

网络出版时间:2025-12-03

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20251202.1317.004

小麦品种(系)抗白粉病基因的鉴定

李峰,蔡岳,赵智勇,任文斌,范建春,张安红

(山西农业大学棉花研究所,山西运城 044000)

摘要:小麦白粉病是严重危害小麦生产的重要病害。本研究采用分子标记和基因测序技术对 40 份小麦品种(系)共 17 个已克隆或常用抗白粉病基因的组成及序列变异进行了分析。供试材料 15 个基因位点(*Pm1*、*Pm2*、*Pm3*、*Pm4*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm12*、*Pm17*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm30*、*Pm38*、*Pm52*、*Pm60*、*Pm69*)的标记检测结果显示,在 5 个位点上检测到已知抗白粉病基因*Pm2*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm30*和*Pm52*,以单基因或基因聚合形式存在,其中*Pm2*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm30*的阳性率分别达 35%、20%、20%和 10%。同时携带*Pm2*和*Pm6*的材料有 5 个,分别为运麦 2008、济麦 22、中麦 30、GA20015 和良星 99;同时携带*Pm8*和*Pm30*的材料是运黑 1619 和晋紫麦 33。使用基因全长特异引物对 40 份小麦材料中的广谱抗病基因*Pm46*进行高保真扩增后发现,有 34 份材料能够扩增出稳定单一的目标条带(4 708 bp),其余 6 个无扩增产物的材料均为特色小麦。经分子标记检测,这 6 份材料均携带 4Ag(4E)染色体,是蓝粒基因*Ba1*(*ThMYC4E*)的供体。通过对 34 份材料的*Pm46*基因进行基因测序及单倍型分析,共检测到 3 种单倍型,均为感病等位基因。利用测序和分子标记辅助选择对供试材料中的*Pm5*基因进行了等位变异分析,只有临糯 178 携带*Pm5*的抗病等位基因*Pm5b*,未检测到抗病等位基因*Pm5e*。经表型鉴定,携带提莫菲维小麦*Pm6*和携带蓝粒小麦 4Ag 染色体的种质对运城本地白粉菌生理小种表现出较好的抗病性,能够进一步用于未来的小麦遗传改良。

关键词:小麦;白粉病;抗病基因;基因测序;分子标记

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)02-0187-12

Identification of Powdery Mildew Resistance Genes in Wheat

LI Feng, CAI Yue, ZHAO Zhiyong, REN Wenbin, FAN Jianchun, ZHANG Anhong

(Institute of Cotton Research, Shanxi Agricultural University, Yuncheng, Shanxi 044000, China)

Abstract: Wheat powdery mildew, caused by *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, is a devastating foliar disease that significantly threatens wheat production. In this study, molecular marker and Sanger sequencing were adopted to analyse the composition or sequence variation of 17 cloned or common powdery mildew(*Pm*) resistance genes in 40 wheat varieties mainly from Yuncheng city. Molecular markers were used to identify the 15 *Pm* loci, and the results showed that five loci(*Pm2*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm30* and *Pm52*) were identified as single gene or gene pyramiding. The frequency of *Pm2*, *Pm6*, *Pm8*, and *Pm30* in the tested varieties was 35%, 20%, 20%, and 10%, respectively. Five varieties(Yunmai 2008, Jimai 22, Zhongmai 30, GA20015, and Liangxing 99) have both *Pm2* and *Pm6*, and combination of *Pm8* and *Pm30* was only detected in Yunhei 1619 and Jinzimai 33. To analyse the variation of partial resistance gene *Pm46*, a pair of specific primers was designed to amplify the full-length genomic sequence of *Pm46* in the 40 varieties. A predicted 4 708 bp DNA fragment was obtained in 34 varieties whereas no amplicon was obtained from the remaining six colored wheat varieties. By marker

收稿日期:2025-06-23

修回日期:2025-10-21

基金项目:山西农业大学棉花研究所博士基金项目(SZJJ2021-02);山西农业大学博士人才引进科研启动项目(2022BQ28);山西省博士毕业生/博士后研究人员来晋工作奖励资金科研项目(SXBYKY2021057)

第一作者 E-mail:lifenglif2010@163.com(李峰)

通讯作者 E-mail:2126317@163.com(张安红)

analysis, the six varieties all carry 4Ag(4E) chromosome of blue-grained wheat, which is the donor of *ThMYC4E*. *Pm46* gene was sequenced in the 34 varieties and 3 haplotypes were identified, all of which encode susceptible proteins. Additionally, allelic variation analysis of *Pm5* gene in the tested materials revealed that only Linnuo 178 carries the resistant allele *Pm5b*, while the resistant allele *Pm5e* was not detected. The phenotypic identification results show that germplasm carrying the *Pm6* and germplasm carrying the blue-grained wheat 4Ag chromosome exhibit good resistance to the local powdery mildew races in Yuncheng, which can be further used for future wheat genetic improvement.

Keywords: Wheat; Powdery mildew; Resistance gene; Sanger sequencing; Molecular marker

由禾本科布氏白粉菌(*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)引起的小麦白粉病是小麦专化型气传真菌病害,其通过分生孢子侵染小麦叶片、叶鞘等器官并在表面形成白色絮状的夏孢子堆,夏孢子堆在合适的环境下大量繁殖,覆盖于小麦器官组织,从而抑制小麦的光合作用^[1]。同时,白粉菌形成吸器,从植物体获取营养,严重影响小麦的生长发育^[2]。小麦被白粉菌感染后,碳水化合物的积累减少,分蘖数、穗粒数及千粒重都随之下降,导致小麦减产、品质变差。研究表明,利用寄主抗性是控制小麦白粉病比较环保、安全且有效的方法。

小麦对白粉病的抗性分为病原菌生理小种专化抗性(全生育期抗性, all stage resistance, ASR)和非小种专化抗性(广谱抗性, broad spectrum resistance, BSR)^[2-3]。小种专化抗性互作机理通常符合典型的基因对基因学说,在小麦全生育期发挥作用,其伴随着强烈的过敏性坏死反应,抗性容易丧失。非小种专化抗性往往表现为部分抗性,具备数量性状的特点,病原菌的生长速度减慢,没有明显的过敏性坏死反应。非小种专化抗性通常在小麦生长发育的后期阶段发挥作用,故又称为成株抗性(adult plant resistance, APR)。与小种专化抗性(resistance, R)基因相比,非小种专化抗病基因抗性持久,抗谱广,很难被病原菌生理小种克服。

截止目前,已经发现和正式命名的小麦抗白粉病基因(*Pm*)超过 100 个^[4],其中有 18 个被克隆^[5],包括 *Pm1a*、*Pm2*、*Pm3*、*Pm4*、*Pm5e*、*Pm8*、*Pm12*、*Pm13*、*Pm17*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm36*、*Pm38*/*Yr18*/*Lr34*/*Sr57*、*Pm41*、*Pm46*/*Yr46*/*Lr67*/*Sr55*、*Pm57*、*Pm60* 和 *Pm69*。这些基因中绝大多数为小种专化抗性基因, *Pm38*/*Yr18*/*Lr34*/*Sr57* 和 *Pm46*/*Yr46*/*Lr67*/*Sr55* 为部分抗性基因,具有一因多效性^[6-7]。在这些基因中仅有少数被应用于生产,如 *Pm2*、*Pm4*、*Pm5*、*Pm6*、*Pm8* 和 *Pm21* 等^[8-9],并且已经表

现出抗性丧失的趋势,个别仅在聚合状态下有效^[10-12]。根据已克隆抗病基因设计特异标记,或通过测序分析待测材料序列变异,或利用与性状紧密连锁的功能标记,可准确鉴定和把握小麦种质所携带的抗白粉病基因。如延荣等^[13]对 1956—2018 年间河北省 371 份小麦材料进行了抗白粉病基因检测,发现 *Pm8* 基因在供试材料中所占比例最高,接近 50%,部分材料携带 *Pm1c*、*Pm2*、*Pm4b*、*Pm21*、*Pm24* 和 *Pm35* 基因。

在小麦和白粉菌的共进化学过程中,白粉菌无毒效应蛋白和寄主相应抗病基因的直接识别会导致植物 R 基因介导的抗性被很快克服。与小麦相比,小麦白粉菌无性繁殖周期仅 5~7 d,生理小种多,小种变异快,随着气候条件和栽培措施的变化,当前单一的生产模式又会加重对病原菌毒性小种的选择压力,为新的生理小种的流行提供了有利条件^[14-16]。自 20 世纪 60 年代起,携带 *Pm8* 基因(T1BL·1RS)的小麦因其优异的产量和抗病潜力在全球范围内大面积推广,此后短短数年间,其抗性迅速丧失^[17]。类似地, *Pm17* 的广泛使用也使得已有毒性变异菌株得到选择,使 *Pm17* 的抗性很快被克服^[18]。与此同时,长期的驯化和育种选择使得小麦的遗传基础变窄,限制了很多抗病资源的利用^[19]。通过实行抗源多样化,充分利用广谱或微效抗病基因资源,适度引入新的抗源,避免单一抗源的大规模使用,从而实现对抗病基因的持久有效利用。

关于黄淮麦区运城地区小麦抗白粉病基因的研究多停留在表型层面^[20-22]。一些重要或常用抗白粉病基因(*Pm1*、*Pm2*、*Pm3*、*Pm4*、*Pm8*、*Pm12*、*Pm17*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm38*、*Pm60*、*Pm69*)已经被克隆,具有基因功能标记;*Pm52* 来自于良星 99,高抗小麦白粉病,广泛用于育种亲本^[23]; *Pm6* 和 *Pm30* 虽未被克隆,但它们分别来自提莫菲维小麦和野生二粒小麦,已被广泛使用^[24-26]; *Pm5* 和

Pm46 基因为不同类型广谱抗病基因,存在多个等位变异,具有独特的优异单倍型^[7,27]。本研究以运城主栽小麦品种(系)为研究对象,针对本地流行的白粉菌生理小种开展小麦病害分析,综合利用分子标记、单倍型分析和表型分析方法,对供试小麦品种(系)进行基因型分析和抗病性鉴定,解析抗白粉病基因在这些材料中的分布及其与当地生理小种的互作关系,有助于全面、准确了解已有基因在当地的利用情况以及相关品种(系)的发病特征,为进一步合理利用抗病基因、培育适应晋南地区的抗病品种提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究共选取山西运城地区主栽小麦品种(系)40份,主要由山西农业大学棉花研究所小麦育种团队培育或保存,阴性对照 Chancellor 以及携带已知抗白粉病基因的阳性对照小麦材料由中国农业大学小麦研究中心提供,高感白粉病小麦材料薛早用作接菌材料和感病对照,种质详细信息见表1。

1.2 白粉菌菌株的收集

在田间白粉病发病期(4月下旬至5月上旬),将感病材料薛早种植于含营养土和蛭石(3:1)的小花盆中,于无菌人工培养箱中培养,光周期设为白天14 h/黑夜10 h,温度设为白天20℃/黑夜18℃。待幼苗长至一心一叶时,从山西农业大学棉花研究所试验田不同位置采取感病小麦叶片10~20份,使用毛刷将感病叶片上的分生孢子小心混合接种到幼苗上,之后根据幼苗生长情况定期种植接种活体,用于保存菌种。

1.3 苗期白粉病抗性鉴定

在育苗穴盘中种植待鉴定小麦品种(系),同时在小花盆中种植感病对照薛早,每穴格1份材料,每份材料15粒种子,放于人工培养箱中,培养条件同上,采用均匀弹抚的方式进行接菌。当对照薛早充分发病时,采用0~4级标准对各个株系的白粉菌侵染类型(infection type, IT)进行评价^[28-29],其中0、0₁、1、2、3、4分别表示免疫、过敏性坏死、高抗、中抗、中感、高感,0~2级表示抗病,3~4级表示感病。为保证鉴定结果的准确可靠,整个试验设置3次生物学重复。

1.4 抗白粉病基因分子标记检测

为提高基因检测的准确性和可靠性,选择已

经克隆的抗白粉病基因功能标记或与已知常用抗白粉病基因紧密连锁的特异标记,对应基因及其特异标记信息见表2,引物序列由北京博迈德基因技术有限公司合成。室内苗期对40份供试小麦材料进行发芽取样,采用CTAB法提取各参试材料叶片基因组DNA,通过常规PCR进行扩增,10 μL的PCR反应体系包括10 mmol·L⁻¹ Tris-HCl (pH 8.3)、50 mmol·L⁻¹ KCl、1.5 mmol·L⁻¹ MgCl₂、0.2 mmol·L⁻¹ dNTPs、0.75 U Taq DNA聚合酶、0.2 μmol·L⁻¹ 引物和50~100 ng的基因组DNA。PCR反应程序:94℃预变性5 min后进入循环,包括94℃变性30 s,55~60℃退火30 s,72℃延伸35~60 s,共35次,最后72℃延伸5 min,反应结束后4℃保存。扩增产物采用10%聚丙烯酰胺凝胶(丙烯酰胺:甲叉双丙烯酰胺=39:1)电泳或1%~2%琼脂糖凝胶电泳分离并显色。

1.5 抗白粉病基因序列的单倍型分析

对于缺乏有效分子标记的已克隆抗白粉病基因,根据其基因序列信息,以中国春基因组(Ref-Seq V2.1)为参考,在WheatOmics1.0网站调取所有可能的同源基因或相似序列,利用DNA-MAN V9软件通过多序列比对并设计基因全长或部分序列特异引物,对各DNA样品进行高保真扩增后,委托北京擎科生物科技股份有限公司进行一代测序。高保真酶选用北京全式金生物科技股份有限公司的TransStart® FastPfu Fly DNA Polymerase,试验操作按照厂家使用手册进行。

2 结果与分析

2.1 抗白粉病基因分子标记检测

根据表2中15个抗白粉病基因的对应引物信息(*Pm1a*、*Pm2*、*Pm3a-g*、*Pm4*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm12*、*Pm17*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm30*、*Pm38*、*Pm52*、*Pm60*、*Pm69*),对供试40份小麦品种(系)进行了常规PCR扩增和凝胶电泳检测(表1和图1),只在*Pm2*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm30*和*Pm52*位点检测到抗病等位基因(图1和表3)。多个连锁标记的检测结果显示各位点抗病等位基因的一致性。在待测40份小麦品种(系)中,携带抗白粉病基因*Pm2*、*Pm6*、*Pm8*和*Pm30*的材料分别有14、8、8和4份,对应的频率分别为35%、20%、20%和10%。其中,只含以上4个基因之一的小麦材料有19份;同时含有*Pm2*和*Pm6*的材料有5份,包括运麦2008、

表 1 供试小麦种质系谱及来源
Table 1 Information of the tested material

编号 No.	材料 Material	系谱 Pedigree	获取来源 Resource
1	晋麦 110 Jinmai 110	山农 22/晋麦 84(晋麦 84; 丰早 21/邯鄹 5326) Shannong 22/Jinmai 84(Jinmai 84; Fengzao 21/Handan 5326)	水地小麦育种团队 Irrigated-land Wheat Breeding Research Team
2	运麦 14 观 74 Yunmai 14 guan 74	Ayc13145/08-13(08-13; 运丰早 21/邯鄹 5326) Ayc13145/08-13(08-13; Yunfenghan 21/Handan 5326)	
3	运麦 2229 Yunmai 2229	山农 22/烟农 999(烟农 999; 烟航选 2 号/临 9511 F ₁ //烟 BLU14-15) Shannong 22/Yannong 999(Yannong 999; Yanhangxuan 2/Lin 9511 F ₁ //Yan BLU 14-15)	
4	运麦 2008 Yunmai 2008	济麦 23(济麦 23; 济麦 22/豫麦 13)/良星 99 Jimai 23(Jimai 23; Jimai 22/Yumai 13)/Liangxing 99	
5	运麦 2113 Yunmai 2113	运麦 1521/烟农 999 Yunmai 1521/Yannong 999	
6	济麦 22 Jimai 22	935024/935106	
7	运黑 161 Yunhei 161	漯珍 1 号(紫)/5041(蓝) Luozen 1(purple)/5041(blue)	特色小麦育种团队 Colored Wheat Breeding Research Team
8	运黑 1619 Yunhei 1619	漯珍 1 号(紫)/99w7 Luozen 1(purple)/99w7	
9	运黑 14207 Yunhei 14207	冬丰 703/河东乌麦 526(蓝) Dongfeng 703/Hedongwumai 526(blue)	
10	冬黑 1608 Donghei 1608	08WB254 /太 10604 08WB254/Tai 10604	
11	早糯 901 Zaonuo 901	矮早 8 号/7702//良星 99 Aizao 8/7702//Liangxing 99	
12	晋紫麦 33 Jinzimai 33	不详 Unknown	
13	河东乌麦 526 Hedongwumai 526	86243/7EB87(蓝) 86243/7EB87(blue)	
14	秦绿 3 号 Qinlü 3	不详 Unknown	
15	运紫麦 101 Yunzimai 101	西农 2208/99w25//99w25(紫黑) Xinong 2208/99w25//99w25(purple black)	
16	运黑 202 Yunhei 202	205w9(92-1/河东乌麦 526; 蓝)/舜麦 1718 205w9(92-1/Hedongwumai 526; blue)/Shunmai 1718	
17	临糯 178 Linnuo 178	不详 Unknown	
18	临糯 168 Linnuo 168	不详 Unknown	
19	薛早 Xuezaao	不详 Unknown	中国农业大学 China Agricultural University 中国科学院遗传与发育 生物学研究所 Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences
20	小偃 81 Xiaoyan 81	小偃 54/8602 Xiaoyan 54/8602	
21	运早 2165 Yunhan 2165	不详 Unknown	
22	山农 22 Shannong 22	Ta1(Ms2) Ta1(Ms2)	
23	小偃 155 Xiaoyan 155	小偃 101/良星 66(良星 66; 济 91102/济 935031) Xiaoyan 101/Liangxing 66(Liangxing 66; Ji 91102/Ji 935031)	旱作小麦育种团队 Dryland Wheat Breeding Research Team
24	GA19081	不详 Unknown	
25	中麦 30 Zhongmai 30	08CA137/山农 17(山农 17; L156 /莱州 137) 08CA137/Shannong 17(Shannong 17; L156/Laizhou 137)	
26	GA20015	不详 Unknown	
27	17GA42	不详 Unknown	
28	中麦 226 Zhongmai 226	不详 Unknown	
29	中科 20162 Zhongke 20162	不详 Unknown	
30	XDX81-4	不详 Unknown	
31	航麦 819 Hangmai 819	H8/产 6 H8/Chan 6	
32	航麦 802 Hangmai 802	H8/产 6 H8/Chan 6	
33	中麦 6150 Zhongmai 6150	不详 Unknown	
34	中麦 6151 Zhongmai 6151	不详 Unknown	
35	小偃 PD149 Xiaoyan PD149	不详 Unknown	
36	农大 2025 Nongda 2025	不详 Unknown	
37	运早 1411-2 Yunhan 1411-2	烟农 19/运早 618(运早 618; 运早 92-18/新春 9 号) Yannong 19/Yunhan 618(Yunhan 618; Yunhan 92-18/Xinchun 9)	
38	运早 137 Yunhan 137	运早早 23-35/长 6154 Yunhanzao 23-35/Chang 6154	
39	良星 99 Liangxing 99	济 91102/鲁麦 14//PH85-16 Ji 91102/Lumai 14//PH85-16	
40	周麦 18 Zhoumai 18	内乡 185/周麦 9 号 Neixiang 185/Zhoumai 9	

表 2 目标基因引物信息

Table 2 Primers used in this study

基因 Gene	引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence		退火温度 Annealing temperature/℃	片段大小 Product size/bp	参考文献 Reference
		正向 Forward	反向 Reverse			
<i>Pm1</i>	Pm1aSTS1	CAATATAAACTTCAGATGTTCTATTCTCAAAC	CTACATTGGCTATGCGTGTAGTC	55	333	[30]
	<i>Pm2</i>	TATCCCCAATCCCTCTTTTC	GTCAAATTGTGGCTTGTCCT	58	255	[31]
		ATATCCAGCGGTGTTCGAT	GGCATCATTTGTCCATGAGCTG	58	401	[31]
		GGTTGAAATCCAAGAGATGATGCATATTGTGAT	TAAAGTGGTAATAGCTCAATCTGAGAACCTT	60	219	[32]
		TAAACCCCTGAGAAATGCAG	GAGACCATGAGACCCACC	52	205	[33]
<i>Pm3</i>	Pm3a	GGAGTCTCTTCGCATAGA	CAGCTTCTAAGATCAAGGAT	53	624	[34]
	Pm3b	GGCACAGACAAAGCTCTG	TCGAGTAGCTCGGGAATC	58	1 382	[34]
	Pm3c	CTAGTGAGG-TAGTTGAC	AGTCGTTCAAGAGAACGGC	55	846	[34]
	Pm3d	TGACTATTCTGTGGTGCA	GACTGCGCACAGTTCAGC	58	1 109	[34]
	Pm3e	GGAAATCCCTTTGGCTTGT	CTAGCAGACAGTGCAAG	55	524	[34]
<i>Pm4</i>	Pm3f	GGAGTCTCTTTTGCTTAAG	CAGCTTCTAAGATCAAGGAT	54	624	[34]
	Pm3g	GAATGCCCTTTATCTTGAC	ATTCCCTAGCAGAGCAGAA	52	540	[34]
	STSbcd1231	TCCAGTGACCCCATCTGCTCATAC	GTGGTGATCAAAATGTCATCAGTACTAC	57	470	[35]
	Pm4	AGGTGGACATCTAGCGCT	GATCTGGGTAGCCACAGCACCG	60	927	[36]
	WGGB202	CTTCAATCGCGACAGGTCTG	TCGGTTTTTGGTGGACTGGTA	58	257	[27]
<i>Pm5</i>	Del5b	TCACCGTCAAACTTCCAGAGAA	GTTTTCTGCTTGTGTGCCATA	58	263	
	CIT02g-18	GGCCTTAGTGGTGATGCAGT	GGCGCTTGTCGGTGTATAG	56	270	[24]
	STSbed135-1	ATTTGATGATGAGGCAAGGTG	TCTGCTGGTCTCTCTGATGTG	58	330	[37]
<i>Pm6</i>	sfr43	TGGCTTCCAACAGCCCTAGC	AGGCTTTTGACACCTTCTCTC	55	662	[38]
<i>Pm8</i>	Cau127	TAGAGCAATCCAACCTCACGG	AAGGGACTGACCCATCAGC	55	150	[28]
<i>Pm12</i>	DST156/DST157	CCATATGGATTGATGAATGC	TCGGTTTAAATGCTGTTAC	51	699	[39]
<i>Pm17</i>	SCAR1265	GTTTGTTACAGTTGAAATGAATTC	CACCTCTCCACTAACAGAGG	55	1 265	[29]
<i>Pm21</i>	CINAUI704	TCTCTATTCTGGCTCTTCCA	GCCAGTGAAGGCTTGATGTA	55	373	[40]
<i>Pm24</i>	STSP-m24	TATGGTGTCATTTAAGGCTGAG	TTTCTCACATCTCATCAAACC	55	90	[41]
<i>Pm30</i>	Xgwm159	GGGCCAACACTGGAACAC	GCAGAAGCTTGTGGTAGGC	56	500	[25]
<i>Pm38</i>	cssfr1	TTGATGAAAACACAGTTTTTTTTTCTA	GCCATTTAACATAAATCATGATGGA	58	517	[6]
<i>Pm46</i>	Pm46hr-F2/R2	CCACGGAGGATCGTAGAA	GCTTATTTTGGGACCGAGTGT	60	4 708	
<i>Pm52</i>	Xicscl795	GTCAAACCTCATCTTCTCCTG	AGATGCATATCACATTCACG	54	159	[23]
<i>Pm52</i>	Xicscl326	AAGATGCACTTACCCAAAAC	TGCTACATATAACTGCTGCTG	54	149	[23]
<i>Pm60</i>	M-Pm60	CTCACAGTTCACACTGATAT	CTCCATCAATCTCAAGTTCCTCG	55	591/831/1 071	[42]
<i>Pm69</i>	uhw403	GCTATGCCATCTACCTATC	ATAAACTCCGAGATGCG	55	549	[43]
<i>4AgS</i>	4Ag995	TCGCTGGTTTTAGTTAGGA	TATCAATGATTATTTCAATATT	55		[44]
<i>4AgL</i>	4Ag1689	GGTCGGATGTTTCATCCATT	GTTTTATTTTGATTAGGGCA	55		[44]
<i>MYC4E</i>	ThMYC4Esp	CTCCAGTCAGGAACAGC	GGTGACAGTGAGGCGGTT	55		[45]

济麦 22、中麦 30、GA20015 和良星 99；同时含有 *Pm8* 和 *Pm30* 的材料包括运黑 1619 和晋紫麦 33 (表 3)。

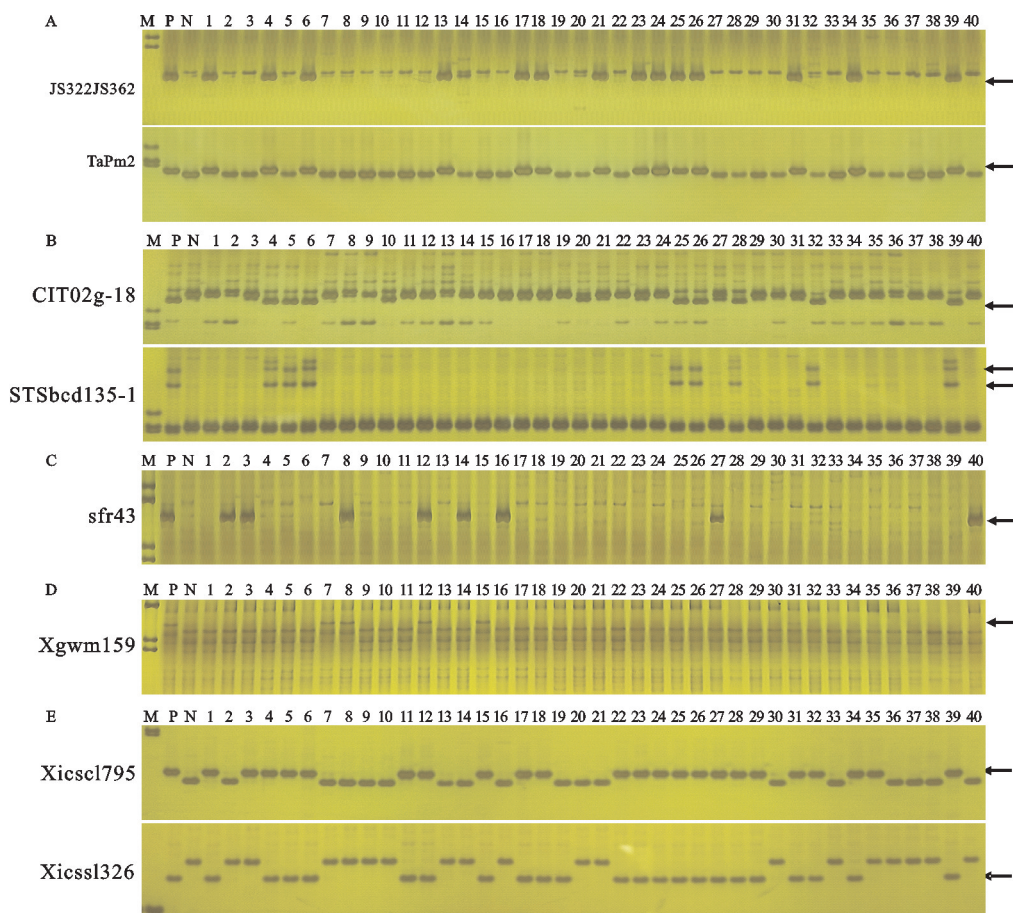
来自普通小麦良星 99^[46] 的 *Pm52* 尚未被克隆,没有基因特异标记,利用多个紧密连锁标记进行检测的结果一致性较差。根据这些标记的共有基因型,40 份小麦材料中有 20 份与良星 99 带型相符,可能含有 *Pm52* 或其等位基因,另外 16 份材料的扩增带型与良星 99 不同。可以明确的是,良星 99 同时含有 *Pm2*、*Pm6* 和 *Pm52*(图 1 和表 3)。

系谱分析发现,在 *Pm2* 位点检测阳性的种质小偃 155 和良星 99 的系谱中都有济 91102,并且小偃 155 的亲本之一良星 66 已被报道携带 *Pm2* 等位基因^[47];水地小麦运麦 2008 系谱中同时包含济麦 22 和良星 99,济麦 22 和良星 99 在 *Pm2* 和 *Pm6* 位点都表现为阳性,使得 *Pm2* 和 *Pm6* 在较

大程度上被共同保留下来;漯珍 1 号和舜麦 1718 均为 1B/1R 易位系^[48-49],是 *Pm8* 基因的重要来源,因其优异的农艺特性, *Pm8* 在运黑 1619 和运黑 202 中都得到选择和利用(表 1 和表 3)。由于供试小麦亲本组合复杂以及遗传上的高度重组关系,在有些情况下,亲本系谱相关的小麦品种(系)的基因型检测结果往往相差较大,而携带相同抗病基因的材料其系谱中也很难发现有相似的亲缘关系(表 1 和表 3)。

2.2 *Pm46* 和 *Pm5* 序列单倍型分析

小麦 *Lr67/Yr46/Pm46/Sr55/Ltn3* 为广谱抗病基因,位于 4D 染色体上,兼具叶锈病、条锈病、白粉病和秆锈病的成株期抗性,抗性位点基因 (*Lr67res*) 编码一种失去己糖转运功能的跨膜蛋白,可以通过与功能性己糖转运蛋白 (*Lr67sus*) 形成失活状态的异二聚体来发挥显性负效应,抑制



A: *Pm2*; B: *Pm6*; C: *Pm8*; D: *Pm30*; E: *Pm52*. M: DL2000; P: 阳性对照; N: 阴性对照 (Chancellor); 1~40: 供试小麦材料, 编号同表 1。检测 *Pm2*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm30* 和 *Pm52* 基因的阳性对照分别为 Ulka/8cc、Timgalen、Kavkaz、5P27 和良星 99。箭头表示阳性特异条带。

P: Positive control; N: Negative control (Chancellor); 1~40: Wheat materials in table 1. Ulka/8cc, Timgalen, Kavkaz, 5P27, and Liangxing 99 carrying known *Pm* genes were used as positive control for detection of *Pm2*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm30*, and *Pm52*, respectively. Arrows indicate positive bands.

图 1 *Pm2*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm30* 和 *Pm52* 基因特异标记对 40 份小麦材料的检测结果

Fig. 1 Detection of *Pm2*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm30*, and *Pm52* genes in 40 wheat materials using specific markers

表 3 供试小麦材料中抗白粉病基因的分布及其苗期发病等级

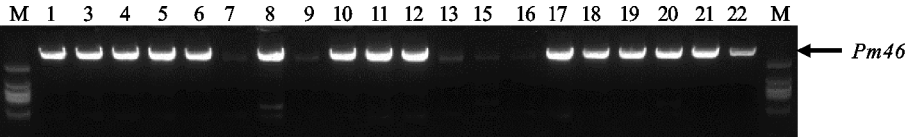
Table 3 Distribution of *Pm* genes and infection type at seedling stage in the tested materials

编号 No.	材料 Material	<i>Pm2</i>	<i>Pm6</i>	<i>Pm8</i>	<i>Pm30</i>	<i>Pm52</i>	4Ag	IT
1	晋麦 110 Jinmai 110	+	—	—	—	+	—	4
2	运麦 14 观 74 Yunmai 14 guan 74	—	—	+	—	—	—	3
3	运麦 2229 Yunmai 2229	—	—	+	—	—	—	3
4	运麦 2008 Yunmai 2008	+	+	—	—	+	—	2
5	运麦 2113 Yunmai 2113	—	+	—	—	+	—	2
6	济麦 22 Jimai 22	+	+	—	—	+	—	2
7	运黑 161 Yunhei 161	—	—	—	+	—	+	2
8	运黑 1619 Yunhei 1619	—	—	+	+	—	—	3
9	运黑 14207 Yunhei 14207	—	—	—	—	—	+	2
10	冬黑 1608 Donghei 1608	—	—	—	—	—	—	4
11	早糯 901 Zaonuo 901	—	—	—	—	+	—	4
12	晋紫麦 33 Jinzimai 33	—	—	+	+	+	—	4
13	河东乌麦 526 Hedongwumai 526	+	—	—	—	—	+	2
14	秦绿 3 号 Qinlü 3	—	—	+	—	—	+	2
15	运紫麦 101 Yunzimai 101	—	—	—	+	+	+	2
16	运黑 202 Yunhei 202	—	—	+	—	—	+	2
17	临糯 178 Linnuo 178	+	—	—	—	+	—	3
18	临糯 168 Linnuo 168	+	—	—	—	+	—	4
19	薛早 Xuezao	—	—	—	—	—	—	4
20	小偃 81 Xiaoyan 81	—	—	—	—	—	—	3
21	运早 2165 Yunhan 2165	+	—	—	—	—	—	4
22	山农 22 Shannong 22	—	—	—	—	+	—	4
23	小偃 155 Xiaoyan 155	+	—	—	—	+	—	3
24	GA19081	+	—	—	—	+	—	3
25	中麦 30 Zhongmai 30	+	+	—	—	+	—	2
26	GA20015	+	+	—	—	+	—	2
27	17GA42	—	—	+	—	+	—	4
28	中麦 226 Zhongmai 226	—	+	—	—	+	—	2
29	中科 20162 Zhongke 20162	—	—	—	—	+	—	4
30	XDX81-4	—	—	—	—	—	—	2
31	航麦 819 Hangmai 819	+	—	—	—	+	—	3
32	航麦 802 Hangmai 802	—	+	—	—	+	—	2
33	中麦 6150 Zhongmai 6150	—	—	—	—	—	—	4
34	中麦 6151 Zhongmai 6151	+	—	—	—	+	—	3
35	小偃 PD149 Xiaoyan PD149	—	—	—	—	—	—	3
36	农大 2025 Nongda 2025	—	—	—	—	—	—	3
37	运早 1411-2 Yunhan 1411-2	—	—	—	—	—	—	2
38	运早 137 Yunhan 137	—	—	—	—	—	—	2
39	良星 99 Liangxing 99	+	+	—	—	+	—	1
40	周麦 18 Zhoumai 18	—	—	+	—	—	—	3

+: 阳性; —: 阴性。
+: Positive; —: Negative.

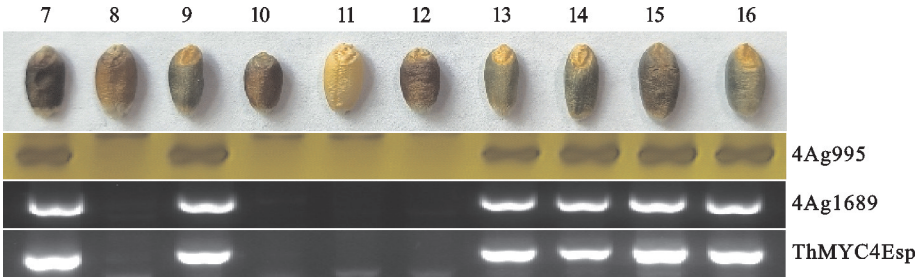
细胞葡萄糖摄取,从而减少多种营养真菌对小麦的侵染^[7]。为明确供试材料是否含有*Pm46* 的抗病等位基因,根据*Pm46* 基因侧翼序列设计了 1 对 4D 染色体特异引物 *Pm46ht-F2* 和 *Pm46ht-R2* (表 2),对 40 份小麦品种(系)(表 1)进行高保真扩增,有 34 份材料能够扩增出稳定单一预期 4 708 bp 的目标条带(图 2),其余 6 份材料无目标带型,均为特色小麦。分子标记检测结果显示,这 6 份材料均含有蓝粒 4Ag(4E)染色体^[44-45],是蓝粒基因*Ba1*(*ThMYC4E*)的供体,可能替换了 4D 上的*Pm46* 基因(图 3,表 2 和表 3)。系谱分析发现,携带 4Ag 染色体的材料其亲本组合中确实有蓝粒血缘(表 1)。对 34 份材料中*Pm46* 的 3 个外显子进行一代测序,共检测到 3 种单倍型(图 4)。与感病中国春等位基因完全一致的材料有 22 份,定为单倍型 1;单倍型 2 在第 3 个外显子上有 Leu408Val 氨基酸替换,包含 9 份材料;单倍型 3 在第 2 个外显子上有一个 SNP,包括 3 份材料,未引起氨基酸序列的改变。这些单倍型均为感病等位基因^[7],编码功能已糖转运蛋白,说明供试的 34 份小麦材料不含有*Pm46* 的抗病等位基因。

Pm5 位点根据序列变异可划分为 HapGA、HapGG、HapCG 和 *Pm5*-KN199 单倍型^[27]。HapGA 均为*Pm5e*(*Pm5d*),HapGG 包括*Pm5-BMDM* 和 *Pm5b*,HapCG 包括*Pm5a*、*Pm5-CS* 和 *Pm5-ND*。其中*Pm5a*、*Pm5-CS*、*Pm5-ND*、*Pm5-BMDM*、*Pm5-KN199* 为感病等位基因。*Pm5e* 属于稀有等位变异(HapGA,2.4%),为中国特有,主要来自陕西关中平原的地方种,自 1940 年投入生产以来一直具备卓越的广谱抗病特征;*Pm5b* 仅对个别生理小种表现抗性^[27]。为明确待测材料中是否携带*Pm5e* 或相关抗病等位基因,利用 WGGB202 引物对供试的 40 份种质进行了扩增,有 29 份能够扩增出 257 bp 的片段,无扩增产物的 11 份材料为 *Pm5*-KN199 单倍型。对 29 份样品测序结果显示,28 份属于 HapCG,为感病等位基因,1 份(临糯 178)为 HapGG,未检测到 HapGA,说明本研究所用小麦种质不含*Pm5e* (图 5)。为探究 HapGG 是*Pm5b* 还是*Pm5-BMDM*,根据*Pm5b* 特有的 33 bp 缺失^[27] 设计了特异标记 Del5b(表 2)。理论上,该标记对*Pm5a*、*Pm5-ND*、*Pm5e*、*Pm5-BMDM* 和*Pm5-CS* 等位基因的扩增大小均为 296 bp,



M:DL2000;1~22:供试小麦材料,编号同表 1。
1—22: Wheat materials in table 1.

图 2 部分材料*Pm46* 等位基因的高保真扩增
Fig. 2 Amplification of full-length *Pm46* genomic gene



7~16:供试小麦材料,编号同表 1。4Ag995、4Ag1689 和 ThMYC4Esp 分别为 4Ag 染色体短臂、4Ag 染色体长臂和蓝粒基因*Ba1* 特异标记。
7—16: Wheat materials in table 1. 4Ag995, 4Ag1689, and ThMYC4Esp indicate 4AgS, 4AgL, and *Ba1* specific markers, respectively.

图 3 特色小麦 *Ba* 基因检测

Fig. 3 Molecular verification of blue aleurone(*Ba*) gene on 4Ag

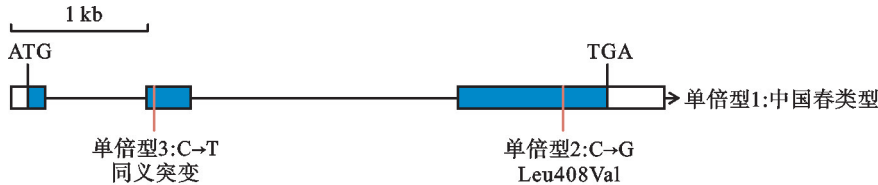


图 4 *Pm46* 基因结构及其变异类型

Fig. 4 Schematic diagram of *Pm46* haplotypes

对*Pm5b* 基因的扩增大小为 263 bp。使用 *Del5b* 对 40 份小麦种质进行扩增,检测结果显示,只在临糯 178 中扩增出一条不同于 HapCG(约 300 bp)的较小条带,说明了临糯 178 不仅含有*Pm2*,还携带*Pm5b* 抗病等位基因(图 6)。

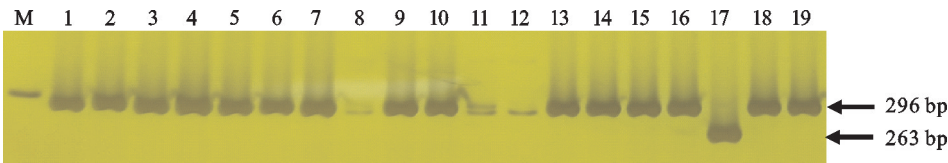
2.3 抗病基因的效应分析

为明确以上抗病基因与运城地区流行白粉菌生理小种的互作情况,对 40 份小麦品种(系)进行了苗期白粉病抗性鉴定(表 1)。当对照薛早充分发病时(接种后 10 d),供试小麦材料表现出不同程度的白粉病侵染类型(图 7),其中有 17 份材料表现为抗病,23 份材料表现为感病(表 3)。从基因层面上看,在*Pm52* 位点检测阳性的材料除良星 99 表现高抗外,其余材料基因型和表型没有明显的相关性;携带提莫菲维*Pm6* 和蓝粒小麦 4Ag

的小麦材料表现为 2 级抗病,对本地生理小种仍然有利用价值,其中*Pm6* 多与*Pm2* 并存;含有*Pm8* 的材料表现感病,多为 3 级发病水平,并伴有强烈的过敏性坏死,与对照相比有一定的抗病性;单独携带*Pm2* 的材料其发病水平已经达到 4 级高感,基本失去抗病效果;携带*Pm5b* 的小麦临糯 178 表现为中感至高感水平,对供试生理小种的抗性较差;含有*Pm30* 的材料只有 4 份,其中 2 份抗病,2 份感病(运黑 1619,3 级;晋紫麦 33,4 级),且多与其他基因并存,推测对本地生理小种不具备抗性。另外,一些不含有以上抗病基因(或位点)的材料其反应水平为 2 级中抗至 3 级中感,它们可能含有其他未知抗病基因,能够延缓病害发展速率或在成株期发挥部分抗病作用(图 7)。

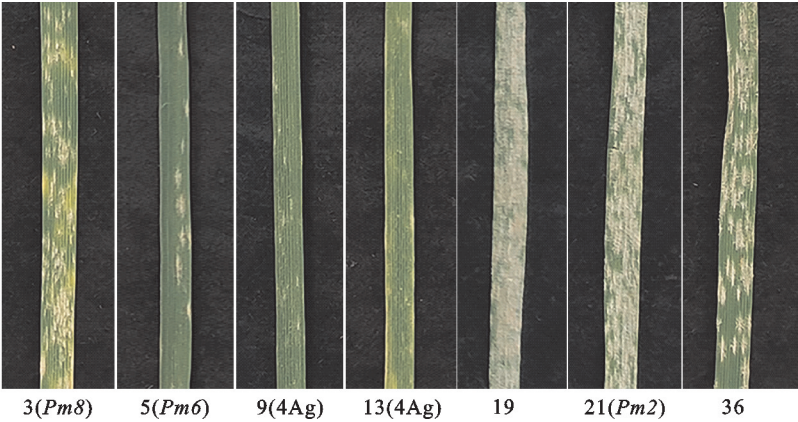


图 5 *Pm5* 位点等位基因序列比对
Fig. 5 Sequence alignment of *Pm5* alleles



M: 100 bp DNA marker; 1–19: Wheat materials in table 1.

图 6 *Del5b* 标记特异性检测*Pm5b*
Fig. 6 Detection of *Pm5b* by specific marker *Del5b*



3: 运麦 2229; 5: 运麦 2113; 9: 运黑 14207; 13: 河东乌麦 526; 19: 薛早; 21: 运早 2165; 36: 农大 2025。括号里表示种质所携带的阳性基因或外源染色体。
3: Yunmai 2229; 5: Yunmai 2113; 9: Yunhei 14207; 13: Hedongwumai 526; 19: Xuezhao; 21: Yunhan 2165; 36: Nongda 2025. The detected positive genes or exogenous chromosome of each germplasm are in parentheses.

图 7 部分小麦品种(系)苗期白粉病发病特征
Fig. 7 Infection characteristics of powdery mildew on partial wheat varieties at seedling stage

3 讨论

关于山西省晋南地区小麦白粉病的研究报道较少。武英鹏等^[20]利用28份含已知抗白粉病基因的品种(系)对分离自山西省不同生态区的166个小麦白粉病菌株进行了毒性频率测定,发现南部中熟冬麦区菌株对*Pm2*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm6*、*Pm13*、*Pm20*、*Pm21*以及*Pm2+6*、*Pm4+8*、*Pm5+6*、*Pm2+Mli*、*Pm4b+Mli*等不同组合的毒性频率较低。程天灵等^[21]对山西省小麦主栽品种和区域试验品种(系)进行白粉病抗性鉴定后发现,苗期南部旱地品种抗性最差,成株期南部水地品种抗性较好,然而其所用菌株为E09和从各地收集的混合菌种,扩大了毒谱范围。随后马小飞等^[22]对山西省131份审定小麦品种进行了白粉病抗性调查,指出苗期除运黑28外,其余品种均高感白粉病,成株期表现抗病的品种有12份,占比9.16%,表现高感的品种占16.03%。

小麦白粉病的表型鉴定和基因推导往往受背景和环境的影响。本研究采用分子生物技术和表型鉴定相结合的方法,对山西运城40份主栽小麦品种(系)的抗白粉病基因组成及序列变异进行了研究,在预选的17个常用或已克隆基因中,检测到5个位点存在已知抗病基因,主要包括*Pm2*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm30*和*Pm52*,以单基因或基因聚合的形式存在。其中,*Pm2*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm30*的出现频率分别达到35%、20%、20%和10%,这与前人研究较为一致^[8-9,20]。对供试材料的*Pm46*基因进行扩增时意外发现,6份特色小麦无任何扩增产物,进一步验证得知,这6份材料均携带蓝粒小麦4Ag(4E)染色体。通过基因测序和单倍型分析对*Pm5*和*Pm46*基因进行了研究,发现只有临糯178携带抗病等位基因*Pm5b*,未检测到稀有抗病等位基因*Pm5e*以及抗病等位基因*Pm46*。表型鉴定结果显示,携带提莫菲维小麦*Pm6*(单独或与*Pm2*组合)和蓝粒小麦4Ag染色体的小麦对供试白粉菌生理小种表现抗病,能够用于未来的小麦抗病遗传改良。尽管*Pm8*已经被报道丧失抗性,本研究通过重复测试发现其感病程度尚不及对照薛早,在生产上仍然有一定利用价值。

*Pm6*基因在中国育种群体中广泛使用,以2B/2G染色体易位形式存在,具有发育阶段依赖的抗病特征^[24]。对河南、山东、安徽、陕西和甘肃等地的白粉菌群体毒性频率监测结果显示,单独

使用*Pm6*基本无抗病效果,当其与*Pm2*组合使用时毒性频率显著降低,一些省份(山东省)白粉菌群体对*Pm2+Pm6*的毒性频率已经达到100%,相比之下,*Pm5b*的毒性频率偏低^[50-54]。本研究发现*Pm6*基因在山西运城当地仍然有效。

关于蓝粒小麦的白粉病抗性少见报道。Yang等^[55]通过分子和细胞遗传学方法将蓝粒小麦蓝58的抗白粉病基因定位于4Ag染色体短臂上,为成株期抗病基因。其与本试验中的4Ag抗性是否有关有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 杨美娟, 黄坤艳, 韩庆典. 小麦白粉病及其抗性研究进展[J]. 分子植物育种, 2016, 14(5): 1244.
- [2] YANG M J, HUANG K Y, HAN Q D. Research progresses on wheat powdery mildew and its resistance [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(5): 1244.
- [3] MAPURANGA J, CHANG J Y, YANG W X. Combating powdery mildew: Advances in molecular interactions between *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1102908.
- [4] 何中虎, 兰彩霞, 陈新民, 等. 小麦条锈病和白粉病成株抗性研究进展与展望[J]. 中国农业科学, 2011, 44(11): 2193.
- [5] HE Z H, LAN C X, CHEN X M, et al. Progress and perspective in research of adult-plant resistance to stripe rust and powdery mildew in wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(11): 2193.
- [6] WANG B, MENG T, XIAO B, et al. Fighting wheat powdery mildew: From genes to fields [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(9): 196.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] 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(12): 1494.
- [10] 高海峰, 范洁茹, 周益林, 等. 小麦品种(系)抗白粉病基因推导及分子标记鉴定[J]. 植物病理学报, 2017, 47(3): 370.
- [11] GAO H F, FAN J R, ZHOU Y L, et al. Postulation and molecular marker detection of powdery mildew resistance genes in wheat cultivars (lines) [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2017, 47(3): 370.
- [12] JIN Y L, XIAO L N, ZHENG J P, et al. Genetic analysis and molecular identification of the powdery mildew resistance in

- 116 elite wheat cultivars/lines [J]. *Plant Disease*, 2023, 107 (12):3801.
- [10] 李春鑫, 许为钢. 小麦白粉病抗病基因分子标记开发及应用研究进展[J]. 中国农学通报, 2009, 25(10):53.
- LI C X, XU W G. Researches and application on molecular markers of powdery mildew resistant genes in wheat [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(10):53.
- [11] ZENG F S, YANG L J, GONG S J, *et al.* Virulence and diversity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* populations in China [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13 (11):2424.
- [12] 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.
- [13] 延荣, 耿妙苗, 李晓静, 等. 河北省小麦品种和种质资源抗白粉病鉴定与抗病基因分子标记检测[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(3):683.
- YAN R, GENG M M, LI X J, *et al.* Phenotyping and marker-assisted gene identification of powdery mildew resistance in wheat commercial varieties and germplasm resources from Hebei Province [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(3):683.
- [14] 邱永春, 张书绅. 小麦抗白粉病基因及其分子标记研究进展[J]. 麦类作物学报, 2004, 24(2):127.
- QIU Y C, ZHANG S S. Researches on powdery mildew resistant genes and their molecular markers in wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2004, 24(2):127.
- [15] 霍治国, 陈林, 刘万才, 等. 中国小麦白粉病发生地域分布的气候分区[J]. 生态学报, 2002, 22(11):1873.
- HUO Z G, CHEN L, LIU W C, *et al.* Climatic division of geographical distribution of wheat powdery mildew in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11):1873.
- [16] KUSCH S, QIAN J Z, LOOS A, *et al.* Long-term and rapid evolution in powdery mildew fungi [J]. *Molecular Ecology*, 2024, 33(10):e16909.
- [17] KUNZ L, SOTIROPOULOS A G, GRAF J, *et al.* The broad use of the *Pm8* resistance gene in wheat resulted in hypermutation of the *AvrPm8* gene in the powdery mildew pathogen [J]. *BMC Biology*, 2023, 21(1):29.
- [18] MÜLLER M C, KUNZ L, SCHUDEL S, *et al.* Ancient variation of the *AvrPm17* gene in powdery mildew limits the effectiveness of the introgressed rye *Pm17* resistance gene in wheat [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119 (30): e2108808119.
- [19] HAFEEZ A N, ARORA S, GHOSH S, *et al.* Creation and judicious application of a wheat resistance gene atlas [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(7):1053.
- [20] 武英鹏, 原宗英, 李颖, 等. 小麦白粉病抗性基因在山西省的有效性评价[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(6):1105.
- WU Y P, YUAN Z Y, LI Y, *et al.* Study on the validity of resistant genes for wheat powdery mildew in Shanxi [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2009, 29(6):1105.
- [21] 程天灵, 温辉芹, 裴自友, 等. 山西省小麦品种对白粉病的抗性鉴定与评价[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(24):74.
- CHENG T L, WEN H Q, PEI Z Y, *et al.* Identification and evaluation of wheat resistance to powdery mildew in Shanxi Province [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2019, 47(24):74.
- [22] 马小飞, 孙晶, 林志姗, 等. 山西省近20年审定小麦品种对白粉病的抗性鉴定[J]. 中国植保导刊, 2022, 42(7):57.
- MA X F, SUN J, LIN Z S, *et al.* Identification of resistance of wheat varieties approved in Shanxi Province in recent 20 years to powdery mildew [J]. *China Plant Protection*, 2022, 42(7):57.
- [23] 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.
- [24] WAN W T, XIAO J, LI M L, *et al.* Fine mapping of wheat powdery mildew resistance gene *Pm6* using 2B/2G homoeologous recombinants induced by the *ph1b* mutant [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(4):1265.
- [25] LIU Z Y, SUN Q X, NI Z F, *et al.* Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene *Pm30* in wheat originating from wild emmer [J]. *Euphytica*, 2002, 123(1):21.
- [26] 王玉叶, 张海萍, 潘艳秋, 等. 96份小麦品种资源抗白粉病基因的分子检测[J]. 种子, 2013, 32(5):20.
- WANG Y Y, ZHANG H P, PAN Y Q, *et al.* Detection of powdery mildew resistance genes in 96 wheat variety resources using molecular markers [J]. *Seed*, 2013, 32(5):20.
- [27] 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]. *The New Phytologist*, 2020, 228(3):1011.
- [28] 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.
- [29] LIU Z, SUN Q, NI Z, *et al.* Development of SCAR markers linked to the *Pm21* gene conferring resistance to powdery mildew in common wheat [J]. *Plant Breeding*, 1999, 118 (3):215.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] CHEN F, JIA H Y, ZHANG X J, *et al.* Positional cloning of *PmCH1357* reveals the origin and allelic variation of the *Pm2* gene for powdery mildew resistance in wheat [J]. *The Crop*

- Journal*, 2019, 7(6): 771.
- [33] HUANG J, ZHAO Z H, SONG F J, *et al.* Molecular detection of a gene effective against powdery mildew in the wheat cultivar Liangxing 66 [J]. *Molecular Breeding*, 2012, 30(4): 1737.
- [34] TOMMASINI L, YAHIAOUI N, SRICHUMPA P, *et al.* Development of functional markers specific for seven *Pm3* resistance alleles and their validation in the bread wheat gene pool [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114(1): 165.
- [35] 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.
- [36] SÁNCHEZ-MARTÍN J, WIDRIG V, HERREN G, *et al.* Wheat *Pm4* resistance to powdery mildew is controlled by alternative splice variants encoding chimeric proteins [J]. *Nature Plants*, 2021, 7(3): 327.
- [37] JI J H, QIN B, WANG H Y, *et al.* STS markers for powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat [J]. *Euphytica*, 2008, 163(2): 159.
- [38] 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.
- [39] SINGH S P, HURNI S, RUINELLI M, *et al.* Evolutionary divergence of the rye *Pm17* and *Pm8* resistance genes reveals ancient diversity [J]. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98(3): 249.
- [40] 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.
- [41] 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.
- [42] LI Y H, WEI Z Z, FATIUKHA A, *et al.* *TdPm60* identified in wild emmer wheat is an ortholog of *Pm60* and constitutes a strong candidate for *PmG16* powdery mildew resistance [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(9): 2777.
- [43] LI Y H, WEI Z Z, SELA H, *et al.* Dissection of a rapidly evolving wheat resistance gene cluster by long-read genome sequencing accelerated the cloning of *Pm69* [J]. *Plant Communications*, 2024, 5(1): 100646.
- [44] LIU L Q, LUO Q L, LI H W, *et al.* Physical mapping of the blue-grained gene from *Thinopyrum ponticum* chromosome 4Ag and development of blue-grain-related molecular markers and a FISH probe based on SLAF-seq technology [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(11): 2359.
- [45] LI N, LI S M, ZHANG K P, *et al.* *ThMYC4E*, candidate blue aleurone 1 gene controlling the associated trait in *Triticum aestivum* [J]. *PLoS One*, 2017, 12(7): e0181116.
- [46] QU Y F, WU P P, HU J H, *et al.* Molecular detection of the powdery mildew resistance genes in winter wheats DH51302 and Shimai 26 [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19(4): 931.
- [47] SUN Y L, ZOU J W, SUN H G, *et al.* *PmLX66* and *PmW14*: New alleles of *Pm2* for resistance to powdery mildew in the Chinese winter wheat cultivars Liangxing 66 and Wennong 14 [J]. *Plant Disease*, 2015, 99(8): 1118.
- [48] 裴自友, 李爱霞, 庄丽芳, 等. 黑粒小麦漯珍1号的C-分带及GISH和PAGE分析[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(4): 15.
- PEI Z Y, LI A X, ZHUANG L F, *et al.* C-banding, GISH and PAGE analysis on black kernel wheat Luozhen 1 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2005, 25(4): 15.
- [49] 潘幸来, 史引红, 王永杰, 等. 国审强筋节本高效小麦新品种舜麦1718的选育[J]. 农业科技通讯, 2012(9): 141.
- PAN X L, SHI Y H, WANG Y J, *et al.* Breeding of a new wheat variety Shunmai 1718 with strong gluten, low cost and high efficiency in national audit [J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2012(9): 141.
- [50] 张美惠, 刘伟, 王振花, 等. 2010—2017年河南省小麦白粉菌群体的毒性变化动态监测[J]. 植物保护, 2019, 45(6): 279.
- ZHANG M H, LIU W, WANG Z H, *et al.* Monitoring of the changes in the virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Henan Province during 2010—2017 [J]. *Plant Protection*, 2019, 45(6): 279.
- [51] 张眉, 郭霞, 辛志梅, 等. 山东省小麦白粉菌群体毒性鉴定和分析[J]. 山东农业科学, 2020, 52(7): 95.
- ZHANG M, GUO X, XIN Z M, *et al.* Identification and analysis of population virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Shandong Province [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2020, 52(7): 95.
- [52] 宛琼, 王婷婷, 马艳娟, 等. 安徽省小麦白粉菌群体的毒性监测和分析[J]. 植物病理学报, 2021, 51(5): 741.
- WAN Q, WANG T T, MA Y J, *et al.* Monitoring and analysis of virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* population in Anhui Province [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2021, 51(5): 741.
- [53] 李莹, 马康杰, 宫丹丹, 等. 陕西省小麦白粉菌群体毒性结构及遗传多样性[J]. 植物病理学报, 2022, 52(3): 396.
- LI Y, MA K J, GONG D D, *et al.* Virulence and genetic diversity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* population in Shaanxi Province [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2022, 52(3): 396.
- [54] 贾峥芳, 孙振宇, 贾云梦, 等. 近十年甘肃省小麦白粉菌群体的毒性监测和年度动态变化[J]. 植物保护, 2025, 51(3): 325.
- JIA Z F, SUN Z Y, JIA Y M, *et al.* Virulence monitoring and annual dynamics of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Gansu Province over the past decade [J]. *Plant Protection*, 2025, 51(3): 325.
- [55] YANG G T, DENG P C, JI W Q, *et al.* Physical mapping of a new powdery mildew resistance locus from *Thinopyrum ponticum* chromosome 4AgS [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1131205.