

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01806

## 小麦地方品种小白冬麦抗白粉病基因分子标记

薛飞<sup>1,2</sup> 翟雯雯<sup>1,\*\*</sup> 段霞瑜<sup>1,\*</sup> 周益林<sup>1</sup> 吉万全<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 中国农业科学院植物保护研究所 / 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; <sup>2</sup> 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100

**摘要:** 小麦农家品种小白冬麦对小麦白粉病具有良好抗性, 对病原菌拥有较广的抗谱, 并与其他已知抗白粉病基因的抗谱不同, 遗传分析证实小白冬麦的苗期抗性由一个隐性抗白粉病基因控制。为了寻找与小白冬麦所携带抗白粉病基因连锁的分子标记, 采用小白冬麦和感病品种 Chancellor (CC)正反交组合, 在 2 个 F<sub>2</sub> 群体 125 和 107 个单株上进行验证。结果显示, 抗白粉病基因 *mlxbd* 与引物 *Xgwm577*、*Xgwm1267* 等紧密连锁, 通过中国春及其第 7 部分同源群缺体-四体系, 双端体系和缺失系将其定位在 7B 染色体长臂末端区域(7BL-10, Bin 0.78~1.00), 利用与 *mlxbd* 最近的引物 *Xgwm577* 扩增 23 个含有已知抗白粉病基因的小麦品种, 检测发现这个引物不能单独用于分子标记辅助选择育种。

**关键词:** 小麦; 小白冬麦; 白粉病; 抗病基因; SSR 标记

## Microsatellite Mapping of Powdery Mildew Resistance Gene in Wheat Landrace Xiaobaidong

XUE Fei<sup>1,2</sup>, ZHAI Wen-Wen<sup>1,\*\*</sup>, DUAN Xia-Yu<sup>1,\*</sup>, ZHOU Yi-Lin<sup>1</sup>, and JI Wan-Quan<sup>2</sup>

<sup>1</sup> State Key Laboratory of Biology for Plant Diseases and Insect Pests / Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; <sup>2</sup> College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

**Abstract:** Xiaobaidong, a Chinese landrace, is proved to be resistant to powdery mildew (*Blumeria graminis* DC f. sp. *tritici*) with wide spectrum of resistance to pathogen races, especially effective to current prevalent races. This variety shows a response pattern that is different from the variety possessing documented *Pm* genes after inoculation with 10 isolates of different virulence. Genetic analysis indicated that a single recessive gene was responsible for the powdery mildew resistance at seedling stage. To detect the adjacent molecular markers of the gene, we constructed two mapping populations derived from the reciprocal crosses between Xiaobaidong and a susceptible cultivar Chancellor with 125 and 107 individuals of the F<sub>2</sub> generation. Seedlings of F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> plants were inoculated with isolate E09 of *B. graminis* DC f. sp. *tritici* for powdery mildew resistance identification. Using resistant and susceptible bulks, we identified the resistance gene *mlxbd* between simple sequence repeat (SSR) markers *Xgwm577* and *Xgwm1267* on chromosome 7. The gene *mlxbd* was located on the distal bin of chromosome 7BL-10 (Bin 0.78–1.00) by using the Chinese Spring nullisomic-tetrasomics, ditelosomics, and deletion lines. To verify the efficiency of the SSR markers that might be used in molecular marker-assistant selection (MAS), genome DNA of 23 wheat varieties with definite resistance genes were amplified by *Xgwm577*, the proximal marker of *mlxbd*. The result showed that *Xgwm577* was able to differentiate resistance genes originated from Chinese varieties with *Pm5a* and *Pm5b* except *PmH*, however, resistance genes near *Pm5* locus were failed to be identified with *Xgwm577*. This indicates that *Xgwm577* should be combined with other markers in MAS.

**Keywords:** Wheat; Xiaobaidong; Powdery mildew; Resistance gene; SSR marker

小麦白粉病是由 *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* Emend Marchal (Bgt)引起的小麦主要病害, 2001—2006 年在中国的发病面积为 590~940 万公顷以上, 造成产量损失 26~32 万吨以上([http://www.ppq.gov.cn/nongqing\\_xiaomai.asp](http://www.ppq.gov.cn/nongqing_xiaomai.asp)), 已成为当前影响小麦

生产最重要的病害之一。培育和推广抗病品种是减少病害损失最经济、有效的方法<sup>[1]</sup>。目前已正式命名的抗小麦白粉病主效基因有 57 个(包括复等位基因), 定位于 40 个位点上(*Pm1*~*Pm43*)<sup>[2-5]</sup>, 其中 *Pm5d*、*Pm5e* 和 *Pm24* 来源于普通小麦地方品种<sup>[6-8]</sup>;

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2006CB100203), 国家科技支撑计划项目(2006BAD08A05), 国家公益性行业科研专项(3-15)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 段霞瑜, E-mail: xyduan@ippcaas.cn

第一作者联系方式: E-mail: xueflying@yahoo.com.cn \*\*现在工作单位: 拜尔作物科学(中国)科学有限公司

Received(收稿日期): 2009-03-19; Accepted(接受日期): 2009-04-23.

此外有暂时命名的抗白粉病基因 30 多个, 其中 *mlxbd*、*mlmz* 和 *PmH* 来自我国地方品种<sup>[9-10]</sup>。

分子标记技术已广泛应用于小麦抗白粉病基因的标记与鉴定, 利用与已知抗病基因紧密连锁的分子标记, 可以快速明确地鉴定出具体的抗性基因, 实现抗源多样化, 创造新的抗源及抗病基因累积和合理布局<sup>[11]</sup>, 最终取得对小麦白粉病的持久抗性。

小白冬麦是北疆古老的冬麦地方品种, 主要分布于新疆乌鲁木齐、景化及玛纳斯等地, 其抗白粉病能力表现突出, 为我国特有的地方抗病品种。自 20 世纪 80 年代初鉴定出小白冬麦具有白粉病抗性以来, 中国农业科学院植物保护研究所一直对其抗性及其白粉菌对它的毒性频率进行监测, 结果表明小白冬麦至今保持着一定的抗白粉病能力和较低的毒性频率<sup>[1]</sup>(段霞瑜, 个人交流, 2009)。2007—2008 和 2008—2009 年间小白冬麦对 E01、E03、E05、E09、E15、E16、E18、E20、E26、E30 和 E31 共 11 个小麦白粉菌菌株表现抗病。Huang 等<sup>[9]</sup>通过单体分析将小白冬麦所含的抗白粉病基因 *mlxbd* 定位于 7B 染色体, 并通过等位性测验证明其与 *Pm5* 位点紧密连锁。本研究利用 SSR (simple sequence repeat, SSR) 分子标记技术, 结合抗感分离池分析法<sup>[12]</sup>对小白冬麦进行抗白粉病基因分子标记, 为分子标记辅助选择育种奠定基础。

## 1 材料与方 法

### 1.1 植物材料与白粉病菌

将抗白粉病材料小白冬麦与高感品种 Chancellor 进行杂交, 获得正反交 F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 群体。对杂交亲本及其 F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 代进行苗期抗白粉病鉴定, 苗期鉴定的感病对照品种为阿夫。中国春及其第 7 部分同源群上的缺体 - 四体系由西北农林科技大学农学院小麦所生物室提供。中国春第 7 部分同源群缺失系、双端体系由中国农业大学刘志勇博士提供。复壮 30 和 CI14125 由中国农业科学院作物科学研究所朱振东博士提供。引物 *Xgwm1267* 由德国 TraitGenetics GmbH 公司的 M. Ganai 博士提供。

小麦白粉菌 E09 及其他用于鉴定的菌株, 由本所麦类病害创新课题组分离、纯化和保存。

### 1.2 白粉病抗性鉴定

采用 E09 对小白冬麦/CC 和 CC/小白冬麦杂交组合的 F<sub>2</sub> 分离群体进行苗期抗白粉病鉴定, 待对照品种阿夫充分发病时, 按照 0~4 级分级标准(0、0、

1、2、3、4)调查小麦第一叶片, 0~2 级为抗病, 3~4 级为感病<sup>[13]</sup>。采用 10 个小麦白粉菌已知毒性菌株对部分含有位于 7B 染色体上抗白粉病基因的寄主进行分菌株鉴定比较。

### 1.3 SSR 分子标记分析

用 FastPrep 快速核酸提取仪(Qbiogene, 美国)裂解小麦叶片组织, 采用 CTAB 法<sup>[14]</sup>提取亲本和 F<sub>2</sub> 群体单株的基因组 DNA。

根据 GrainGenes 网站信息(<http://wheat.pw.usda.gov/cmap/>), 按 Somers 等<sup>[15]</sup>、Gupta 等<sup>[16]</sup>、Röder 等<sup>[17]</sup>的报道, 合成位于 7B 染色体上的 *gwm*、*wmc*、*barc*、*cwem*、*cfa*、EST-SSR 和 EST-STS 系列引物共 99 对。用集群分离分析法 (bulked segregation analysis, BSA)和部分 F<sub>2</sub> 群体筛选与抗病基因连锁的分子标记。

将筛选出的多态性引物在 F<sub>2</sub> 群体的单株 DNA 中进行 PCR 扩增。扩增反应在 Biometra-TGRADIEN 型热循环仪上进行, PCR 反应体系 10  $\mu$ L (含 20 mmol L<sup>-1</sup> Tris-HCl, pH 8.4, 20 mmol L<sup>-1</sup> KCl, 2 mmol L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mmol L<sup>-1</sup> dNTP, 0.5  $\mu$ mol L<sup>-1</sup> 每对引物, 0.4 U *Taq* DNA 聚合酶, 40~100 ng 基因组 DNA)。扩增程序为 94 变性 3 min; 94 变性 45 s, 50~60 复性 45 s, 72 延伸 1 min, 35 个循环; 72 延伸 10 min。扩增产物经 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳, 硝酸银染色。

### 1.4 抗病基因定位

以中国春及其第 7 部分同源群上的缺体-四体系, 双端体系和缺失系将与抗病基因连锁最紧密的 SSR 分子标记定位在染色体上。

用 SAS8.0 做  $\chi^2$  适合性检测, 用 Mapmaker EXP 3.0 软件计算抗白粉病基因与分子标记之间的距离, 利用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传图距 (cM)<sup>[18]</sup>, 构建抗病基因的分子标记连锁图谱, 用 MapDraw V2.1 软件绘制连锁图<sup>[19]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 小麦白粉菌鉴定结果

除唐麦 4 号与小白冬麦的抗谱相同外, 其他品种对 10 个小麦白粉菌小种的抗感反应型均有差异(表 1), 其中的抗病反应型多具坏死反应。

### 2.2 小白冬麦抗白粉病基因的遗传分析

用白粉菌 E09 苗期接种小白冬麦、CC、小白冬麦/CC 正反交组合的 F<sub>1</sub> 代、F<sub>2</sub> 群体(表 2), 经  $\chi^2$  检验,  $\chi^2$  值分别为 0.0667 和 0.0779, 均小于  $\chi^2_{0.05,1}$  (3.84),

表 1 小麦抗白粉病基因鉴定结果

Table 1 Differential reaction of wheat varieties after inoculation with different isolates of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*

品种 Variety	基因 Gene	白粉菌菌株 <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> isolates									
		E06	E07	E09	E15	E17	E18	E21	E23	E30	E31
阿夫 Funo	None	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Kormoran	<i>Pm5b</i>	4	4	2	3+0;	4	3+0;	4	4	4+0;	1+0;
CI14125	<i>Pm5a</i>	4	4	4	1+0;	4	4	4	4	4	4
复壮 30 Fuzhuang 30	<i>Pm5e</i>	4	3	2+0;	2+0;	3	3+0;	4	4	3+0;	1+0;
小白冬麦 Xiaobaidong	<i>mlxbd</i>	4	4	0;	1+0;	2+0;	2+0;	3	2+0;	1+0;	1+0;
红蜷芒 Hongquanmang	<i>PmH</i>	2+0;	2+0;	0;	2+0;	2+0;	0;	3+0;	3	0;	0;
蚂蚱麦 Mazhamai	<i>mlmz</i>	4	3+0;	0;	0;	0;	2	2+0;	4	0	2
唐麦 4 号 Tangmai 4	<i>PmTm4</i>	4	3+0;	1+0;	1+0;	2+0;	0;	3+0;	0;	0;	2+0;

表 2 小白冬麦与 CC 正反交组合各世代对 E09 的苗期抗性表现

Table 2 Infection type displayed by the seedlings of the crossing generations between CC and Xiaobaidong while inoculated with isolate E09

世代 Generation	侵染型 Infection type					总株数 Total plants	抗感比例 Ratio of segregation	$\chi^2$
	0, 0;	1	2	3	4			
CC(P <sub>1</sub> )					20	20		
小白冬麦 Xiaobaidong (P <sub>2</sub> )	20					20		
小白冬麦/CC F <sub>2</sub> Xiaobaidong/CC F <sub>2</sub>	24	1	5	54	41	125	1:3	0.0667
CC/小白冬麦 F <sub>2</sub> CC/Xiaobaidong F <sub>2</sub>	25	2	1	57	22	107	1:3	0.0779

因此小白冬麦/CC 正反交 F<sub>2</sub> 群体抗感病单株分离比例符合 1 : 3, 表明小白冬麦对 E09 的苗期抗性由 1 对隐性基因控制。

### 2.3 小白冬麦抗白粉病基因的 SSR 标记分析及染色体定位

利用集群分离分析法, 在小白冬麦/CC F<sub>2</sub> 抗感池间筛选多态性 SSR 引物, 经 F<sub>2</sub> 抗感单株验证发现 3 对 SSR 引物与抗病基因连锁(图 1), 通过对小白冬麦/CC 正反交 F<sub>2</sub> 代分离群体的连锁分析, 构建了小白冬麦抗白粉病基因的遗传连锁图谱。其中 *Xgwm577*、*Xgwm1267* 与小白冬麦抗白粉病基因紧密连锁, 位于抗病基因 *mlxbd* 的两侧, 将这两个引物在中国春及其第 7 部分同源群上的缺体-四体系, 双端体系和缺失系 DNA 上扩增, 将其定位于 7BL 染色体长臂末

端 7BL-10 区间(图 2)。为了寻找与抗病基因连锁更紧密的标记, 又筛选了位于 7BL-10 染色体区间的 20 个 EST-STS 标记, 仅发现 1 个 EST-STS (*BE637476*) 标记与抗病基因连锁, 并将其加到连锁图谱中(图 3)。

### 2.4 SSR 标记 *Xgwm577* 在标记辅助选择育种中的应用

利用与 *mlxbd* 连锁最紧密的引物 *Xgwm577* 对携带已知抗白粉病基因的品种进行了检测, 结果该引物不能完全将 *Pm5* 位点或其附近区域的抗病基因区分开来, 但可以将 *Pm5a* 及 *Pm5b* 与源于我国的小麦抗白粉病基因(除红蜷芒外)区分开来。我国小麦地方品种中, 除红蜷芒外, 小白冬麦、蚂蚱麦、复壮 30、唐麦 4 号及齿牙糙在这个位点都没有扩增片段, 而

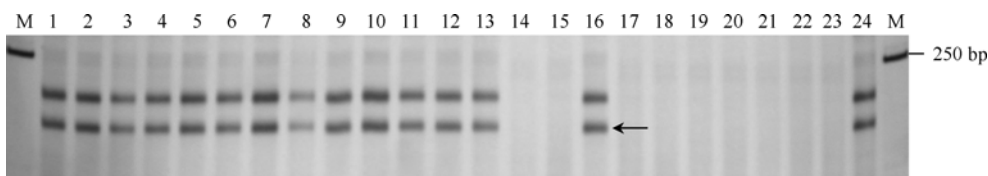


图 1 SSR 标记 *Xgwm577* 在小白冬麦/CCF<sub>2</sub> 群体抗、感单株上的 PCR 扩增结果

Fig. 1 Polymorphic DNA fragments detected by SSR marker *Xgwm577* in Xiaobaidong/CCF<sub>2</sub> population

M: D2000; 1~12: 感病单株; 13: 感池; 14: 抗池; 15: 小白冬麦; 16: CC; 17~23: 抗病单株; 24: 感病单株。箭头示多态性片段。  
M: D2000; 1~12: susceptible individual; 13: susceptible bulk; 14: resistant bulk; 15: Xiaobaidong; 16: CC; 17~23: resistant individual; 24: susceptible individual. Arrow indicates the polymorphic amplification products.

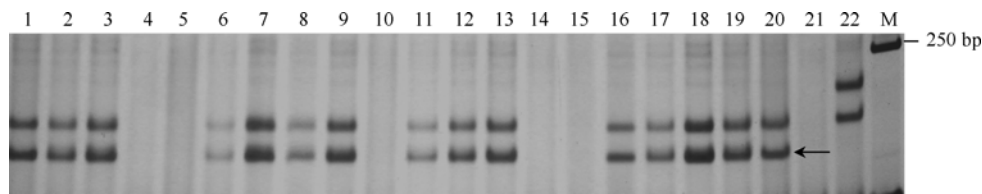


图 2 SSR 标记 *Xgwm577* 在中国春及其第 7 部分同源群缺体-四体系、双端体系和缺失系 DNA 上扩增结果

Fig. 2 Amplification pattern of *Xgwm577* in Chinese Spring and its nullisomic-tetrasomics, ditelosomics, and deletion lines

1: Chinese Spring (CS); 2: CS N7AT7D; 3: CS N7AT7B; 4: CS N7BT7A; 5: CS N7BT7D; 6: CS N7DT7A; 7: CS N7DT7B; 8: CS Dt7AS; 9: CS Dt7AL; 10: CS Dt7BS; 11: CS Dt7BL; 12: CS Dt7DL; 13: CS Dt7DS; 14: 3BS-8.4AS-3.7BL-10; 15: 7BL-7.1DS-3; 16: 7BS-1; 17: 7AS-8.7AL-10; 18: 7AL-1; 19: 7DL-2; 20: 7DL-3.1BS-2; 21: Xiaobaidong; 22: CC; M: D2000. Arrow indicates the polymorphic amplification products.

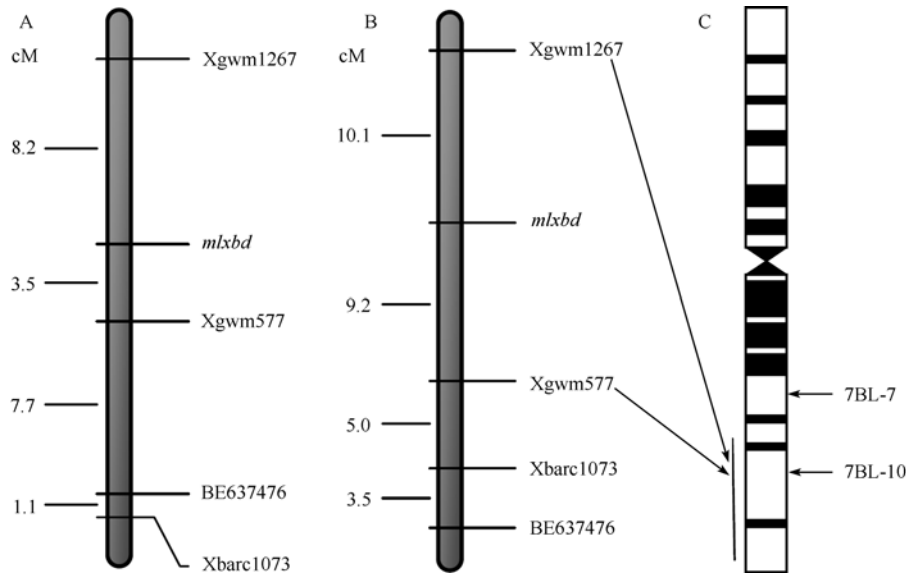


图 3 小白冬麦抗白粉病基因 *mlxbd* 遗传连锁图

Fig. 3 Genetic linkage maps and deletion-line map showing the location of *mlxbd* on wheat chromosome 7BL

A: CC/小白冬麦 F<sub>2</sub> 群体; B: 小白冬麦/CC F<sub>2</sub> 群体; C: 小麦 7B 染色体缺失系。

A: CC/Xiaobaidong F<sub>2</sub>; B: Xiaobaidong/CC F<sub>2</sub>; C: deletion-line map of wheat chromosome 7BL.

表 3 引物 *Xgwm577* 在 23 个品种系中的扩增片段大小

Table 3 Fragment sizes of *Xgwm577* in 23 wheat varieties with known resistance genes to powdery mildew

品种(系)	基因	片段大小	品种(系)	基因	片段大小
Variety (line)	Gene	Fragment size (bp)	Variety (line)	Gene	Fragment size (bp)
ULKa/8CC	<i>Pm2</i>	184,143	XX186	<i>Pm19</i>	143,114
KavKa2	<i>Pm8</i>	139,110	扬麦 5/6V Yangmai 5/6V	<i>Pm21</i>	Null
Khapli/8CC	<i>Pm4a</i>	179,140	齿牙糙 Chiyacao	<i>Pm24</i>	Null
Armada	<i>Pm4b</i>	176,137	5P27	<i>Pm30</i>	Null
Coker747	<i>Pm6</i>	184,143	红卷芒 Hongquanmang	<i>PmH</i>	181,144
CI14189	<i>Pm7</i>	Null	唐麦 4 号 Tangmai 4	<i>PmTm4</i>	Null
Asosan/8CC	<i>Pm3a</i>	184,143	小白冬麦 Xiaobaidong	<i>mlxbd</i>	Null
Chul/8CC	<i>Pm3b</i>	184,143	复壮 30 Fuzhuang 30	<i>Pm5e</i>	Null
W150	<i>Pm3e</i>	143,114	Kormoran	<i>Pm5b</i>	150,121
R4A	<i>Pm13</i>	145,116	CI14125	<i>Pm5a</i>	181,144
Brigand	<i>Pm16</i>	170,134	蚂蚱麦 Mazhamai	<i>mlmz</i>	Null
Amigo	<i>Pm17</i>	170,134			

含有抗病基因 *Pm7*、*Pm21* 和 *Pm30* 的材料在 *Pm5* 位点也没有扩增片段。

### 3 讨论

我国丰富的小麦地方品种是发掘新基因的重要种质资源,本所白粉病研究组在对我国 3 000 多份小麦地方品种的抗病性鉴定中筛选出免疫至高抗的品种不到 10 份<sup>[1,20-22]</sup>,包括小白冬麦、红蜷芒、白蚰蜒条、笨三月黄、蚂蚱麦、游白兰、芒麦等,其中的小白冬麦被选作鉴别寄主,用于抗谱分析和毒性鉴定,在经历了近 30 年的鉴定、检测,至今仍保持着较好的抗白粉病能力,对我国目前流行的白粉菌小种表现高抗。由于农家品种的产量和其他农艺性状较差等原因,这些农家品种中所持有的抗白粉病基因并没有得到充分的研究和利用,而充分挖掘和利用这些农家品种中的抗病基因,可以丰富小麦的抗病基因资源,对实现小麦持久抗性具有重要意义。

迄今为止,已有 11 个小麦抗白粉病基因被定位于小麦 7B 染色体长臂末端 *Pm5* 位点及其附近区域 (*Pm5a*、*Pm5b*、*Pm5c*、*Pm5d*、*pm5e*、*mlxbd*、*PmH*、*mljy*、*mlsy*、*PmTm4*、*mlmz*),在比较已知抗白粉病基因 *Pm5d*、*Pm5e*、*PmH*、*PmTm4*、*mlmz* 和 *mlxbd* 的分子标记连锁图<sup>[6-7,10,23]</sup>时,由于作图群体不同,又受到作图群体大小及遗传背景的影响,仅根据这些抗病基因的分子标记及其与抗病基因之间的遗传距离和相对位置难以准确将这几个抗病基因区分开来。本研究中标记 *Xbarc1073* 和 *BE637476* 在正反交两个作图群体中顺序不同,除受到作图群体的影响外,还可能与该区段染色体在后代群体中的交换重组率有关。结合基因推导分析,小白冬麦和唐麦 4 号的抗谱相同但抗病基因的显隐性不同,显隐性会因品种、系的遗传背景、测定时选用的菌系以及环境条件的不同而有所不同,因此尚不能确定 *mlxbd* 和 *PmTm4* 的异同。

Huang 等<sup>[9]</sup>通过等位性研究表明,*Pm5e* 是与 *Pm5a* 紧密连锁的而非 *Pm5* 的等位基因,*mlxbd* 也与 *Pm5a* 紧密连锁而非 *Pm5* 的等位基因,由于小白冬麦和复壮 30 都来自我国的农家品种,其遗传背景相似但抗谱不同,*mlxbd* 可能与 *Pm5e* 是等位变异。司权民等<sup>[22]</sup>、段霞瑜等<sup>[24]</sup>分别通过等位性测验证实白蚰蜒条、红蜷芒、游白兰、复壮 30 和小白冬麦所含的抗白粉病基因存在等位性关系。本实验室对部分

小麦农家品种 7BL 区域遗传多样性分析发现有芒瞎八斗、芒麦、白蚰蜒条、复壮 30 与小白冬麦带型一致,笨三月黄与蚂蚱麦带型一致。Keller 等<sup>[25]</sup>、Lillemo 等<sup>[3]</sup>分别发现一个抗白粉病 QTL 位于 *Pm5* 位点。综上所述,我们认为我国小麦农家品种在 7BL 染色体区域上可能存在更多的 *Pm5* 复等位基因或抗白粉病基因簇,小白冬麦所含抗白粉病基因就是其中一员,但它们之间的关系需要进一步通过分子标记、等位性测验和基因推导来确定。在基因 *Pm3b* 被克隆后,根据 *Pm3* 位点等位基因的特异性引物及测序分析显示,*Pm3h*、*Pm3i*、*Pm3j* 分别与 *Pm3d*、*Pm3c*、*Pm3b* 相同<sup>[26-28]</sup>,因此,可能当 *Pm5* 位点抗病基因被克隆后,才能明确 *mlxbd* 与 *Pm5e* 及 *Pm5* 等位基因之间的确切关系。

本试验中筛选到的引物 *Xgwm577* 是显性标记,对一些含已知抗病基因材料扩增后(表 3),发现还不能单独用于分子标记辅助选择育种,需要进一步筛选与其紧密连锁的分子标记。

### 4 结论

证实小麦农家品种小白冬麦含有 1 个隐性抗白粉病基因 *mlxbd*。构建了与其连锁的分子标记遗传图谱,并将其定位于 7B 染色体长臂末端 7BL-10 区域。*mlxbd* 与其邻近标记 *Xgwm577* 在两个作图群体中的遗传距离分别为 3.5 cM 和 9.2 cM,在分子标记辅助育种中,该标记需与其他标记组合使用才能有效检测基因 *mlxbd*。

### References

- [1] Xiao S-H(肖世和). Chapter 13: Yield potential and quality improvement in wheat. In: Zhuang Q-S(庄巧生). Chinese Wheat Improvement and Pedigree Analysis (中国小麦品种改良及系谱分析). Beijing: China Agriculture Press, 2003. pp 469-487 (in Chinese)
- [2] Huang X Q, Röder M S. Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat: A review. *Euphytica*, 2004, 137: 203-223
- [3] Lillemo M, Asalf B, Singh R P, Huerta-Espino J, Chen X M, He Z H, Björnstad Å. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 1155-1166
- [4] Luo P G, Luo H Y, Chang Z J, Zhang H Y, Zhang M, Ren Z L. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: A new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium*. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 1059-1064

- [5] He R, Chang Z, Yang Z, Yuan Z, Zhan H, Zhang X, Liu J. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 1173–1180
- [6] Nematollahi G, Mohler V, Wenzel G, Zeller F J, Hsam S L K. Microsatellite mapping of powdery mildew resistance allele *Pm5d* from common wheat line IGV1-455. *Euphytica*, 2008, 159: 307–313
- [7] Huang X Q, Wang L X, Xu M X, Röder M S. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 858–865
- [8] Huang X Q, Hsam S L K, Zeller F J, Wenzel G, Mohler V. Molecular mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm24* and marker validation for molecular breeding. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 407–414
- [9] Huang X Q, Hsam S L K, Zeller F J. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes in Chinese wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) landraces Xiaobaidong and Fuzhuang 30. *J Genet Breed*, 2000, 54: 311–317
- [10] Zhou R H, Zhu Z D, Kong X Y, Huo N X, Tian Q Z, Li P, Jin C Y, Dong Y C, Jia J Z. Development of wheat near-isogenic lines for powdery mildew resistance. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 640–648
- [11] Landjeva S, Korzun V, Börner A. Molecular markers: Actual and potential contributions to wheat genome characterization and breeding. *Euphytica*, 2007, 156: 271–296
- [12] Michelmore R W, Paran I, Kesseli R V. Identification of markers 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
- [13] Sheng B-Q(盛宝钦). Scoring powdery mildew with infection type at wheat seedling stage. *Plant Prot* (植物保护), 1988, (1): 49 (in Chinese)
- [14] Saghai-Marouf M A, Soliman K M, Jorgensen 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
- [15] Somers D J, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1105–1114
- [16] Gupta K, Balyan S, Edwards J, Isaac P, Korzun V, Röder M, Gautier M F, Joudrier P, Schlatter R, Dubcovsky J, De La Pena C, Khairallah M, Penner G, Hayden J, Sharp P, Keller B, Wang C, Hardouin P, Jack P, Leroy P. Genetic mapping of 66 new microsatellite (SSR) loci in bread wheat. *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 413–422
- [17] Röder M S, Korzun V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier M H, Leroy P, Ganal M W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, 149: 2007–2023
- [18] Kosambi D D. The estimation of map distances from recombination values. *Ann Eugen*, 1944, 12: 172–175
- [19] 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: 317–321 (in Chinese with English abstract)
- [20] Sheng B-Q(盛宝钦), Duan X-Y(段霞瑜), Zhou Y-L(周益林), Wang J-X(王剑雄). Cluster of powdery mildew resistance genes carried in some Chinese wheat landraces. *Crop Genetic Resources* (作物品种资源), 1992, (4): 33–34 (in Chinese)
- [21] Zhou Y-L(周益林), Duan X-Y(段霞瑜), Chen G(陈刚), Sheng B-Q(盛宝钦), Zhang Y(张莹). Analysis of resistance genes of 40 wheat cultivars or lines to wheat powdery mildew. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 2002, 32: 301–305 (in Chinese with English abstract)
- [22] Si Q-M(司权民), Zhang X-X(张新心), Duan X-Y(段霞瑜), Sheng B-Q(盛宝钦), Zhou Y-L(周益林). On gene analysis and classification of powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*) resistant wheat varieties. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 1992, 22: 349–355 (in Chinese with English abstract)
- [23] Hu T-Z(胡铁柱), Li H-J(李洪杰), Xie C-J(解超杰), You M-S(尤明山), Yang Z-M(杨作民), Sun Q-X(孙其信), Liu Z-Y(刘志勇). Molecular mapping and chromosomal location of the powdery mildew resistance gene in wheat cultivar Tangmai 4. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34: 1193–1198 (in Chinese with English abstract)
- [24] Duan X-Y(段霞瑜), Xiang Q-J(向齐君), Zhou Y-L(周益林), Sheng B-Q(盛宝钦), Zhao Z-Y(赵忠银). Allelic analysis of powdery mildew resistance genes in four Chinese landraces. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 2001, 31: 32–35 (in Chinese with English abstract)
- [25] Keller M, Keller B, Schachermayr G, Winzeler M, Schmid J E, Stamp P, Messmer M M. Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat×spelt population. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 903–912
- [26] Huang X Q, Hsam S L K, Mohler V, Röder M S, Zeller F J. Genetic mapping of three alleles at the *Pm3* locus conferring powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome*, 2004, 47: 1130–1136
- [27] Srichumpa P, Brunner S, Keller B, Yahiaoui N. Allelic series of four powdery mildew resistance genes at the *Pm3* locus in hexaploid bread wheat. *Plant Physiol*, 2005, 139: 885–895
- [28] Yahiaoui N, Brunner S, Keller B. Rapid generation of new powdery mildew resistance genes after wheat domestication. *Plant J*, 2006, 47: 85–98