

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2015.01172

## 河南小麦新育成品种(系)白粉病抗性鉴定与分子标记检测

曹廷杰<sup>1,2</sup> 陈永兴<sup>1</sup> 李丹<sup>1</sup> 张艳<sup>1</sup> 王西成<sup>2</sup> 赵虹<sup>2</sup> 刘志勇<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 中国农业大学植物遗传育种系, 北京 100193; <sup>2</sup> 河南省农业科学院小麦研究所, 河南郑州 450002

**摘要:** 利用华北地区流行的白粉菌菌株 E09 和 E20, 分别对河南省小麦新品种(系)区域和预备试验参试材料 908 份(2009—2013 年度)和 412 份(2009—2012 年度)进行苗期白粉病抗性鉴定, 同时利用与 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm8* 和 *Pm21* 基因连锁的分子标记检测相关抗病基因的分布。结果显示, 抗 E09 的材料占 21.9% (199/908), 抗 E20 的材料占 9.5% (39/412), 同时抗 E09 和 E20 的材料仅占 3.6% (15/412)。在 908 份供试材料中, 580 份含有 1BL/1RS, 占 63.9%, 含 *Pm8* 或新的 1RS 来源抗白粉病基因; 另有 2 份材料含 6AL/6VS 来源广谱抗白粉病基因 *Pm21*, 8 份可能携带 *Pm2*, 2 份可能含有 *Pm4a*; 有 6 份材料可能含有多个抗白粉病基因。表明河南省近年育成的小麦新品种(系)依然含有对我国白粉菌系有效的抗白粉病基因, 但抗源遗传基础较窄, 部分已经或正在丧失抗性, 应加快引进和利用新的多样化抗病基因资源。

**关键词:** 小麦品种; 抗白粉病基因; 分子标记; 抗性鉴定

## Identification and Molecular Detection of Powdery Mildew Resistance of New Bred Wheat Varieties (Lines) in Henan Province, China

CAO Ting-Jie<sup>1,2</sup>, CHEN Yong-Xing<sup>1</sup>, LI Dan<sup>1</sup>, ZHANG Yan<sup>1</sup>, WANG Xi-Cheng<sup>2</sup>, ZHAO Hong<sup>2</sup>, and LIU Zhi-Yong<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Department of Plant Genetics & Breeding, China Agricultural University, Beijing 100193, China; <sup>2</sup> Wheat Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China

**Abstract:** The powdery mildew resistance of 809 (2009–2013) and 412 (2009–2012) new bred wheat varieties (lines) from Henan provincial regional trials was tested using *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (*Bgt*) isolates E09 and E20, respectively. Molecular markers linked to powdery mildew resistance genes *Pm2*, *Pm4a*, *Pm8*, and *Pm21* were used to detect the presence of the individual resistance gene. Among the 908 varieties (lines) inoculated by E09, 199 (21.9%) exhibited resistance. Among the 412 varieties (lines) inoculated by E20, 39 (9.5%) exhibited resistance. Only 15 (3.6%) varieties (lines) showed resistance to both E09 and E20. The 1RS chromatin was detected in 580 out of 908 (63.9%) varieties (lines), indicating the common use of *Pm8* or newly developed 1BL/1RS translocation lines in wheat breeding program. Two varieties carried the broad spectrum powdery mildew resistance gene *Pm21* originating from 6AL/6VS translocation. Eight and two lines might contain the *Pm2* and *Pm4a* loci, respectively. Six varieties (lines) seemed to carry at least two powdery mildew resistance genes. Our results indicated that the newly developed wheat varieties (lines) in Henan province are important powdery mildew resistance resources. However, the common use of 1BL/1RS translocations and a few powdery mildew resistance genes has revealed a very narrow genetic diversity of the resistant resource. It is very urgent to introduce new diversified and broad spectrum powdery mildew resistance genes into the commercial wheat breeding program.

**Keywords:** Wheat variety; Resistance gene to powdery mildew; Molecular markers; Resistance identification

小麦在中国是仅次于水稻和玉米的第三大粮食作物。河南省位于我国冬小麦主产地黄淮平原区, 是我国小麦的最适生态区, 小麦播种面积和总产量

均居全国首位, 河南省小麦生产对全国粮食生产和国家粮食安全起着重要作用。

由 *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* 引起的小麦白

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2011CB100104)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 刘志勇, E-mail: zhiyongliu@cau.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: caotingjie893@163.com

Received(收稿日期): 2015-02-04; Accepted(接受日期): 2015-04-02; Published online(网络出版日期): 2015-05-15.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20150515.1542.004.html>

粉病是一种世界性的小麦真菌病害, 造成的产量损失可达 5%~34%<sup>[1]</sup>。1927 年, 首先在我国江苏省发现小麦白粉病, 其后逐渐扩展到西南各省和部分沿海地区。20 世纪 70 年代以后, 由于耕作制度的改革和生产条件的改善, 尤其是种植密度的提高和水肥使用量的增加, 致使小麦白粉病不断扩展蔓延北移, 而且发病程度不断加重, 河南省也成为小麦白粉病的重发区<sup>[2]</sup>。特别是近年来, 由于矮秆品种、半矮秆品种的大面积种植以及主栽品种的抗源单一化和白粉病菌系的变化等原因, 小麦白粉病危害日趋严重, 目前已成为河南省小麦生产上急待解决的重大灾害性问题之一。喷施农药虽然可以起到一定的防治效果, 但增加成本且污染环境, 而选育和利用抗病品种是防治小麦白粉病最经济、有效和环境安全的方法。然而, 小麦白粉病菌具有高度的变异性, 品种抗性容易被新的毒性突变体克服而导致抗性丧失和病害流行<sup>[3]</sup>。因此, 不断发掘新的抗病基因并应用于抗病品种培育, 才可以持续有效地控制小麦白粉病的危害。

自 1969 年 Sears 和 Briggles<sup>[4]</sup>将抗白粉病基因 *Pm1* 定位在 7AL 染色体上以来, 迄今已在小麦基因组 49 个位点(*Pm1*~*Pm53*)发掘出正式命名的 60 多个主效抗白粉病基因<sup>[5-6]</sup>, 但这些抗病基因主要来源于小麦的近缘种属, 绝大多数抗白粉病基因由于与不良性状紧密连锁或者抗性已经丧失, 未能在育种中直接利用。从抗病基因利用角度来看, 来自小麦品种中的抗病基因是育种家的首选, 因为其具有优良的遗传背景, 更容易直接在育种和生产上得到应用。因此, 发掘和鉴定普通小麦品种中的抗白粉病基因, 对抗病育种具有重要意义。

分子标记已经广泛应用于抗病基因的检测。利用 RFLP 技术, *Pm1* 首次被定位在 *Xwhs178* 附近<sup>[7]</sup>, 此后陆续报道了 30 多个抗白粉病基因的共分离或紧密连锁分子标记。Morris 等<sup>[8]</sup>研究表明位于 5D 染色体上的标记 *Xcfd81* 与 *Pm2* 连锁, 遗传距离为 2.0 cM; Hartl 等<sup>[7]</sup>将 *Pm2* 定位在标记位点 *Xwhs295* 附近 (2.7±2.6 cM)。Ma 等<sup>[9]</sup>通过建立 *Pm2* 和 *Pm4* 的 RFLP 标记发现, *Pm2* 与 *Xbcd1871* 相距 3.5 cM, *Pm4a* 两侧分别与 *Xbcd1231-2A(1)* 和 *Xbcd292-2A* 连锁, 遗传距离均为 3.5 cM; 之后又发现位于 2A 染色体的标记位点 *Xgwm356* 与 *Pm4a* 相距 2.0 cM<sup>[12]</sup>。Qi 等<sup>[10]</sup>报道标记 OPH17<sub>1900</sub> 与 *Pm21* 共分离; Liu 等<sup>[11]</sup>进一步将 OPH17<sub>1900</sub> 转化为可靠的 SCAR<sub>1400</sub> 和 SCAR<sub>1265</sub>。这

些标记的开发为检测育种材料中的对应抗白粉病基因提供了极大的便利。

本研究通过对河南省 2009—2013 年度育成的 908 个小麦新品种(系)进行白粉菌苗期接种鉴定, 了解其抗性表现; 同时利用与已知抗白粉病基因连锁的分子标记检测抗白粉病基因, 并对这些品种(系)的抗白粉病基因遗传基础进行分析, 为河南省小麦抗白粉病新品种的选育提供材料和技术支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料及其来源

908 份材料是来自 2009—2013 年度参加河南省区域试验和预备试验的小麦新品种(系), 分别由参试单位提供, 感病对照品种为薛早。用于接种鉴定的病原菌为华北地区流行的小麦白粉病菌系 E09 和 E20, 由中国农业科学院植物保护研究所周益林研究员惠赠。本试验用 E09 鉴定了全部 908 份材料, 用 E20 鉴定了 2009—2012 年度的 412 份材料。

### 1.2 白粉病菌苗期抗性鉴定

在中国农业大学小麦遗传育种温室进行人工接种鉴定, 首先用感病品种薛早大量繁殖白粉菌, 用其成熟孢子作为接种体。将小麦种子穴播于塑料培养盘中, 每穴一个品种(系), 约 20 粒, 每盘种植一穴薛早作为感病对照。在温室中培养至一叶一心, 将已充分发病的薛早繁菌盆置于待鉴定幼苗培养盘的四周, 定期用掸子扫动。待幼苗长到二叶一心(接种 15 d 左右), 感病对照充分发病时第一次记载抗病性, 3 d 后复查一次。参照吴全安<sup>[13]</sup>的方法, 将寄主侵染型(IT)分为 6 种类型, 分别是免疫(IT=0)、过敏性坏死(IT=0<sub>1</sub>)、高抗(IT=1)、中抗(IT=2)、中感(IT=3)和高感(IT=4)。

### 1.3 抗病基因的分子标记检测

二叶一心时, 取健康叶片按 CTAB 法<sup>[14]</sup>提取基因组 DNA。用于检测 1BL/1RS 易位、*Pm2*、*Pm4a* 和 *Pm21* 基因的分子标记信息见表 1。在 Applied Biosystems GeneAmp PCR System 9700 上进行扩增反应。反应体系为 10 μL, 含有 1 μL 10×buffer, 1 μL MgCl<sub>2</sub> (15 mmol L<sup>-1</sup>), 0.2 μL dNTP Mixture (10 mmol L<sup>-1</sup>), 1 μL 引物(2 μmol L<sup>-1</sup>), 0.1 μL Taq DNA 聚合酶 (5 U μL<sup>-1</sup>), 2 μL 基因组 DNA (20 ng μL<sup>-1</sup>), 4.7 μL 去离子水。扩增程序为 94 5 min; 94 45 s, 退火 45 s, 72 1.5 min, 35 个循环; 最后 72 延伸 10 min。PCR 产物在 4℃ 保存。*Xcfd81*、*Xgwm356* 和 *Xcau127*

表1 用于抗白粉病基因检测的分子标记  
Table 1 Molecular markers used for detecting powdery mildew resistance genes

基因 Gene	分子标记 Marker	引物序列 Primer sequence (5'-3')	退火温度 Annealing temperature (°C)	预期产物大小 Product size (bp)	参考文献 Reference
1BL/1RS ( <i>Pm8</i> )	AF1	GGAGACATCATGAAACATTTG	55	1500	Liu et al. [15]
	AF4	CTGTTGTTGGGCAGAAAG			
<i>Pm2</i>	<i>Xcfd81</i>	F: TATCCCCAATCCCCTCTTTC R: GTCAATTGTGGCTTGTCCCT	58	260	Qiu et al. [16]
<i>Pm4a</i>	<i>Xgwm356</i>	F: AGCGTCTTGGGAATTAGAGA R: CCAATCAGCCTGCAACAAC	56	170	Ma et al. [12]
<i>Pm21</i>	<i>Xcau127</i>	F: TAGAGCAATCCAACCTCACGC R: AAGGGACTGACCCATCAGC	55	147	Song et al. [17]

扩增产物经 8%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测。  
AF1/AF4 扩增产物通过 1%琼脂糖凝胶电泳检测。

## 2 结果与分析

### 2.1 河南小麦新品种(系)对白粉病菌系的苗期抗性反应

在 E09 鉴定的 908 份材料中, 有 199 份表现抗病(21.9%), 其中 112 份免疫, 56 份高抗, 31 份中抗; 另有 682 份材料表现感病, 包括 129 份中感和 553 份高感; 还有 27 份材料表现抗感分离(表 2)。这表明河南省近年育成的小麦新品种对 E09 抗性水平整体偏低, 并呈逐年降低的趋势, 以 2011—2012 年度品种抗性比率最低, 2012—2013 年度稍有提高(表 2)。弱春性小麦新品种对 E09 的抗性频率均高于半冬性品种(表 2)。

E20 接种鉴定结果表明, 39 份材料表现抗病(9.5%), 其中 6 份免疫, 9 份过敏性坏死, 14 份高抗, 10 份中抗。在 2009—2010 年度鉴定的 38 个弱春性材料中, 仅有 1 份对 E20 菌株表现抗病; 在 2011—2012 年度鉴定的 33 个半冬性小麦新品种(系)中, 也只有 1 份表现抗病(表 2), 说明河南省现阶段育成的小麦新品种(系)抗白粉病菌系 E20 的非常少。2009—2010、2010—2011 和 2011—2012 年度抗 E20 的品种频率分别为 6.4%、11.0%和 5.8%。

共鉴定出 15 份材料(国麦 301、锦麦 8 号、郑农 01059、郑麦 00314、温麦 988、兰诱 1 号、偃毫 197、濮科麦 9 号、大路 8 号、春丰 0021、优抗 6 号、智超 2 号、泰麦 621、乐麦 598 和郑麦 108)同时对 E09 和 E20 表现抗性, 抗病频率仅 3.6%。

### 2.2 河南小麦新品种(系)抗白粉病基因分子标记检测及其抗性分析

#### 2.2.1 1BL/1RS 的分子标记检测及抗性分析

用黑麦染色质特异引物 AF1/AF4, 从 908 份小麦材料中发现 580 份(63.9%)能扩增出 1.4 kb 的特异 DNA 片段(图 1), 表明在新育成的小麦品种(系)中 1BL/1RS 易位系仍然在大量应用, 且以 2009—2010 年度的频率(74.4%)最高, 2012—2013 年度的频率(53.2%)最低(图 2)。含有 1BL/1RS 易位的材料中, 77.1% (447/580)对 E09 表现感病, 推测这 447 个品种(系)携带的 1BL/1RS 是来源于洛夫林等品种的 *Pm8* 基因; 另有 133 份材料对 E09 菌系表现抗病或抗感分离, 包括 51 份对 E20 菌系也表现抗病或抗感分离的材料, 推测这些品种(系)可能含有不同于 *Pm8* 的新 1BL/1RS 易位或其他抗白粉病基因。

#### 2.2.2 抗白粉病基因 *Pm2* 分子标记检测及抗性分析

利用与抗白粉病基因 *Pm2* 紧密连锁的分子标记 *Xcfd81* 对 908 份材料进行了检测, 在其中 8 份(遂民 081、农大 1108、郑麦 117、中麦 61、德麦 1201、郑麦 129、偃展 03114 和天宝 2018)中扩增出 *Pm2* 连锁的特异条带(图 3), 表明这些品种(系)可能含有 *Pm2* 基因。接种鉴定结果证实它们对 E09 均表现抗性, 但都不抗 E20。

为明确这些品种(系)中是否确实含有 *Pm2* 基因, 以本实验室育成的新品种农大 1108 进行了抗病性遗传分析和分子标记验证。利用 E09 接种, 农大 1108 与感白粉病品系 9R597 的 F<sub>2</sub> 代群体分离出 105 个抗病单株和 48 个感病单株, 符合显性单基因 3:1 的遗传模式( $\chi^2=2.98, P>0.05$ ); 对其中部分 F<sub>3</sub> 代家系进行抗性鉴定, 有 32 个家系纯合抗病, 60 个家系抗感分离, 28 个家系纯合感病, 符合显性单基因 1:2:1 的遗传模式( $\chi^2=0.68, P>0.05$ )。通过分子标记筛选, 找到与农大 1108 中抗白粉病基因 *MIND1108* 连锁的 SSR 标记 *Xcfd81* 及 SCAR 标记 SCAR203 和 SCAR112, 最终将目标抗病基因定位在 5DS 染色体

表 2 河南小麦新品种(系)对白粉病菌系 E09 和 E20 的苗期抗性反应  
Table 2 Seedling reactions of Henan wheat varieties (lines) to *Bgt* isolates E09 and E20

组别 Group	E09					E20				
	R	S	H	总数 Total	抗病率 R ratio (%)	R	S	H	总数 Total	抗病率 R ratio (%)
2009–2010										
春水组 Spring type	12	26	0	38	31.6	1	26	11	38	2.6
冬水组 Winter type	12	25	3	40	30.0	4	29	7	40	10.0
小计 Total	24	51	3	78	30.8	5	55	18	78	6.4
2010–2011										
春水组 Spring type	30	64	3	97	30.9	21	67	9	97	21.6
冬水组 Winter type	43	134	8	185	23.2	10	156	19	185	5.4
小计 Total	73	198	11	282	25.9	31	223	28	282	11.0
2011–2012										
春水组 Spring type	14	63	1	78	17.9	2	15	2	19	10.5
冬水组 Winter type	26	158	4	188	13.8	1	30	2	33	3.0
小计 Total	40	221	5	266	15.0	3	45	4	52	5.8
2012–2013										
春水组 Spring type	23	51	3	77	29.9	—	—	—	—	—
冬水组 Winter type	39	161	5	205	19.0	—	—	—	—	—
小计 Total	63	208	11	282	22.3	—	—	—	—	—

接种鉴定结果分为抗病(R, IT 介于 0~2 之间)、感病(S, IT 为 3 或 4)和分离(H) 3 种类型。表中数据为各类型品种数和抗病品种的百分率。

The result of inoculation and identification was classified into resistant (R, IT between 0 and 2), susceptible (S, IT 3 or 4), and segregated (R+S) types. Data are the number of varieties for each type and the percentage of resistant varieties.

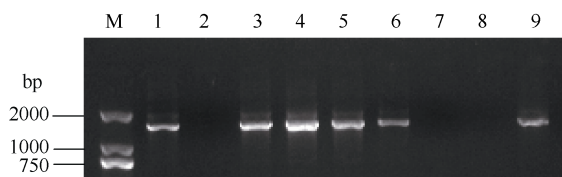


图 1 利用 AF1/AF4 引物组合检测 1BL/1RS 易位结果  
Fig. 1 1BL/1RS translocation detected by primer pairs AF1/AF4

M: DNA ladder; 1: 农大 1108; 2: 偃展 03114; 3: 中麦 61; 4: 郑麦 103; 5: 郑麦 117; 6: 天民 198; 7: 郑麦 00314; 8: 国麦 301; 9: 温麦 988。

M: DNA ladder; 1: Nongda 1108; 2: Yanzhan 03114; 3: Zhongmai 61; 4: Zhengmai 103; 5: Zhengmai 117; 6: Tianmin 198; 7: Zhengmai 00314; 8: Guomai 301; 9: Wenmai 988.

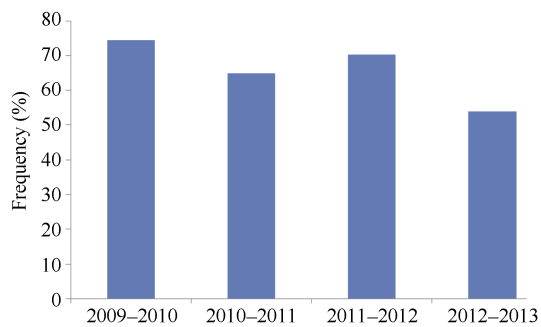


图 2 不同年份小麦新品系 1BL/1RS 易位出现频率  
Fig. 2 Frequency of 1BL/1RS translocation in wheat lines in different years

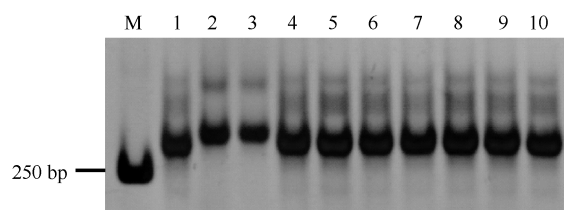


图 3 利用 SSR 标记 Xcfd81 检测抗白粉病基因 Pm2  
Fig. 3 Powdery mildew resistance gene Pm2 detected by SSR marker Xcfd81

M: DNA ladder; 1: 农大 1108; 2: 9R597; 3: 石 4185; 4: 遂民 081; 5: 中麦 61; 6: 郑麦 129; 7: 郑麦 117; 8: 德麦 1201; 9: 天宝 2018; 10: 偃展 03114。

M: DNA ladder; 1: Nongda 1108; 2: 9R597; 3: Shi 4185; 4: Suimin 081; 5: Zhongmai 61; 6: Zhengmai 129; 7: Zhengmai 117; 8: Demai 1201; 9: Tianbao 2018; 10: Yanzhan 03114.

臂上(图 4), 位于 *Pm2* 所在遗传区间<sup>[18]</sup>。农大 1108 系谱中有来源于英国的小麦品种 Riband, 含有位于 5DS 染色体上的 *Pm2* 基因<sup>[5]</sup>, 因此推测农大 1108 中的抗白粉病基因很可能是 *Pm2*。

2.2.3 抗白粉病基因 *Pm4a* 分子标记检测及抗性分析 利用与 *Pm4a* 紧密连锁的分子标记 *Xgwm356* 进行 PCR 扩增分析, 以 Khapli (*Pm4a*)为阳性对照, 在 908 份材料中发现只有粮丰 998 和郑麦 103 扩增出与 *Pm4a* 连锁的特异条带(图 5)。分子标记分析结

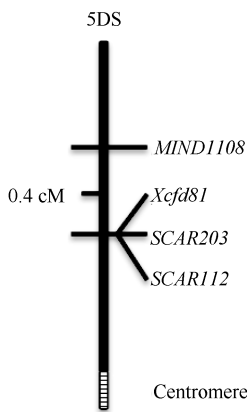


图 4 小麦品种农大 1108 抗白粉病基因分子标记图谱  
Fig. 4 Genetic linkage map of powdery mildew resistance gene in wheat variety Nongda 1108

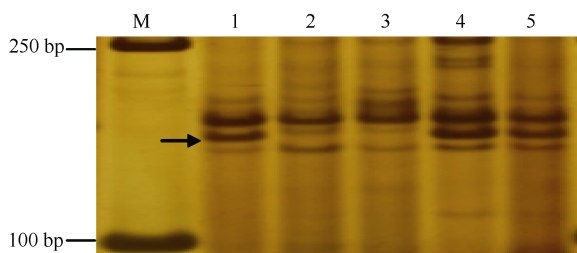


图 5 利用 SSR 标记 Xgwm356 检测抗白粉病基因 Pm4a  
Fig. 5 Powdery mildew resistance gene Pm4a detected by SSR marker Xgwm356

M: DNA ladder; 1: Khapli (*Pm4a*); 2: Armada (*Pm4b*); 3: 农大 1108; 4: 粮丰 998; 5: 郑麦 103。

M: DNA ladder; 1: Khapli (*Pm4a*); 2: Armada (*Pm4b*); 3: Nongda 1108; 4: Liangfeng 998; 5: Zhengmai 103.

果表明粮丰 998 和郑麦 103 可能含有 *Pm4a*, 但这 2 个品系对白粉菌 E09 和 E20 均表现感病。

2.2.4 抗白粉病基因 *Pm21* 分子标记检测及抗性分

析 利用与 *Pm21* 共分离的分子标记 *Xcau127* 对供试的 908 个材料进行检测, 以 92R149 (*Pm21*) 为阳性对照。在国麦 301 和石郑 816 中扩增出 *Pm21* 的特异标记条带(图 6), 推测这 2 个品种携带 *Pm21* 基因。接种鉴定结果表明, 国麦 301 对 E09 和 E20 都表现抗病, 而石郑 816 对 E09 和 E20 表现抗感分离。

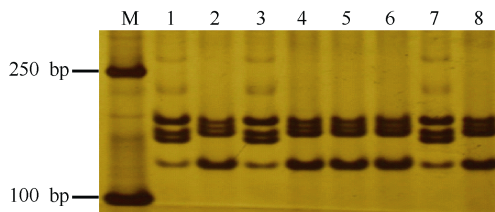


图 6 利用 SSR 标记 Xcau127 检测抗白粉病基因 Pm21  
Fig. 6 Powdery mildew resistance gene Pm21 detected by SSR marker Xcau127

M: DNA ladder; 1: 92R149 (*Pm21*); 2: 开麦 21; 3: 国麦 301; 4: 宝麦 6 号; 5: 俊达 98; 6: 安 05-28; 7: 石郑 816; 8: W369。

M: DNA ladder; 1: 92R149 (*Pm21*); 2: Kaimai 21; 3: Guomai 301; 4: Baomai 6; 5: Junda 98; 6: An 05-28; 7: Shizheng 816; 8: W 369.

2.2.5 聚合多个抗白粉病基因的小麦品种(系)

供试材料中部分品种(系)含有多个抗白粉病基因。遂民 081、农大 1108、中麦 61、郑麦 117 除了可能含有 *Pm2* 以外, 还含有 1BL/1RS, 这些品种(系)对 E09 均具有抗性, 但抗病性可能来源于 *Pm2*, 1BL/1RS 上的抗白粉病基因 *Pm8* 已经丧失抗性; 郑麦 103 除含有 1BL/1RS 外还可能含有 *Pm4a*, 但对白粉菌 E09 和 E20 均表现感病; 石郑 816 可能含有 1BL/1RS 和 *Pm21*, 对 E09 和 E20 均表现抗感分离, 表明在 *Pm21* 位点仍然存在分离(表 3)。

表 3 部分可能含有多个抗白粉病基因的小麦品系  
Table 3 Partial wheat varieties containing several powdery mildew resistance genes

品种 Variety	系谱 Pedigree	<i>Pm2</i>	<i>Pm4a</i>	<i>Pm21</i>	1BL/1RS	抗性 Resistance	
						E09	E20
遂民 081 Suimin 081	温 2540/豫麦 29 Wen 2540/Yumai 29	+	-	-	+	R	S
中麦 61 Zhongmai 61	(藁 8901/劳改大青芒)F <sub>1</sub> /豫麦 49 (Gao 8901/Laogaidaqingmang) F <sub>1</sub> /Yumai 49	+	-	-	+	R	S
农大 1108 Nongda 1108	5108/Riband//温麦 6 号/3/4*周麦 13 5108/Riband//Wenmai 6/3/4*Zhoumai 13	+	-	-	+	R	S
郑麦 103 Zhengmai 103	周 13/D8904-7-1//郑 004 Zhoumai 13/D8904-7-1//Zheng 004	-	+	-	+	S	S
石郑 816 Shizheng 816	石 03-4391/石 03-5074 Shi 03-4391/Shi 03-5074	-	-	+	+	H	H
郑麦 117 Zhengmai 117	矮抗 58/良星 99 Aikang 58/Liangxing 99	+	-	-	+	R	R

+和-分别表示基因或易位系存在和不存在; R, S, H 分别表示抗病、感病和抗性分离。

+ and - represent presence and absence of target genes or 1BL/1RS translocation. R, S, and H represent resistance, susceptibility, and resistance segregation, respectively.

### 3 讨论

近年来,我国小麦白粉病的发生呈加重趋势。据全国农业技术推广服务中心植物病虫情报统计(<http://www.natesc.gov.cn/>),2013和2014连续两年全国小麦白粉病发生面积均在666.7万公顷以上,其中河南沿黄稻茬麦区和中北部高产区、江苏沿海和沿江麦区偏重发生,造成不同程度的经济损失。对我国不同麦区不同年代小麦品种及种质材料的抗白粉病鉴定结果表明,我国近年育成的品种及保存的种质材料抗病性现状不容乐观,抗性较好的品种和种质材料数量较少,特别是黄淮麦区的抗病品种的频率更低,应引起高度重视<sup>[19-23]</sup>。本研究利用小麦白粉病菌系E09和E20对河南省2009—2013年度区试小麦新品种(系)进行了苗期抗病性鉴定,发现这些新育成品种(系)对华北地区流行白粉病菌系E09的抗性频率在20%左右;而抗毒性较强的E20的频率更低,仅有9.5%,在2009—2010年度38个弱春性和2011—2012年度33个半冬性品种(系)中,分别仅有1个抗E20。这说明近年河南省新育成小麦品种(系)对白粉病菌流行菌系的抗病频率呈下降趋势,鉴于这些鉴定材料中只有一部分能在未来几年审定后推广,所以预期生产上使用的抗白粉病品种的比例会较低。因此,引入多样化的抗白粉病基因,加强种质创新,是小麦高产多抗育种的迫切需求,亟待加强。尽管如此,目前仍然有一些抗性较好的新品种(系)可供育种选择(表4),这些材料都具有较好的农艺性状,可直接用于小麦育种。

小麦1BL/1RS易位系因携带抗白粉病基因*Pm8*、抗条锈病基因*Yr9*、抗叶锈病基因*Lr26*和抗秆锈病基因*Sr31*,为世界小麦育种广泛应用<sup>[5,24-26]</sup>,我国早期引入的1BL/1RS代表品种有洛夫林10号和高加索等<sup>[27]</sup>。尽管这些抗病基因已经丧失抗病性,但大量含有1BL/1RS易位的品种目前仍然在生产和育种中应用<sup>[28]</sup>。如,2004年报道1BL/1RS易位系在我国北部冬麦区、黄淮麦区、长江中下游麦区和西南麦区的分布频率分别为48.0%~54.0%、40.0%~50.4%、20.0%~6.9%和21.0%~34.6%<sup>[29]</sup>;2011年报道*Pm8*基因在参加国家区域试验的品种中占有相当高的比例,尤其是在黄淮南部和北部地区培育的品种中<sup>[19]</sup>。2006—2010年国家审定的75个小麦品种中1BL/1RS易位利用率仍然较高,以河北省和河南省育成的品种比率最高<sup>[30]</sup>。本研究利用黑麦染色质特异引物AF1/AF4检测河南省908个小麦新品种(系),

结果1BL/1RS易位系占参试品种的63.9%,比率高于以前的报道。值得注意的是,1BL/1RS易位系的比率已经从2009—2010年度的74.4%降到2012—2013年的53.2%,说明育种工作者已经开始有意识地减少利用1BL/1RS资源。本研究还发现,这些1BL/1RS易位系有较大一部分可能携带洛夫林10号等来源的*Pm8*基因,但部分品种(系)可能携带不同于原来*Pm8*基因的新1BL/1RS易位。

小麦抗白粉病基因*Pm2*来源于粗山羊草,定位于5DS染色体上,在我国部分地区和欧州中部对小麦白粉病菌优势菌系表现出良好的抗性<sup>[31-32]</sup>,但该基因在我国部分麦区已经开始失去抗性或者抗性降低<sup>[33-34]</sup>。本研究利用与*Pm2*基因连锁的分子标记*Xcfd81*对供试材料进行了分子检测和人工接种苗期抗病性鉴定,结果发现有8个小麦新品种(系)可能含有*Pm2*基因,均对白粉菌系E09表现抗病或免疫;对农大1108的抗性遗传分析和分子标记定位证实其可能含有*Pm2*基因;良星66可能含有*Pm2*基因或其等位基因,该品种对17个不同来源的白粉菌菌株均表现出较好的抗性<sup>[35]</sup>。这些事实表明*Pm2*或其等位基因在我国部分麦区依然抗性较好且比较稳定,在小麦抗白粉病育种仍有价值,应合理利用,发挥其抗病优势。

王俊美等<sup>[36]</sup>对已知小麦抗白粉病基因的抗性研究发现,在河南省已经出现了*Pm4a*基因的毒性菌系,而高安礼等<sup>[33]</sup>报道,虽然*Pm4a*已经失去抗性,但基因聚合体*Pm4a+Pm2*却表现出较好的抗性。此外,孟雅宁等<sup>[37]</sup>通过检测河北省保存的农艺性状较好的65份小麦遗传资源的抗白粉病基因,发现只有河农7069可能携带抗白粉病基因*Pm4a*,对白粉病具有较好的抗性。本研究利用与*Pm4a*紧密连锁的分子标记*Xgwm356*,在908个小麦品种(系)中只检测到2个品系可能含有*Pm4a*,均对白粉菌系E09和E20表现高感。由于不能单纯从分子标记检测确认其是否确实含有*Pm4a*基因,还需要做进一步的系谱追踪、遗传分析和分子标记定位。

来源于小麦-簇毛麦6AL/6VS染色体易位的抗白粉病基因*Pm21*是目前抗性最突出的抗白粉病基因之一,表现抗性强、抗谱广<sup>[38-39]</sup>,且已经在育种中得到应用,尤其在西南麦区小麦品种中的利用频率较高<sup>[40]</sup>。在黄淮麦区*Pm21*基因的频率还很低,仅有个别品种携带*Pm21*,如河北省的石麦15<sup>[19]</sup>,而在山东省227个育成品种和442个地方品种中未发现

表 4 部分对 E09 和 E20 具有较好抗性的小麦新品系抗病性鉴定和分子标记检测结果

Table 4 Molecular marker detections of powdery mildew resistance genes in new bred wheat lines and their reaction to Bgt isolates E09 and E20

品系 Line	反应型 Infection type		1BL/1RS	<i>Pm2</i>	<i>Pm4a</i>	<i>Pm21</i>
	E09	E20				
锦麦 8 号 Jinmai 8	0	1	-	-	-	-
郑农 01059 Zhengnong 01059	0	0;	+	-	-	-
天民 198 Tianmin 198	0	1, 4	+	-	-	-
长河 24 Changhe 24	0	1, 4	+	-	-	-
偃高 006 Yangao 006	0	2, 4	+	-	-	-
偃展 03114 Yanzhan 03114	0	3	-	+	-	-
郑麦 00314 Zhengmai 00314	0	2, 3	-	-	-	-
邓麦 38 Dengmai 38	0	2, 3	+	-	-	-
乐麦 598 Lemai 598	0	0	-	-	-	-
智超 2 号 Zhichao 2	0	0	-	-	-	-
郑品麦 7 号 Zhengpinmai 7	0	3	+	-	-	-
泰禾 621 Taihe 621	0	0	+	-	-	-
优抗 6 号 Youkang 6	0	1	-	-	-	-
偃毫 97 Yanbo 197	0	2	-	-	-	-
春丰 0021 Chunfeng 0021	0	2	+	-	-	-
郑麦 117 Zhengmai 117	2	2	+	+	-	-
濮科麦 9 号 Pukemai 9	0	2	+	-	-	-
兰诱 1 号 Lanyou 1	0	2	+	-	-	-
温麦 988 Wenmai 988	0	0;	+	-	-	-
郑育麦 518 Zhengyumai 518	0	0;, 4	+	-	-	-
天禾 5 号 Tianhe 5	0	2, 3	+	-	-	-
国安 368 Guo'an 368	0	2, 4	+	-	-	-
农大 1108 Nongda 1108	1	3	+	+	-	-
石郑 816 Shizheng 816	1, 4	0;, 4	+	-	-	+
洛麦 05095 Luomai 05095	1, 3	2, 3	+	-	-	-
中麦 61 Zhongmai 61	0;, 1	4	+	+	-	-
金麦 20 Jinmai 20	0	3	-	-	-	-
国麦 301 Guomai 301	0	0	-	-	-	+
郑麦 107 Zhengmai 107	0	3	+	-	-	-
大路 8 号 Dalu 8	0	2	+	-	-	-
泛麦 5098 Fanmai 5098	0	3	+	-	-	-
华夏 5515 Huaxia 5515	0	3	+	-	-	-
中园 68 Zhongyuan 68	0	3	+	-	-	-
偃高 03710 Yangao 03710	3	0;, 1	+	-	-	-

+和-分别表示基因或易位系存在和不存在。

+ and - indicate the presence and absence of target genes or 1BL/1RS translocation, respectively.

含有 *Pm21*<sup>[41]</sup>。本研究利用与 *Pm21* 共分离的分子标记 *Xcau127* 检测 908 个小麦品种(系), 只在国麦 301 和石郑 816 中扩增出目标带, 其中国麦 301 对白粉菌系 E09 和 E20 均表现免疫, 而石郑 816 表现为抗感分离。由于 *Pm21* 基因白粉病抗性突出, 而这些含有 *Pm21* 的新品种已经在黄淮麦区表现出良好的农

艺性状和产量特征, 预计很快就会成为重要的小麦育种亲本, 育出衍生新品系。但值得注意的是, 目前已经在西北春麦区的甘肃省<sup>[42]</sup>、长江中下游冬麦区的湖北省<sup>[43]</sup>、长江中上游冬麦区的四川省<sup>[44]</sup>、东北春麦区的黑龙江省和辽宁省<sup>[45]</sup>, 以及黄淮冬麦区的山西中南部<sup>[46]</sup>、河南省<sup>[47]</sup>、河北省<sup>[48]</sup>、陕西省<sup>[34]</sup>

等地区发现对 *Pm21* 具有毒性的菌株, 在亲本选配和育种中应加以注意, 以免重蹈 *Pm8* 基因的覆辙。

大面积种植含单个抗性基因的品种会对病原菌群体形成强大的选择压力, 加速新的毒性小种的产生和在群体中的频率增加, 从而克服抗病基因的抗性, 导致病害大流行。将多个主效抗病基因聚合到一个品种中, 将有助于拓宽品种的广谱抗性, 提高抗病品种的稳定性和持久性, 延长在生产上的使用寿命。研究表明, 聚合2个及以上抗病基因的品种(育种后代材料)与单个抗病基因相比抗病性均得到极大的改善<sup>[33,49-51]</sup>。在本研究中, 河南省小麦新品种(系)中存在抗病基因聚合现象, 如聚合 1BL/1RS 和 *Pm2* 的品种(系)农大 1108、中麦 61 和郑麦 117, 均对白粉菌系 E09 具有较好的抗病性。由于 1BL/1RS 易位携带的 *Pm8* 基因已经丧失抗性, 推断这些品种的抗性源自 *Pm2* 基因, 所以需要尽快引入新的抗白粉病基因。

分子标记是鉴定一个品种是否含有特定基因的高效手段之一, 且具有操作简单、低成本等优点。目前, 利用图位克隆技术仅获得了 *Pm3* 基因的功能标记, 可用于分子标记辅助选择, 然而大部分已知的 *Pm3* 位点等位基因都对我国白粉病菌系不具有抗性, 没有育种利用价值。与抗白粉病基因连锁的分子标记往往由于遗传背景的差异, 在不同的品种中还不能完全确认是否一定携带某个目的基因, 需要通过系谱追溯、遗传分析和连锁分析等予以佐证。除 *Pm8* 和 *Pm21* 等少数位于外源染色体上的抗病基因可以用染色质特异的分子标记准确追踪外, 其他抗白粉病基因还需要借助分子标记、遗传分析和系谱分析加以推断。

在检测的河南省小麦新品种(系)中, 还有一部分抗性较好的品种未能用上上述分子标记检测出含有 *Pm2*、*Pm4a*、*Pm8* 和 *Pm21* 基因, 推测其可能含有其他抗白粉病基因或由于遗传背景差异所致。高通量的分子标记技术为快速明确其含有的抗白粉病基因提供了新的途径, 有待进一步检测分析。

#### 4 结论

河南省近年来育成的小麦新品种(系)抗病频率偏低, 且呈现出逐年降低的趋势, 抗病基因遗传基础狭窄, 应在育种实践中尽快引进多样化的抗病基因资源, 聚合有效的抗病基因并加快种质创新进程, 避免抗病基因的单一化, 培育具有广谱和持久抗性的新品种。

#### References

- [1] Bennett F G A. Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in agriculture and breeding programmes. *Plant Pathol*, 1984, 33: 279-300
- [2] 何家泌, 宋玉立, 张忠山, 何文兰. 小麦白粉病及其防治. 河南农业科学, 1998, (1): 17-18  
He J B, Song Y L, Zhang Z S, He W L. Wheat powdery mildew and its prevention. *J Henan Agric Sci*, 1998, (1): 17-18 (in Chinese)
- [3] 段霞瑜, 盛宝钦, 周益林, 向齐君. 小麦白粉病菌生理小种的鉴定与病菌毒性的监测. 植物保护学报, 1998, 25: 31-36  
Duan X Y, Sheng B Q, Zhou Y L, Xiang Q J. Monitoring of virulence population of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. *Acta Phytophyl Sin*, 1998, 25: 31-36 (in Chinese with English abstract)
- [4] Sears E R, Briggie L W. Mapping gene *Pm1* for resistance to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* on chromosome 7A of wheat. *Crop Sci*, 1969, 9: 96-97
- [5] McIntosh R A, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J, Morris C, Appels R, Xia X C. Catalogue of gene symbols for wheat. Proceeding of the 12th International Wheat Genetics Symposium, 2013, Yokohama, Japan
- [6] McIntosh R A, Dubcovsky J, Rogers W J, Morris C, Appels R, Xia X C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2013-2014 supplement. 2014, Komugi-wheat genetic resources database. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/>
- [7] Hartl L, Weiss H, Stephan U, Zeller F J, Jahoor A. Molecular identification of powdery mildew resistance genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 601-606
- [8] Morris C F, Anderberg R J, Goldmark P J, Walker-Simmons M. Molecular cloning and expression of abscisic acid-response genes in embryos of dormant wheat seeds. *Plant Physiol*, 1991, 95: 814-821
- [9] Ma Z Q, Sorrells M E, Tanksley S D. RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes *Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, and *Pm4* in wheat. *Genome*, 1994, 37: 871-875
- [10] Qi L L, Cao M S, Chen P D, Li W, Liu D J. Identification, mapping, and application of polymorphic DNA associated with resistance gene *Pm21* of wheat. *Genome*, 1996, 39: 191-197
- [11] Liu Z Y, Sun Q X, Ni Z F, Yang T M. Development of SCAR markers linked to the *Pm21* gene conferring resistance to powdery mildew in common wheat. *Plant Breed*, 1999, 118: 215-219
- [12] Ma Z Q, Wei J B, Cheng S H. PCR-based markers for the powdery mildew resistance gene *Pm4a* in wheat. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 140-145
- [13] 吴全安. 粮食作物种质资源抗病虫鉴定方法. 北京: 中国农业出版社, 1991  
Wu Q A. Methods for Evaluating Pest Resistant Potentialities in Food Crop Germplasm Resources. Beijing: China Agriculture Press, 1991 (in Chinese)
- [14] Saghai-Marouf M A, Soliman K M, Jorgensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81: 8014-8018
- [15] 刘志勇, 孙其信, 姜岚, 张艳, 张树红, 倪中福, 陈希勇, 高建伟. 利用黑麦基因组特异 PCR 标记鉴别小麦 K 型雄性不育保持系. 农业生物技术学报, 1997, 5: 205-210



- Liu Z Y, Sun Q X, Jiang L, Zhang Y, Zhang S H, Ni Z F, Chen X Y, Gao J W. Detection of 1B/1R maintainers for CMS wheat of *Aegilops kotschyi* cytoplasm by rye genome specific DNA primers. *J Agric Biotechnol*, 1997, 5: 205–210 (in Chinese with English abstract)
- [16] 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 Res Commun*, 2006, 34: 1267–1273
- [17] Song W, Xie C J, Du J K, Xie H, Liu Q, Ni Z F, Yang T M, Sun Q X, Liu Z Y. A “one-marker-for-two-genes” approach for efficient molecular discrimination of *Pm12* and *Pm21* conferring resistance to powdery mildew in wheat. *Mol Breed*, 2009, 23: 357–363
- [18] 李丹, 袁成国, 吴海彬, 张栋, 梁永, 王振忠, 吴秋红, 陈永兴, 杨作民, 孙其信, 刘志勇. 普通小麦品种农大 399 抗白粉病基因 SSR 和 AFLP-SCAR 分子标记. *植物遗传资源学报*, 2013, 14: 101–106
- Li D, Yuan C G, Wu H B, Zhang D, Liang Y, Wang Z Z, Wu Q H, Chen Y X, Yang Z M, Sun Q X, Liu Z Y. SSR and AFLP-derived SCAR markers associated with the powdery mildew resistance gene in common wheat cultivar ND399. *J Plant Genetic Resour*, 2013, 14: 101–106 (in Chinese with English abstract)
- [19] 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: 943–954
- 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 Agron Sin*, 2011, 37: 943–954 (in Chinese with English abstract)
- [20] 张秋, 郭栋, 樊庆琦, 黄承彦, 贺明荣, 隋新霞. 山东省部分小麦种质成株期和苗期白粉病抗性鉴定. *山东农业科学*, 2012, (5): 86–88
- Zhang Q, Guo D, Fan Q Q, Huang C Y, He M R, Sui X X. Resistance identification of some wheat germplasms from Shandong province to powdery mildew at adult and seedling stages. *Shandong Agric Sci*, 2012, (5): 86–88 (in Chinese with English abstract)
- [21] 胡锐, 邢彩云, 吴营昌, 沙广乐, 李丽霞, 杨爱华. 11 个优质小麦品种对小麦白粉病抗性的初步鉴定. *河南农业科学*, 2011, (5): 108–110
- Hu R, Xing C Y, Wu Y C, Sha G L, Li L X, Yang A H. Primary identification of resistance of eleven high-quality wheat cultivars to wheat powdery mildew. *J Henan Agric Sci*, 2011, (5): 108–110 (in Chinese with English abstract)
- [22] 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, 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. *Sci Agric Sin*, 2013, 16: 3354–3368 (in Chinese with English abstract)
- [23] 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: 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). *J Triticeae Crops*, 2011, 31: 544–548 (in Chinese with English abstract)
- [24] Wieser H, Kieffer R, Lelley T. The influence of 1B/1R chromosome translocation on gluten protein composition and technological properties of bread wheat. *Sci Food Agric*, 2000, 80: 1640–1647
- [25] Miroslaw T, Jerzy C. Enhancing the resistance of Triticale by using genes from wheat and rye. *Theor Appl Genet*, 2004, 45: 283–295
- [26] Heun M, Friebe B. Introgression of powdery mildew resistance from rye into wheat. *Phytopathology*, 1990, 80: 242–245
- [27] 金善宝. 中国小麦品种及其系谱. 北京: 中国农业科学出版社, 1983
- Jin S B. Chinese Wheat Varieties and Their Pedigrees. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1983 (in Chinese)
- [28] 杨作民, 唐伯让, 沈克全. 小麦抗病育种的战略问题: 小麦对锈病、白粉病第二线抗源的建立和应用. *作物学报*, 1994, 20: 385–394
- Yang Z M, Tang B R, Shen K Q. Strategic of disease-resistance in wheat breeding-wheat rust, the establishment and application of the second line source resistance wheat rust and powdery mildew. *Acta Agron Sin*, 1994, 20: 385–394 (in Chinese with English abstract)
- [29] 周阳, 何中虎, 张改生, 夏兰琴, 陈新民, 高永超, 并赵斌, 于广军. 1BL/1RS 易位系在我国小麦育种中的应用. *作物学报*, 2004, 30: 531–535
- Zhou Y, He Z H, Zhang G S, Xia L Q, Chen X M, Gao Y C, Jing Z B, Yu G J. Utilization of 1BL/1RS translocation in wheat breeding in China. *Acta Agron Sin*, 2004, 30: 531–535 (in Chinese with English abstract)
- [30] 张玉薇, 刘博, 刘天国, 高利, 陈万权. 小麦品种抗条锈病基因 *Yr10*、*Yr18* 及 1BL/1RS 易位的分子检测. *植物保护*, 2014, (1): 54–59
- Zhang Y W, Liu B, Liu T G, Gao L, Chen W Q. Molecular detection of *Yr10* and *Yr18* genes and 1BL/1RS translocation in wheat cultivars. *Plant Prot*, 2014, (1): 54–59 (in Chinese with English abstract)
- [31] 王黎明, 朱玉丽, 李兴锋, 王洪刚. 小麦抗白粉病基因 *Pm2* 的 SSR 标记筛选. *植物保护学报*, 2011, 38: 216–220
- Wang L M, Zhu Y L, Li X F, Wang H G. Screening for SSR markers linked to wheat powdery mildew resistance gene *Pm2*. *Acta Phytophyl Sin*, 2011, 38: 216–220 (in Chinese with English abstract)
- [32] 陈秀梅, 曹远银, 宋晶晶, 栾兆杰, 朱桂清. 我国部分麦区 2011–2012 年小麦白粉病菌小种及毒力分析. *麦类作物学报*, 2013, 33: 584–588
- Chen X M, Cao Y Y, Song J J, Luan Z J, Zhu G Q. Analysis on the race population and virulence dynamics of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in some major wheat growing regions of China during 2011–2012. *J Triticeae Crops*, 33: 584–588 (in Chinese with English abstract)
- [33] 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: 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 Agron Sin*, 2005, 31: 1400–1405 (in Chinese with English abstract)
- [34] 史亚千, 王保通, 李强, 吴兴元, 王芳, 刘恒, 田月娥, 刘倩茹. 陕西省小麦白粉菌毒性结构及主栽小麦品种抗性基因的初步分析. *麦类作物学报*, 2009, 29: 706–711  
Shi Y Q, Wang B T, Wu X Y, Wang F, Liu H, Tian Y E, Liu Q R. Analysis on the virulent genes of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* and the resistance genes of wheat commercial cultivars in Shaanxi province. *J Triticeae Crops*, 2009, 29: 706–711 (in Chinese with English abstract)
- [35] 宋凤景, 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: 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 Agron Sin*, 2012, 38: 1339–1345 (in Chinese with English abstract)
- [36] 王俊美, 王飞, 宋玉立, 康振生, 刘红彦. 小麦已知抗白粉病基因在河南的抗性评价及 *Pm2* 基因的标记追踪. *麦类作物学报*, 2009, 29: 535–539  
Wang J M, Wang F, Song Y L, Kang Z S, Liu H Y. Evaluation of the known wheat powdery mildew resistance genes in Henan Province and marker tracing of *Pm2* gene. *J Triticeae Crops*, 2009, 29: 535–539 (in Chinese with English abstract)
- [37] 孟雅宁, 徐有, 张业伦, 兰素缺, 裴翠娟, 李杏普, 王伟. 小麦遗传资源抗白粉病基因的 STS 标记检测. *华北农学报*, 2012, 27: 140–143  
Meng Y N, Xu Y, Zhang Y L, Lan S Q, Pei C J, Li X P, Wang W. Detecting of powdery mildew resistance genes from wheat genetic resources by using STS markers. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2012, 27: 140–143 (in Chinese with English abstract)
- [38] 陈孝, 施爱家, 尚立民. 簇毛麦对不同白粉病菌苗系的抗性反应及其在小麦遗传背景下的表达. *植物病理学报*, 1997, 27: 17–22  
Chen X, Shi A J, Shang L M. The resistance reaction of *Haynaldia villosa* to powdery mildew isolates and its expression in wheat background. *Acta Phytopathol Sin*, 1997, 27: 17–22
- [39] 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, landraces and breeding lines grown in China. *Plant Breed*, 1997, 116: 233–238
- [40] 江峥, 王琪琳, 吴建辉, 薛文波, 曾庆东, 黄丽丽, 康振生, 韩德俊. 基于基因特异性标记分析 *Pm21* 在中国冬小麦品种(系)中的分布. *中国农业科学*, 2014, 47: 2078–2087  
Wang Z, Wang Q L, Wu J H, Xue W B, Zeng Q D, Huang L L, Kang Z S, Han D J. Distribution of powdery mildew resistance gene *Pm21* in Chinese winter wheat cultivars and breeding lines based on gene-specific marker. *Sci Agric Sin*, 2014, 47: 2078–2087 (in Chinese with English abstract)
- [41] 张林, 樊庆琦, 隋新霞, 李根英, 楚秀生, 黄承彦. 山东小麦品种抗白粉病基因的分子鉴定. *麦类作物学报*, 2008, 28: 905–911  
Zhang L, Fan Q Q, Sui X X, Li G Y, Chu X S, Huang C Y. Detection of powdery mildew resistance genes in the varieties and landraces in Shandong province. *J Triticeae Crops*, 2008, 28: 905–911 (in Chinese with English abstract)
- [42] 王龙, 王生荣, 甘丽萍. 甘肃中西部春小麦白粉菌群体毒性分析. *西北农业学报*, 2005, 14: 106–110  
Wang L, Wang S R, Gan L P. Group virulence study of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in the middle west of Gansu province. *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2005, 14: 106–110 (in Chinese with English abstract)
- [43] 杨立军, 向礼波, 曾凡松, 汪华, 史文琦, 喻大昭. 湖北麦区小麦白粉病菌毒性结构分析. *植物保护*, 2009, 35: 76–79  
Yang L J, Xiang L B, Zeng F S, Wang H, Shi W Q, Yu D Z. Virulence gene structure analysis of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Hubei. *Plant Prot*, 2009, 35: 76–79 (in Chinese with English abstract)
- [44] 陈志祥. 四川省小麦白粉菌群体遗传结构研究. 四川农业大学硕士学位论文, 四川雅安, 2010  
Chen Z X. Study on Population Genetic Structure of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Sichuan. MS Thesis of Sichuan Agricultural University, Ya'an, China 2010 (in Chinese with English abstract)
- [45] 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: 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. *Acta Phytophyl Sin*, 2007, 34: 567–572 (in Chinese with English abstract)
- [46] 武英鹏, 原宗英, 李颖, 石保明. 小麦白粉病抗性基因在山西省的有效性评价. *麦类作物学报*, 2009, 29: 1105–1109  
Wu Y P, Yuan Z Y, Li Y, Shi B M. Study on the validity of resistant genes for wheat powdery mildew in Shanxi. *J Triticeae Crops*, 2009, 29: 1105–1109 (in Chinese with English abstract)
- [47] 李亚红, 曹丽华, 周益林, 宋玉立, 何文兰, 段霞瑜, 杨共强. 2009–2010 年河南省小麦白粉菌群体毒性及其遗传多样性分析. *植物保护学报*, 2012, 39: 31–38  
Li Y H, Cao L H, Zhou Y L, Song Y L, He W L, Duan X Y, Yang G Q. Virulence and genetic diversity analyses of wheat powdery mildew population in Henan province during 2009–2010. *Acta Phytophyl Sin*, 2012, 39: 31–38 (in Chinese with English abstract)
- [48] 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: 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 Agron Sin*, 2013, 39: 1377–1385 (in Chinese with English abstract)
- [49] 王心宇, 陈佩度, 张守忠. 小麦白粉病抗性基因的聚合及其分子标记辅助选择. *遗传学报*, 2001, 28: 640–646  
Wang X Y, Chen P D, Zhang S Z. Pyramiding and marker-assisted selection for powdery mildew resistance genes in common wheat. *Acta Genet Sin*, 2001, 28: 640–646 (in Chinese with English abstract)
- [50] 董建力, 张增艳, 王敬东, 惠红霞. 3 个小麦抗白粉病基因聚合体的 SCAR 标记. *西北农业学报*, 2007, 16(3): 64–67

- Dong J L, Zhang Z Y, Wang J D, Hui H X. The molecular marker of STS and SCAR for pyramids of wheat powdery mildew resistance genes. *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2007, 16(3): 64–67 (in Chinese with English abstract)
- [51] 桑大军, 许为钢, 胡琳, 董海滨, 王根松. 河南省小麦品种白粉病抗性基因的分子鉴定及分子标记辅助育种. 华北农学报, 2006, 21(1): 86–91
- Sang D J, Xu W G, Hu L, Dong H B, Wang G S. The molecular identification of powdery mildew resistance genes in the cultivars in Henan province and application of molecular marker-assisted breeding, *Acta Agric Boreali-Sin*, 2006, 21(1): 86–91 (in Chinese with English abstract)