作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2026, 52(6): 1669−1681 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

**DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.51095**

# 山西小麦品种白粉病抗性评价及抗病基因分子检测

毛嘉琦[1,2] 黄朋雨[1,2] 赵佳佳[1] 郑兴卫[1] 武棒棒[1] 郝宇琼[1] 屈 非[2] 刘 成[4] 马朋涛[3,*] 郑 军[1,*]

[1] 山西农业大学小麦研究所 / 农业农村部有机旱作农业重点实验室(部省共建), 山西临汾 041000; [2] 山西农业大学农学院, 山西晋中 030801; [3] 烟台大学生命科学学院, 山东烟台 264000; [4] 山东省农业科学院作物研究所, 山东济南 250100

**摘 要:** 白粉病是威胁世界小麦生产的主要病害之一, 精准鉴定品种资源的白粉病抗性, 并分析其抗病遗传基础对小麦抗病品种的选育和推广意义重大。本研究对326份山西小麦品种进行苗期和成株期白粉病抗性鉴定, 利用*Pm2b*、*Pm4*、*Pm8*和*Pm21*等11个生产上常用或抗性较好的抗病基因的分子标记进行检测, 并通过16K SNP芯片进行全基因组关联分析挖掘新的抗白粉病遗传位点。结果表明, 山西小麦白粉病抗性水平整体不高, 金丰3号、圣麦104和临麦5311等10个品种苗期对白粉病菌株E09表现出较好的抗性; 运黑28、尧麦30和运黑14207等29个品种表现出成株期抗性; 仅圣麦104、JT176、临麦5311和金丰3号4个品种在苗期和成株期均表现出较好的抗性。进一步对苗期免疫品种进行多菌株的抗谱分析, 发现金丰3号、圣麦104和JT176对大部分菌株表现出较好的抗性, 是抗白粉病育种的优异种质资源。标记分析表明, 山西小麦抗白粉病遗传基础狭窄, 携带抗病基因单一, 11 个抗病基因中有*Pm2b*、*Pm5e*和*Pm6*等7个常用基因被检测到, 而*Pm1a*、*Pm24*、*Pm60*和*Pm69*基因未被检测到; 108个品种含有单个已知抗病基因, 其中, *Pm8*分布频率最高, 占14.11%; 对于多个抗病基因的聚合, 聚合频率较高的是*Pm5e+Pm8*和*Pm6+Pm8*组合, 仅1个品种聚合了4个不同的抗病基因。利用全基因组关联分析, 在1A、2A和2D等8条染色体上检测到15个稳定的遗传位点, 结合单元型与表型的关系进行分析, 发现在1A、2D、4B和6A染色体位点的单元型与表型显著关联, 2D、4B、7B和7D染色体上可能携带新的白粉病抗性位点。

**关键词:** 山西小麦; 白粉病; 抗病性; 抗病基因; 全基因组关联分析

# Evaluation of powdery mildew resistance in wheat cultivars and molecular detection of resistance genes in Shanxi province, China

Mao Jia-Qi[1,2], Huang Peng-Yu[1,2], Zhao Jia-Jia[1], Zheng Xing-Wei[1], Wu Bang-Bang[1], Hao Yu-Qiong[1], Qu Fei[2], Liu Cheng[4], Ma Peng-Tao[3,*], and Zheng Jun[1,*]

[1] Institute of Wheat Research, Shanxi Agricultural University / Key Laboratory of Sustainable Dryland Agriculture (Co-construction by Ministry and Province), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Linfen 041000, Shanxi, China; [2] College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, Shanxi, China; [3] College of Life Sciences, Yantai University, Yantai 264000, Shandong, China; [4] Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, Shandong, China

**Abstract:** Powdery mildew (PM) is one of the major diseases threatening wheat production worldwide. Accurate identification of powdery mildew resistance in wheat cultivars and dissection of its genetic basis are crucial for breeding and deploying disease-resistant cultivars. In this study, we evaluated seedling- and adult-plant resistance to powdery mildew in 326 wheat accessions. We then used 11 molecular markers targeting *Pm* genes that are commonly used in breeding or confer high levels of

本研究由山西省现代农业产业技术体系专项(2024CYJSTX02), 山西省小麦育种联合攻关项目(NYGG26-01)和山西省重点研发计划项目(202302140601001)资助。

This study was supported by the Modern Agro-industry Technology Research System of Shanxi Province (2024CYJSTX02), the Shanxi Joint Action Program of Wheat Breeding (NYGG26-01), and the Key Research and Development Project of Shanxi Province (202302140601001).

* 通信作者(Corresponding authors): 郑军, E-mail: sxnkyzj@126.com; 马朋涛, E-mail: ptma@ytu.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: 18246756687@163.com

Received (收稿日期): 2025-11-23; Accepted (接受日期): 2026-02-27; Published online (网络出版日期): 2026-03-06.

URL: https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20260306.1036.004

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

resistance, including *Pm2b*, *Pm4*, *Pm8*, and *Pm21*, to detect resistance alleles. To identify additional *Pm* loci, we also performed a genome-wide association study (GWAS) using a wheat 16K SNP array. The results showed that 10 cultivars (e.g., Jinfeng 3, Shengmai 104, and Linmai 5311) were resistant to the *Bgt* isolate E09, indicating an overall lack of seedling resistance among the evaluated accessions. At the adult stage, 29 cultivars (e.g., Yunhei 28, Yaomai 30, and Yunhei 14207) were resistant to mixed *Bgt* isolates, and only four cultivars (Shengmai 104, JT176, Linmai 5311, and Jinfeng 3) displayed good resistance at both the seedling and adult stages. Multi-isolate tests of seedling resistance further indicated that Jinfeng 3, Shengmai 104, and JT176 were highly resistant to most isolates evaluated, representing valuable germplasm for powdery mildew resistance breeding. Marker-based analysis suggested that Shanxi wheat has a narrow genetic basis for powdery mildew resistance and tends to carry only one major *Pm* gene. Of the 11 *Pm* genes assayed, seven genes (e.g., *Pm2b*, *Pm5e*, and *Pm6*) were detected, whereas *Pm1a*, *Pm24*, *Pm60*, and *Pm69* were not detected. In total, 108 accessions carried only one of the tested *Pm* genes; *Pm8* was the most frequent, occurring in 14.11% of accessions. For gene pyramiding, the most common combinations were *Pm5e+Pm8* and *Pm6+Pm8*, and only one cultivar carried four *Pm* genes. GWAS identified 15 stable loci across eight chromosomes; haplotype-phenotype analyses revealed significant associations at loci on chromosomes 1A, 2D, 4B, and 6A, and loci on 2D, 4B, 7B, and 7D may harbor novel powdery mildew resistance loci.

**Keywords:** Shanxi wheat; powdery mildew; disease resistance; resistance gene; GWAS

小麦白粉病是由禾本科布氏白粉菌小麦专化型(*Blumeria graminis* f.sp. *tritici*)引起的真菌性病害, 在小麦全生育期均可发生, 会导致叶片早衰、穗粒数下降、千粒重降低, 进而造成显著减产[1-2]。根据农业农村部统计, 我国每年小麦白粉病发病面积约666.7万公顷, 可造成10%~20%减产, 严重时达50%以上[3]。针对小麦白粉病, 目前防治方法主要有化学防治、生物防治和利用品种抗性。其中, 化学防治主要依靠喷施三唑类杀菌剂等化学药剂, 但长期使用不仅会造成环境污染, 也会使白粉病菌株产生抗药性。生物防治主要是以植物源防治和拮抗微生物防治为主, 如枯草芽孢杆菌主要通过抑制小麦白粉菌分生孢子萌发达到防治效果, 由于菌种种类繁多、变异速度快, 生物防治成本高, 稳定性差[4]。相比而言, 利用品种抗性是最为经济、有效和环保的措施。近年来, 育种家通过转育和聚合不同的抗病基因来提高品种抗性, 选育出抗性与产量及其他性状协调的小麦新品种。因此, 明确我国小麦种质资源中的抗白粉病基因组成, 挖掘新的抗病基因对我国小麦品种的推广和白粉病持久防控具有重要意义。

目前, 在小麦及其近/远缘种中已正式命名 100 多个抗白粉病基因/等位基因(*Pm1-Pm71*, *Pm8* = *Pm17*, *Pm18* = *Pm1c*, *Pm22* = *Pm1e*, *Pm23* = *Pm4c*, *Pm31* = *Pm21*) [5-6]。其中, 绝大多数抗病基因为小种特异性抗性, 介导全生育期抗性。仅有 *Pm38*、*Pm39*、*Pm46* 和 *Pm62* 等少数基因为非小种特异性抗性, 介导成株期抗性。*Pm1a* 是最早被发现和应用的小麦抗白粉病基因, 定位在 7AL 染色体上, 编码一个 NLR 抗病蛋白, 通过与白粉菌的无毒效应因子 *AvrPm1a* 相互作用激活过敏性免疫反应, 阻止病原菌对小麦的侵害, *Pm1* 的大多等位变异已丧失对白粉菌的抗性[7]; *Pm2* 定位在 5DS 染色体上, 同样编码一个典型的 NLR 蛋白, 是我国目前应用最广泛的抗白粉病基因之一, 近年来 *Pm2* 基因抗性丧失也很明显[8-9]; *Pm3* 是最早被克隆的抗白粉病基因, 拥有较多的等位变异, 但目前为止, *Pm3* 基因在我国大部分地区基本已丧失抗性[10]; *Pm5e* 定位在 7BL 染色体上, 以“头对头”方式紧密连接的 2 个 NLR 以 NLR pair 的形式发挥作用, 半个世纪以来仍对我国 80%以上的白粉病小种表现良好抗性[11-12]; *Pm8* 来源于黑麦 1RS 染色体, 以 1RS 易位形式整合到小麦基因组中, 在 20 世纪被广泛应用于抗病育种, 对我国小麦白粉病防控做出了重要贡献。然而, 目前 *Pm8* 已经丧失了对大部分白粉病小种的抗性[13]; *Pm21* 来源于簇毛麦 6VS 染色体, 编码典型的 NLR 抗病蛋白, 常以 6VS 易位形式整合到小麦基因组中[14], *Pm21* 基因在我国小麦抗白粉病育种中推广应用已近二十年。尤其在长江中下游麦区, 是我国目前抗性效应较强的主效基因之一。除此以外, 近年来刘志勇团队在白粉病抗病基因的挖掘和克隆方面进展迅速, 相继克隆了 *Pm5*、*Pm24*、*Pm36*、*Pm41*、*MlIW74* 和 *MlIW172* [15] 等基因, 还发现了 NLR pair 协同抗病的现象, 并揭示了 WTK3-WTN1 抵御病原菌入侵的免疫机制[16], 这些结果为小麦抗性育种的发展提供了重要参考。

由于地理位置及生态环境的不同, 不同生态区小麦白粉菌变异的类型及品种中抗病基因的分布存在明显差异。通过分析陕西省 160 个白粉菌株毒性频率, 发现供试菌株对 *Pm1*、*Pm2*、*Pm3c*、*Pm6*、*Pm8* 和 *Pm1+2+19* 等基因的毒性频率超过 60% [17]。

通过对安徽省小麦白粉菌株毒性的分析发现, 供试菌株对抗病基因(组合) *Pm3c*、*Pm5a*、*Pm19*、*Pm8* 和 *Pm1+2+9* 等的毒性频率大于 70% [18]。对山东省和河北省小麦种质的鉴定发现, *Pm1a*、*Pm3a~c*、*Pm4a~c*、*Pm5a*、*Pm7*、*Pm8*、*Pm19* 和 *Pm1+2+9* 等基因(组合)已经丧失了对当地白粉菌的抗性[19]。李洪杰等[20]对 1160 份中国小麦品种(系)进行抗白粉病基因检测, 发现西南冬麦区和新疆冬春麦区品种的抗病率较高, 华南冬麦区、东北春麦区和北方春麦区品种的抗病率较低; 我国小麦品种中有 43.2%携带 *Pm8* 基因, 在黄淮麦区培育的品种中的频率更是高达 50%; *Pm4a* 和 *Pm21* 基因则主要出现在长江流域培育的品种中。在不同省份品种的抗白粉病基因对比中: (1) 在 227 份山东小麦育成品种中检测到 *Pm8* 分布频率最高, 占 32.6%, 而检测到的 *Pm4* 和 *Pm13* 分布频率较低, 分别占 2.2%和 1.3% [21]; (2) 在甘肃地方品种中, *Pm4a* 和 *Pm2* 分布频率较高, 分别占 86.61%和 30.71% [22]; (3) 在 378 份河北小麦材料中检测到 *Pm8* 分布频率最高, 占 46.6% [23]; (4) 在 299 份青海小麦中检测到 *Pm24* 分布频率最高, 占 97.32%, *Pm21* 的分布频率仅占 2.01% [24]。可见, 明确各生态区现有小麦抗白粉病基因的分布及主要基因的有效性, 针对性聚合地区适宜的抗病基因, 对精准创制适合不同生态区的小麦抗病品种至关重要。

山西省南北狭长(34°34′N~40°44′N, 110°14′E~114°33′E), 呈“两山夹一川”的格局, 中部汾河谷底是主要的农业耕作区, 从南至北分属于黄淮北片冬麦区、北部冬麦区和北部春麦区三大麦区, 是黄土高原农业生产的典型代表[25]。在山西小麦生产中, 白粉病一直是影响小麦高产、稳产的主要病害之一, 历来倍受重视。刘敏捷等[26]仅对山西小麦白粉病抗性进行成株期表型鉴定, 且所用 369 份材料多为中间品系, 对于指导生产和育种存在较大局限。近 20 年山西省审定品种的抗性鉴定虽有报道, 但并未提供侵染所用的生理小种信息[27]。目前, 在山西省的小麦种质资源中已挖掘到 *Pm40*、*Pm43*、*Pm51*、*PmL962* 和 *pmCH89*、*PmSYH* 和 *PmCH1357* [28-30], 这些成果说明山西省小麦种质资源具有丰富的多样性。在这样一个独特的小麦生态区, 经过长期的人工和自然选择, 山西省小麦种质资源中可能还蕴藏着更多新的抗病变异位点。因此, 本研究对新中国成立以来的 326 份山西省小麦品种进行抗白粉病基因鉴定与评价, 并利用全基因组关联分析挖掘新的抗病位点, 研究结果可为小麦品种的推广和白粉病遗传改良提供参考。

## 1　材料与方法

### 1.1　植物材料

供试的山西省小麦品种共 326 份(审定时间截止至 2023 年), 包括 286 份新中国成立以来的育成种(水地品种 153 份、旱地品种 133 份)和 40 份源于中国小麦核心种质的山西省地方品种。携带已知抗白粉病基因的种质 Axminster/8*Cc (*Pm1*)、D57-5D (*Pm2*)、Yuma (*Pm4*)、Fuzhuang30 (*Pm5e*)、Coker747 (*Pm6*)、Disponent (*Pm8*)、CI14119 (*Pm12*)、扬麦 5/Sub.6V (*Pm21*)、齿牙糙(*Pm24*)、PI 428309 (*Pm60*)和 G305-3 M (*Pm69*)作为抗病基因检测的阳性对照, 感病小麦中国春用作抗病基因检测的阴性对照, 感病小麦泰农 18 用作苗期抗病鉴定的感病对照并用于白粉病菌株繁殖, 晋麦 47 用作成株期抗病鉴定的感病对照。

供试的 22 个已知毒谱的小麦白粉病菌株 E09、E05、E20、E21、E31、E23、F07、E32、F02、F01、F03、E17、E07、F06、E15、F23、F16、F09、F08、F17、F25 和 F28 均由烟台大学生命科学学院收集和保存。

### 1.2　白粉病表型鉴定

1.2.1　*白粉病苗期鉴定*　　选取 5 粒籽粒饱满的小麦种子均匀播种在 54.0 cm×28.0 cm×4.2 cm 的矩形穴盘中, 每个穴盘中随机种植 5 个穴的感病对照泰农 18。待幼苗长至一心一叶期, 利用预先接种白粉病菌株 E09 并充分发病的泰农 18, 采用扫拂法将叶片上的新鲜孢子接种至待测小麦幼苗上, 并置于相对湿度 100%、18℃的黑暗环境中 24 h, 然后将其放置在光照 14 h/温度 22℃、黑暗 10 h/温度 18℃的封闭环境中培养, 相对湿度保持在 100%。不同菌株的鉴定分别置于不同的封闭环境, 以防止不同菌株间的交叉污染。待感病对照泰农 18 充分发病后(接种后约 10~14 d)进行第一次抗病鉴定, 3 d 后再次鉴定, 以核对表型。参照盛宝钦[31] 0~4 级标准进行鉴定: 0 级为免疫、0;级为坏死(超敏反应)、1 级为高抗、2 级为中抗、3 级为中感、4 级为高感, 其中, 0~2 级为抗病表型, 3~4 级为感病表型。每份材料均进行 3 次重复试验。

1.2.2　*白粉病成株期鉴定*　　所有材料种植于山西省临汾市山西农业大学小麦研究所洪堡试验基地

(36°22′N, 111°56′E), 该地区高感品种晋麦 47 常年发病稳定。于 2024 年 10 月和 2025 年 10 月中旬播种, 每个品种播种 6 行, 行长 1.5 cm, 每行 50 粒。每隔 6 行种植 1 行诱发行, 诱发行播种感病品种晋麦 47, 田间设置 3 组重复。于拔节期利用当地混合菌株接种诱发行材料, 为确保诱发行充分发病, 每隔 2~3 d 重复接种一次, 连续接种 3 次以上。扬花期和灌浆期分别调查一次病情, 反应型取 2 次调查结果的最大值, 鉴定标准参照 0~9 级标准[32]。

### 1.3 抗病基因分子检测

利用 CTAB 法[33]提取基因组 DNA。利用已知抗白粉病基因 *Pm1a*、*Pm2b*、*Pm4*、*Pm5e*、*Pm6*、*Pm8*、*Pm12*、*Pm21*、*Pm24*、*Pm60* 和 *Pm69* 的分子标记引物(表 1)进行检测, 利用 8%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳或 1%琼脂糖凝胶电泳对 PCR 产物进行检测[34-43]。

**表 1 小麦抗白粉病基因检测分子标记**
**Table 1 Molecular markers used to detect wheat powdery mildew resistance genes**

| 基因 Gene | 标记 Marker | 引物序列 Primer sequence (5′–3′) | 参考文献 Reference |
|---|---|---|---|
| *Pm1a* | STS1-F | CAATATAAACTTCAGATGTTCTATTCTCAAAC | [34] |
| | STS1-R | CTACATTGGCTATGCGTGTAGTC | |
| *Pm2b* | Pm2b-map-3-F | TGGTAACGAAGGTTGTCGCC | [35] |
| | Pm2b-map-3-R | GCTCAATCTGAGAACCTT | |
| *Pm4* | JS717 | AGGTGGACATCCTAGGCGCT | [36] |
| | JS718 | GATCTGGGTACCACAGCACCG | |
| *Pm5e* | wmc364-F | ATCACAATGCTGGCCCTAAAAC | [37] |
| | wmc364-R | CAGTGCCAAAATGTCGAAAGT | |
| *Pm6* | CIT02g-20F | GCGGCTTGTCGGTGTATAG | [38] |
| | CIT02g-20R | TGTTCACACAAGCAGCAAGTT | |
| *Pm8* | sfr43-F | TGGCTTCCAACAGCCCTAGC | [39] |
| | sfr43-R | AGGCTTTTGCACCTTCTCTC | |
| *Pm12* | MBH2-F | AGCTGTTTCCTTTCCAATGAGTAA | [40] |
| | MBH2-R | GCTGTGAATCCATTATGCTGTTTCA | |
| *Pm21* | MBH1-F | GCCATTATAGTCAAGAGTGCACTAGCTGT | [41] |
| | MBH1-R | AGCTCCTCTCGTTCTCCAATGCT | |
| *Pm24* | STS-Pm24-F | TATGGTGTCATTTAAGGCTGAG | [42] |
| | STS-Pm24-R | TTTCTCACATCCTCATCAAACC | |
| *Pm60* | M-Pm60-S1-F | CTCACAGTTCCACACTGATAT | [43] |
| | M-Pm60-S1-R | CTCCATCAATCTCAAGTTCTTCG | |
| *Pm69* | uhw403-F | GCTATCGCCATCTACCTATC | [5] |
| | uhw403-R | ATAAACTCCCGAGATGCG | |

### 1.4 苗期抗谱鉴定

本研究共选用 21 个分别源于不同麦区、具有不同毒谱的菌株(E05、E20、E21、E31、E23、F07、E32、F02、F01、F03、E17、E07、F06、E15、F23、F16、F09、F08、F17、F25 和 F28)对苗期接种 E09 表现出免疫的品种进行抗谱鉴定, 并结合分子标记检测结果进行抗性评估和基因推导。

### 1.5 全基因组关联分析

利用小麦 16K SNP 芯片(石家庄博瑞迪生物技术有限公司)对供试 326 份小麦品种进行高通量基因分型, 筛选最小等位基因频率(minor allele frequency, MAF) ≥ 5%、缺失率< 10%的 SNP、杂合率> 20%的 SNP, 最终得到高质量 SNP 用于关联分析[44]。利用 TASSEL 5.0 软件, 运用混合线性模型(mixed linear model, MLM)分别与苗期和成株期抗病鉴定结果关联, 进行全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS), 以$-\log_{10}P \geq 3$ 为标准筛选出显著相关的 SNP, 并确定其所在的染色体区间。

## 2　结果与分析

### 2.1　山西小麦苗期白粉病抗性差异

通过苗期人工接种白粉病菌株 E09, 山西小麦侵染类型从免疫至高感(图 1-A)均有分布, 大多集中在 3~4 级感病, 说明山西小麦苗期抗白粉病整体能力较差。所鉴定的 326 份品种中, 仅有 10 个品种对白粉病菌株 E09 表现抗病, 其中金丰 3 号、圣麦 104、JT176 和游白兰表现出免疫, 仅占 1.23%; 另外, 石农 086 和临汾 6410 表现高抗; 早糯 901、昊麦 66、临麦 5311 和运麦 1934 表现出中抗。鲁科 298 和临黑 187 等 21 个品种表现中感, 占 6.44%; 其余 295 个品种均表现高感, 占 90.49% (附表 1)。从品种组成来看, 仅有 1 个地方品种游白兰表现抗病; 旱地和水地品种在苗期对白粉病菌株 E09 的抗性差异不大, 均多为感病, 旱地品种有 2 个表现出抗病, 131 个表现感病; 水地品种有 7 个表现抗病, 146 个表现感病。

### 2.2　山西小麦成株期白粉病抗性差异

山西小麦成株期白粉病侵染类型从免疫至高感(图 1-B)均有分布, 大多集中在 5~9 级感病, 较苗期变异范围幅度变大。所鉴定 326 份品种中, 仅有 29 个品种在成株期表现出抗病, 其中, 运黑 28、中麦 247、运黑 14207、运黑 161、圣麦 104、临麦 5311、尧麦 30 和 JT176 等 8 个品种表现免疫, 仅占 2.45%; 晋麦 16、长 4640、沃麦 60 和紫麦 4179 等 9 个品种表现高抗, 占 2.76%; 晋太 1310、临 Y8012、金丰 3 号和长麦 4316 等 12 个品种表现中抗, 占 3.68%; 晋作 80 和长 6794 等 100 个品种表现中感, 占 30.67%; 其余 187 个品种表现高感, 占 57.36% (附表 1)。从品种组成看, 在地方品种中仅有大白麦、白线麦和白山麦 3 个品种表现抗病; 在育成品种中, 旱地品种没有检测到表现免疫的品种, 但有 4 个品种表现中抗至高抗, 125 个品种表现感病; 水地品种中有 8 个品种表现免疫, 14 个品种表现中抗至高抗, 125 个品种表现感病。整体上看, 水地抗病品种显著多于旱地品种。综合苗期及成株期的鉴定结果, 仅有圣麦 104、JT176、临麦 5311 和金丰 3 号在苗期和成株期均表现出较好的抗性。

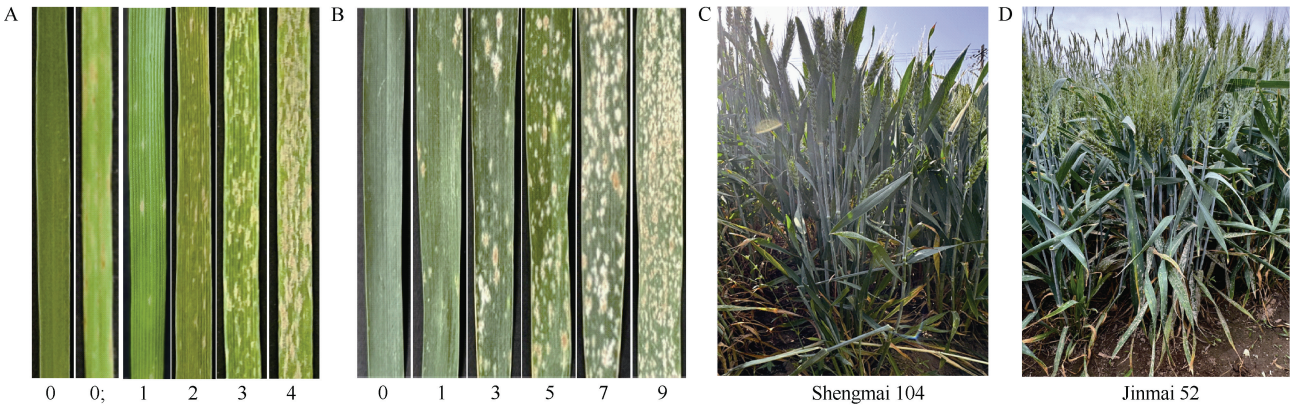


**图 1　山西小麦不同品种的白粉病表型鉴定**

**Fig. 1　Phenotypic evaluation of powdery mildew responses among wheat cultivars from Shanxi province**

A: 山西小麦不同品种苗期表型鉴定; 0: 免疫; 0;: 坏死; 1: 高抗; 2: 中抗; 3: 中感; 4: 高感。B: 山西小麦不同品种成株期表型鉴定; 1–2: 高抗; 3–4: 中抗; 5–6: 中感; 7–9: 高感。C–D: 成株期免疫及高感材料田间表现。

A: seedling-stage reactions of different wheat cultivars; 0: immune (IM); 0;: nearly immune (NI); 1: highly resistant (HR); 2: middle resistant (MR); 3: middle susceptibility (MS); 4: highly susceptibility (HS). B: adult-plant reactions of different wheat cultivars; 1–2: highly resistant (HR); 3–4: middle resistant (MR); 5–6: middle susceptibility (MS); 7–9: highly susceptibility (HS). C–D: field performance of immune and highly susceptible materials at the adult stage.

### 2.3　山西小麦携带抗白粉病基因的差异性分析

利用已知抗白粉病基因的功能标记/紧密连锁对 326 份待试品种进行检测(图 2), 检测到 *Pm4*、*Pm8*、*Pm5e*、*Pm6*、*Pm2b*、*Pm12* 和 *Pm21* 基因, 没有检测到 *Pm1a*、*Pm24*、*Pm60* 和 *Pm69* 基因。从品种类型看, 地方品种主要携带 *Pm4*、*Pm5e* 和 *Pm6* 基因; 育成品种中, *Pm8* 分布频率最高, 旱地品种(7.34%)和水地品种(15.03%)分布频率接近, *Pm21* 仅在水地品种(1.05%)中分布, 占比较少。除 *Pm4* 和 *Pm12* 外, 其他抗白粉病基因均为水地品种多于旱地品种(图 3-A)。

有 108 份小麦品种携带单个已知抗病基因, 单一抗病基因分布频率为 *Pm8* > *Pm5e* = *Pm6* > *Pm2b* > *Pm12* > *Pm21* > *Pm4*。良星 67、云麦 766、太 113 等

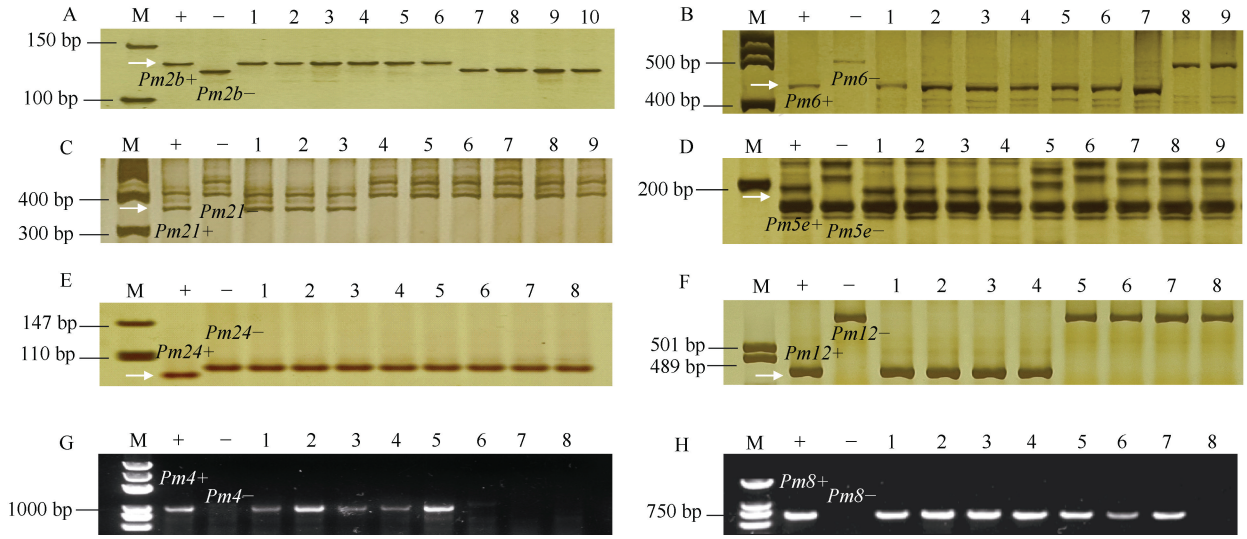


**图 2 已知抗白粉病基因的连锁/功能分子标记的分型模式图**

**Fig. 2 Genotyping patterns of linked/functional markers for reported powdery mildew resistance genes**

A: *Pm2b* 功能标记 *Map-3*; B: *Pm6* 功能标记 *CIT029-20*; C: *Pm21* 功能标记 *MBH1*; D: *Pm5e* 连锁标记 *WMC364*; E: *Pm24* 功能标记 *STS-Pm24*; F: *Pm12* 功能标记 *MBH2*; G: *Pm4* 功能标记 *JS717*; H: *Pm8* 功能标记 *Sfr43*。M 代表 marker DL 50 (A–F)和 DL 5000 (G–H); *Pm2b*、*Pm6*、*Pm21*、*Pm5e*、*Pm24*、*Pm12*、*Pm4*、*Pm8* 阳性对照分别为 D57-5D、Coker747、扬麦 5/Sub.6V、Fuzhuang 30、齿牙糙、CI14119、Yuma、Disponent。阴性对照均为中国春。1–10 泳道均为山西小麦中选择的部分品种。

A: *Pm2b* functional marker *Map-3*; B: *Pm6* functional marker *CIT029-20*; C: *Pm21* functional marker *MBH1*; D: *Pm5e* chain marker *WMC364*; E: *Pm24* functional marker *STS-Pm24*; F: *Pm12* functional marker *MBH2*; G: *Pm4* functional marker *JS717*; H: *Pm8* functional marker *Sfr43*. M represents marker DL 50 (A–F) and DL 5000 (G–H); the positive controls for *Pm2b*, *Pm6*, *Pm21*, *Pm5e*, *Pm24*, *Pm12*, *Pm4*, and *Pm8* are D57-5D, Coker747, Yangmai 5/Sub.6V, Fuzhuang 30, Chiyacao, CI14119, Yuma, and Disponent, respectively. The negative control was Chinese Spring. Lanes 1–10 show representative wheat cultivars selected from Shanxi.

15 个品种仅携带 *Pm2b*, 占 4.60%。大白麦、白秃麦和游白兰等 20 个品种仅携带 *Pm5e*, 占 6.13%。晋太 102、晋太 146 和临优 145 等 20 个品种仅携带 *Pm6*, 占 6.13%。鲁麦 14、晋麦 94 号和运旱 85-24 等 46 个品种仅携带 *Pm8*, 占 14.11%。晋太 1310、晋麦 102 和运旱 1411-2 等 4 个品种仅携带 *Pm12* 和 2 个品种仅携带 *Pm21*, 分别占 1.23%和 0.61%。

共有 28 个品种携带多个已知抗病基因, 其中, 21 个品种携带 2 个已知抗白粉病基因, 6 个品种携带 3 个已知抗病基因, 仅有 1 个品种(太 412)携带 4 个已知抗病基因。另外, 还有 190 个品种未检测到上述已知抗病基因, 其中, 有 3 个品种在苗期/成株期表型鉴定中为高抗, 推测这 3 个品种可能含有新的抗病基因(图 3-B)。携带多个已知抗白粉病基因的组

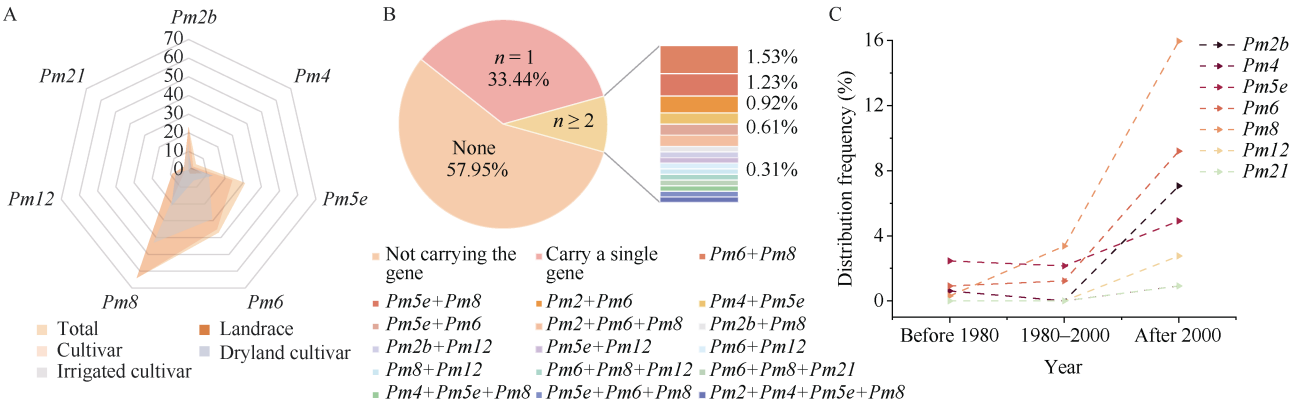


**图 3 山西小麦抗白粉病基因的分布频率**

**Fig. 3 Frequencies of powdery mildew resistance genes in Shanxi wheat**

A: 单个抗病基因在山西小麦中的分布; B: 抗病基因组合在山西小麦中的分布; C: 不同育成年份品种抗病基因的分布频率。

A: frequency of individual resistance genes; B: frequency of resistance-gene combinations; C: frequencies of resistance genes in cultivars released in different years.

合中, 分布频率较高的组合是 *Pm6*+*Pm8* 和 *Pm5e*+*Pm8*, 仅占 1.53%和 1.23%。地方品种中仅有牛趾甲和红秃麦携带 2 个及 2 个以上抗病基因, 均为 *Pm4*+*Pm5e* 组合。育成品种中分布频率最高的组合为 *Pm5e*+*Pm8* 和 *Pm6*+*Pm8*, 水地品种均多于旱地品种。从育成年份看, 抗病基因分布频率随着育成年份的上升, 总体呈现上升趋势(附表 1 和图 3-C)。

### 2.4　抗病基因有效性分析

结合表型及分子标记检测, 携带单一抗病基因检出率最高的是 *Pm8*, 但携带 *Pm8* 的品种大多表现为感病, 表明 *Pm8* 在生产上已丧失抗性。携带 *Pm21* 的品种在苗期和成株期均表现出良好抗性, 其中圣麦 104 (*Pm21*)和 JT176 (*Pm6*+*Pm8*+*Pm21*)在苗期和成株期均免疫白粉病, 表明 *Pm21* 具有进一步的育种利用价值。苗期高抗材料临汾 6410、成株期高抗材料紫麦 4179 和长 4640 不携带当前已利用的 11 个常见的已知抗病基因, 推测其可能携带未检测到的新的抗病基因, 具有较大的育种利用价值。

### 2.5　苗期免疫材料的菌株反应差异

为了解对白粉病菌株 E09 表型免疫的品种是否是单一小种抗性亦或是广谱/持久抗性, 进一步进行多菌株抗谱分析(表 2), 在游白兰、金丰 3 号、圣麦 104 和 JT176 这 4 个小麦品种中均鉴定到目前正式命名的已知抗白粉病基因, 将抗谱鉴定结果与已知抗病基因的载体品种标准抗谱进行比对, 游白兰、金丰 3 号、圣麦 104 和 JT176 对所有鉴别小种的抗感反应与已知抗病基因的载体品种鉴定结果高度一致, 因此推测其不携带新的抗病基因。携带 *Pm21* 基因的金丰 3 号、圣麦 104 和 JT176 对供试的大部分生理小种均表现出较好的抗性反应, 进一步说明了 *Pm21* 的广谱抗性。

**表 2　供试小麦品种(系)对 22 个白粉菌株的反应及携带的抗白粉病基因**
**Table 2　Reactions of the tested wheat cultivars (lines) to 22 powdery mildew isolates and their powdery mildew resistance genes**

| 品种 Variety | 抗病基因 *Pm* gene | E09 | E05 | E20 | E21 | E31 | E23 | F07 | E32 | F02 | F01 | F03 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 复壮 30 Fuzhuang 30 | *Pm5e* | 1+0; | 1+0; | 3+0; | 0 | 4 | 4 | — | 0; | — | — | — |
| Coker747 | *Pm6* | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | — | 4 | — | — | — |
| Kavkaz | *Pm8* | 4 | 0 | 4 | 4 | 4 | 4 | — | 1 | — | — | — |
| Yangmai 5/Sub.6v | *Pm21* | 0; | 0; | 0; | 0; | 0; | 0; | — | 0; | — | — | — |
| 游白兰 Youbailan | *Pm5e* | 0 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 1 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 金丰 3 号 Jinfeng 3 | *Pm21* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0; |
| 圣麦 104 Shengmai 104 | *Pm21* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0; |
| JT176 | *Pm6*+*Pm8*+*Pm21* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0; |

| 品种 Variety | 抗病基因 *Pm* gene | E17 | E07 | F06 | E15 | F23 | F16 | F09 | F08 | F17 | F25 | F28 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 复壮 30 Fuzhuang 30 | *Pm5e* | 4 | 4 | — | 0; | — | — | — | — | — | — | — |
| Coker747 | *Pm6* | 4 | 4 | — | 4 | — | — | — | — | — | — | — |
| Kavkaz | *Pm8* | 4 | 4 | — | 4 | — | — | — | — | — | — | — |
| Yangmai 5/Sub.6v | *Pm21* | 0; | 0; | — | 0; | — | — | — | — | — | — | — |
| 游白兰 Youbailan | *Pm5e* | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 金丰 3 号 Jinfeng 3 | *Pm21* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 圣麦 104 Shengmai 104 | *Pm21* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| JT176 | *Pm6*+*Pm8*+*Pm21* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

"—"表示未做; 0: 免疫; 0;: 坏死; 1: 高抗; 3: 中感; 4: 高感。
"—"indicates not tested; 0: immune (IM); 0;: nearly immune (NI); 1: highly resistant (HR); 3: middle susceptibility (MS); 4: highly susceptibility (HS).

### 2.6 白粉病抗性基因的全基因组关联分析

利用 TASSEL 5.0 软件，运用混合线性模型(MLM)对 326 份山西小麦品种进行全基因组关联分析，共检测到 15 个与苗期/成株期白粉病抗性显著关联的稳定位点(图 4)，苗期主要分布在 2A、4B、6A、7B 和 7D 染色体上，其中，6A 染色体上检测到 2 个稳定位点，表型贡献率为 5.87%~8.92%；这些基因位点中包含的部分 QTL 与先前报道过的抗病基因/QTL 物理位置相近或一致，如在 2A 染色体 704.1~737.2 Mb 区间内检测到 1 个显著关联的稳定位点，*Pm50* 侧翼标记为 *Xgwm29*，与中国春参考基因组对比发现，*Pm50* 位于该区间内；6A 染色体 84.7~104.1 Mb 区间内检测到 1 个显著关联的位点，参考中国春基因组序列，*Pm21* 的物理位置是 6A: 91870472~91871971，因此推测该区间内的位点是 *Pm21*，除此之外，通过比对发现，4B、7B 和 7D 染色体上可能存在新的白粉病抗病位点。成株期主要分布在 1A、2D、4B、4D 和 7B 染色体上，其中 4D 染色体上 *QPmm-4D.2* 表型贡献率最高，为 9.10%；这些基因位点中部分 QTL 与之前报道过的抗病基因/QTL 物理位置相近或一致，如 *QPmm-1A* (*QPm.nwafu-1AL*)、*QPmm-4B.1* (*QPm.nwafu-4BL*)和

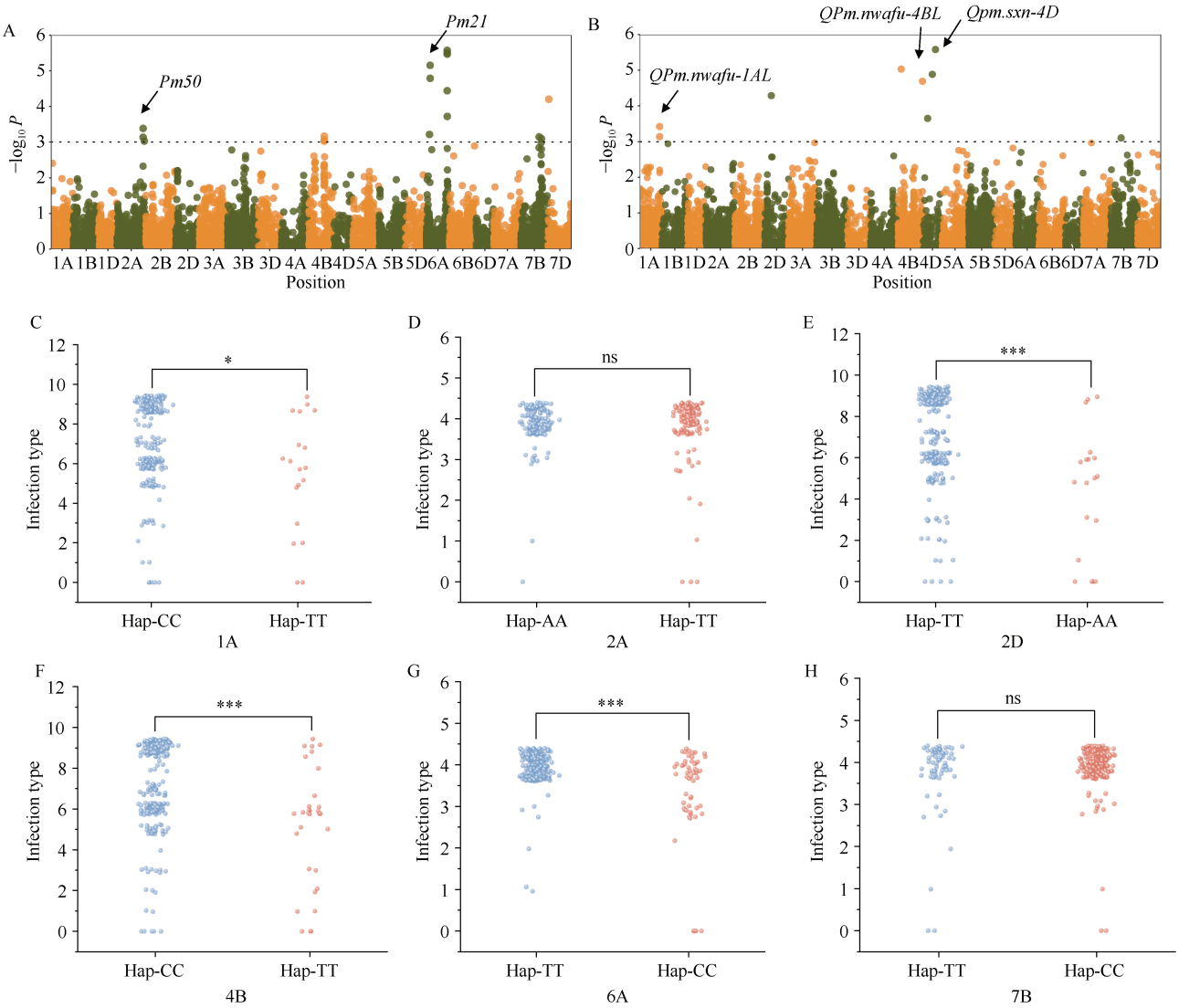


**图 4 白粉病抗性的全基因组关联分析和单倍型分析**

**Fig. 4 Genome-wide association study and haplotype analysis of powdery mildew resistance**

A: 山西小麦苗期抗性的全基因组关联分析；B: 山西小麦成株期抗性的全基因组关联分析；C–H: 不同位点单倍型与白粉病抗性表型的关系。*和***分别表示在 0.05 和 0.001 水平差异显著；ns 表示没有显著差异。

A: GWAS for seedling-stage resistance in Shanxi wheat; B: GWAS for adult-plant resistance in Shanxi wheat; C–H: associations between haplotypes at key loci and powdery mildew resistance phenotypes. * and *** indicate significance at $P < 0.05$ and $P < 0.001$, respectively; ns indicates no significant difference.

*QPmm-4D* (*Qpm.sxn-4D*), 除此之外, 通过比对发现, 2D 和 7B 染色体上检测到的位点可能是新的白粉病抗病位点; 对基因单元型与表型的分析发现, 在 1A、2D、4B 和 6A 染色体位点上的单元型与表型显著关联, 在 2A 和 7B 染色体等位点上无显著差异。

## 3　讨论

### 3.1　山西小麦白粉病发生规律与传播途径

山西省地处黄土高原东部, 横跨五大地貌单元, 地形多样, 涵盖高山、丘陵、平原和盆地等类型, 并具有典型的海拔落差, 形成了复杂而独特的生态与气候特征。复杂的地理环境加之悠久的种植历史, 孕育出丰富多样的小麦种质资源, 以应对复杂多变的生态、生理与病理环境。白粉病作为我国小麦主要病害之一, 在山西省受菌源、气候、品种和生态等多种因素的影响, 近年来也呈现逐年加重的趋势。受地理环境的限制, 山西小麦白粉病病原菌传播途径主要以本地越冬积累为主, 包括病残体越冬和自生麦苗/冬小麦越冬。小麦收获后, 病原菌随病叶、病秆等残体留在田间, 混入秸秆、土壤中, 冬季低温下病原菌以闭囊壳形式存活, 次年 3—5 月气温回升、湿度增加时, 闭囊壳萌发产生孢子, 侵染返青后的小麦。春季随大气环流, 河南、陕西等邻近小麦主产区的白粉病分生孢子也会随气流远距离传播至山西南部, 再逐步扩散成为本地菌源的补充, 进一步使山西省小麦白粉菌组成复杂化。由于麦收后气温较高, 白粉菌很难越夏, 然而, 白粉菌可通过气流传播到山区背阴处自生到麦苗上, 不断产生分生孢子越夏, 在较冷的地区分生孢子能大量产生且质量较轻, 10 月中旬可侵染临近秋播麦苗, 以后逐渐向平原麦田扩散, 发病后可借风传播, 为秋苗和春季流行提供初侵染菌源[45]。

小麦白粉病菌株继代周期短、变异频率高, 不同的生态区会变异出大量复杂的、不同毒性的白粉病菌株。因此, 在山西这样一个独特的生态环境中, 分析山西省小麦资源中抗白粉病基因组成, 鉴定适应当地菌群结构的抗白粉病基因对于白粉病防控至关重要。为此, 本研究对山西省小麦品种资源进行了苗期及成株期抗病性鉴定及抗病基因的分子鉴定和全基因组关联分析。结果表明, 山西省小麦品种整体抗病能力不高, 仅 10 个品种在苗期表现抗病, 29 个品种在成株期表现抗病, 其中圣麦 104、JT176、临麦 5311 和金丰 3 号在苗期和成株期均表现出较好的抗性。此外, 还发现 2010 年以来山西省育成品种成株期抗白粉病品种占比提高, 提示近年来山西省小麦已经在逐步改良白粉病抗性, 但总体上免疫高抗品种仍较为匮乏, 在下一步育种工作中急需引进新的抗病基因资源, 培育新的抗病品种。

### 3.2　山西小麦抗性基因分布及全基因组关联分析

病原菌高度变异导致抗病基因的有效性不断降低, 但有效利用的抗病基因十分有限, 目前我国小麦推广品种中频率较高且有效的抗白粉病基因主要有 *Pm2*、*Pm4*、*Pm6* 和 *Pm21* 等少数主效基因及其等位基因。其中, *Pm2* 基因在我国抗病小麦品种中分布广泛, 是我国利用频率最高的抗白粉病基因之一, Jin 等[9]通过对我国 558 份小麦资源进行鉴定, 发现 *Pm2* 基因比例最大, 刘兵等[46]的研究也得出了类似结论, 即我国小麦品种中 *Pm2* 基因的分布频率较高; *Pm2* 在我国小麦抗病育种中广泛应用, 在我国小麦白粉病防控中发挥了重要的作用, 小麦育成品种农大 1108、济麦 22 和良星 66 等在山东及黄淮北片审定和大面积推广。*Pm6* 对中国北方一半以上白粉菌具有抗性, 但对部分强毒力小种(如 E20)的抗性较弱。在济麦 22 转育后代中, 通过分子标记辅助育种聚合 *Pm6* 和 *Pm2*, 创制出对白粉病免疫的新品系[47]。90 年代育成的品种中 *Pm8* 基因频率达到 44.1%, *Pm8* 在参加国家区域试验的品种中也占有相当高的比例, 但实际上 *Pm8* 在我国绝大多数地区都已经丧失抗性[8], 而且携带 *Pm8* 的 1RS 易位同时携带黑麦碱基因, 会导致面团弹性差、发黏和面包加工品质差等问题[48-49]。南京农业大学[14, 50]以簇毛麦 6VS.6AL 易位的形式将 *Pm21* 基因导入小麦, 创制了“92R 系列”材料, 已有一大批携带 *Pm21* 的小麦品种被审定和推广应用, 目前主要分布在长江中下游麦区。当前我国小麦品种的抗白粉病遗传基础较为狭窄, 需要引入更多有利的抗白粉病基因。功能标记和连锁标记在小麦抗病基因的遗传定位、资源筛选及分子育种中被广泛应用, 连锁标记开发周期短、成本低, 可快速筛选含目标抗病基因的育种材料, 但连锁标记存在连锁累赘, 且遗传背景依赖性强, 易受环境胁迫和遗传背景影响, 产生假阳性, 存在一定的局限性; 而功能标记可精准区分“抗病基因型”与“感病基因型”, 且不受小麦多倍体基因组同源序列干扰, 能有效避免连锁累赘导致的假阳性, 在不同遗传背景下的品种中稳定性极高。本研究利用已知抗白粉病基因的功能标记/紧密连锁进行分

子检测, 发现山西小麦携带的抗性基因也较为单一, 且基因分布较为集中。其中, *Pm8* 分布比例较高, 但大部分品种表现感病, 表明 *Pm8* 在山西省已经失去了利用价值, 这一结论与郭钰婧[51]研究结果一致; *Pm4* 和 *Pm21* 在山西省小麦中占比很低, *Pm4* 已在生产上应用多年, 携带 *Pm4* 的山西省小麦在苗期和成株期均多为感病, 但在我国 *Pm4* 基因目前总体上仍保持良好抗性, 虽已出现区域分化, 在甘肃等地区抗性开始衰减, 但通过合理布局和基因聚合仍存在较大的利用价值; *Pm21* 是山西小麦抗白粉病的重要资源, 本研究鉴定到苗期和成株期免疫品种均携带 *Pm21*, 该基因在国内小麦品种中已保持广谱抗性近 40 年, 相比其他一些易因病原菌变异而丧失抗性的基因, *Pm21* 具有较好的稳定性。近年来, 大量抗白粉病基因的克隆, 为我们提供了一些典型的抗源, 并已转育到了小麦品种中, 显示出较高的潜力, 如 *Pm24*、*Pm36* 作为新型串联激酶基因已通过回交转育导入多个高产小麦品种, 创制的抗病新种质填补了我国小麦广谱抗源的空白[15-16]。因此, 解析山西省小麦抗白粉病基因的遗传基础, 精准鉴定目标基因的抗谱, 分析目标基因的使用范围, 精准聚合多个主效抗病基因, 对培育持久抗病小麦新品种至关重要。

全基因组关联分析已广泛应用于小麦、玉米和水稻等作物抗病遗传解析及优异基因的发掘中, 通过结合高密度 SNP 芯片或全基因组重测序数据, 可将抗病位点定位到 100 kb~1 Mb 的精细区间。为进一步分析山西省小麦种质资源的抗白粉病基因的遗传基础, 挖掘新的抗白粉病基因位点, 本研究利用全基因组关联分析, 在山西省小麦品种苗期鉴定到 7 个稳定位点, 分布于 2A、4B、6A、7B 和 7D 染色体上; 成株期鉴定到 8 个稳定位点, 分布于 1A、2D、4B、4D 和 7B 染色体上(表 3), 与已报道抗病位点相比, 1A 染色体上鉴定到一个显著关联的位点, 其置信区间为 1A: 533264807~533441860, 与 Jin 等[52]报道的小麦抗白粉病位点 *QPm.nwafu-1AL* 进行对比, 其物理间隔仅 1.99 Mb, 推测可能为同一位点或新的等位变异。在 2A 染色体 704.1~737.2 Mb 区间内检测到 1 个显著关联的位点, 目前在 2A 染色体上已报道的抗白粉病基因有 *Pm4* [53-56]、*Pm50* [57]、*Pm65* [58]和 *PmYAV* [59], *Pm50* 侧翼标记为 *Xgwm29*, 与中国春参考基因组对比发现, *Pm50* 位于该区间内, 可能是同一位点或新的等位变异。4B 染色体上成株期关联到的 *QPmm-4B.1* 与报道的 *QPm.nwafu-4BL*[51] 物理位置接近, 可能是同一位点或新的等位变异。Zhao 等[60]报道了一个小麦抗白粉病位点 *Qpm.sxn-4D*, 其物理区间为 106.35~117.92 Mb, 本研究在 4D 染色体上鉴定到的 *QPmm-4D* 与其物理间隔仅 4.18 Mb, 可能是同一位点或新的等位变异。6A 染色体 84.7~104.1 Mb 和 559.7~562.3 Mb 区间内检测到

**表 3 与小麦白粉病抗性显著相关的位点**

**Table 3 Loci significantly associated with wheat powdery mildew resistance**

| 生育期 Growth stage | 标记 Marker | 染色体 Chr. | 物理位置 Physical position (Mb) | $-\log_{10}P$ | 表型贡献率 $R^2$ (%) | 参考文献 Reference |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 苗期 Seedling stage | *QPms-2A* | 2A | 704.1–737.2 | 3.03–3.39 | 3.72–4.52 | *Pm50* [57] |
| | *QPms-4B* | 4B | 610.7 | 4.82 | 5.88 | |
| | *QPms-4B.1* | 4B | 414.2–414.9 | 3.06–3.17 | 4.29–4.30 | |
| | *QPms-6A* | 6A | 84.7–104.1 | 3.22–5.15 | 6.13–8.63 | *Pm21* [14] |
| | *QPms-6A.1* | 6A | 559.7–562.3 | 3.72–5.58 | 5.87–8.92 | |
| | *QPms-7B* | 7B | 488.4–549.9 | 3.09–3.15 | 4.86–4.94 | |
| | *QPms-7D* | 7D | 21.6 | 4.20 | 6.65 | |
| 成株期 Mature stage | *QPmm-1A* | 1A | 533.3–533.4 | 3.14–4.56 | 5.01–6.63 | *QPm.nwafu-1AL* [52] |
| | *QPmm-2D* | 2D | 185 | 4.29 | 6.91 | |
| | *QPmm-4B* | 4B | 86.9 | 5.03 | 8.16 | |
| | *QPmm-4B.1* | 4B | 656.9 | 4.69 | 8.61 | *QPm.nwafu-4BL* [52] |
| | *QPmm-4D* | 4D | 122.1 | 3.65 | 6.78 | *Qpm.sxn-4D* [60] |
| | *QPmm-4D.1* | 4D | 248.2 | 4.89 | 8.95 | |
| | *QPmm-4D.2* | 4D | 332 | 5.58 | 9.10 | |
| | *QPmm-7B* | 7B | 287.7 | 3.10 | 3.89 | |

2 个显著关联的位点, 6A 染色体上携带 *Pm21* (*Pm31*) [14]、*Pm56* [61]和 *Pm71* [6], 参考中国春基因组序列, *Pm21* 的物理位置是 6A: 91870472~91871971, 因此推测在 84.7~ 104.1 Mb 区间内的位点是 *Pm21*。7B 染色体上关联到的位点与 7B 染色体上已报道的 *Pm5e*、*Pm40* [62]和 *Pm47* [63]距离较远, 可能是新的抗病位点。同时, 7D 染色体上关联到的位点与 *Pm15*、*Pm29* [64]和 *Pm38* [65]距离也较远, 可能也是新的抗病位点。由于苗期抗性由主效基因控制, 多为显性/半显性, 所以单个基因对表型的解释率高, 遗传效应稳定。

对比苗期和成株期全基因组关联分析结果, 二者存在一定偏差。究其原因, 苗期鉴定在温室进行, 温度、湿度和光照等条件高度统一, 且病原菌接种与鉴定标准化, 白粉病菌株 E09 是明确的广谱毒力小种, 结果较为稳定。利用 GWAS 一般能够精准定位到控制苗期抗性的主效位点, 然而, 成株期抗性由混合小种侵染, 且在大田条件下进行, 侵染过程受环境因素影响, 波动较大, 同时小麦生育期生理状态也会影响抗性基因的表达。此外, 苗期抗性和成株期抗性可能本身就存在抗病位点的差异。

## 4　结论

山西省小麦抗白粉病水平整体不高, 且抗病遗传基础较为狭窄, 高抗至免疫品种较少, 抗病基因聚合率较低。利用全基因组关联分析, 共得到 15 个与白粉病抗性显著关联的稳定位点, 有 5 个位点与前人报道的物理位置相近或重合, 其余 *QPms-4B*、*QPms-7B* 和 *QPms-7D* 等 10 个位点可能是新的抗性位点。本研究结果可为山西省小麦的合理推广和抗白粉病遗传改良提供参考。

**附表**　请见网络版: 1) 本刊网站 http://zwxb.chinacrops.org/; 2) 中国知网 http://www.cnki.net/; 3) 万方数据 http://c.wanfangdata.com.cn/Periodical-zuowxb.aspx。

## References


[1] Zhu M, Riederer M, Hildebrandt U. Very-long-chain aldehydes induce appressorium formation in ascospores of the wheat powdery mildew fungus *Blumeria graminis*. Fungal Biol, 2017, 121: 716–728.

[2] Griffey C A. Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter wheat. Plant Dis, 1993, 77: 618.

[3] Savary S, Willocquet L, Pethybridge S J, et al. The global burden of pathogens and pests on major food crops. Nat Ecol Evol, 2019, 3: 430–439.

[4] Yi Y J, Yin Y N, Yang Y A, et al. Antagonistic activity and mechanism of *Bacillus subtilis* XZ16-1 suppression of wheat powdery mildew and growth promotion of wheat. Phytopathology, 2022, 112: 2476–2485.

[5] 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*. Plant Commun, 2024, 5: 100646.

[6] Zhang J D, Yang H, Han G H, et al. Fine mapping of *Pm71*, a novel powdery mildew resistance gene from emmer wheat. Crop J, 2025, 13: 62–68.

[7] Kloppe T, Whetten R B, Kim S B, et al. Two pathogen loci determine *Blumeria graminis* f.sp. *tritici* virulence to wheat resistance gene *Pm1a*. New Phytol, 2023, 238: 1546–1561.

[8] Manser B, Koller T, Praz C R, et al. Identification of specificity-defining amino acids of the wheat immune receptor *Pm2* and powdery mildew effector *AvrPm2*. Plant J, 2021, 106: 993–1007.

[9] Jin Y L, Han G H, Zhang W J, et al. Evaluation and genetic dissection of the powdery mildew resistance in 558 wheat accessions. New Crops, 2024, 1: 100018.

[10] Yahiaoui N, Srichumpa P, Dudler R, et al. Genome analysis at different ploidy levels allows cloning of the powdery mildew resistance gene *Pm3b* from hexaploid wheat. Plant J, 2004, 37: 528–538.

[11] Guo G H, Bai K H, Hou Y K, et al. The wheat NLR pair *RXL/Pm5e* confers resistance to powdery mildew. Plant Biotechnol J, 2025, 23: 1260–1276.

[12] Xie J Z, Guo G H, Wang Y, et al. A rare single nucleotide variant in *Pm5e* confers powdery mildew resistance in common wheat. New Phytol, 2020, 228: 1011–1026.

[13] 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. BMC Biol, 2023, 21: 29.

[14] 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. Mol Plant, 2018, 11: 874–878.

[15] 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. Nat Commun, 2024, 15: 3124.

[16] Lu P, Zhang G H, Li J, et al. A wheat tandem kinase and NLR pair confers resistance to multiple fungal pathogens. Science, 2025, 387: 1418–1424.

[17] 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. 植物病理学报, 2022, 52: 396–403.
Li Y, Ma K J, Gong D D, et al. Virulence and genetic diversity of *Blumeria graminis* f.sp. *tritici* population in Shaanxi province. Acta Phytopathol Sin, 2022, 52: 396–403 (in Chinese with English abstract).

[18] 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. 植物病理学报, 2021, 51: 741–747.
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. Acta Phytopathol Sin, 2021, 51: 741–747 (in Chinese with English abstract).

[19] 赵紫慧, 黄江, 陆鸣, 等. 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, et al. 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).

[20] 李洪杰, 王晓鸣, 宋凤景, 等. 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, et al. 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).

[21] 张林, 樊庆琦, 隋新霞, 等. 山东小麦品种抗白粉病基因的分子鉴定. 麦类作物学报, 2008, 25: 905–911.
Zhang L, Fan Q Q, Sui X X, et al. Detection of powdery mildew resistance genes in the varieties and landraces in Shandong province. J Triticeae Crops, 2008, 25: 905–911 (in Chinese with English abstract).

[22] 李玲, 王万军, 曹世勤, 等. 127份甘肃农家小麦品种兼抗条锈病与白粉病鉴定与评价. 植物保护, 2024, 50(4): 264–275.
Li L, Wang W J, Cao S Q, et al. Evaluation of dual resistance to stripe rust and powdery mildew in 127 wheat landraces of Gansu province. Plant Prot, 2024, 50(4): 264–275 (in Chinese with English abstract).

[23] 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. 植物遗传资源学报, 2020, 21: 683–705.
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 Plant Genet Resour, 2020, 21: 683–705 (in Chinese with English abstract).

[24] 王昕, 张昭敏, 侯万伟, 等. 青海省 299 份小麦品种(系)抗白粉病基因的分子检测. 甘肃农业大学学报, 网络首发[2026-05-19], https://link.cnki.net/urlid/62.1055.S.20250514.1724.002.
Wang X, Zhang Z M, Hou W W, et al. Molecular detection of powdery mildew resistance genes in 299 wheat varieties (lines) from Qinghai province. J Gansu Agric Univ, Published online [2026-05-19], https://link.cnki.net/urlid/62.1055.S.20250514.1724.002 (in Chinese with English abstract).

[25] 赵佳佳, 乔玲, 武棒棒, 等. 山西省小麦苗期根系性状及抗旱特性分析. 作物学报, 2021, 47: 714–727.
Zhao J J, Qiao L, Wu B B, et al. Seedling root characteristics and drought resistance of wheat in Shanxi province. Acta Agron Sin, 2021, 47: 714–727 (in Chinese with English abstract).

[26] 刘敏捷, 原宗英, 武英鹏. 2015–2018 年度山西省小麦区域试验品种及育种材料抗病性评价. 山西农业科学, 2020, 48: 489–491.
Liu M J, Yuan Z Y, Wu Y P. Resistance evaluation of wheat regional trail varieties and breeding materials in Shanxi province in 2015–2018. J Shanxi Agric Sci, 2020, 48: 489–491 (in Chinese with English abstract).

[27] 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. 中国植保导刊, 2022, 42(7): 57–60.
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. China Plant Prot, 2022, 42(7): 57–60 (in Chinese).

[28] 牛慧珍, 任永康, 唐朝晖, 等. 山西小麦地方品种四月黄抗白粉病基因的遗传分析. 植物遗传资源学报, 2025, 26: 309–318.
Niu H Z, Ren Y K, Tang C H, et al. Genetic analysis of powdery mildew resistance in siyuehuang, a wheat Landrace in Shanxi province, China. J Plant Genet Resour, 2025, 26: 309–318 (in Chinese with English abstract).

[29] 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. Crop J, 2019, 7: 771–783.

[30] 刘宝磊, 房方, 杨国堂, 等. 抗白粉病小偃麦 1St 异附加系的分子细胞遗传学鉴定. 山西农业科学, 2025, 53(2): 67–74.
Liu B L, Fang F, Yang G T, et al. Molecular cytogenetic identification of Wheat-Thinopyrum ponticum 1St disomic addition line with powdery mildew resistance. J Shanxi Agric Sci, 2025, 53(2): 67–74 (in Chinese with English abstract).

[31] 盛宝钦. 用反应型记载小麦苗期白粉病. 植物保护, 1988, 14(1): 49.
Sheng B Q. Recording powdery mildew of wheat seedling with reactive type. Plant Prot, 1988, 14(1): 49 (in Chinese).

[32] 盛宝钦, 段霞谕. 对记载小麦成株白粉病“0~9 级法”的改进. 北京农业科学, 1991(1): 38–39.
Sheng B Q, Duan X Y. Improvement of “0~9 grade method” for recording wheat powdery mildew. Beijing Agric Sci, 1991(1): 38–39 (in Chinese).

[33] Guo Z F, Wang H W, Tao J J, et al. Development of multiple SNP marker panels affordable to breeders through genotyping by target sequencing (GBTS) in maize. Mol Breed, 2019, 39: 37.

[34] 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*. New Phytol, 2021, 229: 2812–2826.

[35] Jin Y L, Shi F Y, Liu W H, et al. Identification of resistant germplasm and detection of genes for resistance to powdery mildew and leaf rust from 2978 wheat accessions. Plant Dis, 2021, 105: 3900–3908.

[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. Nat Plants, 2021, 7: 327–341.

[37] 朱玉丽, 王黎明, 王洪刚. 小麦抗白粉病基因 *Pm5e* 的 SSR 标记研究. 分子植物育种, 2008, 6: 1080–1084.
Zhu Y L, Wang L M, Wang H G. Studies on SSR molecular marker of wheat powdery mildew resistance gene *Pm5e*. Mol Plant Breed, 2008, 6: 1080–1084 (in Chinese with English abstract).

[38] 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. Theor Appl Genet, 2020, 133: 1265–1275.

[39] 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. Plant J, 2013, 76:

957–969.

[40] Zhu S Y, Liu C, Gong S J, et al. Orthologous genes *Pm12* and *Pm21* from two wild relatives of wheat show evolutionary conservation but divergent powdery mildew resistance. Plant Commun, 2023, 4: 100472.

[41] Bie T D, Zhao R H, Zhu S Y, et al. Development and characterization of marker *MBH1* simultaneously tagging genes *Pm21* and *PmV* conferring resistance to powdery mildew in wheat. Mol Breed, 2015, 35: 189.

[42] 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. Nat Commun, 2020, 11: 680.

[43] Zou S H, Wang H, Li Y W, et al. The NB-LRR gene *Pm60* confers powdery mildew resistance in wheat. New Phytol, 2018, 218: 298–309.

[44] 卫乃翠, 陶金博, 苑名杨, 等. 山西小麦苗期耐低磷特性及遗传分析. 中国农业科学, 2024, 57: 831–845.
Wei N C, Tao J B, Yuan M Y, et al. Seedling characterization and genetic analysis of low phosphorus tolerance in Shanxi varieties. Sci Agric Sin, 2024, 57: 831–845 (in Chinese with English abstract).

[45] 徐兆飞. 山西小麦. 北京: 中国农业出版社, 2006.
Xu Z F. Shanxi Wheat. Beijing: China Agriculture Press, 2006 (in Chinese).

[46] 刘兵, 李绍慧, 王永强, 等. 我国主要小麦推广品种抗白粉病基因的分子检测. 植物保护学报, 2010, 37(2): 113–117.
Liu B, Li S H, Wang Y Q, et al. Molecule detection of powdery mildew resistance genes in the commercial wheat cultivars in China. J Plant Prot, 2010, 37(2): 113–117 (in Chinese with English abstract).

[47] 殷贵鸿, 李根英, 何中虎, 等. 小麦新品种济麦 22 抗白粉病基因的分子标记定位. 作物学报, 2009, 35: 1425–1431.
Yin G H, Li G Y, He Z H, et al. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene in wheat cultivar Jimai 22. Acta Agron Sin, 2009, 35: 1425–1431 (in Chinese with English abstract).

[48] Graybosch R A, Peterson C J, Hansen L E, et al. Comparative flour quality and protein characteristics of 1BL/1RS and 1AL/1RS wheat-rye translocation lines. J Cereal Sci, 1993, 17: 95–106.

[49] Graybosch R A. Mini review: uneasy unions: quality effects of rye chromatin transfers to wheat. J Cereal Sci, 2001, 33: 3–16.

[50] Zhang X, Wang H Y, Sun H J, et al. A chromosome-scale genome assembly of Dasypyrum villosum provides insights into its application as a broad-spectrum disease resistance resource for wheat improvement. Mol Plant, 2023, 16: 432–451.

[51] 郭钰婧. 山西省小麦品种(系)抗白粉病基因组成分析. 山西农业大学硕士学位论文, 山西太谷, 2024.
Guo Y J. Analysis of the Gene Composition of Wheat Varieties (Lines) Resistant to Powdery Mildew in Shanxi Province. MS Thesis of Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi, China, 2024 (in Chinese with English abstract).

[52] Jin P F, Guo X, Guo M Y, et al. Genome-wide association mapping of resistance to powdery mildew in regional trials of wheat mainly from China. Plant Dis, 2022, 106: 2701–2710.

[53] Li N, Jia H Y, Kong Z X, et al. Identification and marker-assisted transfer of a new powdery mildew resistance gene at the *Pm4* locus in common wheat. Mol Breed, 2017, 37: 79.

[54] Wu P P, Xie J Z, Hu J H, et al. Development of molecular markers linked to powdery mildew resistance gene *Pm4b* by combining SNP discovery from transcriptome sequencing data with bulked segregant analysis (BSR-seq) in wheat. Front Plant Sci, 2018, 9: 95.

[55] Hao Y F, Liu A F, Wang Y H, et al. *Pm23*: a new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat. Theor Appl Genet, 2008, 117: 1205–1212.

[56] Ullah K N, Li N, Shen T, et al. Fine mapping of powdery mildew resistance gene *Pm4e* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Planta, 2018, 248: 1319–1328.

[57] Mohler V, Bauer C, Schweizer G, et al. *Pm50*: a new powdery mildew resistance gene in common wheat derived from cultivated emmer. J Appl Genet, 2013, 54: 259–263.

[58] Li G Q, Cowger C, Wang X W, et al. Characterization of *Pm65*, a new powdery mildew resistance gene on chromosome 2AL of a facultative wheat cultivar. Theor Appl Genet, 2019, 132: 2625–2632.

[59] Jin Y L, Gu T T, Li X Q, et al. Characterization of a new splicing variant of powdery mildew resistance gene *Pm4* in synthetic hexaploid wheat YAV249. Front Plant Sci, 2022, 13: 1048252.

[60] Zhao Z Y, Qiu Y L, Cao M L, et al. Quantitative trait loci mapping for powdery mildew resistance in wheat genetic population. Genes, 2024, 15: 1438.

[61] Hao M, Liu M, Luo J T, et al. Introgression of powdery mildew resistance gene *Pm56* on rye chromosome arm 6RS into wheat. Front Plant Sci, 2018, 9: 1040.

[62] Zhong S F, Ma L X, Fatima S A, et al. Collinearity analysis and high-density genetic mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm40* in PI 672538. PLoS One, 2016, 11: e0164815.

[63] Xiao M G, Song F J, Jiao J F, et al. Identification of the gene *Pm47* on chromosome 7BS conferring resistance to powdery mildew in the Chinese wheat landrace Hongyanglazi. Theor Appl Genet, 2013, 126: 1397–1403.

[64] Zeller F J, Kong L, Hartl L, et al. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) 7. gene *Pm29* in line Pova. Euphytica, 2002, 123: 187–194.

[65] Spielmeyer W, Singh R P, McFadden H, et al. Fine scale genetic and physical mapping using interstitial deletion mutants of *Lr34/Yr18*: a disease resistance locus effective against multiple pathogens in wheat. Theor Appl Genet, 2008, 116: 481–490.