

小麦白粉病抗病基因分子标记开发及应用研究进展

李春鑫,许为钢

(河南省农业科学院小麦研究中心,郑州 450002)

摘要:选育和利用抗病品种是防治白粉病最经济、有效、安全的措施,优异抗白粉病基因资源的挖掘及其紧密连锁分子标记的开发是开展抗白粉病分子标记育种的基础。目前,国内外已命名了分布于16条染色体上的39个位点共55个白粉病抗病基因,其中30个已开发出分子标记,另外还发现数个与成株期抗性相关的数量性状位点。综述了国内外小麦白粉病抗病基因的定位、来源、分子标记开发、克隆,以及白粉病抗病基因的分子标记育种的最新研究进展,并分析了当前小麦抗白粉病育种存在的主要问题及解决建议。

关键词:小麦;白粉病抗病基因;分子标记辅助育种;染色体定位

中图分类号:S435.121 文献标识码:A

Researches and Application on Molecular Markers of Powdery Mildew Resistant Genes in Wheat

Li Chunxin, Xu Weigang

(Wheat Research Center, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002)

Abstract: The use of resistant cultivars is an effective, economical, and environmentally safe approach that eliminates the use of fungicides and reduces production losses due to powdery mildew caused by *Blumeria graminis* f. sp. tritici (Bgt). So far, 55 genes/alleles for resistance to powdery mildew at 39 loci have been identified and located on 16 different chromosomes, of which 30 resistance genes/alleles have been tagged by different molecular marker systems. Several quantitative trait loci (QTLs) for adult plant resistance to powdery mildew have been associated with molecular markers. The detailed information on chromosomal location, the sources, available molecular markers and cloning of these genes has been reviewed. The fresh researches, existed problem and the resolvent in marker-assisted selection using these genes are also discussed.

Key words: *Triticum aestivum*, powdery mildew resistance genes, marker-assisted selection, chromosomal location

小麦白粉病是由小麦白粉病菌 (*Blumeria graminis* f. sp. tritici) 所引起的一种世界性真菌性病害,发病时造成5%~34%的产量损失^[1-2],近年来小麦白粉病的发病范围在不断扩大,危害程度也不断加重,已成为当前小麦生产的严重威胁。选育和使用高效的抗病品种,是防治白粉病最经济、有效、安全的措施。而

白粉病抗病育种的基础是高效、多样化的抗源。深入研究抗病基因的抗性表现及遗传特点将有助于对这些抗源进行有效利用^[3]。

由于传统的表型鉴定和分小种接种鉴定对试验条件和技术要求较高,难以准确、快速对抗病材料进行鉴定,因此分子标记技术已经逐渐成为基因鉴定的主要

基金项目: 国家支撑计划“麦类基因资源发掘与种质创新利用研究”(2006BAD13B02); 国家863计划“小麦分子聚合育种”(2006AA10Z1F5); 河南省重大专项“超级小麦品种选育与示范”(0520010101)。

第一作者简介: 李春鑫,男,1982年出生,河南安阳人,在读硕士,主要从事小麦遗传育种研究。通信地址:450002 河南省郑州市农业路1号,河南省农业科学院小麦研究中心分子室, E-mail: licx82@yahoo.com。

通讯作者: 许为钢,男,1958年出生,山东莱芜人,研究员,博士生导师,主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: xuwg1958@sohu.com。

收稿日期: 2009-02-06, 修回日期: 2009-03-22。

手段。分子标记技术是从DNA水平对植株个体基因型直接进行鉴定,因此是白粉病抗病基因鉴定的理想手段。同时,利用分子标记技术构建的抗病基因的遗传和物理图谱,为基因的进一步利用奠定了基础。目前,国内外已正式命名了来自39个位点的55个小麦白粉病抗病基因,其中30个已开发了连锁的分子标记,利用上述分子标记,结合常规育种手段,国内外已有多家机构开展了小麦抗白粉病分子育种研究,并选育了若干抗白粉病小麦品种(系)。

1 白粉病抗病基因在小麦染色体上的定位、分布、来源及其克隆

1.1 白粉病抗病基因的定位及分布

Flor于1955年首次提出了基因对基因假说,根据这一假说,通过对鉴别寄主接种一系列鉴别菌系,如果发现某个品系表现出与已知基因不同的抗病谱,那么该材料就有可能含有新的抗病基因或等位基因,然后再经过对抗病材料多个世代的遗传分析,以确定其所含有的抗病基因是否为新基因,这是目前白粉病抗病

研究较为流行的方法。

20世纪90年代以前的白粉病抗病基因定位,只能精确到某一染色体,或其某一单臂,无法获得更加详细的定位信息。1996年Endo等^[4]利用野生小麦染色体所具有的杀配子染色体效应,并结合C-banding和GISH构建了小麦21条染色体的全套缺失系,利用这套材料结合分子标记可以获得抗病基因较为精细的物理图谱,这对于基因精细定位及克隆工作将会有很大的帮助。

抗白粉病基因是由Waterhouse于1930年首次在小麦品种Thew中发现的,此后,各国的科学家在普通小麦及其近缘种、属中陆续发现了许多抗性基因。白粉病抗病基因按性质可以分为质量性状抗病基因和数量性状抗病基因,目前在生产中应用的主要是质量性状基因。到目前为止,人们已正式命名了39个位点的55个质量性状抗病基因^[5-12],其中包括18个复等位基因,丘永春等^[5]在2004年曾对当时白粉病抗病基因及其分子标记研究进展进行过总结,故笔者主要对2004年以后白粉病抗病基因最新研究进展进行综述(见表1)。

表1 已知白粉病抗病基因的染色体定位、载体品种、来源及参考文献

基因	定位	载体品种	来源	参考文献
<i>Pm32</i>	1BL·1SS	L501	<i>Ae. speltoides</i> (拟斯卑尔脱山羊草)	[6]
<i>Pm33</i>	2BL	PS5B	<i>T. carthlicum</i> (波斯小麦)	[7]
<i>Pm34</i>	5DL	Saluda cross	<i>Ae. tauschii</i> (粗山羊草)	[8]
<i>Pm35</i>	5DL	NC96BGTD3	<i>Ae. tauschii</i> (粗山羊草)	[9]
<i>Pm36</i>	5BL	MG-FN14999	<i>T. dicoccoides</i> (野生二粒小麦)	[10]
<i>Pm37</i>	7AL	NC99BGTAG11	<i>T. timopheevii</i> (提莫菲维小麦)	[11]
<i>Pm38</i> (QTL)	7DS	Saar	<i>T. aestivum</i> (普通小麦)	[12]
<i>Pm39</i> (QTL)	1BL	Saar	<i>T. aestivum</i> (普通小麦)	[12]

表2 白粉病抗病基因在小麦同源染色体组间的分布

同源群	染色体组A	染色体组B	染色体组D
1	<i>Pm3, Pm171, Pm25</i>	<i>Pm81, Pm28, Pm32, Pm39</i>	<i>Pm10, Pm24</i>
2	<i>Pm4</i>	<i>Pm6, Pm26, Pm33</i>	
3		<i>Pm13</i>	
4	<i>Pm16</i>	<i>Pm71</i>	
5	<i>Pm23</i>	<i>Pm30, Pm36</i>	<i>Pm2, Pm34, Pm35</i>
6	<i>Pm21, Pm31</i>	<i>Pm11, Pm12, Pm14, Pm201, Pm27</i>	
7	<i>Pm1, Pm9, Pm18 (Pm1c), Pm37</i>	<i>Pm5</i>	<i>Pm15, Pm19, Pm29, Pm38</i>

注:1;来自黑麦R染色体组的抗白粉病基因转入到小麦基因组

白粉病抗病基因分布于小麦的16条染色体上,包括来自黑麦的1B/1R易位染色体,这些抗病基因在小麦7个染色体同源群内的分布是很不均匀的,从表2的结果来看,在第1和第7同源群里抗病基因数量最多,各自有9个,第3群里含有的抗白粉病基因最少,各有一个。就在各染色体组的分布来看,B染色体组目前已鉴定了17个抗病位点,是白粉病抗病基因的分布最

多的染色体组。3A、2D、3D、4D、6D上至今还没有发现白粉病抗病基因的报道。Gill^[13-14]对这些基因的定位结果和小麦基因密集区域的遗传图谱进行了研究后,发现白粉病抗病基因是以基因簇的形式存在于染色体的某些基因富集区段的,这些区域标记密度高、物理和遗传距离的比率较低,因此定位于这些区段的基因克隆较为有利。

1.2 白粉病数量性状抗病位点及其标记

除了质量性状抗病基因,人们还发现了许多白粉病抗病数量性状位点(QTL),数量性状抗病基因在抗病表现上没有质量性状明显,一般表现为慢病或是部分抗病且大部分为成株期抗性(APR),但是抗性更加持久,是水平抗性,在生产上有着很大的应用潜力^[15]。随着人们对质量性状垂直抗性的认识,科学家们对具有水平抗性的QTLs越来越予以重视,相关QTLs的研究也已有了很大的进展。在1999年Keller等^[16]检测到了18个与白粉病抗性相关的QTLs,这些QTLs也分布在14条染色体上。Chantret等^[17-18]等2000年报道了分

别位于5D和6AL上的2个主效QTL,在2001年又分别在染色体5D,6A,7A,7B上发现5个成株期抗性QTL。Mingeot^[19]和Liu^[20]等也分别发现了多个成株期抗性QTL。在国内,霍纳新^[15]等、刘慧远^[21]等和王竹林^[22]等也都对白粉病抗病QTL进行了大量的研究,并检测到了多个成株期抗性QTL。

到目前为止,国内外共检测到白粉病QTLs 44个,笔者在表3列出了33个贡献值大于10%的QTL,从表3中可以看到这些白粉病抗病QTLs在A、B、D染色体组里分布,分别为15、9、9个,而在同源群间,在第5群中检测到QTL最多,为8个位点。

表3 白粉病抗病QTL的分子图谱

QTL	定位	标记类型	标记	贡献值/%	分析方法	参考文献
QTL	1B	RFLP	CD9b-psr593a	11.60	RILs	[16]
	2D	RFLP	psr932-psr331a	10.00	RILs	
	3A	RFLP	psr598-psr570	14.40	RILs	
	3D	RFLP	psr1196a-Lrk10_6	15.70	RILs	
	4A	RFLP	gwm111c-psr934a	14.70	RILs	
	4A	RFLP	mwg710b-gl1k128	14.30	RILs	
	4D	RFLP	gl1k302b-psr1101a	14.40	RILs	
	5A	RFLP	psr644a-psr945a	22.90	RILs	
	5A	RFLP	psr911-psr120a	10.50	RILs	
	5A	RFLP	psr1194-psr918b	16.60	RILs	
	5B	RFLP	psr580b-psr143	12.60	RILs	
	7B	RFLP	psr593c-psr129c	11.30	RILs	
	7B	RFLP	gl1k750-mwg710a	31.80	RILs	
MIRE	6AL	SSR, RFLP	ksud27	24.1~37.0	F2:3lines,BSA	[17]
QTL	5D	SSR, RFLP	gwm174	16.8~25.3	F2:3lines,BSA	[18]
QTL	5D	SSR, RFLP	cf1d26	28.1~37.7	DH, F2:3lines	
	5D	SSR, FLP	gbxG083c	33.5~37.9	DH, F2:3lines	
	6A	SSR, RFLP	MIRE	12.20	DH, F2:3lines	
	6A	SSR, RFLP	gwm427	8.8~13.4	DH, F2:3lines	
QTL	1A	SSR, RFLP	cdo572b-bcd442	39.3~43.0	DH	
	2A		Pm4b-gbxG303	22.7~39.2		[20]
	2B		gwm148-gbxG553	23.6~71.5		
	4A		gbxG036-gbxG542	22.30		
	5D		gwm639a-gwm174	21.4~54.3		
	6A		MIRE	19.8~53.9		
	7B		pdaC01-gbxR035b	22.8~33.5		
QPm.vt	1B	RFLP, SSR	gwm259-wg241	17.00	F2:3 lines,BSA	
			gwm259-bar1c80			[23]
QPm.vt	2A	RFLP, SSR	gwm304a-gwm312	29.00		[20]
			gwm304a-bar1c353b			[23]
QPm.vt	2B	RFLP, SSR	wg338-gwm526a	11.00		[20]
			gwm501-bar1c200			[23]
QTL	7D		wg834-bcd1438	29.55	RILs	[15]

(续表1)

QTL	定位	标记类型	标记	贡献值/%	分析方法	参考文献
QTL	1AS	SSR	gdm33-psp2999	18.60%	DH	[21]
QTL	2B	SSR	gwm501-gwm148	9.6~11.3%	F2:3 lines	[22]
	2D		gwm157-gwm249	21.2~26.1%		
<i>Pm38</i>	7DS	SSR	gwm1220-swm10	19~56.5%	F2:4 lines,BSA	[12]
<i>Pm39</i>	1BL	SSR	gwm719-hbe248	7.9~35.9%	F2:4 lines,BSA	[12]

注:BSA=集团分离分析法;DH=加倍单倍体;NIL=近等基因系;RIL=重组自交系。

1.3 白粉病抗病基因的来源

小麦抗白粉病基因主要有3个来源^[5],第一类是普通小麦如:*Pm38*,*Pm39*。第二类是小麦近缘种如:*Pm37*(提莫菲维小麦),*Pm36*(野生二粒小麦)。第三类是小麦近缘属如:*Pm32*(拟斯卑尔脱山羊草),*Pm34*、*Pm35*(粗山羊草)。

在白粉病抗病基因来源中,小麦近缘种属所占的比例很高,特别是近些年来新发现的质量性状抗病基因全都来自小麦以外的近缘种、属。然而在小麦的近缘种、属通过杂交途径将抗病基因导入小麦染色体组的过程中,经常发生杂交不亲和,后代生活力很低,不育、夭亡等现象,经研究人们发现在小麦的1A、5A、5B和5D染色体上分别存在着Kr1、Kr2、Kr3及Kr4,4个控制杂交亲和性的显性等位基因^[24]。所以杂交的成功与否和双亲的基因型有很大的关系。为了克服这个问

题,人们经常利用中国春(CS)和许多的农家种作为桥梁亲本来实现基因的转入。*Pm1b*、*Pm3h*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm5a*、*Pm16*、*Pm19*、*Pm25*、*Pm26*、*Pm30*、*Pm31*、*Pm32*、*Pm33*、*Pm34*、*Pm35*、*Pm36*和*Pm37*是通过这种方法转入的;除此之外,对于血缘关系较远的小麦近缘属也可以通过CS的ph1突变体或射线诱变产生置换系的方法解决^[25-26],这方面的例子有:*Pm6*、*Pm7*、*Pm8*、*Pm12*、*Pm13*、*Pm17*、*Pm20*、*Pm21*、*Pm27*、*Pm29*和*Pm32*。

1.4 白粉病抗病基因的分子标记

到目前为止,在已报道的55个抗病基因中,共有30个抗病基因,通过标记筛选找到了与其紧密连锁的不同类型的分子标记(表4),这为人们的生产应用提供了极大的便利,丘永春等^[5]曾对此有过综述,这里只列举在其之后的研究进展。

表4 白粉病抗病基因分子图谱

基因	定位	标记类型	标记名称	遗传距离/cM	分析方法	参考文献
<i>Pm32</i>	1BL·1SS	SSR	Xgwm408	1.3	BC2F2 lines, BSA	[6]
<i>Pm33</i>	2BL	SSR	Xwmc317	1.1	BC2F2 lines, BSA	[7]
			Xgwm111	2.2		
			Xgwm382	4		
<i>Pm34</i>	5DL	SSR	Xbarc177	5.4	F2:4 lines,BSA	[8]
			Xbarc144	2.6		
<i>Pm35</i>	5DL	SSR	Xcfd7	10.3	F2:3 lines,BSA	[9]
			Xgdm43	20.5		
			Xcfd26	32.4		
<i>Pm36</i>	5BL	EST-SSR	BJ261635	0.4	F2:3 lines,BSA	[10]
			AFLP	XP41M37		
			XP43M32	1.1		
			XP39M32	1.6		
			XP41M39	6		
<i>Pm37</i>	7AL	SSR	Xwmc75	10	F2:4 lines,BSA	[11]
		SSR	Xgwm322	0.5		
		SSR	Xwmc790	0.5		
		SSR	Xcfa2190	2		
		SSR	Xwmc346	6.7		

注:BSA=集团分离分析法;DH=加倍单倍体;NIL=近等基因系;RIL=重组自交系;RSL=重组置换系。

1.5 白粉病抗病基因的克隆

与其他禾本科作物如水稻、玉米等相比,小麦基因组十分庞大(16 000 Mb),因此小麦基因的克隆十分困难,在早期由于小麦遗传图谱并不完善,标记密度比较低,一个基因的图位克隆常常要持续数年时间,近年来这种情况有了很大改善,标记的密度已大大提高,其中仅SSR标记就已超过了2500个^[27],小麦基因组的BAC文库也已构建起来^[28-29],但是小麦的基因克隆依然十分困难,到目前为止,白粉病抗病基因中只有Pm3b被成功克隆出来^[30]。然而,在染色体某些区段如基因富集区段,或是端体附近,物理距离和遗传距离的比率是比较低的(<200 kb/cM)^[13-14,31],在某些基因富集区段,曾有平均每4~5 kb就有一个基因的报道^[32],Pm3b就是位于1AS相应的基因富集区段而被克隆的。所以通过基因定位,一旦发现某一基因位于其所在连锁群的相应区段,那么该基因的克隆成功率会有较大的提高。

2 抗病基因的抗病性评价、应用及其聚合育种

目前在中国Pm12、Pm13、Pm16、Pm20、Pm21、Pm30对小麦白粉病表现高抗至免疫,Pm1、Pm2、Pm3、Pm4a、Pm4b、Pm5、Pm6、Pm7、Pm8等抗病基因已丧失抗性,只是在聚合状态下有较好的抗病性,其中Pm4b+Pm2、Pm2+Pm6和Pm2+Mld在中国仍然保持很好的抗性。Pm9没有单独的载体,和Pm1、Pm2共存于一个品种中,但含Pm1+Pm2+Pm9的品种Normandie对中国小麦白粉病不具备抗性,Pm19对中国小麦白粉病缺乏抗性,不能在育种中进行应用^[33-34]。

含有Pm12、Pm13、Pm16、Pm18基因的品种(系)农艺性差,不宜直接作育种亲本,需引入优良农艺亲本对其进行改造。Pm17虽然对白粉病抗性不强,但大多数菌系对其均无很高毒力,其1R具有良好的增产性能和拥有对麦二叉蚜的抗性,因此可以作为背景抗性与其他基因组合使用^[34],而Pm22、Pm25、Pm26、Pm27、Pm28、Pm29、Pm30、Pm31、Pm32、Pm33、Pm34、Pm35、Pm36、Pm37、Pm38、Pm39在中国的利用价值还有待于进一步鉴定。

王新宇^[35]等对杂交高代群体进行分子标记辅助育种选择,筛选到聚合基因型为Pm2+Pm4b、Pm4a+Pm21、Pm8+Pm21的后代植株,而且发现抗病基因聚合以后,抗病性得到极大的改善。张增艳^[36]等利用Pm4、Pm13、Pm21的特异PCR标记筛选到了Pm4b+Pm13+Pm21,3个基因聚合的抗病植株。还有Pm4b+Pm13、Pm4b+Pm21、Pm13+Pm21聚合2个基因的抗病植株。

高安礼^[37]等对含有Pm2、Pm4a和Pm21的小麦品

系杂交并进行分子标记选择,得到了一批聚合有Pm2+Pm4a+Pm21基因的抗病植株,以及若干含有Pm2+Pm21、Pm4a+Pm21和Pm2+Pm4a的植株。桑大军等^[38]用与Pm2、Pm4、Pm8、Pm13、Pm21及Pm24紧密连锁的PCR标记对河南省50年来大面积推广的30个小麦品种进行抗白粉病基因鉴定,发现20世纪80年代以前的品种几乎没有上述白粉病抗病基因,80年代以后利用Pm8较多,Pm2、Pm4和Pm24也得到了一定的应用,而Pm13和Pm21没有得到使用。

河南省农科院小麦研究中心与中国农业大学合作,通过回交结合分子标记技术,将Pm13、Pm21、Pm30和Pm33等抗性基因导入了大面积生产应用的小麦品种郑麦9023之中,育成了分别含有不同白粉病优异抗病基因的郑麦9023抗白粉病多系品种,将分子标记技术应用于后代选择,将抗白粉病基因Pm21导入了郑麦883^[38]。

3 存在的问题及对策

目前在白粉病抗病育种方面,存在的问题主要有:(1)抗病基因单一,(2)有效抗源没有充分利用,(3)由于新的病原菌小种产生速度非常快,许多抗病基因很快丧失了抗性。因此在以后的抗病育种过程中,一方面要不断将新的、高效抗病基因通过杂交、回交等方法导入优良的品系中去,另一方面在小麦抗病育种中还要注重多抗病基因的聚合和对慢病或成株期抗病基因的利用,聚合的基因越多,病菌克服它的难度越大,从而有效地缓解病原菌毒性群体频率的上升,大量的抗病QTL因其广谱,持久的抗病性也是一定要好好加以利用的宝贵资源。另外还要注意含有不同抗性基因品种的合理搭配种植,从而达到控制病害流行、蔓延的目的。同时,要进一步加紧寻找新的抗病基因资源,小麦的近缘种属含有许多优异的抗病基因,是新抗病基因发掘十分重要的抗源材料,还有就是中国的许多农家品种,也应加以重点发掘,以期不断引入新的优秀抗病基因,改变抗病品种遗传背景单一现象,实现抗病育种的更大发展。

参考文献

- [1] Bennett F G A. Resistance to powdery mildew in wheat: A review of its use in agriculture and breeding programmes. *Plant Pathol*, 1984,33:279-300.
- [2] Leath S, Bowen K L. Effects of powdery mildew, triadimenol seed treatment, and triadimefon foliar sprays on yield of winter wheat in North Carolina. *Phytopathology*, 1989,79:152-155.
- [3] 谢超杰,杨作民,孙其信.小麦抗白粉病基因.西北植物学报,2003,23(5):822-829.
- [4] Endo T R, Gill B S. The Deletion Stocks of Common Wheat.

- Heredity,1996,87:295-307.
- [5] 丘永春,张书坤.小麦抗白粉病基因及其分子标记研究进展.麦类作物学报,2004,24(2):127-132.
- [6] Hsam S L K, Lapochkina I F, Zeller F J. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). 8. Gene Pm32 in a wheat-Aegilops speltoides translocation line[J]. Euphytica,2003,133:367-370.
- [7] Zhendong Zhu, Ronghua Zhou, Xiuying Kong, et al. Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat. Genome,2005,48:585-590.
- [8] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D, et al. 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.
- [9] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D, et al. Chromosomal location of Pm35, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor Appl Genet,2007,114:1451-1456.
- [10] Antonio Blanco, Gadaleta A, Cenci A, et al. Molecular mapping of the novel powdery mildew resistance gene Pm36 introgressed from *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* in durum wheat. Theor Appl Genet,2008,117:135-142.
- [11] Perugini L D, Murphy J P, Marshall D, et al. Pm37, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii*. Theor Appl Genet,2008,116:417-425.
- [12] Lillemo M, Asalf B, Singh R P, et al. The adult plant rust resistance loci Lr34/Yr18 and Lr46/Yr29 are important determinant of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. Theor Appl Genet,2008,116:1155-1166.
- [13] Gill K S, Gill B S, Endo T R, et al. Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group 5 of wheat[J]. Genetics,1996a,143:1001-1012.
- [14] Gill K S, Gill B S, Endo T R, et al. Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group 1 of wheat[J]. Genetics,1996b,144:1883-1891.
- [15] 霍纳新,周荣华,贾继增,等.小麦白粉病抗性QTL分析.作物学报,2005,31,6:692-696.
- [16] Keller M, Keller B, Schjachermayr G, et al. Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat spelt population. Theor Appl Genet,1999,98:903-912.
- [17] Chantret N, Sourdille P, Röder M, et al. Location and mapping of the powdery mildew resistance gene MLRE and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat. Theor Appl Genet,2000,100(8):1217-1224.
- [18] Chantret N, Mingeot D, Sourdille P, et al. A major QTL for powdery mildew resistance is stable over time and at two development stages in winter wheat. Theor Appl Genet,2001,103:962-971.
- [19] Mingeot D, Chantret N, Baret P V, et al. Mapping QTL involved in adult plant resistance to powdery mildew in the winter wheat line RE714 in two susceptible genetic backgrounds.Plant Breed,2002,121:133-140.
- [20] Liu S X, Griffey C A, Saghai Maroof M A. Identification of molecular markers associated with adult plant resistance to powdery mildew in common wheat cultivar Massey. Crop Sci,2001,41:1268-1275.
- [21] 刘慧远,Kazuhiro Suenaga,何中虎,等.普通小麦白粉病成株期抗性的QTL分析.作物学报,2006,32,(2):197-202.
- [22] 王竹林,王德森,夏先春,等.小麦品种百农64慢白粉病抗病性QTL的定位.中国农业科学,2006,39(10):1956-1961.
- [23] Tucker D M, Griffey C A, Liu S, et al. Confirmation of Three Quantitative Trait Loci Conferring Adult Plant Resistance to Powdery Mildew in Two Winter Wheat Populations. Euphytica,2007,155:1-13.
- [24] Zheng Y L, M C Lou, C Yen, et al. Chromosome location of a new crossability gene in common wheat. Wheat Inform Service,1992,75:36-40.
- [25] Jones S S, Murray T D, Allan R E. Use of alien genes for the development of disease resistance in wheat. Annu Rev Phytopathol,1995,33:429-443.
- [26] Huang XQ, Röder. Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat: a review. Euphytica,2004,137:203-223.
- [27] Gupta P K, Mir R R, Mohan A, et al. Wheat Genomics: Present Status and Future Prospects. International Journal of Plant Genomics,2008,10,1155:896451.
- [28] Janda J, J Bartoš, J Šafář, et al. Construction of a subgenomic BAC library specific for chromosomes 1D, 4D and 6D of hexaploid wheat. Theor Appl Genet,2004,109(7):1337-1345.
- [29] Šafář J, J Bartoš, J Janda, et al. Dissecting large and complex genomes: flow sorting and BAC clone of individual chromosomes from bread wheat. The Plant Journal,2004,39,(6):960-968.
- [30] Yahiaoui N, P Srichumpa, R Dudler, et al. Genome analysis at different ploidy levels allows cloning of the powdery mildew resistance gene Pm3b from hexaploid wheat. Plant Journal,2004:37(4):528-538.
- [31] Sandhu D J, A Champoux S N, Bondareva, et al. Identification and physical localization of useful genes and markers to a major gene-rich region on wheat group 1S chromosomes.Genetics,2001,157:1735-1747.
- [32] Feuillet C, B Keller. High gene density is conserved at syntenic loci of small and large grass genomes. Proc Natl Acad Sci USA,1999,96:8265-8270.
- [33] Qi L L, Cao M S, Chen P D. Identification, mapping and application of polymorphic DNA associated with resistance gene Pm21 of wheat.Genome,1996,39:191-197.
- [34] Huang X Q, Hsan 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, Plant Breeding,1997,116:233-238.
- [35] 王新宇,陈佩度,张守忠.小麦白粉病抗病基因的聚合及其分子标记辅助选择.遗传学报,2001,28(7):640-646.
- [36] 张增艳,辛志勇,陈新民,等.分子标记选择小麦抗白粉病基因 Pm4b、Pm13 和 Pm21 聚合体.中国农业科学,2002,35(7):789-793.
- [37] 高安礼,何华纲,陈佩度,等.分子标记辅助选择小麦抗白粉病基因 Pm2、Pm4a 和 Pm21 的聚合体.作物学报,2005,31(11):1400-1405.
- [38] 桑大军,许为钢,胡琳,等.河南省小麦品种白粉病抗性基因的分子鉴定及分子标记辅助育种.华北农学报,2006,21(1):86-91.