

小麦成株期白粉病抗性位点的 QTL 定位

惠建, 白海波, 马斯霜, 陈晓军, 吕学莲, 李树华
(宁夏农林科学院农业生物技术研究中心, 银川 750002)

摘要: 基于高感白粉病小麦品种宁春 4 号和高抗白粉病品种宁春 27 号构建的重组自交系群体 (RIL), 以及简化基因组测序方法获得的遗传连锁图谱, 通过 QTL 定位分析了小麦成株期白粉病抗性基因。结果表明: 4 对主基因控制的加性-上位性遗传模型适合于 RIL 群体的成株期白粉病抗性; 2 个稳定的抗病 QTL *Q_{Pm.naafs-4D}* 和 *Q_{Pm.naafs-7D}* 分别来自宁春 27 号和宁春 4 号, 其中在不同环境下 *Q_{Pm.naafs-4D}* 的 LOD 为 5.9~15.4、加性效应为 -1.1~-1.2、表型变异解释率为 18.6%~34.5%, 该位点与侧翼标记的遗传距离为 4 cM。在该区段存在 1 个持久多抗基因 *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55*, 其标记可直接应用于小麦抗白粉病分子辅助育种。

关键词: 小麦; 白粉病抗性; 成株期; 遗传模型; QTL 定位

QTL Mapping for Wheat Powdery Mildew Resistance at the Adult Stage

HUI Jian, BAI Hai-bo, MA Si-shuang, CHEN Xiao-jun, LYU Xue-lian, LI Shu-hua
(Agricultural Bio-Technology Centre, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Yinchuan 750002)

Abstract: This study reported a quantitative trait locus (QTL) mapping for identifying the adult-stage powdery mildew resistance genes in a recombinant inbred line (RIL) population of common wheat (*Triticum aestivum* L.). This population was derived from the highly susceptible variety Ningchun 4 crossing with the highly resistant variety Ningchun 27, and genotyped using genotyping-by-sequencing (GBS) approach. The results showed that the additive-epistatic genetic model using four pairs of major genes was suitable for identifying the powdery mildew resistance loci. Two resistance-conferring loci *Q_{Pm.naafs-4D}* and *Q_{Pm.naafs-7D}* have been identified from Ningchun 27 and Ningchun 4, respectively. Out of them, *Q_{Pm.naafs-4D}* represented a LOD value of 5.9 to 15.4 at multiple environmental conditions (additive effects: -1.1 to -1.2), and contributed to a phenotypic variation of 18.6% to 34.5%. This locus was delimited to a genetic distance of 4 cM harboring the durable poly-resistance gene *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55*. There is a long-lasting multi-resistance gene *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55* in this region, which can be directly used in marker-assisted breeding for powdery mildew resistance in wheat.

Key words: wheat; powdery mildew resistance; adult stage; genetic model; QTL mapping

小麦白粉病作为流行的真菌性病害, 其生理小种众多, 能侵染小麦的叶、茎秆和穗, 导致叶片黄化, 光合作用下降, 分蘖减少, 千粒重降低, 严重影响小麦的产量和品质。白粉病菌在 10~30 °C 范围内都

收稿日期: 2021-05-31 修回日期: 2021-06-04 网络出版日期: 2021-06-04

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210531001>

第一作者主要从事小麦抗逆抗病育种研究, E-mail: huijian101@163.com

通信作者: 李树华, 主要从事小麦分子育种研究, E-mail: shuhua.l@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31660394, 31960428, 31460345); 宁夏回族自治区自然科学基金项目 (2019AAC03151, 2018AAC3189); 宁夏回族自治区农业育种专项 (2018NYZ0202); 宁夏青年科技人才托举工程 (TJGC2019074)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (31660394, 31960428, 31460345), Ningxia Hui Autonomous Region Natural Science Foundation of China (2019AAC03151, 2018AAC3189), Ningxia Hui Autonomous Region Agricultural Breeding Program (2018NYZ0202), Ningxia Youth Talents Supporting Program (TJGC2019074)

可以萌发,田间过湿、氮肥充足、群体密度过大时,植株贪青徒长、倒伏、容易发病,土壤干旱水肥不足时,植株生长衰弱,表皮细胞膨压下降,抵抗力低,病菌侵入快,也易发病。培育抗白粉病品种一直是减少农药投入、减轻环境污染,保障小麦安全生产的有效手段。迄今为止,超过 200 个白粉病基因(永久和暂时定名的基因)和 QTL 在普通面包小麦中被报道^[1],这些基因直接或间接来源于小麦及其近缘种属,类型丰富多样。小麦白粉病抗性分为垂直抗性和水平抗性 2 种,垂直抗性又称苗期抗性^[2],多为单基因控制,抗性容易丧失;水平抗性又称为成株抗性^[3],由多基因控制,对多个生理小种都具有不同程度的抗性,抗性持久。国际上多数国家已将成株抗性的利用作为小麦抗病育种的主要方向^[4]。目前 4 个成株抗性基因表现出多效性,*Pm38/Lr34/Yr18/Sr57*、*Pm46/Lr67/Yr46/Sr55*、*Pm2/Lr27/Yr30/Sr2* 和 *Pm39/Lr46/Yr29* 不仅对白粉病有抗性,而且对锈病也有一定的防治作用,它们在小麦育种中被证实是可靠和有效的^[5]。

宁夏引黄灌区地处西北内陆,引黄灌溉条件便利,是北方春小麦的高产区,近年来随着气候变暖和病菌生理小种的变异,该地区小麦白粉病发病频率和严重度日益加重。为减轻和防治病害,有必要通过分子标记辅助选择手段(MAS)聚合多个成株抗白粉病基因,培育和推广持久抗病性^[6]品种;QTL 定位能有效确定抗病基因的数目、效应及染色体位置,与其紧密连锁的分子标记可用于小麦抗病基因聚合^[7]。本研究通过 RIL 群体成株期白粉病抗性的遗传分析及 QTL 定位,旨在获得相对稳定的抗病位点,为小麦分子辅助选育成株抗病品种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

利用宁春 4 号 × 宁春 27 号构建了 128 个 F_{10} 重组自交系群体(RIL),该群体经宁夏小麦分子育种团队多年培育,系内性状稳定。宁春 4 号为宁夏引黄灌区春小麦主栽品种之一,高产、高感白粉病;宁春 27 号曾为宁夏南部山区春小麦主栽品种,耐旱、高抗白粉病,其分离群体成株期抗白粉病差异表现较为明显。

1.2 试验处理

试验在宁夏农林科学院农作物研究所试验田进行,设充分灌水、生育后期限水 2 个处理,完全随机区组设计,2 次重复。材料每小区种植 5 行,行长

3 m,行距 0.15 m。充分灌水是指在小麦分蘖期、拔节期、抽穗期和灌浆期全部灌水,模拟湿润环境(E1),生育后期限水是指灌浆期及以后不灌水,模拟生育后期干旱环境(E2),灌水方式为大水漫灌。

1.3 表型调查

田间自然发病,在小麦灌浆期(花后 14 d)开始调查小麦各小区群体发病情况,反应型按盛宝钦等^[8]改进的 0~9 级法标准进行记载,级别越高表示发病越重。同一处理的同一材料以重复间发病最重者记录,分别形成 E1 和 E2 相应的表型记录。该试验于 2019-2020 年连续观测 2 年。

1.4 基因分离分析和定位方法

利用华中农业大学开发的 SEA 软件包对小麦抗病表型(E1、E2)进行分离分析,该包主要采用主基因+多基因的混合线性模型。分离分析时,P1 表示宁春 4 号,P2 表示宁春 27 号。首先在全遗传模型基础上,选取赤池信息准则(AIC,akaike information criterion)值相对最小的一组(至少 3 个)作为备选模型,再对其进行一组适合性检验,包括均匀性检验(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2)、Smirnov 检验(W^2)和 Kolmogorov 检验(D_n),以 5 个统计量显著性水平个数最少(或 P 值最大)的模型作为最优模型,最后通过最优模型的遗传参数对基因的遗传效应作出估计。使用 QTL IciMapping4.0 软件的 ICIM-ADD 模型(完备区间作图的加性效应模型)对抗病性状(E1、E2)进行 QTL 定位。QTL 作图时,0 表示宁春 4 号的标记型,2 表示宁春 27 号的标记型,设置作图函数为 Kosambi,扫描步长为 1 cM,LOD 临界值为 2.5,统计检测阈值 $P=0.001$ 。QTL 命名方式按照 McIntosh 等^[9]的方法,如 *QPm.naafs-7D* 表示宁夏农林科学院科研人员定位得到的位于 7D 染色体上与白粉病相关的 QTL。*Pm46/Lr67/Yr46/Sr55* 基因检测方法:根据公布的特异 SNP 所在区段 DNA 序列设计引物序列:314SNP_F CAAGTACGACAACCAGGGCC,314SNP_R TGTTGCTGCGTAAACGTACG;采用的 PCR 反应程序:体系 40 μ L,94 $^{\circ}$ C 3 min,94 $^{\circ}$ C 30 s,58 $^{\circ}$ C 30 s,35 个循环,72 $^{\circ}$ C 30 s,72 $^{\circ}$ C 3 min;最后进行扩增测序和序列比对。

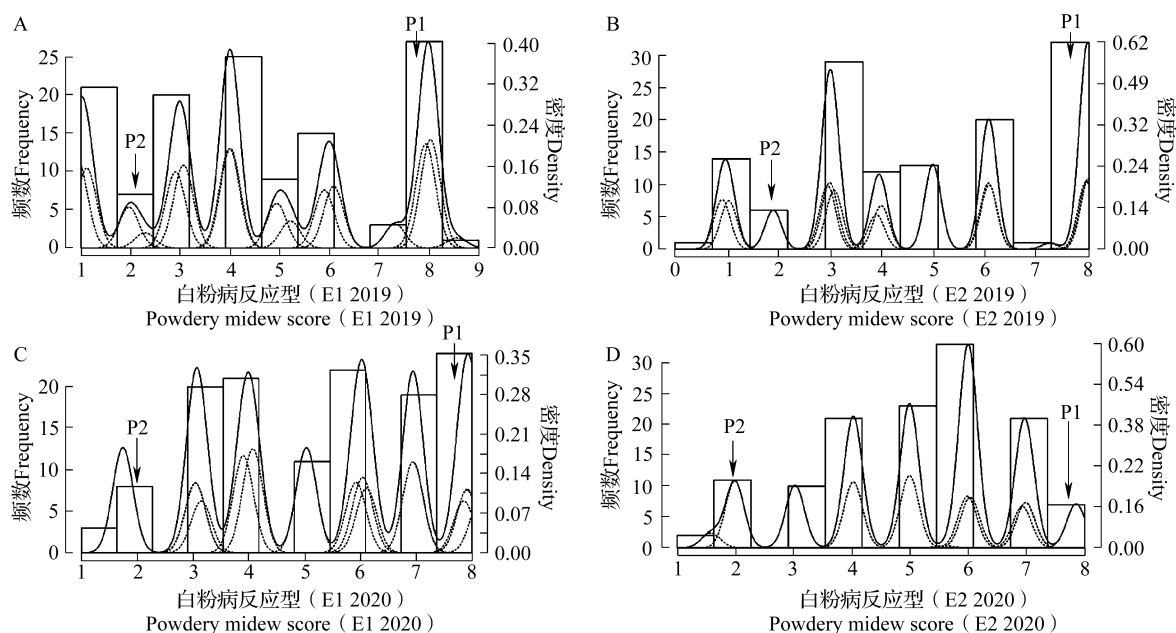
2 结果与分析

2.1 小麦 RIL 群体成株期的抗白粉病表现

两个亲本在成株期白粉病抗性上存在明显差异。宁春 27 号表现为高抗,反应型为 2 级,宁春 4

号表现为高感白粉病,反应型为 8 级,群体白粉病表型近似连续分布,呈现多峰特征(图 1),这表明有少数主基因存在,抗病性为主基因+多基因控

制的数量性状,在表型数据的随机误差项服从正态分布的前提下,适合进行遗传分析和 QTL 定位分析。



P1: 宁春 4 号, P2: 宁春 27 号; E1、E2 分别表示湿润环境和生育后期限水环境, 2019、2020 分别表示年份, 下同

P1: Ningchun 4 hao, P2: Ningchun 27 hao, E1, E2 respectively represent the humid environment and the limited water environment in late growth period, 2019, 2020 respectively represent the year, the same as below

图 1 RIL 群体白粉病性状次数(柱形)、理论(实线)与遗传成分(虚线)的概率密度图

Fig.1 Frequency (column), mixed (solid line, theoretical) and genetic component (dotted line) of probability density distributions for wheat powdery mildew traits in RIL

2.2 小麦 RIL 群体成株期白粉病基因的遗传模型

利用 SEA 包对 2 年 2 种环境的白粉病表型作出全遗传模型的分离分析。根据模型 AIC 值最小准则, 结合适合性检验显著性水平个数最少的原则, 白粉病抗性在 E1 2019、E2 2019、E1 2020 和 E2 2020 环境下的最适模型都是 4MG-AI, 即 4 对主基因控制的加性上位性遗传模型, 主基因的遗传贡献率分别为 99.96%、99.88%、99.55% 和 99.91% (表 1)。不同年份 4MG-AI 模型白粉病表型的理论分布与成分分布显示了主效基因相互作用的复杂性(图 1), 同时也进一步说明该套 RIL 群体的抗病性由多基因控制, 适合 QTL 定位。

2.3 小麦 RIL 群体遗传连锁图谱的构建

采用 CTAB 法提取亲本和子代的 DNA, 使用北京百迈客生物科技有限公司自主研发的 SLAF-seq 软件, 以普通小麦中国春为参考基因组, ([ftp://](ftp://ftp.ensemblgenomes.org/pub/plants/release-30/fasta/triticum_aestivum/dna/)

[ftp.ensemblgenomes.org/pub/plants/release-30/fasta/triticum_aestivum/dna/](ftp://ftp.ensemblgenomes.org/pub/plants/release-30/fasta/triticum_aestivum/dna/)) 对小麦重组自交系遗传分离群体 (2 个亲本和 128 个子代) 进行了高密度分子标签的开发。亲本平均测序深度为 19.01X, 子代平均测序深度为 6.38X, 共开发了 1, 183298 个 SLAF 标签, 其中 186604 个 SLAF 标签具有多态性, 占比 15.77%。对多态性标签进行基因型编码, 筛选父母本都为纯合且亲本间具有多态性的位点, 得到有效 SLAF 标签 85434 个。过滤掉亲本测序深度 10X 以下以及 SNP 数目大于 5 的标签, 剔除基因型覆盖度少于子代 80% 的和严重偏分离的标签等, 最终上图 6540 个 SLAF 标签。以连锁群为单位, 采用 QTL IciMapping4.0 软件分析获得连锁群内 Marker 的线性排列, 并估算相邻 Marker 间的遗传距离, 最终得到总图距 2639.57 cM, 平均图距为 0.4 cM 的遗传连锁图谱 (图 2)。

表 1 小麦 RIL 群体白粉病备选遗传模型的 AIC 值、适合性检验及主基因遗传贡献率
Table 1 AIC value, fitness test and contribution rate of major genes of alternative genetic model for powdery mildew of RIL population in wheat

编号 Number	环境 Environment	模型 Model	极大对数 似然值 Log max likelihood value	赤池信 息准则 AIC	主基因 方差 Major gene var	遗传贡献率 (%) Heritability	适合性参数检验 Fitness test parameter				
							P(U ₁ ²)	P(U ₂ ²)	P(U ₃ ²)	P(_n W ²)	P(D _n)
1	E1 2019	4MG-AI	-50.79	141.57	5.97	99.96	0.917	0.784	0.487	0.140	0.063
		3MG-AI	-188.62	395.25	5.94	99.55	0.782	0.620	0.362	0.128	0.046
		3MG-CEA	-253.21	512.41	5.75	96.30	0.944	0.851	0.633	0.085	0.009
2	E2 2019	4MG-AI	-101.02	242.05	5.78	99.88	0.904	0.899	0.329	0.087	0.025
		3MG-AI	-233.82	485.65	5.69	98.30	0.796	0.892	0.647	0.067	0.015
		2MG-AI	-245.52	501.03	5.61	96.80	0.915	0.973	0.584	0.056	0.007
3	E1 2020	4MG-AI	-170.87	381.74	4.12	99.55	0.906	0.915	0.376	0.167	0.108
		4MG-CEA	-254.24	514.47	3.83	92.49	0.951	0.829	0.530	0.122	0.044
		1MG-A	-258.80	523.60	3.08	74.47	0.873	0.820	0.774	0.164	0.080
4	E2 2020	4MG-AI	-42.69	125.37	2.91	99.91	0.912	0.975	0.304	0.094	0.003
		3MG-AI	-140.46	298.92	2.90	99.55	0.765	0.931	0.439	0.048	0.026
		2MG-DE	-244.42	494.85	1.62	55.60	0.960	0.873	0.656	0.088	0.011

MG: 主基因; AI: 上位性; CEA: 完全等加性; A: 加性效应; DE: 重叠效应。例如: 4MG-AI 表示 4 对主基因控制的加性上位性模型, 其他模型的定义可以参照前面的例子
MG: Major gene model, AI: Additive-epistasis, CEA: Completely equally additive, A: Additive effect, DE: Duplicate effect, 4MG-AI means two major genes of additive epistasis effects model. The definition of the other models can be reference to the previous example

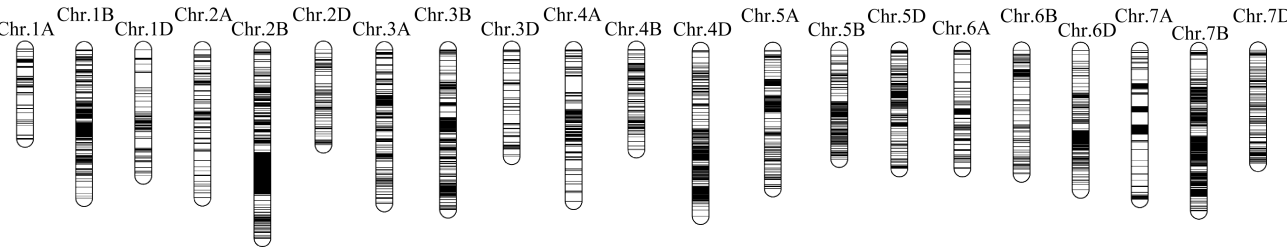


图 2 小麦重组自交系遗传连锁图谱
Fig.2 Genetic linkage map of recombinant inbred lines of wheat

2.4 小麦 RIL 群体成株期抗白粉病基因的 QTL 效应

对 2 年 2 种环境的抗病表型进行 QTL 定位, 总共检测到 4 个 QTL 位点, 其中 2 个稳定的 QTL 分别命名为 *QPm.naafs-4D*、*QPm.naafs-7D* (表 2)。 *QPm.naafs-4D* 在 2 个年份的不同环境下全部重现 (图 3), 它的最大 LOD 值介于 5.9~15.4 之间, 标记间遗传距离为 4 cM, 白粉病加性效应介于 -1.1~-1.2 之间, 表型变异解释率介于 18.6%~34.5% 之间; *QPm.naafs-7D* 在 2 个年份同一环境下重现 (图 3), 最大 LOD 值在 2.9~4.1 之间, 遗传距离为 2 cM, 白粉病加性效应在 0.5~0.7 之间, 表型变异解释率在 6.8%~6.9% 之间 (表 2)。与 *QPm.naafs-7D* 相比

较, *QPm.naafs-4D* 具有最大的 LOD 峰值、加性效应的绝对值和表型变异的解释率。
依据加性效应的定义和 2 个亲本标记型的编码规则^[10], 对等位基因的来源作出判断。 *QPm.naafs-4D* 位点的加性效应为负, 说明标记型为 0 的亲本 (宁春 4 号) 携带的等位基因具有增加白粉病反应型的作用, 标记型为 2 的亲本 (宁春 27 号) 携带的等位基因具有降低白粉病反应型的作用。 *QPm.naafs-7D* 位点的加性效应为正, 说明源于宁春 4 号的等位基因能降低白粉病反应型, 源于宁春 27 号的等位基因能增加白粉病反应型。这 2 对非等位基因及其可能的互作共同解释了小麦 RIL 群体白粉病表型的超亲分离现象 (图 1)。

表 2 RIL 群体成株期白粉病抗性 QTL
Table 2 QTL for powdery mildew resistance in a recombinant inbred line population

QTL 名称 QTL symbols	环境 Environment	位置 Site	LOD 峰值 Peak LOD	加性效应 Add.	表型变异解释率 (%) PVE	抗性基因来源 Source of resistance gene
<i>QPm.naafs-4D</i>	E1 2019	23	5.9	-1.1	18.9	宁春 27 号
	E2 2019	24	7.4	-1.2	18.6	宁春 27 号
	E1 2020	25	13.5	-1.2	34.5	宁春 27 号
	E2 2020	23	15.4	-1.2	31.3	宁春 27 号
<i>QPm.naafs-7D</i>	E2 2019	3	2.9	0.7	6.9	宁春 4 号
	E2 2020	2	4.1	0.5	6.8	宁春 4 号
— (7D)	E1 2020	34	2.9	0.5	5.9	宁春 4 号
— (7B)	E2 2019	2	4.0	-0.8	9.4	宁春 27 号

— : 表示 QTL 重现性差,不予命名
— : indicates unstable QTL and is not named

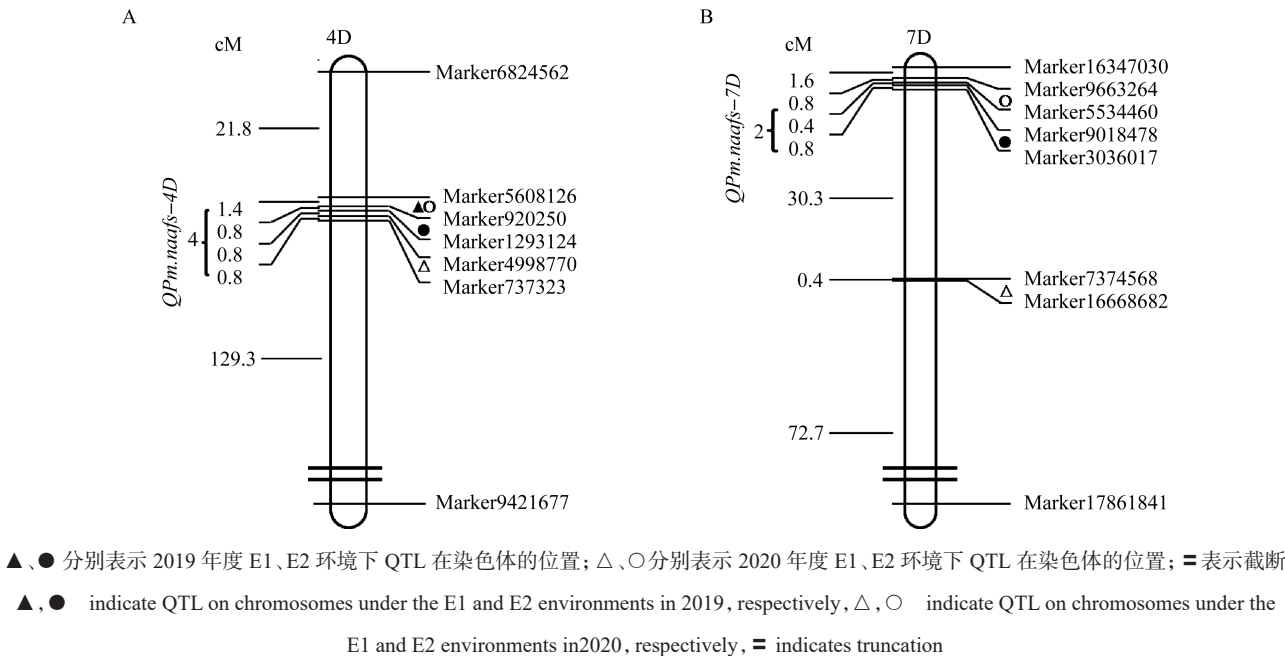
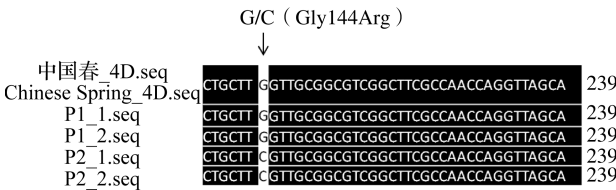


图 3 小麦 RIL 群体白粉病抗性连锁标记位置图
Fig.3 Linkage map of powdery mildew resistance in RIL population of wheat

利用 *QPm.naafs-4D* 的侧翼标记比对中国春参考基因组 (http://202.194.139.32/jbrowse-1.12.3-release/?data=Chinese_Spring), 找到了对应的物理区间并预测到多个糖转运蛋白基因, 其中一个与中国春 *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55* 感病等位基因的位置重叠; 根据已报道的 *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55* 抗病等位基因 G/C (Gly144Arg) 变异开发了分子标记, 对双亲进行了扩增测序, 发现存在 *Pm46* 的 G/C (Gly144Arg) 等位变异 (图 4), 确认了 *QPm.naafs-4D* 就是 *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55* 基因。



1、2 表示独立地进行了 2 次测序
1, 2 means that the sequencing was performed twice independently

图 4 *Pm46* 基因特异性位点序列扩增图
Fig.4 Sequence amplification map of *Pm46* gene specific site

3 讨论

本研究通过对小麦成株期抗白粉病基因的 QTL 定位发现 2 个稳定的抗性 QTL 均位于 D 染色体上,该抗性分别来源于 2 个亲本的不同染色体区段,其中 *Q_{Pm.naaqs-4D}* 来自宁春 27 号的 4D 染色体, *Q_{Pm.naaqs-7D}* 来自宁春 4 号的 7D 染色体。而 Guo 等^[5]对 2015 年 10 月前已发表的 102 个抗白粉病主效基因/QTL 进行了系统总结,表明大部分白粉病抗性基因位于 A 或 B 染色体上,且 1A、2A、2B、5B、5D、6B、7A 和 7B 染色体比其他染色体含有更多的白粉病抗性基因。D 染色体上白粉病抗性基因/QTL 定位的很少,很有挖掘潜力。

小麦 7D 上的成株抗白粉病位点已有 7 个被报道^[11-17],仅有 7DL 上的 *Lr34/Yr18/Pm38* 多效基因被克隆^[18],且与上述报道的多数 QTL 区段位置相近;已有报道 *Q_{Pm.naaqs-7D}* 供体亲本宁春 4 号在 7D 位点不含 *pm38* 基因^[19-20],所以该成株抗性 QTL 是其他基因,有待进一步精细定位。前人在 Forno^[21]、豫麦 57 号^[22]、RL6077^[23] 和 百农 64^[24] 等品种(系)构建的遗传群体中定位研究了普通小麦 4D 上的成株抗白粉病位点,现已证实 RL6077 与 百农 64 的白粉病成株抗性基因在 4DL 的同一位置^[25],是一个抗叶锈病、条锈病、秆锈病和白粉病的多抗基因,被命名为 *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46*^[26],该抗病等位基因在印度旁遮普地区的地方品种中普遍存在,在世界其他地方品种中出现的频率很低^[27],而 Forno 和 豫麦 57 号的白粉病成株抗性 QTL 在 4DL 的另一相似区间,分别解释 14.4% 和 20.0% 的表型变异^[22];本研究的 *Q_{Pm.naaqs-4D}* 供体亲本宁春 27 号 1994 年育成以来,其白粉病抗性多年都未丧失,后代群体 *Q_{Pm.naaqs-4D}* 位点表型解释率最高达 34.5%,是供试群体白粉病抗性的主要贡献者;通过 *Q_{Pm.naaqs-4D}* 邻近侧翼标记序列比对到中国春发现其区间包含 *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55* 等位基因,对双亲进一步扩增测序证实来源于宁春 27 号的 *Q_{Pm.naaqs-4D}* 就是 *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55*,它作为国内发生频率较低的持久多抗基因,在抗病育种中具有较高的利用价值。

从本研究的 QTL 检测结果看,降低小麦白粉病反应的 2 个增效等位基因分散在双亲中,这是后代出现超亲分离的重要基础,通过观察各重组自交系的成株白粉病反应等级,发现部分家系对白粉病近免疫,部分家系对白粉病极感。因此在定位小麦

白粉病成株抗性位点 *Q_{Pm.naaqs-7D}* 及确认 *Q_{Pm.naaqs-4D}* 为成株多抗基因 *Pm46/Lr67/Yr46/Sr55* 的基础上,开发利用其紧密连锁的分子标记,对双亲有利等位基因进行聚合。此外该小麦遗传图谱采用的是简化基因组测序的方法,从结果看,效率不高,若采用 SNP 芯片,将会进一步提高抗病品种选育的效率。

参考文献

- [1] Kang Y, Zhou M, Merry A, Barry K. Mechanisms of powdery mildew resistance of wheat – a review of molecular breeding. *Plant Pathology*, 2020, 69 (4): 601-617
- [2] Qayoum A, Line R F. High-temperature, adult-plant resistance to stripe rust of wheat. *Phytopathology*, 1985, 75: 1121-1125
- [3] Gustafson G, Shaner G. Influence of plant age on the expression of slow-mildewing resistance in wheat. *Phytopathology*, 1982, 72: 746-749
- [4] 何中虎,夏先春,罗晶,辛志勇,孔秀英,景蕊莲,吴振录,李杏普. 国际小麦育种研究趋势分析. *麦类作物学报*, 2006 (2): 154-156
- [5] He Z H, Xia X C, Luo J, Xin Z Y, Kong X Y, Jing R L, Wu Z L, Li X P. Trend analysis of international wheat breeding. *Journal of Triticeae Crops*, 2006 (2): 154-156
- [6] Guo J, Liu C, Zhai S N, Li H S, Liu A F, Cheng D G, Han R, Liu J J, Kong L R, Zhao Z D, Song J M. Molecular and physical mapping of powdery mildew resistance genes and QTLs in wheat: a review. *Agricultural Science & Technology*, 2017, 18 (6): 965-970
- [7] Xie J Z, Guo G H, Wang Y, Hu T Z, Wang L L, Li J T, Qiu D, Li Y H, Wu Q H, Lu P, Chen Y X, Dong L L, Li M M, Zhang H Z, Zhang P P, Zhu K Y, Li B B, Deal K R, Huo N X, Zhang Y, Luo M C, Liu S Z, Gu Y Q, Li H J, Liu Z Y. A rare single nucleotide variant in *Pm5e* confers powdery mildew resistance in common wheat. *New Phytologist*, 2020, 228 (3): 1011-1026
- [8] Young D N. QTL mapping and quantitative disease resistance in plants. *Annual Review Phytopathology*, 1996, 34: 479-501
- [9] 盛宝钦,段霞谕. 对记载小麦成株白粉病“0-9 级法”的改进. *北京农业科学*, 1991 (1): 38-39
- [10] Sheng B Q, Duan X Y. Improvement of 0-9 grade for adult plant powdery mildew in wheat. *Beijing Agricultural Science*, 1991 (1): 38-39
- [11] McIntosh R A, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J, Morris C, Appels R, Xia X C. Catalogue of gene symbols for wheat. Yokohama: 12th International Wheat Genetics Symposium, 2013
- [12] 李慧慧,张鲁燕,王建康. 数量性状基因定位研究中若干常见问题的分析与解答. *作物学报*, 2010, 36 (6): 918-931
- [13] Li H H, Zhang L Y, Wang J K. Analysis and answers to frequently asked questions in quantitative trait locus mapping. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36 (6): 918-931
- [14] Börner A, Schumann E, Fürste A, Cöster H, Leithold B, Röder M S, Weber W E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105 (6-7): 921-936
- [15] 霍纳新,周荣华,张丽芳,贾继增. 小麦白粉病抗性 QTL 分

- 析. 作物学报, 2005, 31(6): 692-696
- Huo N X, Zhou R H, Zhang L F, Jia J Z. Mapping quantitative trait loci for powderymildew resistance in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(6): 692-696
- [13] Liang S S, Suenaga K, He Z H, Wang Z L, Liu H Y, Wang D S, Singh R P, Sourdille P, Xia X C. Quantitative trait loci mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in bread wheat. *Phytopathology*, 2006, 96(7): 784-789
- [14] 黄清华, 景蕊莲, 吴新元, 曹连莆, 吕小平, 张新忠, 黄天荣. 普通小麦白粉病成株抗性的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2008, 41(8): 2528-2536
- Huang Q H, Jing R L, Wu X Y, Cao L P, Chang X P, Zhang X Z, Huang T R. QTL Mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in common wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(8): 2528-2536
- [15] Lillemo M, Asalf B, Singh R P, Huerta-Espino J, Chen X M, He Z H, Bjørnstad Å. The adult plant rust resistance loci *lr34/yr18*, *lr46/yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116(8): 1155-1166
- [16] Bougot Y, Lemoine J, Pavoiné M T, Guyomar'ch H, Gautier V, Muranty H, Barloy D. A major QTL effect controlling resistance to powdery mildew in winter wheat at the adult plant stage. *Plant Breeding*, 2010, 125(6): 550-556
- [17] Asad M A, Bai B, Lan C X, Yan J, Xia X C, Zhang Y, He Z H. QTL Mapping for adult plant resistance to powdery mildew in Italian wheat cv. Strampelli. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12(5): 756-764
- [18] Simon G, Krattinger S G, Lagudah E S, Spielmeier W, Singh R P, Huerta-Espino J, Mcfadden H, Bossolini E, Setter L L, Keller B. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science*, 2009, 323(5919): 1360-1363
- [19] 白小军, 王宪国, 陈东升. 宁夏小麦品种慢锈基因 *Lr34/Yr18* 的分子检测. *麦类作物学报*, 2014, 34(11): 1480-1484
- Bai X J, Wang X G, Chen D S. Molecular detection of the slow rusting resistance gene *Lr34/Yr18* in Ningxia wheat cultivars. *Journal of Triticeae Crops*, 2014, 34(11): 1480-1484
- [20] Zhang W, Zhao J, He J, Kang L, Wang X L, Zhang F G, Hao C Y, Ma X F, Chen D C. Functional gene assessment of bread wheat: breeding implications in Ningxia province. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 103
- [21] 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. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98(6-7): 903-912
- [22] 张坤普, 赵亮, 海燕, 陈迎凤, 田纪春. 小麦白粉病成株抗性和抗倒伏性及穗下节长度的 QTL 定位. *作物学报*, 2008, 34(8): 1350-1357
- Zhang K P, Zhao L, Hai Y, Chen G F, Tian J C. QTL mapping for adult plant resistance to powdery mildew, lodging resistance, internode length below spike in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(8): 1350-1357
- [23] Hiebert C W, Thomas J B, Mccallum B D, Humphreys D G, DePauw R M, Hayden M J, Mago R, Schnippenkoetter W, Spielmeier W. An introgression on wheat chromosome 4DL in RL6077 (Thatcher*6/PI 250413) confers adult plant resistance to stripe rust, leaf rust (*Lr67*). *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121: 1083-1091
- [24] Ren Y, Li Z, He Z, Wu L, Bai B, Lan C X, Wang C F, Zhou G, Zhu H Z, Xia X C. QTL mapping of adult plant resistances to stripe rust, leaf rust in Chinese wheat cultivar Bainong 64. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125(6): 1253-1262
- [25] 何中虎, 兰彩霞, 陈新民, 邹裕春, 庄巧生, 夏先春. 小麦条锈病和白粉病成株抗性研究进展与展望. *中国农业科学*, 2011, 44(11): 2193-2215
- He Z H, Lan C X, Chen X M, Zou Y C, Zhuang Q S, Xia X C. Progress and perspective in research of adult-plant resistance to stripe rust, powdery mildew in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(11): 2193-2215
- [26] Herrera-Foessel S A, Singh R P, Lillemo M, Huerta-Espino J, Bhavani S, Singh S, Lan C X, Calvo-Salazar V, Lagudah E S. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust, powdery mildew in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(4): 781-789
- [27] Moore J W, Herrera-Foessel S, Lan C X, Schnippenkoetter W, Ayliffe M, Huerta-Espino J, Lillemo M, Viccars L, Milne R, Periannan S, Kong X, Spielmeier W, Talbot M, Bariana H, Patrick J W, Dodds P, Singh R, Lagudah E. A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nature Genetics*, 2015, 47(12): 1494-1498