

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

延 荣¹, 耿妙苗¹, 李晓静², 安浩军², 温树敏¹, 刘桂茹¹, 王睿辉¹

(¹ 河北农业大学农学院 / 华北作物种质资源研究与利用教育部重点实验室, 保定 071000; ² 保定市农业科学院, 保定 071000)

摘要: 白粉病是河北省小麦生产的重要常发病害, 明确小麦审定品种和高代品系中所携带的抗病基因对合理利用和布局已知抗源、实现对抗白粉病的有效防控具有重要意义。本研究结合人工接种白粉病菌株 E09 和 E20 与抗病基因连锁(或共分离)标记对 1956-2018 年间河北省 371 份小麦材料(含审定品种 256 份、高代品系 115 份)进行苗期抗白粉病鉴定和抗病基因检测。结果表明: 供试材料中, 抗 E09 的材料占 6.2%, 抗 E20 的占 11.9%, 兼抗两个菌株的材料占 4.9%; 部分材料携带 *Pm1c*、*Pm2*、*Pm4b*、*Pm21*、*Pm24* 和 *Pm35* 基因, 未检测到 *Pm12* 基因。*Pm8* 基因在供试材料中所占比例较高, 接近 50%。供试材料中抗病审定品种比例远大于高代品系, 说明小麦抗白粉病种质创新仍为当务之急, 需要引起重视。在用连锁或共分离标记进行抗病基因检测时, 通过计算某基因对两个菌株抗病反应型与标记检测结果一致的材料比例, 发现 *Pm12*、*Pm21* 和 *Pm35* 等基因的标记检测效率较高, 同时这些基因的标记也方便使用, 可优先考虑用这些标记检测目的基因。

关键词: 河北小麦; 审定品种; 品系; 白粉病; 抗性基因; 分子标记

Phenotyping and Marker-assisted Gene Identification of Powdery Mildew Resistance in Wheat Commercial Varieties and Germplasm Resources from Hebei Province

YAN Rong¹, GENG Miao-miao¹, LI Xiao-jing², AN Hao-jun², WEN Shu-min¹,
LIU Gui-ru¹, WANG Rui-hui¹

(¹ College of Agronomy, Hebei Agricultural University / Key laboratory of Research and Utilization of Crop Germplasm Resources in North China, Ministry of Education, Baoding 071000; ² Baoding Academy of Agricultural Sciences, Baoding 071000)

Abstract: Powdery mildew, which is caused by biotrophic fungus *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (Bgt), is an important epidemic disease threatening the wheat production in Hebei province of China. Identification of disease-resistance genes in the commercially authorized varieties and breeding lines is of great significance for efficient utilization and regional distribution of known resistance sources and effective managing of wheat powdery mildew. In this study, 371 wheat accessions (including 256 commercial varieties from 1956 to 2018 and 115 breeding lines) from Hebei province were tested for resistance to powdery mildew at seedling stage with independent inoculation with two isolates of E09 and E20, as well as marker-assisted identification of eight genetically-mapped *Pm* genes. The results showed that 6.2% and 11.9% of accessions were tested to be resistant to E09 and E20, respectively, while only 4.9% were resistant to both isolates. Marker-assisted assays showed that resistance genes *Pm1c*, *Pm2*, *Pm4b*, *Pm21*, *Pm24* and *Pm35* were found in some accessions, while *Pm12* was not detected. Almost half of the accessions were found to carry *Pm8*. It was shown that the ratio of resistance

收稿日期: 2019-09-02 修回日期: 2019-11-24 网络出版日期: 2019-12-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190902001>

第一作者研究方向为小麦抗白粉病遗传与定位, E-mail: yr1328808375@163.com

通信作者: 王睿辉, 研究方向为小麦种质资源, 小麦遗传育种, E-mail: wangrh@hebau.edu.cn

耿妙苗, 研究方向为小麦抗白粉病基因的挖掘与克隆、小麦遗传育种, E-mail: mmmgeng@163.com

基金项目: 国家自然科学基金(30600389, 31371617)

Foundation project: National Natural Science Foundation of China(30600389, 31371617)

carrying accessions of authorized varieties were found to be much higher than that of breeding lines, indicating that genetic germplasm improvement enhancement for powdery mildew resistance is an urgent task at present and should be paid more attention. When using linkage or co-segregation markers for *Pm* gene detection, by means of the method that the number of materials that the resistant reaction type consistent with result of the marker detection occupies the total number of materials detected by the linkage marker of the gene, finding markers linked to *Pm12*, *Pm21* and *Pm35* is highly effective. Taking advantage of the user-friendly markers targeting these resistance genes, marker-assisted selection for resistance-carrying lines can be conducted in advance in contrast to a test for resistance.

Key words: Hebei wheat; commercial varieties; breeding lines; *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*; resistance genes; molecular marker

小麦白粉病是由布氏白粉菌小麦专化型 (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) 侵染引起的气传病害, 严重危害小麦生产。我国主要麦区白粉病年均发病面积在 600 万 hm^2 以上, 发病时造成的小麦减产在 5%~20% 之间^[1]。2019 年, 我国小麦白粉病累计发生面积接近 870 万 hm^2 , 个别地方麦田平均病叶率甚至高达 100% (<http://www.natesc.org.cn>)。近几年, 小麦白粉病为害范围依然较广, 这将对小麦的稳定和安全生产造成威胁, 但生产中抗病小麦品种所占比例较低^[2-4]。

有效抗病基因的使用对培育抗病品种十分重要。目前为止, 已经在小麦及其近缘植物的近 65 个基因座 (*Pm1*~*Pm65*) 定位了 90 多个抗白粉病基因及其等位变异^[5-13]。其中, 大多数已经失去抗性^[14]或仅存残余抗性^[15], 只有部分基因或其等位基因仍然有效^[16]。在黄淮冬麦区和北部冬麦区, *Pm8* 基本上已完全丧失抗性^[2, 17], *Pm2* 和 *Pm4b* 在河北、安徽和江苏等地也在逐渐丧失抗性^[18], 只有 *Pm1c*、*Pm12*、*Pm21*、*Pm24* 和 *Pm35* 等基因的抗性还较强^[18-19]。除 *Pm21* 外, 在北方麦区的推广小麦品种或高代品系中, 目前有效的广谱抗性基因比较少^[2, 18, 20]。因此, 在发掘新抗病基因的同时, 鉴定审定品种和高代品系中的已知有效抗性基因, 对品种合理搭配与抗源合理使用从而预防和降低小麦白粉病为害具有重要意义^[21]。同时, 随着更多抗白粉病基因被定位^[17]和克隆^[5, 22], 这些基因的连锁或基于基因序列开发的分子标记在抗病基因监测中发挥出重要的作用^[2, 14, 16, 23-27]。

河北省是我国黄淮麦区和北部冬麦区的重要组成部分, 小麦种植面积和小麦产量均居全国第三位, 抗白粉病品种和有效抗白粉病基因的缺乏对小麦病害防控产生了不利影响^[28]。1990 年, 郭爱国等^[29]用 93 个白粉病菌株对 26 个小麦品种 (系) 进

行接种鉴定时发现, 近半数材料的毒力频率值超过 80.0%。高胜国等^[30]使用混合菌系对河北省 243 个推广小麦品种和小麦新品种 (系) 进行苗期鉴定时发现, 超过 85.0% 的材料表现高感。1997 年和 2000 年, 对河北省主要小麦品种的白粉病抗病性调查中发现抗病材料所占比例不到 10.0%^[28, 31]。2000 年以后, 对河北省小麦品种白粉病抗性系统调查的报道极少。

本研究对河北省近年来的 115 份小麦高代品系、1956-2018 年间的 256 份审定品种进行苗期鉴定, 并结合 8 个抗病基因的连锁 (或共分离) 标记检测, 了解河北省小麦中的抗白粉病基因及组成, 进而为合理布局小麦白粉病抗源、有针对性的配制杂交组合、提高小麦白粉病抗性水平奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料及其来源

供试小麦材料共 371 份 (详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190902001>, 附表 1), 其中 256 份品种为 1956-2018 年在河北省审定的小麦品种; 高代品系 115 份, 为近年来参加河北省小麦比较试验或区域试验的高代品系, 由河北农业大学小麦课题组提供。MIN (*Pm1c*)、Ulka/8Cc (*Pm2*)、Armada (*Pm4b*)、PI36879 (*Pm8*)、CI14119 (*Pm12*)、金禾 9123 (*Pm21*)、齿牙糙 (*Pm24*) 和 NCD3 (*Pm35*) 等携带已知抗病基因的小麦材料, 以及感病对照 Chancellor 和京双 16, 分别由中国农业科学院作物科学研究所李洪杰研究员和河北农业大学植物保护学院闫红飞教授惠赠。京双 16 用作抗病鉴定的感病对照和白粉菌繁殖, Chancellor 用于分子标记检测时的感病对照。用于接种的 E09 和 E20 白粉病菌株为华北地区流行的白粉病菌菌系^[17], 由李洪杰研究员提供。根据小麦白粉菌对已知抗白粉

病基因的抗性反应^[32]及毒性频率^[18-19]可以发现, 白粉病菌系 E09 与 E20 可基本代表河北省白粉菌群体。

1.2 白粉病苗期抗性鉴定

将待鉴定小麦播于 50 穴(5 cm×5 cm)育苗盘中, 每穴播 10 粒种子, 苗盘的不同位置种植 4 穴感病对照。待幼苗长至一叶一心时, 用抖接法^[33]重复接种 2~3 次。接种室温度控制在 20~22 ℃, 用加湿器保持湿度。试验设置 2 次重复。在感病对照京双 16 充分发病(接种后约 10 d)时, 对供试小麦材料进行首次抗病性调查, 4 d 后对抗病小麦材料进行第 2 次调查, 以保证鉴定结果的准确性。参照司权民等^[34]的方法, 按侵染型(IT, infection type)将供试小麦材料的抗性反应分为免疫(IT=0)、近免疫(IT=0.5)、高抗(IT=1)、中抗(IT=2)、中感(IT=3)和高感(IT=4), 其中(IT=0~2)为抗病, (IT=3~4)为感病。

据资料记载, 1997 年为河北省小麦白粉病偏重发生和第二大流行年份^[31], 2015 年为河北省小

麦白粉病发生的重要预警年份(<http://www.natesc.org.cn>), 因此按 1956-1997 年、1998-2015 年和 2016-2018 年等 3 个时间段分析供试小麦品种的抗病性变化趋势。

1.3 抗白粉病基因的标记检测

在供试小麦生长至二叶一心时, 取叶片, 用 CTAB 法提取基因组 DNA^[4]。抗病基因分子标记的引物信息见表 1, 其中 *Pm1c*、*Pm2*、*Pm4b*、*Pm12*、*Pm24* 和 *Pm35* 等基因的标记为连锁标记, *Pm8* 和 *Pm21* 的标记为共分离标记。采用 10 μL 扩增体系, 包括 50~100 ng DNA 模板, 0.3 μmol/L 引物, 2× Es Taq MasterMix (包括 1200 μmol/L MgCl₂, 160 μmol/L each dNTP) 和 3 μL ddH₂O。在 Thermal cycler 2720 型 PCR 仪进行扩增。扩增程序为: 94 ℃预变性 5 min, 94 ℃变性 40 s, 55~57 ℃复性 45 s, 72 ℃延伸 1 min, 34 个循环; 最后 72 ℃延伸 10 min。用 10% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳对扩增产物进行检测, 银染显色。

表 1 小麦抗白粉病基因检测的分子标记信息

Table 1 Molecular markers and their primer sequences used for detecting powdery mildew resistance genes

基因 Gene	标记 Marker	引物序列(5'→3') Primer sequence (5'→3')	遗传距离(cM) Genetic distance	参考文献 Reference
<i>Pm1c</i>	<i>Xbarc78</i>	F: CTCCTCCGGTCAAGTTTAATCTCT R: GCGACATGGGAATTCAGAAGTGCCTAA	0.8	[35]
<i>Pm2</i>	<i>Xcfd81</i>	F: TATCCCAATCCCCTCTTTC R: GTCAATTGTGGCTTGTCCCT	2.0	[36]
<i>Pm4b</i>	<i>Xics13</i>	F: AGGGAAATACTGACGTAGCTT R: GTCAAGAGGAAGAAGGAAAAG	1.3	[25]
<i>Pm8</i>	<i>Xsfr43</i>	F: TGGCTTCCAACAGCCCTAGC R: AGGCTTTTGACCTTCTCTC	共分离	[37]
<i>Pm12</i>	<i>Xcau127</i>	F: TAGAGCAATCCAACCTACGG R: AAGGGACTGACCCATCAGC	0.2	[38]
<i>Pm21</i>	<i>Xcau127</i>	F: TAGAGCAATCCAACCTACGG R: AAGGGACTGACCCATCAGC	共分离	[38]
<i>Pm24</i>	<i>Xgwm337</i>	F: CCTCTTCTCCCTCACTTAGC R: TGCTAACTGGCCTTTGCC	2.4	[39]
<i>Pm35</i>	<i>Xcfd26</i>	F: TCAAGATCGTGCCAAATCAA R: ACTCCAAGCTGAGCACGTTT	11.9	[40]

1.4 供试小麦材料的抗白粉病基因组成及标记检测符合度

根据供试小麦材料对白粉菌菌株 E09 和 E20 的反应型,并结合抗病基因连锁(或共分离)标记的检测结果,推断该材料的抗病基因组成。例如:当某材料中扩增出 *Pm2* 基因的特异条带,且该材料对 E09 表现抗病(与 *Pm2* 对 E09 的反应型相符),认为该材料可能携带 *Pm2* 基因;如果该小麦材料既能够扩增出 *Pm2* 基因的特异条带,又同时对 E20 表现抗病(这与 *Pm2* 对 E20 的反应型不符),表明该材料在携带 *Pm2* 的同时可能携带有其他抗白粉病基因,将该材料的基因组成描述为“*Pm2*+?”。

抗病基因组合比例=具有某类型抗病基因组合的小麦份数/抗病小麦总份数,

标记符合度=(某基因抗性反应型+该基因标记基因型一致的材料份数)/携带该基因标记的材料总份数。

表 2 供试抗白粉病小麦材料及其抗性反应
Table 2 Wheat accessions in present study and their reactions to *Bgt* isolates E09 and E20

菌株 Isolates	材料类型 Accession types	侵染型 Infection types to <i>Bgt</i> isolates			合计 Total
		0	1	2	
E09	品种	石麦 14, 金禾 9123, 冀麦 585, 冀麦 738, 龙麦 808, 冀星 868, 石农 086, 石麦 25, 石麦 15 号, 冀麦 34 号, 中信麦 99, 金禾 12339, 中蓝麦 1 号, 石麦 21 号, 婴泊 700, 石新 811			16
	品系	石 H083-366, 石 12-4027, 16 初 479, 2012-6, 冀麦 631, 河农资 012, 河农资 013			7
E20	品种	石麦 14 号, 金禾 9123, 冀麦 585, 冀麦 738, 龙麦 808, 冀星 868, 石麦 15 号, 冀优 9415, 石家庄 11 号, 良星 99, 邯麦 18, 西途 555, 万丰 126, 唐 93-5015, 石家庄 13 号, 石农 086, 石麦 25, 冀麦 34 号, 中信麦 99, 中麦 155, 邯农 1412, 衡 9966, 石家庄 4 号, 向阳 4 号, 张春 6 号, 石新 5066, 衡 5835			27
	品系	石 H083-366, 石 12-4027, 16 初 479, 2012-6, 河农资 012, 河农资 013, 河农资 004, 河农资 005-3, 冀麦 631, 石 10-4393, 河农资 005-2, 石 B07-4056, 石新 4023, 石新 6151, 冀糯 58, 河农 201-37, 冀麦 403			17
E09+E20	品种	石麦 14, 金禾 9123, 冀麦 585, 冀麦 738, 龙麦 808, 冀星 868, 石农 086, 石麦 25, 中蓝麦 1 号, 石麦 21 号, 婴泊 700			11
	品系	石 H083-366, 石 12-4027, 16 初 479, 2012-6, 冀麦 631, 河农资 012, 河农资 013			7

2.2 河北小麦品种(系)中 8 个已知抗白粉病基因的分布

利用 8 个基因的连锁(共分离)标记对 371 份供试小麦材料进行了标记基因型检测(表 3, 图 1)。在 371 份供试材料中,标记 *Xbarc78* 检测到 4 份材料携带 *Pm1c*, 包含小麦育成品种 3 份、高代品

2 结果与分析

2.1 供试河北小麦品种(系)的苗期白粉病抗性鉴定

在接种 E09 时,从 371 份供试小麦材料中鉴定出抗病(IT=0~2)材料 23 份,其中 4 份免疫、13 份高抗、6 份中抗。在这 23 份抗病材料中,包括小麦育成品种 16 份、高代品系 7 份。在以 E20 接种时,鉴定出抗病材料 44 份,其中 23 份表现高抗、21 份表现中抗。在这 44 份抗病材料中,包括小麦育成品种 27 份、高代品系 17 份(表 2)。

如果同时考虑对 E09 和 E20 的抗性反应,在 371 份小麦材料中,有 18 份材料同时抗 E09 与 E20,包括 11 个育成品种、7 个高代品系。在这 11 个育成品种中,4 份表现高抗、2 份中抗;2 份材料对 E09 免疫、对 E20 高抗;2 份对 E09 高抗、对 E20 中抗;1 份对 E09 中抗、对 E20 高抗。在这 7 份高代品系中,2 份表现高抗;2 份对 E09 免疫、对 E20 高抗;1 份对 E09 高抗、对 E20 中抗;2 份对 E09 中抗、对 E20 高抗(表 2)。

系 1 份(图 1A);标记 *Xcfd81* 检测到 7 份材料携带 *Pm2*, 包含育成品种 3 份、高代品系 4 份(图 1B);标记 *Xics13* 检测到 1 份材料携带 *Pm4b*, 为育成品种(图 1C);标记 *Xsfr43* 检测到 169 份材料携带 *Pm8*, 包含育成品种 111 份、高代品系 58 份(图 1D);标记 *Xcaul27* 检测到 5 份材料携带 *Pm21*, 包含育成

品种 3 份、高代品系 2 份(占 0.5%)(图 1E); 标记 *Xgwm337* 检测到 1 份材料携带 *Pm24*, 为育成品种(图 1F); 标记 *Xcfd26* 检测到 1 份材料携带 *Pm35*, 为高代品系(图 1G); 在这 371 份材料中, 未能扩增出 *Pm12* 基因连锁标记 *Xcau127* 的条带。

在所检测的 8 个抗白粉病基因中, 以携带 *Pm8*

基因的小麦材料最多、占比最高, 没有检测到携带 *Pm12* 基因的材料。总的来说, 供试河北省小麦材料中, 目前仍然有效的抗白粉病基因(*Pm1c*、*Pm12*、*Pm21*、*Pm24* 和 *Pm35*) 所占比例很小, 仅为 3.0%, 而已经丧失抗性的 *Pm8* 在感病材料中所占比例较大(表 3)。

表 3 供试抗白粉病材料的标记基因型及比例
Table 3 Marker-based genotypes for wheat accessions in this study

基因 Gene	标记 Marker	携带该基因的材料 Accessions carried with specific Pm gene		合计 Total	比例(%) Ratio
		品种 Varieties	品系 Lines		
<i>Pm1c</i>	<i>Xbarc78</i>	冀麦 585, 石麦 25, 石麦 21 号	石 12-4027	4	1.1
<i>Pm2</i>	<i>Xcfd81</i>	石农 086, 婴泊 700, 冀麦 738	16 初 479, 2012-6, 河农资 012, 河农资 013	7	1.9
<i>Pm4b</i>	<i>Xics13</i>	冀麦 738	—	1	0.3
<i>Pm8</i>	<i>Xsfr43</i>	乐亭 183, 冀麦 10 号, 龙麦 1 号等 111 份	邢麦 16 号, 河农 337 等 58 份	169	45.6
<i>Pm12</i>	<i>Xcau127</i>	—	—	0	0
<i>Pm21</i>	<i>Xcau127</i>	石麦 14 号, 金禾 9123, 龙麦 808	石 12-4027, 石 H083-366	5	1.3
<i>Pm24</i>	<i>Xgwm337</i>	石新 811	—	1	0.3
<i>Pm35</i>	<i>Xcfd26</i>	—	普冰 01	1	0.3

除 *Pm8* 基因外, 在携带抗病基因的供试小麦材料中, 共包含 7 种基因组合方式(表 4)。在单一抗性基因组合中, 含 *Pm1c* 的材料 3 份, 含 *Pm21* 材料 4 份, 含 *Pm24* 材料 1 份。在多个抗性基因组合中, 含 *Pm2+* ? 组合的材料 6 份, 包括育成品种 2 份、高代品系 4 份; 含 *Pm1c+Pm21* 和 *Pm2+Pm4b+* ? 的材料各 1 份; 有 33 份材料可能含有其他或新的抗病基因。可以看出, 这些材料中所携带的抗病基因组合种类少, 且比较单一, 没有发现同时携带 3 个及以上本研究所用已知抗病基因组合的类型(表 4)。

2.3 抗白粉病基因分子标记的实用性评价

根据标记检测的符合度, *Pm12*、*Pm21* 与 *Pm35* 的标记在供试小麦材料中的检测有效率最高(100.0%)。而 *Pm1c*、*Pm2*、*Pm4b* 和 *Pm24* 等 4 个基因的标记检测效率较低: *Pm1c* 在 84 份材料中被检测到, 其中有 4 份材料的标记检测结果与白粉病抗性反应型符合, 如冀麦 585 等; *Pm2* 在 42 份材料中被检测到, 其中有 7 份材料的标记检测结果与白粉病表型抗性反应型符合, 如石农 086 等; *Pm4b* 在 52 份材料中, *Pm24* 在 43 份材料中被检测到, 其中各仅有 1 份材料(分别为冀麦 738 和石新 811)的标记检测结果与白粉病表型抗性反应型一致, 有效率分别为 1.9%、2.3%(表 5)。值得一提的是, 在部分抗病材料中, 虽然对 *Pm8* 检测所用的分子标

记是可信度较高的共分离标记(*Xsfr43*), 且能够从中扩增到该标记的特异条带, 但由于 *Pm8* 基因已经丧失抗性, 无法结合抗病材料的表型进行基因推断, 因此无法明确该抗病材料是否携带有 *Pm8*。例如石麦 15 号(详见 <http://doi.org.10.13430/j.cnki.jpgr.20190902001>, 附表 1)检测到 *Pm8* 基因的特异标记条带, 但由于石麦 15 号对 E09 表现为抗的表型与 *Pm8* 对 E09 表现为感的表型不符, 因此只能判断出该材料可能含有其他抗病基因, 而无法判断该抗病材料是否含有 *Pm8*。而冀麦 18 号(详见 <http://doi.org.10.13430/j.cnki.jpgr.20190902001>, 附表 1)检测到 *Pm8* 基因的特异标记条带, 且冀麦 18 号对 E09 和 E20 表现为感的表型与 *Pm8* 对 E09 和 E20 表现为感的表型相符, 因此可以判断出该材料可能含有 *Pm8*。

2.4 河北省小麦品种白粉病抗性的变化趋势

在 256 份审定小麦品种中, 共鉴定出 32 个品种至少抗 1 个白粉菌菌系。其中: 1956-1997 年间审定的小麦品种 3 个, 占该期间审定品种的 4.8%, 占总抗病材料的 9.4%; 1998-2015 年间审定的小麦品种有 15 个, 占该期间审定品种的 10.6%, 占总抗病材料的 46.9%; 2016-2018 年间审定的小麦品种 14 个, 占该期间审定品种的 27.0%, 占总抗病材料的 43.8%(图 2, 详见 <http://doi.org.10.13430/j.cnki.jpgr.20190902001>, 附表 1)。1997 年以前审定的品种对

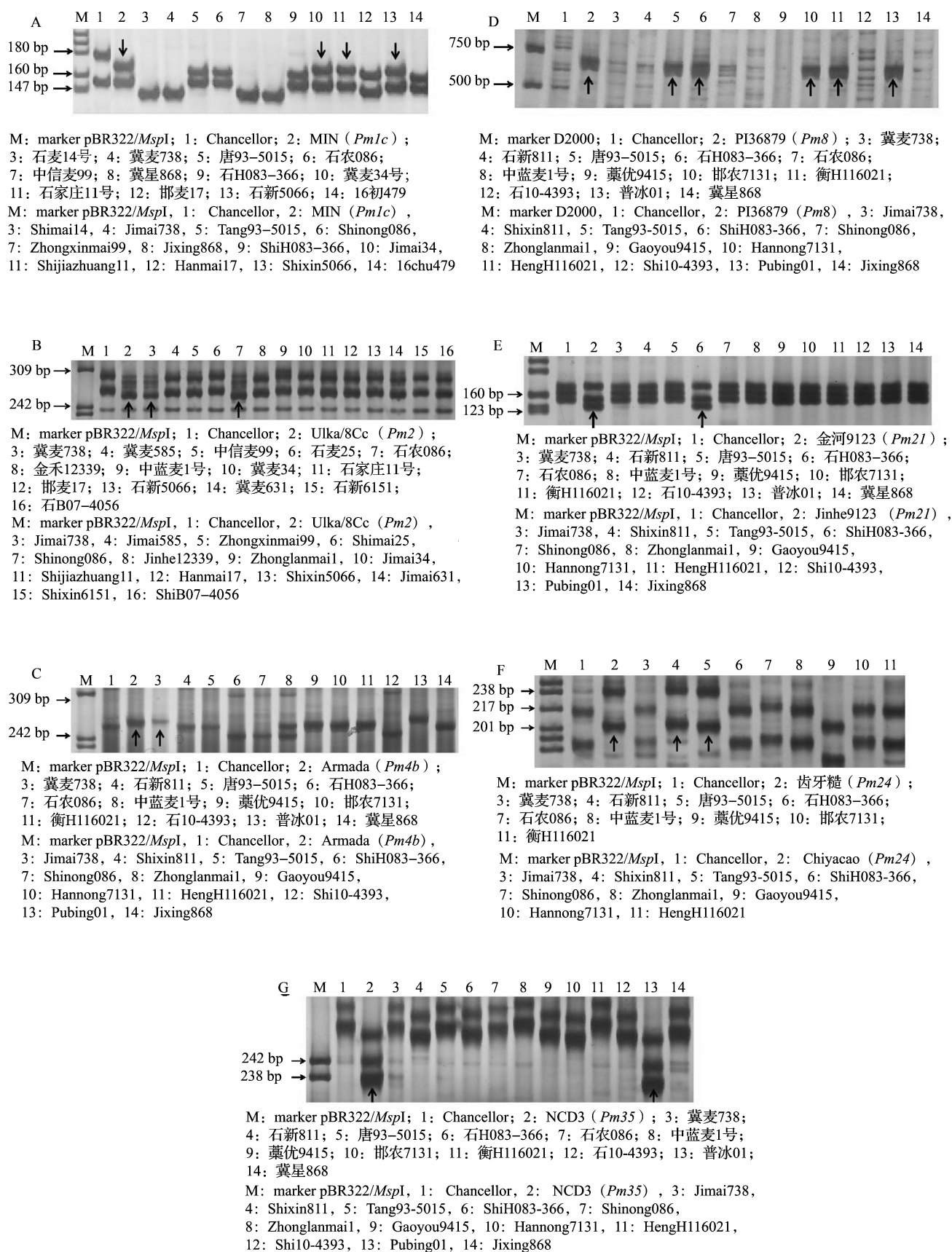


图1 7个分子标记对部分小麦材料中目标基因的扩增情况

Fig. 1 Products amplified with seven markers linked to target gene in some wheat accessions

表 4 供试材料的抗白粉病基因组合方式
Table 4 Resistance gene combinations in the tested wheat accessions

基因组成形式 Gene combinations	携带该基因类型的材料 Accessions carried with specific <i>Pm</i> genes	
	品种 Varieties	品系 Lines
<i>Pm1c</i>	冀麦 585, 石麦 25, 石麦 21 号	—
<i>Pm21</i>	石麦 14 号, 金禾 9123, 龙麦 808	石 H083-366
<i>Pm24</i>	石新 811	—
<i>Pm2+</i> ?	石农 086, 婴泊 700	16 初 479, 2012-6, 河农资 012, 河农资 013
<i>Pm1c+Pm21</i>	—	石 12-4027
<i>Pm2+Pm4b+</i> ?	冀麦 738	—
未知抗性基因 Unknown <i>Pm</i> genes	冀星 868, 中蓝麦 1 号, 石麦 15 号, 冀麦 34 号, 中信麦 99, 金禾 12339, 藁优 9415, 石家庄 11 号, 良星 99, 唐 93-5015, 石家庄 13 号, 中麦 155, 邯农 1412, 衡 9966, 邯麦 18, 西途 555, 万丰 126, 石家庄 4 号, 向阳 4 号, 张春 6 号, 石新 5066, 衡 5835	冀麦 631, 河农资 004, 河农资 005-3, 石 10-4393, 河农 资 005-2, 石 B07-4056, 石新 4023, 石新 6151, 冀糯 58, 河农 201-37, 冀麦 403

表 5 供试 7 个抗白粉病基因分子标记的有效性
Table 5 Detection efficiency of seven linked or co-segregation markers in wheat accessions

基因 Gene	抗性反应 Reaction to		标记 Marker	标记检测份数 No. of accession	标记检测与抗病反应型一致的材料数 Number of marker detection consistent with resistance type in wheat accessions	有效频率(%) Effective frequency
	E09	E20				
<i>Pm1c</i>	R	R	<i>Xbarc78</i>	84	4	4.8
<i>Pm2</i>	R	S	<i>Xcfd81</i>	42	7	16.7
<i>Pm4b</i>	R	S	<i>Xics13</i>	52	1	1.9
<i>Pm12</i>	R	R	<i>Xcau127</i>	0	0	100.0
<i>Pm21</i>	R	R	<i>Xcau127</i>	5	5	100.0
<i>Pm24</i>	R	S	<i>Xgwm337</i>	43	1	2.3
<i>Pm35</i>	S	S	<i>Xcfd26</i>	1	1	100.0

R: 抗病; S: 感病
R : the resistance to the pathogen, S : the susceptibility to the pathogen

E09 和 E20 的抗病性较差。在 1998 年之后审定的小麦品种中,抗病品种所占比率逐渐上升,说明大面积、频繁发生的白粉病在对河北省小麦产生严重影响的同时,育种家们也在重视这一病害,有意识地选用抗病性好的材料作亲本,在田间选择时提高了对抗病性的选择强度。在 2016-2018 年审定的 14 个抗病品种中,有 8 个(占该期间抗病品种的 57.0%)是 2018 年审定的。最近 3 年审定的品种抗病性比例高(尤其是 2018 年)的结果,进一步说明当前小麦品种的选育不只重视产量性状,同时也增加了对抗病性的通盘考虑(图 2, 详见 <http://doi.org.10.13430/j.cnki.jpgr.20190902001>, 附表 1)。

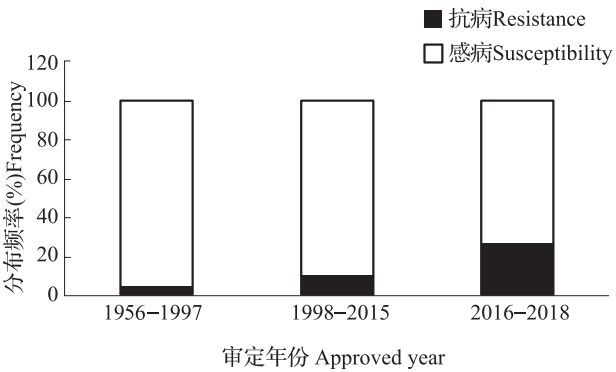


图 2 1956-2018 年河北省小麦抗、感品种比例及变化趋势
Fig.2 Frequency for resistant or susceptible wheat accessions in Hebei province during 1956-2018

3 讨论

3.1 河北省小麦品种的白粉病抗性及其变化趋势

黄淮冬麦区与北部冬麦区在河北省交汇,因此来自这两个麦区主产省份小麦品种携带的白粉病抗性基因很容易通过参加区域试验或直接以杂交亲本的形式影响河北省小麦的抗病性。山东省 1999-2008 年间审定的 47 份小麦品种中,抗病品种占比不到 1/3 (31.9%)^[41]。在 148 份包含北部冬麦区、黄淮冬麦区和长江中下游冬麦区的国审品种中,抗 E09 菌系的材料仅占 5.0% 左右^[3]。河南省的 163 个小麦品种(系)中,抗 E09 和 E20 的材料所占比例均低于 20.0%,兼抗 2 个菌系的材料比例仅为 1.8%^[17]。本研究中,河北省审定小麦品种中抗病品种所占比例为 12.5%,高代品系中抗病品系所占比例为 14.8%,这一比例低于河南、山东和全国平均值^[3, 17, 41]。

在前人研究中,冀麦 23 号、冀麦 24、冀麦 26 号、原冬 3 号、冀麦 36 号、冀麦 38、京冬 8 号、衡 71-3、京 411 和河农 972 等品种被鉴定为抗病品种^[31, 42-43]。本研究中,在使用 E09 和 E20 菌系接种鉴定时,发现上述的这些抗病品种均已表现感病,表明这些品种在当时发挥了重要作用,但由于白粉病菌系的变异或生态环境的变化,导致这些品种的抗性丧失。从小麦生产意义上讲,已不再是抗病品种。同时,本研究鉴定出的抗病品种近一半为 2012 年以后审定的品种,说明目前审定的抗白粉病品种主要针对于现阶段的毒性菌系,反映出小麦品种白粉病抗性选育的时效性特征。

3.2 抗白粉病基因在育种中的有效利用

本研究中的 8 个基因是目前研究较多的抗小麦白粉病基因,尤以 *Pm2*、*Pm4b* 和 *Pm8* 这 3 个基因的研究更多^[44-45],但这 3 个基因在河北省的抗性已逐渐减弱,应谨慎使用。而 *Pm1c* (*Pm18*)、*Pm12*、*Pm21*、*Pm24* 和 *Pm35* 等 5 个基因在河北省毒性频率较低,是适合使用的抗白粉病基因资源^[18-19]。因此本研究利用这些基因的分子标记对河北省的小麦品种和品系进行检测,以此了解河北省小麦种质资源的抗病基因组成情况。从各省小麦白粉菌群体的毒性监测^[18]结果看,*Pm8* 在河北省的毒性频率较高,*Pm2* 和 *Pm4b* 在河北省的毒性频率也高于山东和陕西^[18, 46]。来源于黑麦的 *Pm8* 基因是较早大面积使用的抗白粉病基因^[47],包括冀麦 26 号、原冬 3 号和京冬 8 号等^[31, 42]在内的 20 世纪 80 年代育成

的抗病品种中,大都含有 *Pm8* 基因。说明 *Pm8* 基因对当时河北白粉病的防控发挥了重要作用。然而,该基因在我国的绝大部分麦区早已经丧失抗性^[2, 18, 20, 45, 47-48]。同样随着白粉病毒性小种的变异,在 20 世纪发挥了重要作用的 *Pm2* 与 *Pm4b* 基因^[20, 47, 49],对河北省白粉菌的抗性也在逐渐减弱^[18, 46, 48]。在河南、山东、陕西的小麦品种(系)中 *Pm2* 所占比率分别为 4.3%、40.0% 和 12.5%^[17],而本研究显示河北省小麦品种的 *Pm2* 所占比率仅为 1.2%,明显较周边省份均偏低。这可能是由于上述省份中的白粉菌对 *Pm2* 基因毒性频率较低^[18],因而该基因在品种选育过程中仍然被大量使用。在河北省,白粉菌对 *Pm2* 基因的毒性频率较高^[18],造成该省小麦品种选育过程中 *Pm2* 基因所受到的病原菌(特定毒性小种)的选择压较大,致使携带有 *Pm2* 基因的育种材料或亲本材料因感病而被淘汰。不过,虽然 *Pm2* 与 *Pm4b* 在河北省已无法单独使用,但依然对华北地区流行的白粉病菌系 E09 具有较高的抗性^[32],可审慎使用,或通过基因聚合的方法,与其他仍然有效的抗病基因结合使用^[14, 50-51]。*Pm1c* (*Pm18*)、*Pm12*、*Pm21*、*Pm24* 和 *Pm35* 等 5 个有效抗白粉病基因在小麦品种(系)中分布频率极低(表 5)。这可能由于 *Pm1c* 和 *Pm12* 的载体品种农艺性状较差,不宜直接作为育种亲本使用^[19]。来自普通小麦的 *Pm24* 和粗山羊草的 *Pm35* 在全国各地都具有较好的抗性^[18],是值得考虑使用的抗病基因,但目前的利用率还较低^[14]。*Pm21* 作为目前唯一的广谱抗病基因,在河北省小麦品种中的频率偏低(占 1.2%),所以应考虑将 *Pm21* 基因作为主要抗白粉病基因并在育种中优先使用。但考虑到已经在河北省邯郸市和黄骅市发现该基因的毒性菌系^[46],因此应注意加强监测和防控,防止该基因毒性菌系的大面积扩散或传播。

3.3 小麦材料中抗白粉病基因检测的方法

利用已知抗白粉病基因的连锁或共分离标记是检测小麦品种中是否携带有某一抗病基因的重要手段^[14, 52]。因此,本研究选用的基因标记均为基因检测中常用的连锁或共分离标记,且这些基因标记易于运用,检测快速,准确率相对较高。本研究中,品系石 H083-366 被检测出含有 *Pm21* 基因,与董娜等^[53]用 *Pm21* 的共分离标记 *SCAR₁₄₀₀* 检测一致,证明了 *Xcaul27* 标记的有效性。李洪杰等^[3]用 *Xcaul27* 标记检测出石麦 15 含有 *Pm21* 基因,但本

试验却未从石麦 15 中检测到该基因,这与杨立军等^[54]和雷秀玉^[14]的结果一致,因此石麦 15 是否含有 *Pm21* 基因或含有其他抗病基因,需进一步验证。本研究将小麦品种婴泊 700 的基因组成认定为 *Pm2+* 基因,而马朋涛等^[55]认为婴泊 700 携带了 *Pm2* 的一个新的等位基因,这说明本研究中的 *Pm2+* 基因也可能就是 *Pm2* 的新等位基因。婴泊 700 之所以对 E20 表现抗病(不同于 *Pm2* 的反应型),可能是由于新等位基因与 *Pm2* 在抗谱上的差异所致。

系谱分析法也是确定小麦材料是否携带某一抗病基因的重要方法。系谱分析发现,金禾 9123(携带 *Pm21*)和良星 66(携带 *Pm2*)分别是小麦品种石麦 25 和衡 9966 的亲本之一,但在石麦 25 和衡 9966 中均未检测到 *Pm21* 或 *Pm2* 对应的标记条带^[56]。这说明在抗病亲本的后代中,对应的抗病基因不一定能够传递下来,这与 Wu 等^[57]的结果一致。小麦品种唐 93-5015 对 E20 表现抗病,但它的两个亲本(冀麦 28 号、原冬 3 号)均对 E20 表现感病;品系河农资 012 对 E09 表现中抗,但其双亲晋麦 47 和石 4185 对 E09 均表现高感。这种现象的发生可能是由于基因重组或突变所致^[22]。

小麦对白粉病的抗性可分为苗期抗性和成株期抗性^[58]。良星 99 携带 *Pm52* 基因,对白粉病具有良好的成株期抗性^[2]。本研究中的 5 个抗病小麦品种冀麦 738、中信麦 99、邯农 1412、西途 555 和万丰 126 的亲本之一均为良星 99,因此推测这些品种可能含有 *Pm52*。邹景伟等^[2]使用 *Pm52* 的连锁标记 *Xgwm120* 从中信麦 99 中检测到该基因的特异条带,更加证实了该品种携带有 *Pm52* 的可能性。

对于小麦种质中的抗白粉病基因,需要结合标记筛选、表型鉴定和系谱追踪等方法,才能初步判断这些材料中是否含有某抗病基因,但最终确定这些材料中的抗病基因是已知基因、还是已知基因的等位基因、亦或是一个新的基因,还需要通过基因推导、基因等位性测验和基因定位等方法进行验证。

3.4 标记检测在抗病基因鉴定中的有效性

由于分子标记对于基因的检测有一定的指导作用^[51,59],因此了解标记检测的有效率显得尤为重要^[14,60]。本研究对 *Pm1c*、*Pm2*、*Pm4b*、*Pm12*、*Pm21*、*Pm24* 和 *Pm35* 基因分子标记的有效率进行了评估,发现 *Pm12*、*Pm21* 和 *Pm35* 的标记有效

率高,其他基因的标记有效率低,这与雷秀玉等^[60]对 9 个抗白粉病基因(包括 *Pm2* 等)检测效率一致。理论上,标记与基因间的遗传距离越小,则对目标基因监测的准确性越高,因此共分离标记或基于基因序列开发的功能标记对目标基因检测的准确性应高于连锁标记检测的准确性^[61]。本研究中,*Pm21* 的共分离标记(*Xcau127*)检测效率最高,达 100.0%。*Pm12*、*Pm1c*、*Pm4b*、*Pm2*、*Pm24* 和 *Pm35* 等几个基因间的遗传距离依次为 *Pm12*(0.2 cM) < *Pm1c*(0.8 cM) < *Pm4b*(1.3 cM) < *Pm2*(2.0 cM) < *Pm24*(2.4 cM) < *Pm35*(11.9 cM),相应的检测效率分别为 *Pm12*=*Pm35*(100.0%) > *Pm2*(16.7%) > *Pm1c*(4.8%) > *Pm24*(2.3%) > *Pm4b*(1.9%),可以看出只有 *Pm12* 和 *Pm24* 的标记检测效率与遗传距离相对应。这一现象发生的原因还有待进一步研究。

河北省育成小麦品种(系)含有效抗白粉病基因的频率偏低(5.1%),而含已经丧失抗性的 *Pm8* 基因的占比较高(45.6%)。本研究发现 371 份材料中仅有 49 份(品种 32 份,品系 17 份)抗病材料,育成小麦品种中抗性材料的比例高于小麦高代品系,且多来源于近几年审定的品种。小麦品种石麦 14 号、金禾 9123 和龙麦 808 含有抗谱较广的 *Pm21* 基因,可以优先考虑使用。高代品系中的抗病材料较少,因此,针对白粉病的小麦种质创新应为小麦高产抗病育种的当务之急。小麦品系石 H083-366 和石 12-4027 可考虑作为抗白粉病育种的种质资源加以利用。同时,本研究 *Pm12*、*Pm21* 和 *Pm35* 基因标记的检测有效率高,在基因的检测中方便应用,可优先考虑使用这些标记检测目的基因。

参考文献

- [1] Chakraborty S, Newton A C. Climate change, plant diseases and food security: an overview. *Plant Pathology*, 2011, 60(1): 2-14
- [2] 邹景伟,邱丹,孙艳玲,郑超星,李静婷,吴培培,武小菲,王晓鸣,周阳,李洪杰. *Pm52*-小麦品种良星 99 抗白粉病基因的有效性. *作物学报*, 2017, 43(3): 332-342
- [3] Zou J W, Qiu D, Sun Y L, Zheng C X, Li J T, Wu P P, Wu X F, Wang X M, Zhou Y, Li H J. *Pm52*-Effectiveness of the gene conferring resistance to powdery mildew in wheat cultivar Liangxing 99. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(3): 332-342
- [3] 李洪杰,王晓鸣,宋凤景,伍翠平,武小菲,张宁,周阳,张学勇. 中国小麦品种对白粉病的抗性反应与抗病基因检测. *作物学报*, 2011, 37(6): 943-954
- [3] Li H J, Wang X M, Song F J, Wu C P, Wu X F, Zhang N, Zhou Y, Zhang X Y. Response to powdery mildew and detection of resistance genes in wheat cultivars from China.

- Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(6): 943-954
- [4] 宋风景. 小麦品种白粉病抗性鉴定与抗病基因分析. 北京: 中国农业科学院, 2012: 24
- Song F J. Response to powdery mildew and analysis of resistance genes in wheat cultivars. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012: 24
- [5] 巢凯翔. 三个小麦品种(系)抗条锈病和白粉病基因的遗传分析和分子作图. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018: 12-14
- Chao K X. Genetic analysis and molecular mapping of resistance genes to stripe rust and powdery mildew in three wheat varieties (lines). Yangling: Northwest A&F University, 2018: 12-14
- [6] Tan C C, Li J Q, Cowger C, Carver B F, Xu X Y. Characterization of *Pm59*, a novel powdery mildew resistance gene in Afghanistan wheat landrace PI181356. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(5): 1145-1152
- [7] Zou S H, Wang H, Li Y W, Kong Z S, Tang D Z. The NB-LRR gene *Pm60* confers powdery mildew resistance in wheat. New Phytologist, 2018, 218(1): 298-309
- [8] Sun H G, Hu J H, Song W, Qiu D, Cui L, Wu P P, Zhang H J, Liu H W, Yang L, Qu Y F, Li Y H, Li T, Cheng W, Zhou Y, Liu Z Y, Li J T, Li H J. *Pm61*: a recessive gene for resistance to powdery mildew in wheat landrace Xuxusanyuehuang identified by comparative genomics analysis. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(10): 2085-2097
- [9] Zhang R Q, Fan Y L, Kong L N, Wang Z J, Wu J Z, Xing L P, Cao A Z, Feng Y G. *Pm62*, an adult-plant powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasypyrum villosum* chromosome arm 2VL into wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(12): 2613-2620
- [10] Tan C C, Li G Q, Cowger C, Carver B F, Xu X Y. Characterization of *Pm63*, a powdery mildew resistance gene in Iranian landrace PI628024. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 132(4): 1137-1144
- [11] Zhang D Y, Zhu K Y, Dong L L, Liang Y, Li G Q, Fang T L, Guo G H, Wu Q H, Xie J Z, Chen Y X, Lu P, Li M M, Zhang H Z, Wang Z Z, Zhang Y, Sun Q X, Liu Z Y. Wheat powdery mildew resistance gene *Pm64* derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) is tightly linked in repulsion with stripe rust resistance gene *Yr5*. The Crop Journal, 2019, 7(6): 761-770
- [12] Li G Q, Cowger C, Wang X W, Carver F, Xu X Y. Characterization of *Pm65*, a new powdery mildew resistance gene on chromosome 2AL of a facultative wheat cultivar. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(9): 2625-2632
- [13] Hu J H, Li J T, Wu P P, Li Y H, Qiu D, Qu Y F, Xie J Z, Zhang H J, Yang L, Fu T T, Yu Y W, Li M J, Liu H W, Zhu T Q, Zhou Y, Liu Z Y, Li H J. Development of SNP, KASP, and SSR markers by BSR-Seq technology for saturation of genetic linkage map and efficient detection of wheat powdery mildew resistance gene *Pm61*. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(3): 1-15
- [14] 雷秀玉. 小麦抗白粉病基因分子标记的实用性评价. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2013: 9
- Lei X Y. Evaluation on the practicability of molecular markers of powdery mildew resistance genes in wheat. Qinhuangdao: Hebei Normal University of Science, 2013: 9
- [15] Chantret N, Pavoine M T, Doussinault G. The race-specific resistance gene to powdery mildew, *MIRE*, has a residual effect on adult plant resistance of winter wheat line RE714. American Phytopathological Society, 1999, 89(7): 533-539
- [16] 宋伟, 孙会改, 孙艳玲, 赵紫慧, 王晓鸣, 武小菲, 李洪杰. 小麦品种汶农 14 抗白粉病基因的染色体定位. 作物学报, 2014, 40(5): 798-804
- Song W, Sun H G, Sun Y L, Zhao Z H, Wang X M, Wu X F, Li H J. Chromosome mapping of the genes for resistance to powdery mildew in the wheat cultivars Wennong 14. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(5): 798-804
- [17] 刘理森. 小麦白粉病抗性鉴定与抗病基因的分子检测. 郑州: 河南农业大学, 2016: 14-15
- Liu L S. Resistance identification to powdery mildew and molecular detection of resistance genes in wheat. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2016: 14-15
- [18] 王振花. 我国小麦白粉菌群体遗传多样性及耐高温菌株 CRT 基因的表达研究. 北京: 中国农业科学院, 2017: 21
- Wang Z H. Population genetic diversity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in China and expression level of Calreticulin gene in high temperature tolerant isolates. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2017: 21
- [19] 孙艳玲. 小麦品种对白粉病的反应及抗病基因检测. 北京: 中国农业科学院, 2015: 9-10
- Sun Y L. Reactions to powdery mildew and detection of resistance genes in wheat. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015: 9-10
- [20] 迟文娟, 曹远银, 朱桂清, 张晓蕾. 2004-2005 年北方部分麦区白粉病菌小种动态及流行相关区品种抗性分析. 植物保护学报, 2007, 34(6): 567-572
- Chi W J, Cao Y Y, Zhu G Q, Zhang X L. Analysis on 2004-2005 racial virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in northern china and the resistance in wheat cultivars in the disease epidemic related zones. Journal of Plant Protection, 2007, 34(6): 567-572
- [21] He H G, Ji Y Y, Zhu S Y, Li B, Zhao R H, Jiang Z N, Bie T D. Genetic, Physical and comparative mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm21*, originating from *Dasypyrum villosum*. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1914
- [22] 马超, 董振杰, 田修斌, 王贝麟, 张玥琦, 李欢欢, 刘文轩. 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. 植物遗传资源学报, 2020, 21(2): 386-393
- Ma C, Dong Z J, Tian X B, Wang B L, Zhang Y Q, Li H H, Liu W X. Screening and identification of susceptible *Pm57* mutants, whose modifications compromise to powdery mildew derived from *Aegilops searsii*. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(2): 386-393
- [23] Bougot Y, Lemoine J, Pavoine M T, Barloy D, Doussinault G. Identification of a microsatellite marker associated with *Pm3* resistance alleles to powdery mildew in wheat. Plant Breeding, 2002, 121(4): 325-329
- [24] 任妍, 邓跟望, 刘理森, 程西永, 张艳林, 詹克慧. 168 份小麦不同病害抗性材料白粉病抗性鉴定及其 *Lr34/Yr18/Pm38* 位点的分子检测. 麦类作物学报, 2015, 35(6): 759-767
- Ren Y, Deng G W, Liu L S, Cheng X Y, Zhang Y L, Zhan K H. Characterization of 168 wheat germplasms for the resistance to powdery mildew and the *Lr34/Yr18/Pm38* gene with molecular

- markers. Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(6): 759-767
- [25] Wu P P, Xie J Z, Hu J H, Qiu D, Liu Z Y, Li J T, Li M M, Zhang H J, Yang L, Liu H W, Zhou Y, Zhang Z J, Li H J. 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. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 95
- [26] 宋伟. 小麦抗白粉病基因发掘、种质创新及分子标记定位. 北京: 中国农业大学, 2007: 13-18
Song W. The exploitation, germplasm innovation and molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat. Beijing: China Agricultural University, 2007: 13-18
- [27] 宋风景, 肖明纲, 黄江, 王晓鸣, 朱振东, 武小菲, 李洪杰. 12 个小麦品种(系)白粉病抗性的遗传分析. 作物学报, 2012, 38(7): 1339-1345
Song F J, Xiao M G, Huang J, Wang X M, Zhu Z D, Wu X F, Li H J. Inheritance of resistance to powdery mildew in 12 wheat varieties (lines). Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(7): 1339-1345
- [28] 路子云, 高胜国, 张春民. 2000-2002 河北省小麦品种抗锈病、白粉病鉴定及利用. 河北农业大学学报, 2003, 26(3): 114-115
Lu Z Y, Gao S G, Zhang C M. Application and evaluation of disease resistance on wheat varieties in Hebei province in 2000-2002. Journal of Agricultural University of Hebei, 2003, 26(3): 114-115
- [29] 郭爱国, 刘国胜, 张凤国, 朱之靖, 王贺军, 张书敏. 河北省小麦品种(系)与河北省小麦白粉菌相互作用初报. 河北农业大学学报, 1991, 4(4): 113-114
Guo A G, Liu G S, Zhang F G, Zhu Z Y, Wang H J, Zhang S M. A preliminary report of wheat varieties (lines) and wheat powdery mildew in Hebei province. Journal of Agricultural University of Hebei, 1991, 4(4): 113-114
- [30] 高胜国, 路子云, 付秋舫, 阮寿康. 河北省小麦品种抗病性鉴定. 河北农业科学, 1994(4): 17-19
Gao S G, Lu Z Y, Fu Q F, Ruan S K. Identification of disease resistance of wheat varieties in Hebei province. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 1994(4): 17-19
- [31] 王贵生, 勾建军, 余金刚, 张金华. 河北省小麦主要品种对小麦白粉病抗病性调查及分析 // 小麦白粉病测报与防治技术研究会论文集. 北京: 中国农业技术推广协会, 2000: 283-285
Wang G S, Gou J J, Yu J G, Zhang J H. Analysis on disease tolerance of wheat powdery mildew of wheat varieties in Hebei province // Detection and Control Technology of Wheat Powdery Mildew, Beijing: China Agro-technological Extension Association, 2000: 283-285
- [32] 王振花, 刘伟, 徐志, 范洁茹, 彭云良, 周益林. 50 个小麦生产及后备品种(系)的抗白粉病基因推导. 植物保护, 2017, 43(6): 152-158
Wang Z H, Liu W, Xu Z, Fan J R, Peng Y L, Zhou Y L. Postulation of wheat powdery mildew resistance genes in 50 wheat cultivars (lines). Plant Protection, 2017, 43(6): 152-158
- [33] 王振花, 刘伟, 高海峰, 范洁茹, 周益林. 新疆小麦白粉病菌群体的毒性监测和分析. 新疆农业科学, 2017, 54(10): 1903-1910
Wang Z H, Liu W, Gao H F, Fan J R, Zhou Y L. Monitoring and analysis of virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Xinjiang. Xinjiang Agricultural Sciences, 2017, 54(10): 1903-1910
- [34] 司权民, 张新心, 段霞渝, 盛宝钦. 小麦白粉病菌生理小种鉴定. 中国农业科学, 1987, 20(5): 64-70
Si Q M, Zhang X X, Duan X Y, Sheng B Q. Identification of physiologic race of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. Scientia Agricultura Sinica, 1987, 20(5): 64-70
- [35] 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. 泰安: 山东农业大学, 2008: 82
Hao Y F. Location of wheat powdery mildew resistance genes with molecular marker and marker-assisted selection. Taian: Shandong Agricultural University, 2008: 82
- [36] Qiu Y C, Sun X L, Zhou R H, Kong X Y, Zhang S S, Jia J Z. Identification of microsatellite markers linked to powdery mildew resistance gene *Pm2* in wheat. Cereal Research Communications, 2006, 34: 1267-1273
- [37] Hurni S, Brunner S, Buchmann G, Herren G, Jordan T, Krukowski P, Wicker T, Yahiaoui N, Mago R, Keller B. Rye *Pm8* and wheat *Pm3* are orthologous genes and show evolutionary conservation of resistance function against powdery mildew. The Plant Journal for Cell and Molecular Biology, 2013, 76(6): 957-969
- [38] Song W, Xie C J, Du J K, Xie H, Liu Q, Ni Z F, Yang T, Sun Q X, Liu Z Y. A "one-molecular-for-two-genes" approach for efficient molecular discrimination of *Pm12* and *Pm21* conferring resistance to powdery mildew in wheat. Molecular Breeding, 2009, 23: 357-363
- [39] Huang X Q, Hsam S L K, Zeller F J, Wenzel G, Mohler V. Molecular mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm24* and marker validation for molecular breeding. Theoretical and Applied Genetics. 2000, 101: 407-414
- [40] Miranda L M, Murphy J P, Marshall D, Cowger C, Leath S. Chromosomal location of *Pm35*, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2007, 14(8): 1451-1456
- [41] 刘汉良. 山东省近 10 年小麦育成品种的产量与分析. 泰安: 山东农业大学, 2001: 23
Liu H L. The yield of wheat varieties bred and analysis in recent 10 years in Shandong province. Taian: Shandong Agricultural University, 2001: 23
- [42] 高胜国. 河北省小麦品种抗白粉病鉴定和利用. 华北农学报, 1996, 11(3): 133-136
Gao S G. Identification and application of wheat varieties resistance to powdery mildew in Hebei province. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1996, 11(3): 133-136
- [43] 汪华, 杨立军, 向礼波, 危金芬, 曾凡松, 史文琦, 喻大昭. 408 份小麦品种(系)白粉病抗性的评价. 麦类作物学报, 2011, 31(3): 544-548
Wang H, Yang L J, Xiang L B, Wei J F, Zeng F S, Shi W Q, Yu D Z. Evaluation of powdery mildew resistance of 408 wheat cultivars (lines). Journal of Triticeae Crops, 2011, 31(3): 544-548
- [44] 王掌军, 刘妍, 王姣, 付青青, 刘凤楼, 张双喜, 张文杰, 张晓岗, 刘生祥. 小麦种质资源农艺性状遗传分析及白粉病抗性

- 鉴定. 西南农业学报, 2018, 31(7): 1338-1348
Wang Z J, Liu Y, Wang J, Fu Q Q, Liu F L, Zhang S X, Zhang W J, Zhang X G, Liu S X. Genetic analysis on agronomic traits and identification of powdery mildew resistance of wheat germplasm resources. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2018, 31(7): 1338-1348
- [45] 刘文林, 张宏纪, 孙岩, 刘东军, 杨淑萍, 张睿, 孟庆林. 建国以来黑龙江省春小麦抗白粉病基因检测及其组成分析. 核农学报, 2019, 33(1): 39-47
Liu W L, Zhang H J, Sun Y, Liu D J, Yang S P, Zhang R, Meng Q L. Detection and composition analysis of powdery mildew resistance genes in Heilongjiang spring wheat cultivars since the founding of new China. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(1): 39-47
- [46] 赵紫慧, 黄江, 陆鸣, 王晓鸣, 吴龙飞, 武小菲, 赵鑫, 李洪杰. 山东省和河北省小麦白粉菌毒性与遗传多样性分析. 作物学报, 2013, 39(8): 1377-1385
Zhao Z H, Huang J, Lu M, Wang X M, Wu L F, Wu X F, Zhao X, Li H J. Virulence and genetic diversity of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* collected from Shandong and Hebei provinces. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(8): 1377-1385
- [47] 段霞瑜, 周益林, 盛宝钦. 我国主要麦区小麦白粉菌毒性现状 // 植物保护 21 世纪展望会议论文集. 北京: 中国植物保护学会, 1998: 246-249
Duan X Y, Zhou Y L, Sheng B Q. Current status of wheat powdery mildew toxicity in major wheat growing areas in China// Prospect of Plant Protection in 21st Century. Beijing: China Society of Plant Protection, 1998: 246-249
- [48] 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. 北京: 中国农业科学院, 2013: 22-23
Xu Z. Population genetic structure of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* from major epidemic zones in China. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013: 22-23
- [49] 高胜国. 河北省小麦白粉菌群毒性基因研究. 华北农学报, 1997, 12(4): 90-93
Gao S G. A study on virulence genes of wheat *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* population in Hebei province. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1997, 12(4): 90-93
- [50] 高安礼, 何华纲, 陈全战, 张守忠, 陈佩度. 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
Gao A L, He H G, Chen Q Z, Zhang S Z, Chen P D. Pyramiding wheat powdery mildew resistance genes *Pm2*, *Pm4a* and *Pm21* by molecular marker-assisted selection. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(11): 1400-1405
- [51] 付冬梅. 小麦抗白粉病基因的分子标记检测及抗性评价. 成都: 四川农业大学, 2013: 18
Fu D M. Molecular detection of resistance genes and reactions of the wheat cultivars to powdery mildew. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2013: 18
- [52] 肖明纲. 中国小麦地方品种抗白粉病新基因的发现. 北京: 中国农业科学院, 2013: 15
Xiao M G. Identification of the genes conferring resistance to powdery mildew in the Chinese wheat landraces. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013: 15
- [53] 董娜, 李淦, 张亚娟, 任翠翠, 茹振钢. 354 份小麦种质中抗白粉病基因 *Pm21* 和 *Pm13* 的分布研究. 植物保护, 2015, 41(5): 164-168
Dong N, Li G, Zhang Y J, Ren C C, Ru Z G. Distribution of powdery mildew resistant genes *Pm21* and *Pm13* in 354 wheat germplasm. Plant Protection, 2015, 41(5): 164-168
- [54] 杨立军, 曾凡松, 龚双军, 史文琦, 张学江, 汪华, 向礼波, 喻大昭. 68 个主推小麦品种的白粉病抗性分析及基因推导. 中国农业科学, 2013, 46(16): 3354-3368
Yang L J, Zeng F S, Gong S J, Shi W Q, Zhang X J, Wang H, Xiang L B, Yu D Z. Evaluation of resistance to powdery mildew in 68 Chinese major wheat cultivars and postulation of their resistance genes. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(16): 3354-3368
- [55] 马朋涛, 张宏霞, 许红星, 许云峰, 曹燕威, 张晓天, 安调过. 小麦品种婴泊 700 广谱抗白粉病新基因分子鉴定 // 第六届全国小麦基因组学及分子育种大会. 北京: 中国作物学会, 2015: 114
Ma P T, Zhang H X, Xu H X, Xu Y F, Cao Y W, Zhang X T, An T G. Molecular identification of new genes resistant to powdery mildew in wheat variety Yingbo 700// The 6th National Conference on Wheat Genomics and Molecular Breeding. Beijing: The Crop Science Society of China, 2015: 114
- [56] Huang J, Zhao Z H, Song F J, Wang X M, Xu H X, Huang Y, An D G, Li H J. Molecular detection of a gene effective against powdery mildew in the wheat cultivar Liangxing 66. Molecular Breeding, 2012, 30: 1737-1745
- [57] Wu P P, Hu J H, Zou J W, Qiu D, Qu Y F, Li Y H, Zhang H J, Yang L, Liu H W, Zhou Y, Zhang Z J, Li J T, Liu Z Y, Li H J. Fine mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm52* using comparative genomics analysis and the Chinese Spring reference genomic sequence. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(5): 1451-1461
- [58] 贾奥琳. 小麦骨干亲本周 8425B 白粉病成株抗性 QTL 定位. 北京: 中国农业科学院, 2018: 4-5
Jia A L. QTL mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese bread wheat founder parent Zhou 8425B. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018: 4-5
- [59] 刘静. 小麦及其供体种抗病序列分离与标记开发. 太原: 山西大学, 2017: 8
Liu J. Isolation and marker development of resistance sequences in wheat and its donor. Taiyuan: Shanxi University, 2017: 8
- [60] 雷秀玉, 杜金友, 孙果忠. 小麦品种(系)的白粉病抗性鉴定及分子标记的实用性评价. 麦类作物学报, 2015, 35(1): 37-44
Lei X Y, Du J Y, Sun G Z. Identification of powdery mildew resistance of wheat cultivars (lines) and practicability of related molecular markers. Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(1): 37-44
- [61] 欧阳姝虹. 野生二粒小麦抗白粉病基因 *MIWI72* 的精细定位和粗山羊草 3DS 染色体臂测序. 北京: 中国农业大学, 2014: 5-6
Ou Yang S H. Fine mapping of powdery mildew resistance gene *MIWI72* derived from wild emmer and sequencing the 3DS chromosome arm of *Aegilops tauschii*. Beijing: China Agricultural University, 2014: 5-6