

网络出版时间:2025-05-12

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20250508.1709.032

96 份小麦品种(系)白粉病抗性评价及分子标记检测

王卫东¹, 朱春弟², 黄金玲^{1,3}, 安瞳昕³, 范敏¹, 华为¹, 朱靖环¹

(1. 浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所, 浙江杭州 325005; 2. 平湖市钟埭街道事业综合服务中心, 浙江平湖 314200;

3. 云南农业大学农业与生物技术学院, 云南昆明 650031)

摘要: 为给小麦抗白粉病育种提供优秀种质资源, 在云南、浙江两地通过自然发病和接种鉴定相结合, 对 96 份不同来源小麦品种(系)的成株期白粉病抗性进行了鉴定, 并使用已公布的 13 个抗白粉病基因的分子标记检测供试材料。结果表明, 供试材料中, 有 67 份对白粉病表现出抗性, 其中高抗材料 28 份, 占 29.17%; 在 62 份材料中检测出抗性基因, 其中 *Pm4b* 的检出频率最高, 其次是 *Pm21*; 从基因组成和分布上看, 携带单基因的材料最多(占比 58.1%), 仅有 1 份材料聚合了 5 种不同的抗病基因; 抗病基因中 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm8*、*Pm18*、*Pm34*、*Pm35* 和 *Pm52* 均在部分感病材料中被检测到, 说明其抗性可能已被病原菌克服, 而 *Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm57* 和 *PmTm4* 依然持有稳定的抗性。

关键词: 小麦; 白粉病; 抗性鉴定; 抗病基因

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)01-0001-13

Resistance Valuation and Molecular Marker Identification of Powdery Mildew Resistance-Related Genes in 96 Wheat Varieties(Lines)

WANG Weidong¹, ZHU Chundi², HUANG Jinling^{1,3}, AN Tongxin³, FAN Min¹, HUA Wei¹, ZHU Jinghuan¹

(1. Institute of Crops for Nuclear Technology Utilization, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou, Zhejiang

325005, China; 2. Zhongdai Sub-District Comprehensive Service Center, Pinghu, Zhejiang 314200, China;

3. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650031, China)

Abstract: To provide excellent germplasm resources for wheat breeding against powdery mildew (a major disease affecting wheat production), this study evaluated the adult plant resistance (APR) of 96 wheat varieties (lines) from diverse sources to powdery mildew under natural infection and artificial inoculation in Yunnan and Zhejiang. Molecular markers for 13 known *Pm* genes were used to screen the materials. Results showed that 67 varieties (lines) exhibited resistance, including 28 highly resistant (HR) materials (29.17%). Resistance genes were detected in 62 materials, with *Pm4b* having the highest detection frequency, followed by *Pm21*. In terms of gene composition, materials carrying a single resistance gene predominated (58.1%), while only one material combined five different *Pm* genes. Notably, resistance genes *Pm2*, *Pm4a*, *Pm4b*, *Pm8*, *Pm18*, *Pm34*, *Pm35*, and *Pm52* were detected in some susceptible materials, indicating their resistance may have been overcome by the pathogen. In contrast, *Pm21*, *Pm24*, *Pm26*, *Pm57*, and *PmTm4* retained stable resistance.

Keywords: Wheat; Powdery mildew; Resistance identification; Resistance genes

小麦为世界主要粮食作物之一, 其高产稳产备受关注。白粉病是危害小麦生产的主要病害之

一, 其侵染可导致小麦减产 10%~15%, 严重时减产幅度甚至可达 50%^[1-2]。白粉病在全球分布

收稿日期: 2025-01-18

修回日期: 2025-02-20

基金项目: 浙江省农业新品种重大科技专项(2021C02064-3-3); 国家自然科学基金项目(32272078)

第一作者 E-mail: 17809203720@163.com (王卫东)

通讯作者 E-mail: jinghuanz@163.com (朱靖环); huaweicau@hotmail.com (华为)

广泛,特别是气候湿润、温度适中的地区,比如中国、欧洲、南美洲等地^[3]。小麦种植的品种单一化、高密度、多雨等因素促使该病害广泛流行和传播^[4-5]。选育和推广小麦抗病品种是最经济、有效和环保的白粉病防控手段^[6]。

目前,已经报道的小麦抗白粉病基因有100多个,正式命名的有68个(*Pm1*~*Pm68*),被定位在普通小麦及其野生近缘种的特定染色体上,涉及64个不同位点^[7]。小麦对白粉病的抗性可分为全生育期抗性(ASR)和成株期抗性(APR)。ASR往往具有小种特异性^[8],在已经克隆的ASR基因中大多数为CC-NBS-LRR类基因^[9-17]。相比之下,对APR类基因的研究较少,其基因作用方式比较复杂,且往往与广谱抗性有关,如*Pm38*^[18]、*Pm46*^[19]等。育种和生产中关注度较高的抗白粉病基因包括*Pm2*、*Pm4*、*Pm8*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm34*、*Pm35*、*Pm52*、*Pm57*和*PmTm4*等。*Pm2*位于5D染色体短臂,在中国、德国、瑞士等一些国家或地区被用作基本抗源^[20-22]。*Pm4*起源于四倍体小麦^[23],定位于普通小麦染色体臂2AL,存在多个等位基因,其中*Pm4a*和*Pm4b*分别来自栽培二粒小麦(*T. dicoccum*)和波斯小麦(*T. carthilicum*),在中国的许多栽培品种中均有发现^[24-27]。*Pm8*位于1BL·1RS,20世纪30年代由黑麦“Petkus”的染色体臂1RS渗入到六倍体小麦中^[28]。*Pm18/Pm1c*是*Pm1*的等位基因,最早发现于Weihenstephan Stamm M1N中^[29],定位在7AL上^[30]。*Pm21*来源于簇毛麦(*Dasyphyrum villosum*),目前已广泛应用于中国小麦育种^[31]。*Pm24*来自中国地方品种齿牙糙,最早是通过单体分析将其定位在6D染色体,随后Lu等^[32]克隆了该基因,发现其与*M1HLT*和*Pm24b*具有完全相同的序列。*Pm26*位于染色体臂2BS上,来源于以色列野生二粒小麦品种TTD140^[33]。*Pm34*和*Pm35*均来源于节节麦(*Aegilops tauschii*),均定位于5D染色体,但二者非同一个基因^[34-35]。*Pm52*是2BL上的一个显性抗病基因,代表品种为良星99^[36]。*Pm57*来自西尔斯山羊草(*Aegilops searsii*)2SS染色体,编码新型串联蛋白激酶^[37]。*PmTm4*定位于7BL,代表品种为唐麦4号。

研究人员^[4]认为,可以利用基因聚合方式增强小麦抗性,并且使抗性更加持久,因此充分掌握现有种质资源的抗病基因有助于实施基因聚合育

种。本研究在两地对课题组保存的96份小麦品种(系)通过自然发病和接种鉴定相结合进行成株期白粉病抗性鉴定,利用13个抗白粉病基因(*Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm8*、*Pm18*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm34*、*Pm35*、*Pm52*、*Pm57*和*PmTm4*)分子标记检测供试材料,明确供试材料中抗白粉病基因组成和地理分布,以期小麦抗白粉病基因的发掘和抗性育种提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为来自11个省份的96份不同小麦品种(系)(表1),由浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所繁育保存。接种使用的白粉菌优势生理小种E09、E20、E31和F01由中国农业科学院植物保护研究所提供。

1.2 表型鉴定

表型鉴定于2023年在云南省昆明市和浙江省杭州市同时进行。昆明试验点(26°5'N, 104°4'E)海拔1980 m,年平均气温约14.9℃,降水量约1000.5 mm;杭州试验点(30°16'N, 120°12'E)海拔15 m,年均气温约17.8℃,降水量约1480 mm。试验采用随机区组排列,20行区,长1.8 m,行距20 cm。每隔20份材料种植1份易感对照品种浙麦1502,每份材料设3个重复,田间管理同当地普通大田。杭州和昆明播种时间分别为11月25日和12月10日。

通过人工接种与自然发病相结合进行白粉病抗性鉴定。人工接种以喷雾法为主,病原菌为优势生理小种E09、E20、E31和F01的混合菌株。按照1 g·L⁻¹浓度将白粉菌孢子与0.1%的Tween-20水溶液混合制成孢子悬浮液。小麦5叶期,使用喷雾机于田间喷洒孢子悬浮液。自然发病鉴定在7叶期之后进行,以田间种植的易感品种浙麦1502作为自然发病的诱发品种。选取3个生物学重复中发病情况最高的值为最终结果。评价方法参照安徽省地方标准《小麦品种抗白粉病鉴定技术规范 DB 34/T2490-2015》及He等^[38]的方法并做适当优化。具体标准如下:“0”级,免疫(I),叶片无肉眼可见的孢子,叶片整体颜色正常;“0;”级,近免疫(NI),有明显的坏死斑,无孢子或仅1~2个孢子;“1”级,高抗(HR),仅有1~2个孢子,且孢子周围有褪绿斑,孢子堆较小,直径小于1 mm,菌丝稀薄透绿;“2”级,中抗

表 1 供试小麦材料来源地信息
Table Information on origin of tested wheat materials

编号 No.	材料 Materials	来源地 Origin	编号 No.	材料 Materials	来源地 Origin	编号 No.	材料 Materials	来源地 Origin
1	苏麦 3 号 Sumai 3	江苏泰兴 Taixing, Jiangsu	34	金科麦 1638 Jinkemai 1638	江苏苏州 Suzhou, Jiangsu	67	中植 4 号 Zhongzhi 4	甘肃兰州 Lanzhou, Gansu
2	D8	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	35	宁 1625 Ning 1625	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	68	黔兴麦 1 号 Qianxingmai 1	贵州兴义 Xingyi, Guizhou
3	D23	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	36	光明麦 1737 Guangmingmai 1737	江苏盐城 Yancheng, Jiangsu	69	华麦 1405 Huamai 1405	江苏南京 Nanjing, Jiangsu
4	D43	江苏盐城 Yancheng, Jiangsu	37	襄麦 62 Xiangmai 62	湖北襄樊 Xiangfan, Hubei	70	农麦 161 Nongmai 161	江苏南京 Nanjing, Jiangsu
5	D46	江苏泰兴 Taixing, Jiangsu	38	17 扬辐 01 17 Yangfu 01	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	71	浙华 2 号 Zhehua 2	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
6	Y608	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	39	17 扬辐 10 17 Yangfu 10	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	72	金单麦 1 号 Jindanmai 1	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu
7	Y611	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	40	17 扬辐 11 17 Yangfu 11	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	73	ZW1809	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
8	Y612	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	41	17 扬辐 12 17 Yangfu 12	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	74	ZW1818	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
9	扬麦 14 Yangmai 14	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	42	17 扬辐 14 17 Yangfu 14	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	75	ZW1823	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
10	扬麦 17 Yangmai 17	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	43	17 扬辐 17 17 Yangfu 17	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	76	ZW1829	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
11	绵 168 Mian 168	四川绵阳 Mianyang, Sichuan	44	17 扬辐 18 17 Yangfu 18	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	77	ZW1832	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
12	BL228	四川绵阳 Mianyang, Sichuan	45	17 扬辐 19 17 Yangfu 19	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	78	ZW1836	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
13	庆丰 188 Qingfeng 188	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	46	17 扬辐 20 17 Yangfu 20	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	79	ZW1838	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
14	西农 979 Xinong 979	陕西杨凌 Yangling, Shaanxi	47	17 扬辐 21 17 Yangfu 21	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	80	ZW1840	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
15	宁丰 518 Ningfeng 518	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	48	17 扬辐 22 17 Yangfu 22	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	81	浙 908 Zhe 908	浙江诸暨 Zhuji, Zhejiang
16	小麦 Z8 Xiaomai Z8	浙江嘉兴 Jiaxing, Zhejiang	49	17 扬辐 26 17 Yangfu 26	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	82	扬麦 4 号 Yangmai 4	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu
17	华 1405 Hua 1405	江苏宿迁 Suqian, Jiangsu	50	17 扬辐 30 17 Yangfu 30	江苏里下河 Lixiahe, Jiangsu	83	宜均麦 Yiwumai	浙江诸暨 Zhuji, Zhejiang
18	宁麦 1529 Ningmai 1529	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	51	19ZWP114	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	84	2001-908	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
19	宁 1526 Ning 1526	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	52	19ZWP121	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	85	满江红 Manjianghong	浙江温州 Wenzhou, Zhejiang
20	宁 1505 Ning 1505	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	53	19ZWP129	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	86	本地小麦 Bendixiaomai	浙江宁海 Ninghai, Zhejiang
21	光朋麦 1526 Guangmingmai 1526	江苏盐城 Yancheng, Jiangsu	54	信麦 165 Xinmai 165	河南信阳 Xinyang, Henan	87	后辽麦 Houliaomai	浙江临海 Linhai, Zhejiang
22	NJ1018	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	55	扬麦 24 Yangmai 24	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	88	3412-908	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
23	扬麦 144166 Yangmai 14-166	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	56	扬 15-133 Yang 15-133	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	89	省区 5 号 Shengqu 5	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang
24	襄麦 21 Xiangmai 21	湖北襄樊 Xiangfan, Hubei	57	徐农 029 Xunong 029	江苏徐州 Xuzhou, Jiangsu	90	矿洪小麦 Kuanghongxiaomai	浙江金华 Jinhua, Zhejiang
25	金运麦 3 号 Jingyunmai 3	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu	58	淮麦 22 Huaimai 22	江苏淮安 Huai'an, Jiangsu	91	麦稞 908 Maike 908	浙江临安 Lin'an, Zhejiang
26	宁麦 1519 Ningmai 1519	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	59	西农 511 Xinong 511	陕西杨凌 Yangling, Shaanxi	92	矮秆红 4419-312 Aiganhong 4419-312	浙江临安 Lin'an, Zhejiang
27	zhb024	北京 Beijing	60	紫麦 19 Zimai 19	安徽宿州 Suzhou, Anhui	93	矮秆红 4471-313 Aiganhong 4471-313	浙江临安 Lin'an, Zhejiang
28	zhb027	北京 Beijing	61	NK1602	安徽合肥 Hefei, Anhui	94	镇麦 12 Zhenmai 12	江苏镇江 Zhenjiang, Jiangsu
29	zhb028	北京 Beijing	62	DP34	安徽合肥 Hefei, Anhui	95	镇麦 15 Zhenmai 15	江苏镇江 Zhenjiang, Jiangsu
30	zhb032	北京 Beijing	63	郑麦 08H106 Zhengmai 08H106	河南郑州 Zhengzhou, Henan	96	宁麦资 126 Ningmaizi 126	江苏南京 Nanjing, Jiangsu
31	zhb034	北京 Beijing	64	邯农 1412 Gannong 1412	河北邯郸 Handan, Hebei			
32	SI570	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	65	扬麦 22 Yangmai 22	江苏扬州 Yangzhou, Jiangsu			
33	浙华 1 号 Zhehua 1	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	66	婴泊 700 Yinbo 700	河北邢台 Xingtai, Hebei			

(MR),孢子堆直径小于 1 mm,菌丝不透绿;“3”级,中感(MS),孢子堆较多且直径大于 1 mm,不连片,菌丝层较厚;“4”级,高感(HS),孢子堆较大,连成片,触碰大面积“掉粉”。

1.3 DNA 提取

DNA 提取参考 Huang 等^[39]的方法,略作改进。田间取叶片中段 1~2 cm,液氮研磨成粉,浸没于 800 μ L CTAB 提取液中。摇床(200 r $\cdot$ min⁻¹)震荡 5 min,放入 65 $^{\circ}$ C 烘箱静置 45 min,每隔 15 min 颠倒混匀一次。1 000 r $\cdot$ min⁻¹ 离心 1 min,加入 600 μ L 的酚 $\cdot$ 氯仿 $\cdot$ 异戊醇(25:24:1),上下颠倒震荡 20 次,静置 2 min 使三相分离。12 000 r $\cdot$ min⁻¹ 离心 10 min,取上清液 500 μ L,加入 0.8 倍体积的预冷异丙醇(-20 $^{\circ}$ C),轻柔吹打 3~5 次,-20 $^{\circ}$ C 静置 30 min。10 000 r $\cdot$ min⁻¹ 离心 5 min,观察到底部沉淀,弃掉上清液,加入 600 μ L 的无水乙醇,震荡清洗沉淀。10 000 r $\cdot$ min⁻¹ 离心 4 min,弃上清液,加入 600 μ L 75%的无水乙醇继续清洗,10 000 r $\cdot$ min⁻¹ 离心 4 min,弃上清液后风干 2 h,加入 200 μ L 去离子

水溶解 DNA,于-20 $^{\circ}$ C 保存备用。

1.4 PCR 扩增

利用已经公布的 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm8*、*Pm18*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm34*、*Pm35*、*Pm52*、*Pm57* 和 *PmTm4* 基因分子标记对供试材料进行检测。所使用分子标记的引物(表 2)全部由擎科生物公司(杭州)合成。

使用 TE 缓冲液溶解 DNA 作为模板,PCR 反应体系 10 μ L,其中包括引物各(F/R,2 μ mol $\cdot$ L⁻¹)1 μ L,DNA 模板 1 μ L(50 ng),Mix 5 μ L,ddH₂O 补齐至 10 μ L。反应程序:94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min;94 $^{\circ}$ C 变性 30 s,退火 30 s(温度见表 1),72 $^{\circ}$ C 延伸 35 s,34 个循环;最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min,4 $^{\circ}$ C 保存。

1.5 电泳检测

对于片段差异大于 10 bp 的标记使用 2%的琼脂糖凝胶(100 mL 去离子水加 2 g 琼脂糖)电泳进行检测。电泳条件为恒压 200 V,电泳 9~10 min。使用 Baygene G520M 凝胶成像仪(上海,贝晶)扫描凝胶记录结果。

表 2 目标基因及其相关分子标记信息
Table 2 Target genes and their related molecular marker information

目标基因 Targe gene	引物序列 Sequence of primer(5'-3')	退火温度 Annealing temperature/ $^{\circ}$ C	片段大小 Size/bp	参考文献 References
<i>Pm2</i>	F:TATCCCCAATCCCCTCTTTC R:GTCAATTGTGGCTTGTCCT	58	255	[40]
<i>Pm4a</i>	F:AGCGTTCTTGGGAATTAGAGA R:CCAATCAGCTGCAACAAC	56	170	[41]
<i>Pm4b</i>	F:AGGGAAATACTGACGTAGCTT R:GTCAAGAGGAAGAAGGAAAAG	56	260	[26]
<i>Pm8</i>	F:TGGCTTCCAACAGCCCTAGC R:AGGCTTTTGCACCTTCTCTC	56	700	[16]
<i>Pm18</i>	F:CTCCCCGGTCAAGTTTAATCTCT R:GCGACATGGGAATTTTCAGAAGTGCCTAA	60	185	[42]
<i>Pm21</i>	F:TAGAGCAATCCAATCACGG R:AAGGGACTGACCCATCAGC	55	147	[43]
<i>Pm24</i>	F:CCTCTTCTCCCTCACTTAGC R:TGCTAACTGGCCTTTGCC	56	204	[44]
<i>Pm26</i>	F:AAGAAGAAGCAAAGCGT R:AGAGAAGAGAAAGAGATAGC	57	500	[45]
<i>Pm34</i>	F:GCGTTTTAGGTGGACGACATAGATAGA R:GCGCCACGGGCATTTCTCATAC	60	235	[35]
<i>Pm35</i>	F:TCAAGATCGTGCCAAATCAA R:ACTCCAAGCTGAGCACGTTT	56	238	[34]
<i>Pm52</i>	F:GATCCACCTTCTCTCTCTC R:GATTATACTGGTGCCGAAAC	60	145	[46]
<i>Pm57</i>	F:GCTGGCTTATCGATGGCACT R:GCAAGCAAAAGACCAACCCG	58	660	[47-48]
<i>PmTm4</i>	F:CATGGAAACACCTACCGAAA R:CGTGCAAATCATGTGGTAGG	55	190、172、162	[49]

对于扩增片段差异在 10 bp 以内的标记使用 10%聚丙烯酰胺凝胶电泳(PAGE)进行检测。首先配置母液:40% Acrylamide 溶液,10% TBE 溶液。然后制备工作液:40% Acrylamide 溶液 250 mL,10% TBE 溶液 100 mL,ddH₂O 定容至 1 000 mL。按照 100 μL·(100 mL)⁻¹ 比例加入过硫酸铵,1 000 μL·(100 mL)⁻¹ 比例加入 TEMED,制备凝胶。使用 200 V 恒压冲击,胶孔中的样品快速进入胶体,然后 170 V 恒压电泳 2 h,以 Loading Buffer 为指示剂,待指示条带到达距离胶底 3 cm 处停止电泳。使用 XEPU-1126ML 照胶仪(上海,析浦)拍照记录。

1.6 数据分析

利用中国种业大数据平台(<http://202.127.42.47:6010/SDSite/Home/Index>)获取品种(系)系谱和抗性来源信息,未包含品种(系)的相关信息由浙江省农业科学院作核所提供。统计学分析和绘图用 R 语言和 GraphPad Prism 8.0 完成。

2 结果与分析

2.1 96 份材料的白粉病抗性

对供试小麦材料的两地成株期白粉病抗性鉴定结果进行综合分析,其中两地不一致的数据以最高发病情况为准,结果(表 3、图 1)表明,有 67 份材料表现抗病,29 份材料表现感病。其中,高抗

表 3 供试小麦材料的白粉病抗性鉴定结果

Table 3 Identification results of powdery mildew resistance of tested wheat materials

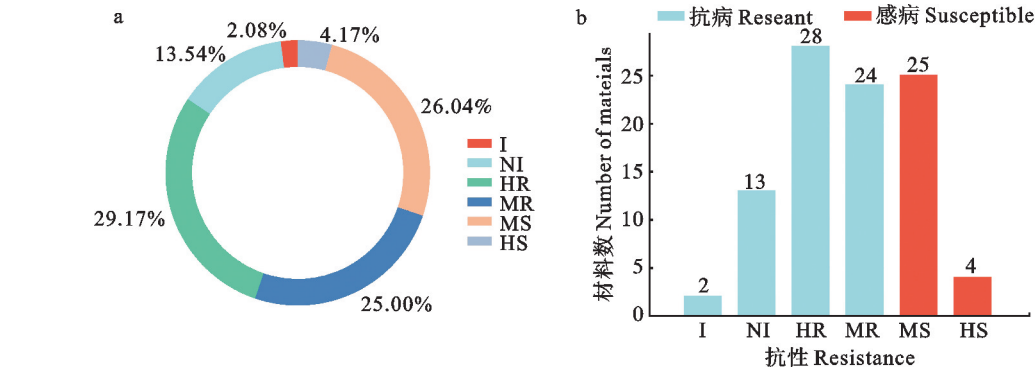
材料 Material	抗性 Resistance			材料 Material	抗性 Resistance			材料 Material	抗性 Resistance		
	KM	HZ	综合 Compre- hensive		KM	HZ	综合 Compre- hensive		KM	HZ	综合 Compre- hensive
苏麦 3 号 Sumai 3	MS	HR	MS	金科麦 1638 Jinkemai 1638	HR	MR	MR	中植 4 号 Zhongzhi 4	HR	I	HR
D8	MS	HR	MS	宁 1625 Ning 1625	NI	I	NI	黔兴麦 1 号 Qianxingmai 1	HR	I	HR
D23	NI	HR	HR	光明麦 1737 Guangmingmai 1737	HR	I	HR	华麦 1405 Huamai 1405	I	HR	HR
D43	HR	I	HR	襄麦 62 Xiangmai 62	MR	MS	MS	农麦 161 Nongmai 161	NI	I	NI
D46	HS	HR	HS	17 扬辐 01 17 Yangfu 01	MR	MS	MS	浙华 2 号 Zhehua 2	NI	MS	MS
Y608	I	I	I	17 扬辐 10 17 Yangfu 10	MR	HR	MR	金单麦 1 号 Jindanmai 1	MR	MR	MR
Y611	HR	HR	HR	17 扬辐 11 17 Yangfu 11	HR	HR	HR	ZW1809	MR	I	MR
Y612	MS	MS	MS	17 扬辐 12 17 Yangfu 12	NI	HR	HR	ZW1818	HR	I	HR
扬麦 14 Yangmai 14	MS	MS	MS	17 扬辐 14 17 Yangfu 14	HR	I	HR	ZW1823	NI	I	NI
扬麦 17 Yangmai 17	MS	MS	MS	17 扬辐 17 17 Yangfu 17	HR	MR	MR	ZW1829	HR	HR	HR
绵 168 Mian 168	NI	I	NI	17 扬辐 18 17 Yangfu 18	I	I	I	ZW1832	NI	HR	HR
BL228	NI	HR	HR	17 扬辐 19 17 Yangfu 19	NI	I	NI	ZW1836	NI	I	NI
庆丰 188 Qingfeng 188	HR	MR	MR	17 扬辐 20 17 Yangfu 20	NI	I	NI	ZW1838	HR	MS	MS
西农 979 Xinong 979	MR	MS	MS	17 扬辐 21 17 Yangfu 21	NI	HR	HR	ZW1840	NI	I	NI
宁丰 518 Ningfeng 518	MR	MR	MR	17 扬辐 22 17 Yangfu 22	NI	HR	HR	浙 908 Zhe 908	HR	MS	MS
小麦 Z8 Xiaomai Z8	HS	MS	HS	17 扬辐 26 17 Yangfu 26	NI	HR	HR	扬麦 4 号 Yangmai 4	MS	MS	MS

(续表 3 Continued table 3)

材料 Material	抗性 Resistance			材料 Material	抗性 Resistance			材料 Material	抗性 Resistance		
	KM	HZ	综合 Compre- hensive		KM	HZ	综合 Compre- hensive		KM	HZ	综合 Compre- hensive
华 1405 Hua 1405	HR	HR	HR	17 扬辐 30 17 Yangfu 30	MR	MS	MS	宜坞麦 Yiwumai	MS	MS	MS
宁麦 1529 Ningmai 1529	MR	HR	MR	19ZWP114	MR	HR	MR	2001-908	MS	MS	MS
宁 1526 Ning 1526	NI	MR	MR	19ZWP121	MR	HR	MR	满江红 Manjianghong	MR	MS	MS
宁 1505 Ning 1505	NI	I	NI	19ZWP129	HR	HR	HR	本地小麦 Bendixiaomai	HS	MR	HS
光朋麦 1526 Guangmingmai 1526	HR	MR	MR	信麦 165 Xinmai 165	HR	I	HR	后辽麦 Houliaomai	MS	MS	MS
NJ1018	HR	HR	HR	扬麦 24 Yangmai 24	MR	HR	MR	3412-908	MR	MS	MS
扬麦 14-166 Yangmai 14-166	NI	I	NI	扬 15-133 Yang 15-133	NI	I	NI	省区 5 号 Shengqu 5	HR	HR	HR
襄麦 21 Xiangmai 21	MR	I	MR	徐农 029 Xunong 029	MS	HR	MS	矿洪小麦 Kuanghongxiaomai	MS	HR	MS
金运麦 3 号 Jingyunmai 3	HR	I	HR	淮麦 22 Huaimai 22	MR	I	MR	麦稞 908 Maike 908	MS	HR	MS
宁麦 1519 Ningmai 1519	NI	HR	HR	西农 511 Xinong 511	MR	HR	MR	矮秆红 4419-312 Aiganhong 4419-312	MS	HR	MS
zhb024	MR	HR	MR	紫麦 19 Zimai 19	MR	I	MR	矮秆红 4471-313 Aiganhong 4471-313	HS	HR	HS
zhb027	HR	MS	MS	NK1602	MR	MR	MR	镇麦 12 Zhenmai 12	I	HR	HR
zhb028	MR	HS	MR	DP34	MS	I	MS	镇麦 15 Zhenmai 15	NI	I	NI
zhb032	NI	MS	MS	郑麦 08H106 Zhengmai 08H106	MR	I	MR	宁麦资 126 Ningmaizi 126	HR	HR	HR
zhb034	MR	I	MR	邯农 1412 Gannong 1412	NI	I	NI	浙麦 1502 Zhemai 1502	HS	HS	HS
S1570	MR	HR	MR	扬麦 22 Yangmai 22	HR	HR	HR				
浙华 1 号 Zhehua 1	MR	HR	MR	婴泊 700 Yingbo 700	HR	HR	HR				

I: 免疫; NI: 近免疫; HR: 高抗; MR: 中抗; MS: 中感; HS: 高感。KM: 昆明; HZ: 杭州。

I: Immune; NI: Nearly immune; HR: Highly resistant; MR: Moderately resistant; MS: Moderately susceptible; HS: Highly susceptible. KM: Kunming; HZ: Hangzhou.



a: 不同抗性材料比例; b: 不同抗性材料数。I: 免疫; NI: 近免疫; HR: 高抗; MR: 中抗; MS: 中感; HS: 高感。

a: Proportion of materials with different resistances; b: Number of materials with different resistances. I: Immune; NI: Nearly immune; HR: Highly resistant; MR: Moderately resistant; MS: Moderately susceptible; HS: Highly susceptible.

图 1 96 个小麦材料的白粉病抗性分布

Fig. 1 Distribution of powdery mildew resistance of 96 materials

材料有 28 份,占 29.17%;免疫材料有 2 份,分别是 Y608 和 17 扬辐 18;近免疫材料 13 份,包括宁 1505、宁 1625、绵 168、扬麦 14-166、17 扬辐 19、17 扬辐 20、扬 15-133、邯农 1412、ZW1823、农麦 161、ZW1836、ZW1840 和镇麦 15,占 13.54%;中抗和中感材料数相近,分别为 24 和 25 份,分别占 25.00%和 26.04%;高感品种(系)有 4 份,分别为 D46、小麦 Z8、本地小麦和 zhb028。

2.2 96 份材料抗白粉病基因分布

分子标记检测结果(图 2、表 4)表明,供试材料中有 62 份材料可检测出目标基因,占 65.62%,其余材料未检测到目标基因。进一步统计(图 3a 和 3b)发现,上述 62 份材料中,*Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm8*、*Pm18*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm34*、*Pm35*、*Pm52*、*Pm57* 和 *PmTm4* 的检出率分别为 19.35%、12.90%、29.03%、3.23%、3.23%、27.42%、11.29%、3.23%、20.63%、12.70%、4.76% 和

3.17%。*Pm4b* 的检出率最高,有 18 份小麦品种(系)含有该基因。*Pm8*、*Pm52*、*Pm26* 和 *PmTm4* 的检出率最低,其中含有 *Pm8* 的材料为苏麦 3 号和宁麦 1529,宜坞麦和矮秆红 4419-312 含有 *Pm52*,扬辐麦 12 和扬辐麦 20 含有 *Pm26*,S1570 和紫麦 19 含有 *PmTm4*。含有 *Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm57* 和 *PmTm4* 的材料全部为抗病品种(系),在携带 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm8*、*Pm52*、*Pm18*、*Pm34* 和 *Pm35* 的材料中发现了感病材料(图 3a)。从图 3b 来看,62 份材料中含有单抗病基因的材料比例最高,为 58.1%;同时携带 2 个抗病基因的材料有 17 份,占 25.8%;同时携带 3 个抗病基因的材料相对较少,包括 7 份(D8、D23、17 扬辐 19、17 扬辐 26、扬麦 24、金单麦 1 号和宁麦资 126),占 14.5%,其中 D8 是感病材料;仅扬辐麦 12 同时聚合了 5 个抗病基因(*Pm2*、*Pm4b*、*Pm21*、*Pm26* 和 *Pm35*),其对白粉病的综合抗性为高抗。

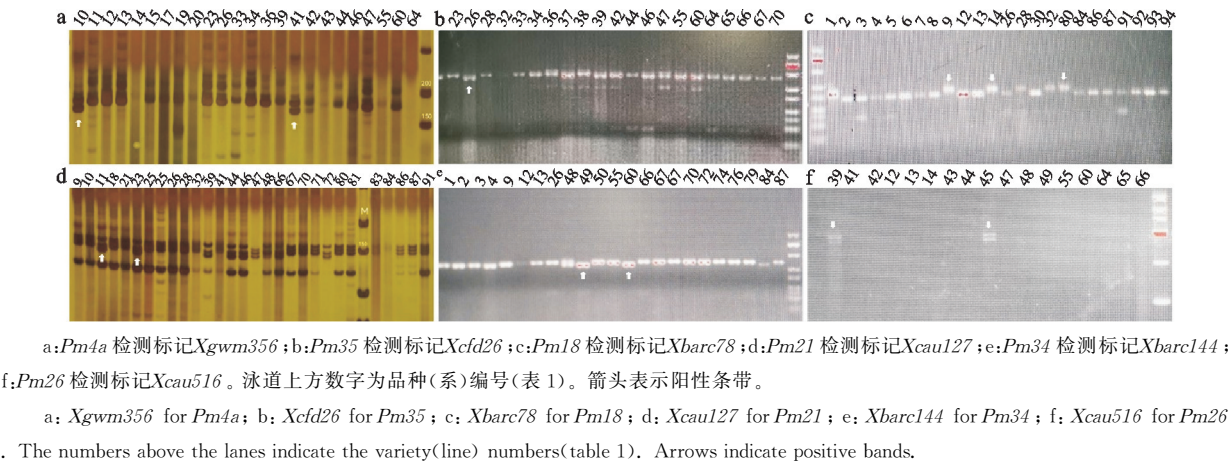


图 2 部分材料的分子标记分析结果

Fig. 2 Molecular marker analysis results of partial materials

3 讨论

抗病育种对于提高小麦的抗病性和保证粮食产量具有重要意义^[50]。通过对抗病基因的筛选与导入,小麦品种可以有效抵御白粉病、叶锈病等主要病害的危害^[51],同时降低病害防控对农药的依赖,推动绿色农业的发展^[52]。小麦白粉病的发病率和严重程度常受环境因素的影响,局部地形和降水的差异会导致小麦田间的湿度不同,进而影响病原菌的生长和传播速度^[53]。在本研究中,昆明和杭州两地生态环境存在显著差异,在两地开展小麦白粉病抗性鉴定,能够更好地减少环境因素对鉴定结果的影响。对比两地的表型数据(表 3)

发现,抗感比例相近,但在昆明免疫的材料明显多于杭州,这可能与两地病原菌菌群结构有关。

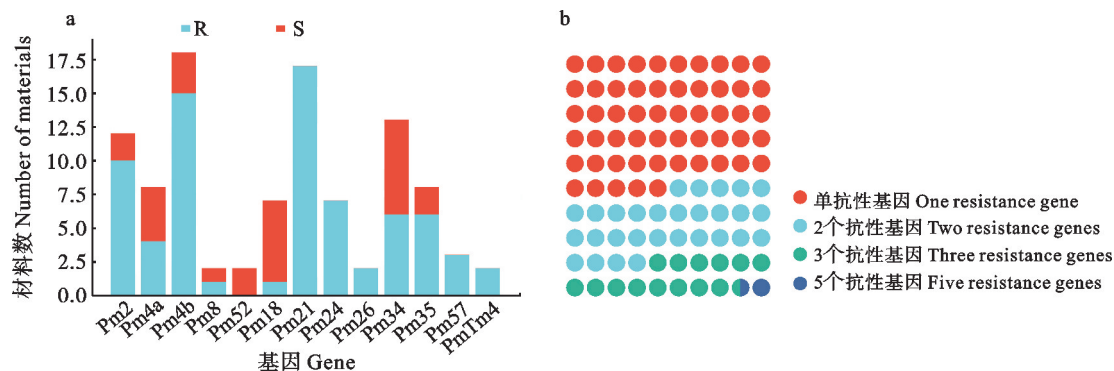
基因组选择、标记辅助选择等技术对于提高小麦抗病品种的培育效率发挥了重要作用^[54]。本研究对 96 个小麦品种(系)中 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm8*、*Pm18*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm34*、*Pm35*、*Pm52*、*Pm57* 和 *PmTm4* 等 13 个抗白粉病基因进行了分子检测,这些抗病基因在育种工作中比较常见,具有普遍性和代表性。在供试小麦材料中,有 34 份材料未鉴定出任何目标基因,其中有 27 份具有白粉病抗性,包括浙华 1 号、Y608、Y611、NJ1018、襄麦 21、zhb024、zhb028、zhb034、宁 1625、17 扬辐 11、19ZWP114、19ZWP121、19ZWP129、

Table 4 Distribution of powdery mildew resistance genes in tested wheat materials

[illegible]

(续表 4 Continued table 4)															
材料 Materials	抗性 Resistance	基因 Genes													
		Pm2	Pm4a	Pm4b	Pm8	Pm52	Pm18	Pm21	Pm24	Pm26	Pm34	Pm35	Pm57	PmTm4	
17 扬辐 18 17 Yangfu 18	R	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
17 扬辐 19 17 Yangfu 19	R	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
17 扬辐 20 17 Yangfu 20	R	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	
17 扬辐 21 17 Yangfu 21	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
17 扬辐 22 17 Yangfu 22	R	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
17 扬辐 26 17 Yangfu 26	R	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	
扬麦 24 Yangmai 24	R	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	
紫麦 19 Zimai 19	R	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	
邯农 1412 Gannong 1412	R	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	
扬麦 22 Yangmai 22	R	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	
婴泊 700 Yingbo 700	R	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	
中植 4 号 Zhongzhi 4	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
农麦 161 Nongmai 161	R	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
浙华 2 号 Zehua 2	S	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
金单麦 1 号 Jindanmai 1	R	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	
ZW1818	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
ZW1829	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
ZW1832	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
ZW1836	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
ZW1838	S	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
ZW1840	R	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
浙 908 Zhe 908	S	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	
宜坞麦 Yiwumai	S	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	
2001-908	S	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	
本地小麦 Bendixiaomai	S	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	
后辽麦 Houliaomai	S	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	
麦稞 908 Maike 908	R	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
矮秆红 4419-312 Aiganhong 4419-312	S	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	
镇麦 12 Zhenmai 12	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	
镇麦 15 Zhenmai 15	R	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	
宁麦资 126 Ningmaizi 126	R	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	

“R”: 抗病; “S”: 感病; “—”: 标记检测为阴性; “+”: 标记检测为阳性。
“R”: Resistant; “S”: Susceptible; “—”: Negative; “+”: Positive.



a: 抗白粉病基因检出材料数; b: 不同数目抗白粉病基因所占比例。

a: Number of materials with detected *Pm* genes; b: Proportion of different numbers of *Pm* genes.

图 3 供试材料抗白粉病基因组成特点

Fig. 3 Characteristics of the powdery mildew resistance genes in the tested materials

信麦 165、扬 15-133、淮麦 22、西农 511、NK1602、郑麦 08H106、黔兴麦 1 号、华麦 1405、ZW1809、ZW1823、满江红、3412-908 和省区 5 号, 这些材料可能含有其他抗病基因, 可作为新抗病基因资源进一步开发利用。在 96 份材料中, 携带 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm8*、*Pm52*、*Pm18*、*Pm34* 或 *Pm35* 基因的材料中存在感病类型, 说明这 8 个基因的抗性可能已经被 E09、E20、E31 和 F01 小种所克服, 在国内某些地区这些基因的抗性正在丧失, 这与 Cowger^[55]、Wu^[56]、Kloppe^[57]、Basandrai^[58]、Cowger^[59] 和 El-Shamy 等^[60] 的研究结果相似。Xiao 等^[61] 报道, *Pm2* 和 *Pm4* (*Pm4a* 和 *Pm4b*) 在河南省已被广泛应用, 而 *Pm2*、*Pm52* 在山东、河北两省种植的小麦品种中占优势, 中国大部分小麦种植区 *Pm2* 和 *Pm4* 已经失去抗性。但需要注意的是 *Pm8* 基因, 根据 Severine 等^[62] 的研究结果, 该基因位于 1BL·1RS 上, 有些基因对其有抑制作用, 因此不一定是基因抗性的丧失引起的感病。*Pm52* 在国内部分地区作为重要抗源^[61], 但在本研究中含有 *Pm52* 的材料全部感病, 今后育种中应当予以重视。相比之下, 含有 *Pm21*、*Pm24*、*Pm26*、*Pm57* 和 *PmTm4* 的材料全部抗病, 这些基因属于优势抗病基因。*Pm21* 在供试材料中检出频率较高。该基因在中国西南麦区和长江中下游麦区应用广泛^[63]。其来源物种簇毛麦是一种二倍体野生禾本科植物, 兼具对条锈病、叶锈病、白粉病等病害的多重抗性。研究人员通过染色体片段的转移和重组, 创制了普通小麦—簇毛麦 6VS/6AL 易位系^[64], 将 *Pm21* 成功导入到普通小麦背景。该基因被证实编码一个 CC-NBS-LRR 抗病蛋白^[65-66]。*Pm21* 基因由于其独特的基因位

点和稳定的表达方式, 使其在小麦基因组中不易受到其他基因的影响。这种稳定性来源于其精准的插入位置 and 与其他基因较小的遗传连锁关系, 减少了基因重组或突变对其抗病功能的干扰。本研究中携带 *Pm21* 基因的品种(系)几乎全部表现高抗及以上抗性, 说明该基因是抗性表现最好的抗源, 育种中可着重利用。值得一提的是, 扬辐麦 12 虽然聚合了包含 *Pm21* 在内的 5 个抗病基因, 但却表现中等抗性, 推测在该背景中可能存在基因抑制作用, 目前尚无有关 *Pm21* 抑制基因的报道, 该材料可用作后续相关研究。Chen 等^[67] 研究发现, *Pm24* 在中国地方品种中分布较多, 在其他国家小麦中的检出率较低, 来自美国和摩洛哥的 16 份材料可能含有 *Pm24*。*Pm26*、*Pm57* 和 *PmTm4* 在育种上的应用并不广泛, 可作为候补抗病基因资源。

浙江、江苏两地, 因气候湿润和温暖, 白粉病的发生较为严重^[68], 随着病原菌的进化和群体变异, 现有小麦品种(系)的抗性极容易被克服^[69-71], 因此亟需发掘新的抗病基因。从 13 个目标基因的分布特点来看, 优势抗源的占比远远不足, 特别是浙江东部、北部以及江苏中部、东南部; 相比之下, 靠近太湖南岸岸线的杭州以东地区, 以及江苏扬州西南部、西北部地区稳定优势抗源较多, 在今后的育种工作中可以着重利用这些资源。

参考文献:

- [1] SINGH R P, SINGH P K, RUTKOSKI J, *et al.* Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2016, 54: 303.
- [2] JUROSZEK P, VON TIEDEMANN A. Climate change and potential future risks through wheat diseases: A review [J].

- European Journal of Plant Pathology*, 2013, 136(1):21.
- [3] DUBIN H J, DUVEILLER E. Fungal, bacterial and nematode diseases of wheat; Breeding for resistance and other control measures [J]. *The World Wheat Book*, 2011, 2:1131.
- [4] COWGER C, MIRANDA L, GRIFFEY C, *et al.* Wheat powdery mildew [M]//Disease resistance in wheat. UK: CABI, 2012:84.
- [5] MEHTA Y R. Wheat diseases and their management [M]. Switzerland: Springer Publishing Cham, 2014.
- [6] CURTIS B C, RAJARAM S, GÓMEZ MACPHERSON H, *et al.* Bread wheat; improvement and production [M]. Rome: FAO, 2002.
- [7] MCINTOSH R A, DUBCOVSKY J, ROGERS W J, *et al.* Catalogue of gene symbols for wheat; 2020 supplement [M]. Sydney: Sydney University Press, 2020.
- [8] CHENG P, GUO M Y, HAO X N, *et al.* Evaluation of powdery mildew resistance and molecular detection of resistance genes in an international wheat collection [J]. *Crop Protection*, 2022, 160:106033.
- [9] HEWITT T, MÜLLER M C, MOLNÁR I, *et al.* A highly differentiated region of wheat chromosome 7AL encodes a *Pm1a* immune receptor that recognizes its corresponding *AvrPm1a* effector from *Blumeria graminis* [J]. *New Phytologist*, 2021, 229(5):2812.
- [10] XIE J Z, GUO G H, WANG Y, *et al.* A rare single nucleotide variant in *Pm5e* confers powdery mildew resistance in common wheat [J]. *New Phytologist*, 2020, 228(3):1011.
- [11] SINGH S P, HURNI S, RUINELLI M, *et al.* Evolutionary divergence of the rye *Pm7* and *Pm8* resistance genes reveals ancient diversity [J]. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98(3):249.
- [12] HE H G, ZHU S Y, ZHAO R H, *et al.* *Pm21*, encoding a typical CC-NBS-LRR protein, confers broad-spectrum resistance to wheat powdery mildew disease [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(6):879.
- [13] XING L P, HU P, LIU J Q, *et al.* *Pm21* from *Haynaldia villosa* encodes a CC-NBS-LRR protein conferring powdery mildew resistance in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(6):874.
- [14] ZOU S H, WANG H, LI Y W, *et al.* The NB-LRR gene *Pm60* confers powdery mildew resistance in wheat [J]. *New Phytologist*, 2018, 218(1):298.
- [15] SÁNCHEZ-MARTÍN J, STEUERNAGEL B, GHOSH S, *et al.* Rapid gene isolation in barley and wheat by mutant chromosome sequencing [J]. *Genome Biology*, 2016, 17(1):221.
- [16] HURNI S, BRUNNER S, BUCHMANN G, *et al.* Rye *Pm8* and wheat *Pm3* are orthologous genes and show evolutionary conservation of resistance function against powdery mildew [J]. *The Plant Journal*, 2013, 76(6):957.
- [17] 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]. *The Plant Journal*, 2004, 37(4):528.
- [18] KRATTINGER S G, LAGUDAH E S, SPIELMEYER W, *et al.* A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat [J]. *Science*, 2009, 323(5919):1360.
- [19] MOORE J W, HERRERA-FOESSEL S, LAN C X, *et al.* A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat [J]. *Nature Genetics*, 2015, 47:1494.
- [20] MA P T, XU H, LI L H, *et al.* Characterization of a new *Pm2* allele conferring powdery mildew resistance in the wheat germplasm line FG-1 [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7:546.
- [21] MANSER B, KOLLER T, PRAZ C R, *et al.* Identification of specificity-defining amino acids of the wheat immune receptor *Pm2* and powdery mildew effector *AvrPm2* [J]. *The Plant Journal*, 2021, 106(4):993.
- [22] HARTL L, WEISS H, STEPHAN U, *et al.* Molecular identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90(5):601.
- [23] THE T T, MCINTOSH R A, GA BENNETT F. Cytogenetical studies in wheat. IX. monosomic analyses, telocentric mapping and linkage relationships of genes *Sr21*, *Pm4* and *mle* [J]. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1979, 32(1):115.
- [24] 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.
- [25] JIN Y L, GU T T, LI X Q, *et al.* Characterization of a new splicing variant of powdery mildew resistance gene *Pm4* in synthetic hexaploid wheat YAV249 [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1048252.
- [26] WU P P, XIE J Z, HU J H, *et al.* Development of molecular markers linked to powdery mildew resistance gene *Pm4b* by combining SNP discovery from transcriptome sequencing data with bulked segregant analysis (BSR-seq) in wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:95.
- [27] YI Y J, LIU H Y, HUANG X Q, *et al.* Development of molecular markers linked to the wheat powdery mildew resistance gene *Pm4b* and marker validation for molecular breeding [J]. *Plant Breeding*, 2008, 127(2):116.
- [28] ZELLER F J. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations [C]//Proc. 4th. Int. Wheat Genet. Symp. Missouri, USA, 1973.
- [29] HSAM S L K, HUANG X Q, ZELLER F J. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) 6. Alleles at the *Pm5* locus [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102(1):127.

- [30] SINGRÜN C, HSAM S L K, HARTL L, *et al.* Powdery mildew resistance gene *Pm22* in cultivar Virest is a member of the complex *Pm* locus in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106(8):1420.
- [31] CHEN P D, YOU C F, HU Y, *et al.* Radiation-induced translocations with reduced *Haynaldia villosa* chromatin at the *Pm21* locus for powdery mildew resistance in wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2013, 31(2):477.
- [32] LU P, GUO L, WANG Z Z, *et al.* A rare gain of function mutation in a wheat tandem kinase confers resistance to powdery mildew [J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 680.
- [33] RONG J K, MILLET E, MANISTERSKI J, *et al.* A new powdery mildew resistance gene: Introgression from wild emmer into common wheat and RFLP-based mapping [J]. *Euphytica*, 2000, 115(2):121.
- [34] 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.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114(8):1451.
- [35] 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.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(8):1497.
- [36] WU P P, HU J H, ZOU J W, *et al.* Fine mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm52* using comparative genomics analysis and the Chinese Spring reference genomic sequence [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(5):1451.
- [37] ZHAO Y, DONG Z J, MIAO J N, *et al.* *Pm57* from *Aegilops searsii* encodes a tandem kinase protein and confers wheat powdery mildew resistance [J]. *Nature Communications*, 2024, 15:4796.
- [38] HE H G, GUO R, GAO A L, *et al.* Large-scale mutational analysis of wheat powdery mildew resistance gene *Pm21* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:988641.
- [39] HUANG X Q, ZELLER F J, HSAM S L K, *et al.* Chromosomal location of AFLP markers in common wheat utilizing nulli-tetrasomic stocks [J]. *Genome*, 2000, 43(2):298.
- [40] QIU Y C, SUN X L, ZHOU R H, *et al.* Identification of microsatellite markers linked to powdery mildew resistance gene *Pm2* in wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 2006, 34(4):1267.
- [41] MA Z Q, WEI J B, CHENG S H. PCR-based markers for the powdery mildew resistance gene *Pm4a* in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109(1):140.
- [42] 郝元峰. 小麦抗白粉病基因的分子标记定位及标记辅助选择 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2008.
- HAO Y F. Location of wheat powdery mildew resistance genes with molecular marker and marker-assisted selection [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2008.
- [43] SONG W, XIE C J, DU J K, *et al.* A “one-marker-for-two-genes” approach for efficient molecular discrimination of *Pm12* and *Pm21* conferring resistance to powdery mildew in wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2009, 23(3):357.
- [44] HUANG X Q, HSAM S L K, ZELLER F J, *et al.* Molecular mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm24* and marker validation for molecular breeding [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101(3):407.
- [45] LIU Z J, ZHU J, CUI Y, *et al.* Identification and comparative mapping of a powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) on chromosome 2BS [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124(6):1041.
- [46] ZHAO Z H, SUN H G, SONG W, *et al.* Genetic analysis and detection of the gene *MILX99* on chromosome 2BL conferring resistance to powdery mildew in the wheat cultivar Liangxing 99 [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(12):3081.
- [47] LIU W X, KOO D H, XIA Q, *et al.* Homoeologous recombination-based transfer and molecular cytogenetic mapping of powdery mildew-resistant gene *Pm57* from *Aegilops searsii* into wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(4):841.
- [48] 马超, 董振杰, 田修斌, 等. 来自西尔斯山羊草的抗小麦白粉病基因 *Pm57* 抗性丧失突变体的筛选与鉴定 [J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(2):386.
- MA C, DONG Z J, TIAN X B, *et al.* Screening and identification of *Pm57* mutants with loss of resistance to powdery mildew derived from *Aegilops searsii* [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(2):386.
- [49] XIE J Z, WANG L L, WANG Y, *et al.* Fine mapping of powdery mildew resistance gene *PmTm4* in wheat using comparative genomics [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(3):540.
- [50] FU D L, UAUY C, DISTELFELD A, *et al.* A kinase-START gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust [J]. *Science*, 2009, 323(5919):1357.
- [51] SINGH R P, HODSON D P, HUERTA-ESPINO J, *et al.* Will stem rust destroy the world's wheat crop? [M]//Advances in Agronomy. Amsterdam: Elsevier, 2008:271.
- [52] ELLIS J G, LAGUDAH E S, SPIELMEYER W, *et al.* The past, present and future of breeding rust resistant wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:641.
- [53] RUTKOSKI J E, HEFFNER E L, SORRELLS M E. Genomic selection for durable stem rust resistance in wheat [J]. *Euphytica*, 2011, 179(1):161.
- [54] MILUS E A, KRISTENSEN K, HOVMØLLER M S. Evidence for increased aggressiveness in a recent widespread strain of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* causing stripe rust of wheat [J]. *Phytopathology*, 2009, 99(1):89.

- [55] COWGER C, WEISZ R. Winter wheat blends (mixtures) produce a yield advantage in North Carolina [J]. *Agronomy Journal*, 2008, 100(1): 169.
- [56] WU X X, XU X F, MA D X, *et al.* Virulence structure and its genetic diversity analyses of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* isolates in China [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2019, 19(1): 183.
- [57] KLOPPE T, BOSHOFF W, PRETORIUS Z, *et al.* Virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Brazil, South Africa, Turkey, Russia, and Australia [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 954958.
- [58] BASANDRAI A K, MEHTA A, BASANDRAI D. Virulence structure of wheat powdery mildew pathogen, *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*: A review [J]. *Indian Phytopathology*, 2023, 76(1): 21.
- [59] COWGER C, MEHRA L, ARELLANO C, *et al.* Virulence differences in *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* from the central and eastern United States [J]. *Phytopathology*, 2018, 108(3): 402.
- [60] EL-SHAMY M M, EMARA H M, MOHAMED M E. Virulence analysis of wheat powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) and effective genes in middle delta, Egypt [J]. *Plant Disease*, 2016, 100(9): 1927.
- [61] XIAO J, LIU B, YAO Y Y, *et al.* Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China [J]. *Science China Life Sciences*, 2022, 65(9): 1718.
- [62] HURNI S, BRUNNER S, STIRNWEIS D, *et al.* The powdery mildew resistance gene *Pm8* derived from rye is suppressed by its wheat ortholog *Pm3* [J]. *The Plant Journal*, 2014, 79(6): 904.
- [63] BIE T D, ZHAO R H, ZHU S Y, *et al.* Development and characterization of marker *MBH1* simultaneously tagging genes *Pm21* and *PmV* conferring resistance to powdery mildew in wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35(10): 189.
- [64] 齐莉莉, 陈佩度, 刘大钧, 等. 小麦白粉病新抗源—基因 *Pm21* [J]. 作物学报, 1995, 21(3): 257.
- QI L L, CHEN P D, LIU D J, *et al.* A new resistance source to wheat powdery mildew—gene *Pm21* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21(3): 257.
- [65] HE H G, ZHU S Y, ZHAO R H, *et al.* *Pm21*, encoding a typical CC-NBS-LRR protein, confers broad-spectrum resistance to wheat powdery mildew disease [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(6): 879.
- [66] XING L P, HU P, LIU J Q, *et al.* *Pm21* from *Haynaldia villosa* encodes a CC-NBS-LRR protein conferring powdery mildew resistance in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(6): 874.
- [67] CHENG P, GUO M Y, HAO X N, *et al.* Evaluation of powdery mildew resistance and molecular detection of resistance genes in an international wheat collection [J]. *Crop Protection*, 2022, 160: 106033.
- [68] 徐志. 中国小麦白粉病主要流行区病原菌群体遗传结构研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- XU Z. Population genetic structure of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* from major epidemic zones in China [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013.
- [69] LI M M, ZHANG H Z, XIAO H X, *et al.* A membrane associated tandem kinase from wild emmer wheat confers broad-spectrum resistance to powdery mildew [J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 3124.
- [70] HE H G, CHEN Z Z, FAN R C, *et al.* A kinase fusion protein from *Aegilops longissima* confers resistance to wheat powdery mildew [J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 6512.
- [71] ZHU S, LIU C, GONG S, *et al.* Orthologous genes *Pm12* and *Pm21* from two wild relatives of wheat show evolutionary conservation but divergent powdery mildew resistance [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(2): 100472.