和 0; 感病株除 2 株 3 级外全为 4 级)和 101 : 32 (抗病株除 2 株 1 级, 1 株 2 级外全为 0 和 0; 感病株除 3 株 3 级外全为 4 级)。经 χ^2 检验, χ^2 值分别为 0.038 (陕 160 × N9628-2)和 0.068 (陕优 225 × N9628-2), 均小于 $\chi^2_{0.05}$ ($df = 1, \chi^2_{0.05} = 3.84$), 符合 3 : 1 的分离比例, 表明 N9628-2 对关中 4 号的抗性由 1 对显性基因控制。

2.2 N9628-2 抗白粉病基因的 SSR 标记分析

在 208 对 SSR 引物中有 38 对可在双亲中扩增出多态性产物, 其中 6A 上的两对引物 Xwmc553 和 Xwmc684 在亲本和抗、感池之间扩增出与抗性相关的特征带, 初步推断这两对引物对应的 SSR 位点与抗性基因有连锁关系。用 Xwmc553(图 1)和 Xwmc684(图 2)对陕 160×N9628-2 F₂ 代 142 个单株进

行扩增和电泳, 结果(表 1)经 Kosambi 公式计算, SSR 位点 Xwmc553 和 Xwmc684 与抗病基因的遗传距离分别为 10.99 和 7.43 cM。将抗病基因暂命名为 PmY39-2, 其与 SSR 分子标记的遗传连锁图见图 3。用陕优 225×N9628-2 的 F₂ 代 133 个抗感单株验证, 与抗性分离调查结果基本相符(表 2)。

2.3 抗白粉病基因的染色体定位

电泳发现, 除 CSN6AT6B 和 CSDT6AL 外, 其他材料都有前述的特异条带(图 4), 说明与抗性基因连锁的 SSR 位点位于 6AS, 从而将 N9628-2 的抗白粉病基因定位于 6AS。

2.4 N9628-2 抗病基因的来源

双二倍体 Am9 的亲本波斯小麦 PS5 和小伞山羊草 Y39 对小麦白粉菌都具有抗性。为了确定转移到普

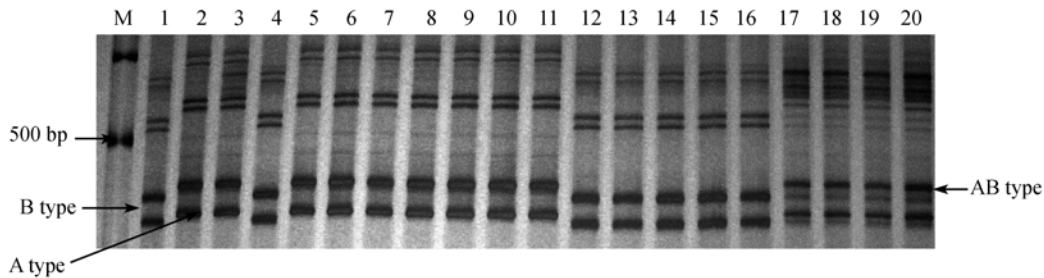


图 1 SSR 引物 Xwmc553 在陕 160 × N9628-2 F₂ 代的扩增结果

Fig. 1 PCR profile of Xwmc553 in F₂ population of Shaan 160 × N9628-2

M: DL2000; 1: 陕 160; 2: N9628-2; 3: 抗病池; 4: 感病池; 5~11: 与抗病亲本特异带相同的单株; 12~16: 与感病亲本特异带相同的单株; 17~20: 同时含有双亲特异带的单株。

M: DL2000; 1: Shaan 160; 2: N9628-2; 3: resistant bulk; 4: susceptible bulk; 5~11: individuals with the specific band from resistant parent; 12~16: individuals with the specific band from susceptible parent; 17~20: individuals with both resistant and susceptible bands.

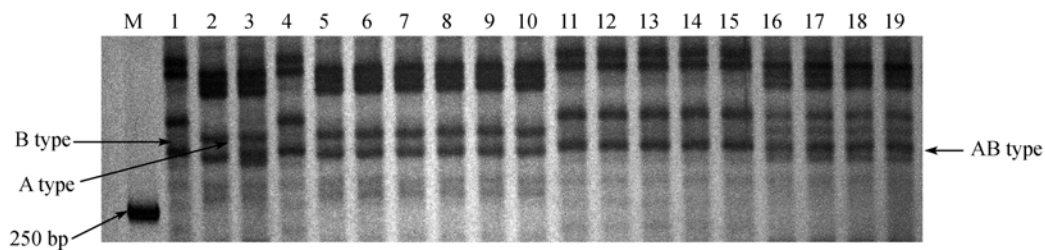


图 2 SSR 引物 Xwmc684 在陕 160×N9628-2 F₂ 代的扩增结果

Fig. 2 PCR profile of Xwmc684 in F₂ population of Shaan 160×N9628-2

M: DL2000; 1: 陕 160; 2: N9628-2; 3: 抗病池; 4: 感病池; 5~10: 抗病亲本特异带相同的单株; 11~15: 与感病亲本特异带相同的单株; 16~19: 同时含有双亲特异带的单株。

M: DL2000; 1: Shaan 160; 2: N9628-2; 3: resistant bulk; 4: susceptible bulks; 5~10: individuals with the specific band from resistant parent; 11~15: individuals with the specific band from susceptible parent; 16~19: individuals with both resistant and susceptible bands.

表 1 SSR 标记 Xwmc553 和 Xwmc684 在陕 160×N9628-2 F₂ 群体中的分离

Table 1 SSR markers related to resistance in F₂ population from Shaan 160 × N9628-2

SSR 标记 SSR marker	抗病单株 Resistance plant			感病单株 Susceptible plant		
	A 带型 A type	AB 带型 AB type	B 带型 B type	A 带型 A type	AB 带型 AB type	B 带型 B type
Xwmc553	43	62	4	7	2	24
Xwmc684	32	71	5	1	4	29

A 带型: 抗病亲本的特异带; B 带型: 感病亲本的特异带; AB 带型: 同时含有双亲特异带。

A type: specific band from resistant parent; B type: specific band from susceptible parent; AB: both resistant and susceptible bands.

表 2 SSR 标记 Xwmc553 和 Xwmc684 在陕优 225×N9628-2 F₂ 群体中的分离

Table 2 SSR markers related to resistance in F₂ population of Shaanyou 225×N9628-2

SSR 标记 SSR marker	抗病单株 Resistant plant						感病单株 Susceptible plant					
	A 带型 A type	A 带型 A type	AB 带型 AB type	AB 带型 AB type	B 带型 B type	B 带型 B type	A 带型 A type	A 带型 A type	AB 带型 AB type	AB 带型 AB type	B 带型 B type	B 带型 B type
Xwmc553	43		54		3		2		5		26	
Xwmc684	40		59		2		3		4		25	

A 带型: 抗病亲本的特异带; B 带型: 感病亲本的特异带; AB 带型: 同时含有双亲特异带。

A type: specific band from resistant parent; B type: specific band from susceptible parent; AB type: both resistant and susceptible bands.

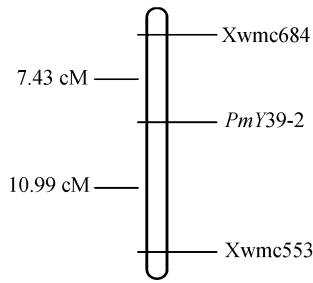


图 3 6A 染色体上抗白粉病新基因 *PmY39-2* 遗传连锁图

Fig. 3 Location of SSR markers Xwmc553 and Xwmc684 on wheat chromosome 6A

通小麦 N9628-2 中的抗白粉病基因的来源, 以 Y39、PS5、Am9、陕 160 和 N9628-2 为试验材料, 利用与抗病基因连锁的 2 个 SSR 标记 Xwmc553 和 Xwmc684 进行分析(图 5), 引物 Xwmc553 扩增的与 N9628-2 抗白粉病连锁的特异带在 PS5 和 Y39 中同时出现, 从而难以确认标记和抗性基因的来源。引物 Xwmc684 扩增的与 N9628-2 抗白粉病连锁的特异带在亲本 PS5 没有出现, 而仅在小伞山羊草 Y39 中出现, 表明该标记来源于 Y39, 抗性基因也可能来源于 Y39。

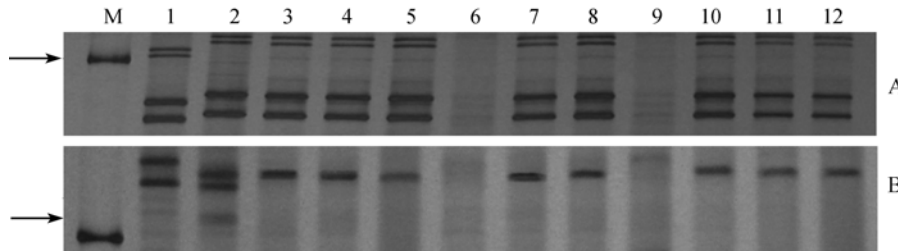


图 4 Xwmc553(A)和 Xwmc684(B)在中国春缺-四体和双端体材料中的扩增结果

Fig. 4 Performance of Xwmc553(A) and Xwmc684(B) in Chinese Spring nullisomic-tetrasomic and ditelosomic lines

M: DL2000; 1: Shaan 160; 2: N9628-2; 3: CS; 4: CSN6BT6A; 5: CSN6DT6A; 6: CSN6AT6B; 7: CSDT6BL; 8: CSDT6BS; 9: CSDT6AL; 10: CSDT6AS; 11: CSDT6DL; 12: CSDT6DS.

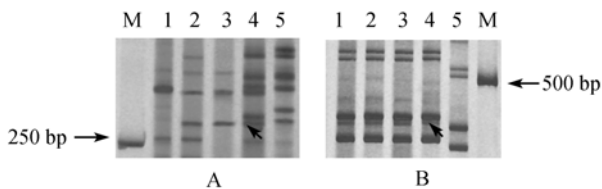


图 5 Xwmc684(A)和 Xwmc553(B)在 N9628-2 及相关亲本中的扩增结果

Fig. 5 Performance of Xwmc684(A) and Xwmc553(B) in N9628-2 and its parents

箭头所示为抗病材料扩增出的特征带

The arrows show the specific bands in resistant plants. M: DL2000; 1: PS5; 2: Am9; 3: Y39; 4: N9628-2; 5: Shaan 160.

3 讨论

迄今, 共有 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, 这些基因分布在除 3A、2D、4D、6D 外共 17 条染色体上^[18]。已发现的抗白粉病基因来源于普通小麦基因组和小麦近缘

种、属基因组, 利用染色体工程基础材料, 可以快速地小麦近缘种、属基因组的抗白粉病基因转移到普通小麦中, 从而拓宽小麦白粉病抗性基因的遗传基础, 使之在小麦育种中发挥作用。中国农业科学院作物品种资源研究所董玉琛等^[19-20]利用波斯小麦(*T. arthlicum*)、硬粒小麦(*T. durum*)、普通小麦(*T. aestivum*)等与山羊草属(*Aegilops*)的一些种杂交, 育成了 20 多个双二倍体, 这些双二倍体多数对小麦白粉病免疫或具有很高的抗性, 其中一些双二倍体的抗性已转入小麦。朱振东等^[5,21-22]在 Y39 中发现了抗白粉病基因 *PmY39*, 并获得与其连锁的 3 个微卫星标记 Xgwm257、Xgwm296 和 Xgwm319, 这 3 个标记都位于 Y39 的 2US 上。另外, 他们还在 PS5 中发现了抗白粉病基因 *PmPS5B* 和 *PmPS5A*^[23], 分别定位在 2BL 和 2AL 上, 已正式命名为 *Pm33* 的 *PmPS5B* 与微卫星标记 Xwmc317、Xgwm111、Xgwm382 和 Xgwm526 连锁, 遗

传距离分别为 1.1、2.2、4.0 和 18.1 cM; 可能为 *Pm4* 等位基因的 *PmPS5A* 与微卫星标记 Xgwm356 连锁, 距离为 10.2 cM。根据对 N9628-2 的 3 个相关亲本的白粉病抗性分析, 陕 160 高感白粉病, Y39 和 PS5 抗白粉病, 抗性基因只可能来源于 Y39 或 PS5。本研究用与 *PmY39*、*PmPS5B(Pm33)* 和 *PmPS5A* 连锁的微卫星标记对抗感池进行分析, 结果都没有扩增出特异条带, 表明 N9628-2 的抗性基因与已有抗白粉病基因都不同, 可能是一个新的抗白粉病基因, 而且标记 Xwmc684 仅来源于 Y39, 表明抗性基因也可能来源于 Y39, 因此将 N9628-2 所携带的抗白粉病基因暂命名为 *PmY39-2*。

由于所获得的标记与抗性基因的遗传距离较远, 还难以应用于分子标记辅助育种中, 需要利用其他分子标记技术筛选与该抗性基因紧密连锁或共分离的标记, 使该抗性基因的标记鉴定更可行。

4 结论

通过 SSR 分析将小麦新种质 N9628-2 的抗白粉病基因定位在 6AS 上, 并确定该抗性基因可能来源于 Y39, 此基因不同于已报道的抗白粉病基因, 可能是新基因, 暂命名为 *PmY39-2*。SSR 标记 Xwmc553 和 Xwmc684 与 *PmY39-2* 的遗传距离分别是 10.99 和 7.43 cM。

References

- [1] Shao Z-R(邵振润), Liu W-C(刘万才). Present status and countermeasures of powdery mildew in China. *Chin Agric Sci Bull* (中国农学通报), 1996, 12(6): 21–23 (in Chinese)
- [2] Zhang H-Q(张海泉), Fu X-T(符晓棠), Hao C-Y(郝晨阳). Progress of studies on powdery mildew resistance genes in wheat. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 2003, 31(1): 68–71 (in Chinese with English abstract)
- [3] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D, Leath S. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 1497–1504
- [4] Zhang H-Q(张海泉). SSR markers linked to a powdery mildew resistance gene in *Aegilops tauschii* Y189. *J Henan Univ* (Nat Sci Edn) (河南大学学报·自然科学版), 2007, 37(2): 177–180 (in Chinese with English abstract)
- [5] Zhu Z-D(朱振东), Zhou R-H(周荣华), Dong Y-C(董玉琛), Jia J-Z(贾继增). Analysis of powdery mildew resistance genes in some tetraploid wheat-*Aegilops amphidiploids* and their parents. *J Plant Genet Resour* (植物遗传学报), 2003, 4(2): 137–143 (in Chinese with English abstract)
- [6] Ren Z-L(任志龙), Wang C-Y(王长有), Zhang H(张宏), Cai D-M(蔡东明), Wang Y-J(王亚娟), Wang Q-Y(王秋英), Xue X-Z(薛秀庄), Ji W-Q(吉万全). Development of new wheat varieties and new germplasm with disease resistance by transferring alien genes into common wheat. *Northwest Sci-Tech Univ Agric For* (Nat Sci Edn)(西北农林科技大学学报·自然科学版), 2006, 34(11): 73–76 (in Chinese with English abstract)
- [7] Sheng B-Q(盛宝钦). Using the infection type record wheat powdery mildew at seeding stage. *Plant Prot* (植物保护), 1988, (1): 49 (in Chinese)
- [8] Saghai-Marouf M A, Soliman K, Joregensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81: 8014–8018
- [9] Michelmore R M, Paran I, Kesseli R V. Identification of marker linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88: 9828–9832
- [10] Rodei M S, Korzum V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier M H, Lnoy P, Ganai M W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, 149: 2007–2023
- [11] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density wheat microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1105–1114
- [12] Guyomarc'h H, Sourdille P, Charmet G, Edwards K J, Bernard M. Characterisation of polymorphic microsatellite markers from *Aegilops tauschii* and transferability to the D-genome of bread wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 1164–1172
- [13] Wang C Y, Ji W Q, Zhang G S, Wang Q Y, Cai D M, Xue X Z. SSR markers and preliminary chromosomal location of a powdery mildew resistance gene in common wheat germplasm N9134. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(1): 163–166
- [14] Li C-X(李春喜), Wang Z-H(王志和), Wang W-L(王文林). *Biological Statistic* (生物统计), 2nd edn. Beijing: Science Press, 2002. pp 73–76 (in Chinese)
- [15] Kosambi D D. The estimation of map distances from recombination values. *Ann Eugen*, 1944, 12: 172–175
- [16] Allard R W. Formulas and table to facilitate the calculation of recombination values in heredity. *Hilgardia*, 1956, 24: 235–278
- [17] Liu R-H(刘仁虎), Meng J-L(孟金陵). MapDraw: a Microsoft Excel macro for drawing genetic linkage maps based on given genetic linkage data. *Hereditas* (遗传), 2003, 25 (3): 317–321 (in Chinese with English abstract)
- [18] Li T(李韬), Zhang Z-Y(张增艳), Lin Z-S(林志珊), Xin Z-R(辛志勇). Mapping of a novel gene conferring resistance to wheat powdery mildew using AFLP and SSR markers. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(9): 1105–1109 (in Chinese with English abstract)
- [19] Chen S-N(陈尚安), Dong Y-C(董玉琛), Zhou R-H(周荣华), Wang J-X(王剑雄). Screening wild relatives of wheat for disease resistance. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1990, 23(1): 54–59 (in Chinese with English abstract)
- [20] Dong Y-C(董玉琛), Xu S-J(许树军), Zhou R-H(周荣华). Synthesis and utilization of *Triticum aestivum-Aegilops amphiploid*. In: Hu H(胡含), Wang H-L(王恒力). *Plant Cell Engineering and Breeding* (植物细胞工程与育种). Beijing: Beijing Institute of Technology Press, 1990. pp 178–185 (in Chinese)
- [21] Zhu Z-D(朱振东), Zhou R-H(周荣华), Jia J-Z(贾继增). Identification of powdery mildew resistance genes in advanced wheat lines using molecular markers. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(8): 977–982 (in Chinese with English abstract)
- [22] Zhu Z D, Zhou R H, Kong X Y, Dong Y C, Jia J Z. Microsatellite marker identification of a *Triticum aestivum-Aegilops umbellulata* substitution line with powdery mildew resistance. *Euphytica*, 2006, 150: 149–153
- [23] Zhu Z D, Zhou R H, Kong X Y, Dong Y C, Jia J Z. Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat. *Genome*, 2005, 48: 585–590