

# 小麦白粉病菌及其抗性基因研究进展

范春捆

(西藏自治区农牧科学院农业研究所, 西藏 拉萨 850032)

**摘要:**本文综述了小麦白粉菌的形态特征与生物学特性、抗白粉病基因及其来源、小麦近缘物种中抗白粉病基因利用等方面的研究进展,旨在为小麦白粉病的防治与研究提供借鉴。

**关键词:**小麦;白粉病;抗性基因

中图分类号:S512.1 文献标识码:A

## Researches on Powdery Mildew and Resistant Genes in Wheat

FAN Chun-kun

(Institute of Agriculture, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Tibet Lhasa 850032, China)

**Abstract:** The present paper mainly summarizes the morphological and biological characteristics of wheat powdery mildew fungi, powdery mildew resistance genes and sources, and the utilization of powdery mildew resistance genes in wheat related species, providing reference for the control and research of wheat powdery mildew.

**Key words:** Wheat; Powdery mildew fungi; Resistance genes

白粉病(*Erysiphe graminis* D. C. f. sp. *Tritici*)是小麦的主要病害之一(Bennett F G A, 1984),尤其在降雨量大的潮湿地区发病较重。小麦白粉病危害损失较大,严重时致使减产 24.54 % ~ 35.95 %,轻者减产 7.69 % ~ 15.93 %<sup>[1]</sup>。目前,防治小麦白粉病最有效的技术措施是培育抗病品种,这就促使有关科研工作者广泛发掘种质资源,拓宽小麦遗传基础,挖掘抗性基因。本文综述了小麦白粉菌的形态特征与生物学特性、抗白粉病基因及其来源、小麦近缘物种中抗白粉病基因利用等方面的研究进展,旨在为小麦白粉病的防治与研究提供借鉴。

### 1 小麦白粉菌形态特征和生物学特性

小麦白粉病,又称禾本科布氏白粉菌小麦专化型(*Blumeria graminis*)。白粉菌主要寄生在小麦叶片、叶鞘、颖壳等表面,菌丝体以吸器摄取养分维持

生长。吸器椭圆形,生有指状分枝。分生孢子梗直立从菌丝体垂直生成,基部膨大成球形,不分枝,无色,顶端产生成串的分生孢子,约 10 ~ 30 个,自顶端向下依次成熟脱落。分生孢子椭圆形,单胞,无色,大小约 25 ~ 30  $\mu\text{m}$   $\times$  8 ~ 10  $\mu\text{m}$ 。闭囊壳球形,黑色,直径为 135 ~ 280  $\mu\text{m}$ ,外有发育不全的丝状附属丝,闭囊壳内含有 9 ~ 30 个子囊。子囊长圆形或卵形,内含 8 或 4 个子囊孢子<sup>[2]</sup>。

小麦白粉菌以分生孢子或子囊孢子借气流传播,病菌接触寄主表面,在适宜条件下先后长出初生芽管、附着包和侵入丝,进而侵入叶片表皮细胞,生长为吸器,并在寄主体外长出菌丝,发育产生分生孢子梗和分生孢子。

在侵染过程中,分生孢子萌发对温度、湿度、光照等条件要求范围较宽,温度为 0.5 ~ 34  $^{\circ}\text{C}$ ,最适为 10 ~ 17  $^{\circ}\text{C}$ ;湿度为 0 % ~ 100 %,湿度愈大萌发率愈高,分生孢子侵入寄主的湿度必须在 65 % 以上,湿度愈大发病愈重;光照能促使分生孢子的形成,但紫外线有强烈的杀伤作用;分生孢子在 pH 2.2 ~ 12.4 的范围内都可以萌发,以 pH 4.2 ~ 7.7 最适<sup>[3]</sup>。

收稿日期:2019 - 01 - 09

基金项目:玉米诱导西藏小麦单倍体育种技术研究(xz2017-Zrg-38)

作者简介:范春捆(1979 - ),男,副研究员,主要从事小麦育种, E-mail: fanchunkun@taaas.org。

## 2 小麦抗白粉病基因及其来源

1930年,澳大利亚科学家 Waterhouse 首次报道了 Thew 小麦品种中拥有一对显性抗白粉病基因,1950年 Sears, E. R 利用缺体材料将 *Pm1* 定位于 7AL,之后许多国家研究人员对小麦抗白粉病基因遗传特点和定位进行深入研究。

截至目前,在小麦及其近缘种属中发现 80 多个抗白粉病基因,正式命名的 68 个,分别位于 40 多个位点上,编号 *Pm1* ~ *Pm54*。根据小麦抗白粉病基因来源植物种属关系远近,可以分为普通小麦一、二、三级基因库。小麦抗白粉病基因的一级基因库包括普通小麦所有类型;二级基因库包括四倍体栽培小麦 (*T. timopheevii*,  $2n = 28$ , AAGG)、高大山羊草 (*Ae. longissima*,  $2n = 14$ , SS)、拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. speltoides*,  $2n = 14$ , SS 或 BB)、二倍体粗山羊草 (*Ae. Tauschii*,  $2n = 14$ , DD) 等;三级基因库包括除一、二级基因库以外的植物种属,如黑麦、偃麦草属、冰草属、簇毛麦、披碱草属和新麦草等。

来源于一级基因库的有 49 个已命名的抗白粉病主要基因,分别为 *Pm1a*、*Pm1b*、*Pm1c* (*Pm18*)、*pm1d*、*Pm1e* (*Pm22*)、*Pm2a*、*Pm2b*、*Pm3a*、*Pm3b*、*Pm3c*、*Pm3d*、*Pm3e*、*Pm3f*、*Pm3g*、*Pm3h*、*Pm3i*、*Pm3j*、*Pm4a*、*Pm4b*、*Pm5a*、*Pm5b*、*Pm5c*、*Pm5d*、*Pm5e*、*Pm9*、*Pm10*、*Pm11*、*Pm14*、*Pm15*、*Pm16*、*Pm23*、*Pm24*、*Pm25*、*Pm26*、*Pm28*、*Pm30*、*Pm31*、*Pm33*、*Pm36*、*Pm38*、*Pm39*、*Pm41*、*Pm42*、*Pm44*、*Pm45*、*Pm46*、*Pm47*、*Pm50*、*Pm54*。

来源于小麦第二级基因库的抗白粉病基因有 11 个,分别是 *Pm2*、*Pm6*、*Pm12*、*Pm13*、*Pm27*、*Pm37*、*Pm1d*、*Pm32*、*Pm19*、*Pm34*、*Pm35*。

来源于小麦第三级基因库的抗白粉病基因有 8 个,分别是 *Pm7*、*Pm8*、*Pm17*、*Pm20*、*Pm21*、*Pm29*、*Pm40*、*Pm43*、*Pm53*。

未正式命名的抗白粉病基因 13 个:*PmL962*、*PmAS846*、*PmG16*、*PmHNK54*、*Pm2026*、*PmU*、*Mlm80*、*Mlhubel*、*Mlm2033*、*MliW72*、*MlZecl*、*MliW170*、*Ml3D232*。

## 3 小麦抗白粉病基因分子标记

分子标记技术由于准确、高效、不受时间、空间限制等特点,在小麦育种、种质资源鉴定等方面已广泛应用,其中 PCR 分子标记能够反映出 DNA 遗传多样性和生物种群内及种群间基因组差异的特异性,协助遗传资源的快速筛选,在小麦的抗病育种中应用较多(李灿等,2015)。上世纪 90 年代初,基于

分子标记技术筛选小麦抗白粉病抗基因开始研究与应用,迄今已经对 37 个基因位点的 54 个基因进行了标记<sup>[4]</sup>。

分子标记主要有简单重复序列 (Simple sequence repeats, SSR) 标记、限制片段长度多态性 (Restriction fragment length polymorphisms, RFLP) 标记、表达序列标签 (Expressed sequence tags, EST) 标记、扩增片段长度多态性 (Amplified fragment length polymorphisms, AFLP) 标记和原位杂交 (In situ hybridization) 等,本研究主要采用的是 SSR 标记和原位杂交鉴定。

SSR 标记是一种以特异引物 PCR 为基础的分子标记技术,是一类由 1~6 个核苷酸为重复单位组成的长达几十个核苷酸的串联重复序列。SSR 标记具有以下优点:①数量丰富,覆盖整个基因组,揭示多态性高;②具有多等位基因的特性,提供的信息量大;③以孟德尔方式遗传,呈共显性;④检测方法简单,实验的重复性好;已被广泛应用在物种遗传多样性分析、遗传图谱构建、基因定位、分子标记辅助选择育种、种子纯度及真伪鉴定等研究中。王黎明等以感病品种 Chancellor 与 *Pm2* 的近等基因系杂交获得的分离群体为材料,利用 SSR 结合分离群体分组法筛选到与小麦抗白粉病基因 *Pm2* 紧密连锁的分子标记(王黎明,2011)。刘联正利用 SSR 分子标记对小麦品种 WP6192 携带的抗白粉病基因进行了染色体定位和连锁分析将白粉病基因 *PmWP6192* 定位于染色体 2AL 上(刘联正,2012)。另外罗瑛皓等也利用 SSR 分子标记将小麦抗白粉病基因 *Pm16* 定位于 5BS 染色体上(罗瑛皓,2003)。前人研究结果表明 SSR 等分子标记在小麦抗病基因的定位和辅助选择育种中有较大的应用潜力。

原位杂交技术是分子遗传学和细胞学相结合而形成的一门交叉学科,是根据核酸分子碱基互补配对的原则。将特定生化物质(如地高辛,同位素等)标记的 DNA 探针与染色体上经过变性的单链目标 DNA 进行杂交,形成专一的核酸杂交分子,经相应的检测手段在显微镜下观察探针与染色体上 DNA 互补位置。原位杂交根据探针的不同分为 GISH (Genome in situ hybridization, GISH) 和 FISH (Fluorescence in situ hybridization),前者是鉴定染色体,后者鉴定外缘染色质。原位杂交技术可以在染色体上直观地鉴定遗传物质中含有的外源种质,所以广泛应用于生物学的许多领域,目前其在麦类作物的遗传和育种研究中也发挥着重要的作用。首先,利用基因组原位杂交可鉴定麦类真假远缘杂种,目前

已有小麦 - 黑麦杂种、大麦 - 黑麦杂种等的鉴定(张红军,2000)。第二,利用原位杂交可对麦类作物染色体中异源染色体进行鉴定(马渐新等,1997),第三,原位杂交技术可对染色体易位和交换

进行鉴定(王二明等,1997)。另外,原位杂交技术在小麦基因的定位,染色体同源性的鉴别和染色体的空间分布等研究也有很大的帮助(张红军等,2000)。

表 1 小麦抗白粉病基因及其分子标记<sup>[5-35]</sup>

基因	来源	位点	标记	标记类型	参考文献
<i>Pm1a</i>	普通小麦	7AL	Xcdo347/Xwhs178	RFLP	Ma 等(1994)
<i>Pm1b</i>	一粒小麦	7AL	OPF12650	RAPD	Hu 等(1997)
<i>Pm1c (Pm18)</i>	普通小麦	7AL	xWhs178/18M6、189	RFLP/AFLP	Hartl(1999)
<i>Pm1d</i>	斯卑尔脱小麦	7AL			
<i>Pm1e( Pm22)</i>	普通小麦	7AL	Xgem344/XS13M26-372	SSR/AFLP	Singrun 等(2003)
<i>Pm2a</i>	普通小麦	5DS	Xcfd81/Xwhs295	SSR/RFLP	Hartl(1995)
<i>Pm2b</i>	普通小麦	5DS	SCAR112	SCAR	Ma et al. 2015
<i>Pm3a</i>	普通小麦	1AS	Xwhs179	RFLP	Hartl(1993)
<i>Pm3b</i>	普通小麦	1AS	Xbcd1434	RFLP	Ma 等(1994)
<i>Pm3c</i>	普通小麦	1AS			
<i>Pm3d</i>	普通小麦	1AS			
<i>Pm3e</i>	普通小麦	1AS			
<i>Pm3f</i>	普通小麦	1AS			
<i>Pm3g</i>	普通小麦	1AS	Xpap2999	SSR	Bougot 等(2002)
<i>Pm3h</i>	普通小麦	1AS			
<i>Pm3i</i>	普通小麦	1AS			
<i>Pm3j</i>	普通小麦	1AS			
<i>Pm4a</i>	二粒小麦	2AL	Xcdo678-2A	RFLP	Ma 等(1994)
<i>Pm4b</i>	波斯小麦	2AL	Xbarc122、Xgwm356	SSR	Hao 等(2008)
<i>Pm4c( Pm23)</i>	普通小麦	5A			
<i>Pm5a</i>	二粒小麦	7BL			
<i>Pm5b</i>	普通小麦	7BL			
<i>Pm5c</i>	普通小麦	7BL			
<i>Pm5d</i>	普通小麦	7BL			
<i>Pm5e</i>	普通小麦	7BL	Xgwm1267	SSR	Huang 等(2003)
<i>Pm6</i>	提莫菲维小麦	2BL	Xbcd135/Xbcd266	RFLP	Tao 等(2000)
<i>Pm7</i>	黑麦	4BS · 4BL-2RL			
<i>Pm8</i>	黑麦	1RS · 1BL			
<i>Pm9</i>	普通小麦	7AL			
<i>Pm10</i>	普通小麦	1D			
<i>Pm11</i>	普通小麦	6BS			
<i>Pm12</i>	拟斯卑尔脱山羊草	6BS-6SS · 6SL	Xpsr113、Xpsr10	RFLP	Jia 等(1996)
<i>Pm13</i>	高山羊草	3BL · 3SS-3S			
<i>Pm14</i>	普通小麦	6BS	Xbcd907、Xcdo549	RFLP	Cenci 等(1999)
<i>Pm15</i>	普通小麦	7DS			
<i>Pm16</i>	野生二粒小麦	4A	Xgwm159	SSR	Chen 等(2005)
<i>Pm17</i>	黑麦	1RS · 1AL	Xiag95	RFLP	Hsam 等(2000)

续表 1 Continued table 1

基因	来源	位点	标记	标记类型	参考文献
<i>Pm19</i>	方穗山羊草	7D			
<i>Pm20</i>	黑麦	6BS · 6AL			
<i>Pm21</i> ( <i>Pm31</i> )	簇毛麦	6VS · 6AL	OPH171900	RAPD	Qi 等 (1996)
<i>Pm24</i>	普通小麦	1DS	XACA/CTA-407	AFLP	Huang 等 (2000)
<i>Pm25</i>	野生一粒小麦	1A	OPAG4950	RAPD	Shi 等 (1998)
<i>Pm26</i>	野生二粒小麦	2BS	Xwg516	RFLP	Rong 等 (2000)
<i>Pm27</i>	提莫菲维小麦	6B-6G	Xpsr154、Xpsr371	RFLP	Jarve 等 (2000)
<i>Pm28</i>	普通小麦	1B			
<i>Pm29</i>	卵穗山羊草	7DL	Xwg341、Xpsr129	RFLP	Zeller 等 (2002)
<i>Pm30</i>	野生二粒小麦	5BS	Xgwm159	SSR	Liu 等 (2002)
<i>Pm32</i>	拟斯卑尔脱山羊草	1BL · 1SS			
<i>Pm33</i>	波斯小麦	2BL	Xwmc317	SSR	Zhu 等 (2005)
<i>Pm34</i>	粗山羊草	5DL	Xbarc177-5D、Xbarc144	SSR	Miranda 等 (2006)
<i>Pm35</i>	方穗山羊草	5DL	Xcfd26	SSR	Miranda 等 (2007)
<i>Pm36</i>	野生二粒小麦	5BL	XP41M37、Xcfd7	AFLP、SSR	Blanco 等 (2008)
<i>Pm37</i>	提莫菲维小麦	7AL	Xgwm332、Xwmc790	SSR	Perugini 等 (2007)
<i>Pm38</i>	普通小麦	7DS	Xgwm1220、BJ280740	SSR、EST-STS	Spielmeyer 等 (2008)
<i>Pm39</i>	普通小麦	1BL	Xwmc719、Xhbc248	SSR	Lillemo 等 (2008)
<i>Pm40</i>	中间偃麦草	7BS	Xwmc335、Xgwm297	SSR	Luo 等 (2009)
<i>Pm41</i>	野生二粒小麦	3BL	Xwmc687、BE489472	SSR、EST-STS	Li 等 (2009)
<i>Pm42</i>	野生二粒小麦	2BS	Xgwm148、XcauG10、BF146221	SSR、SCAR、EST-STS	Hua 等 (2009)
<i>Pm43</i>	中间偃麦草	2DL	Xwmc41、Xbarc11	SSR	He 等 (2009)
<i>Pm44</i>	普通小麦	3A			
<i>Pm45</i>	普通小麦	6DS	Xmag6176	SSR、STS	Ma 等 (2011)
<i>Pm46</i>	普通小麦	5DS	Xgwm205/Xmp510	SSR/EST-STS	Gao 等 (2011)
<i>Pm47</i>	普通小麦	7BS	Xgwm46/BE606897	SSR/EST-STS	Xiao 等 (2013)
<i>Pm50</i>	普通小麦	2AL	Xgwm294	SSR	Mohler 等 (2013)
<i>Pm53</i>	拟斯卑尔脱山羊草	5BL	IWA6024/IWA2454	SNP	Petersen 等 (2015)
<i>Pm54</i>	普通小麦	6BL	Xbarc134	SSR	YuanfengHa 等 (2014)
<i>MLZecl</i>	野生二粒小麦	2BL	XE35M56-330	AFLP	Mohler et al. 2015
<i>Mlm80</i>	一粒小麦	7AL	Xmag2185/Xgwm344	STS/SSR	Yao et al. 2006
<i>Mlm2033</i>	一粒小麦	7AL	Xmag2185/Xgwm344	STS/SSR	Yao et al. 2006
<i>Mlhubel</i>	斯卑尔脱小麦	2DL	Xgwm265	SSR	Peng et al. 2014
<i>PmU</i>	乌拉尔图小麦	7AL	Xwmc273/Xpsp3003/Xcfa2040	SSR	Qiu et al. 2005
<i>Pm2026</i>	一粒小麦	5AL	Xgwm126	SSR	Xu et al. 2008
<i>MI3D232</i>	野生二粒小麦	5BL	XRGA-6	RGA	Zhang et al. 2010
<i>MIIW170</i>	野生二粒小麦	2BS	Xcau516	STS	Liu et al. 2012
<i>MIIW72</i>	野生二粒小麦	7AL	Xmag2185	STS	Ji et al. 2008
<i>PmG16</i>	野生二粒小麦	7AL	wPt-9217	DART	David et al. 2010
<i>PmAS846</i>	野生二粒小麦	5BL	XcfpI	SSR	Xue et al. 2012
<i>PmHnk54</i>	普通小麦	2AL	Xbarc5	SSR	Xu et al. 2011
<i>PmL962</i>	中间偃麦草	2BS	Xwmc314	SSR	Shen et al. 2015

## 4 小麦近缘物种中抗白粉病基因利用

在已发现的 80 多个小麦抗白粉病基因中, 13 个来源于小麦的近缘种属, 如 *Pm7*、*Pm8*、*Pm17*、*Pm20* 来自黑麦, *Pm12*、*Pm53* 来自拟斯卑尔脱山羊草、*Pm29* 卵穗山羊草、*Pm13* 来自高大山羊草、*Pm19*、*Pm35* 来自方穗山羊草、*Pm34* 粗山羊草、*Pm21* 来自簇毛麦。在所有小麦抗白粉病基因中, 来源于簇毛麦的 *Pm21* 已被许多研究证明是目前最有效的小麦抗白粉病基因, 对白粉菌所有生理小种表现免疫, 同时在遗传背景不同的小麦中均表现稳定。以此育种家们培育了许多含 *Pm21* 基因的小麦品种, 如扬麦 18、扬麦 15、南农 9918、内麦 836、石麦 14、绵麦 185、绵麦 37、贵农 775、贵农 001、安农 0841 等。

但随着小麦白粉病生理小种的变化, 许多抗病基因已基本显现不出抗性, 如 *Pm5*、*Pm7*、*Pm8*、*pm3a-f* 等, 近年来在 *Pm21* 也有这样的趋势。曹世勤(2010)、赵紫慧(2013)等分别在甘肃、河北发现了对 *Pm21* 有毒性菌株, 这表明病菌群体毒性与寄主抗病性有着较强的协同进化能力(江峥, 2014), 单个抗病基因对白粉菌高度的变异性很容易丧失作用。

### 参考文献:

- [1] 唐玉兰. 小麦白粉病危害损失与防治指标研究[J]. 植物保护, 1991(3): 7-8.
- [2] 朱振东. 小麦抗白粉病新基因的发现[D]. 北京: 中国农业科学院, 2003.
- [3] Aist J R, et al. Auto fluorescent and ultraviolet absorbing components in cell walls and papillae of barley coleoptiles and their relationship to disease resistance[J]. Can J Bot, 1986, 64: 266-272.
- [4] Bennett F G A. Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in agriculture and breeding programmes[J]. Plant Pathol, 1984, 33: 279-300.
- [5] Blanco A, et al. Molecular mapping of the novel powdery mildew resistance gene *Pm36* introgressed from *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* in durum wheat [J]. Theor Appl Genet, 2008, 117: 135-140.
- [6] Cao A Z, et al. Serine/threonine kinase gene *Stpk-V*, a key member of powdery mildew resistance gene *Pm21*, confers powdery mildew resistance in wheat[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108: 7727-7732.
- [7] Cao A Z, et al. A sequence-specific PCR marker linked with *Pm21* distinguishes chromosomes 6AS. 6BS, 6DS of *Triticum aestivum* and 6VS of *Haynaldia villosa*[J]. Plant Breeding, 2006, 125: 201-205.
- [8] Collinge D B. Cell wall appositions: the first line of defence[J]. J Exp Bot, 2009, 60: 351-352.
- [9] He R L, et al. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat [J]. Theor Appl Genet, 2009, 118: 1173-1180.
- [10] He R L, et al. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat [J]. Theor Appl Genet, 2009, 118: 1173-1180.
- [11] HE R L, et al. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat [J]. Theor Appl Genet, 2009, 118: 1173-1180.
- [12] Hua W, et al. Identification and genetic mapping of *Pm42*, a new recessive wheat powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119: 223-230.
- [13] Huang X Q, et al. Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat: a review [J]. Euphytica, 2004, 137: 203-223.
- [14] Hyeran K, et al. The powdery mildew resistance protein RPW8. 2 is carried on VAMP721/722 vesicles to the extrahaustorial membrane of haustorial complexes [J]. Plant J, 2014, 79(5): 835-47.
- [15] Koga H, et al. Hypersensitive cell death, auto fluorescence, and insoluble silicon accumulation in barley leaf epidermal cells under attack by *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1988, 32: 395-409.
- [16] Li B C, et al. Wheat centromeric retrotransposons: the new ones take a major role in centromeric structure [J]. Plant J, 2012, doi: 10.1111/tpj.12086.
- [17] Li G Q, et al. Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene *Pm41* on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119: 531-539.
- [18] Li H, et al. Development and identification of wheat-Haynaldia villosa T6DL·6VS chromosome translocation lines conferring resistance to powdery mildew[J]. Plant Breed, 2005, 124: 203-205.
- [19] Lin Z S, et al. Isolation and molecular analysis of genes *Stpk-V2* and *Stpk-V3* homologous to powdery mildew resistance gene *Stpk-V* in a *Dasypyrum villosum* accession and its derivatives[J]. J Appl Genet, 2013, 54(4): 417-426.
- [20] Luo P G, et al. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium*[J]. Theor Appl Genet, 2009, 118: 1059-1064.
- [21] Mago R, et al. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-Rye translocation lines[J]. Theor Appl Genet, 2002, 104(8): 1317-1324.
- [22] McIntosh R A, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [R]. Brisbane Qld Australia: 11th International Wheat Genetics Symposium, 2008.
- [23] Miranda L M, et al. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat [J]. Theor Appl Genet, 2006, 113: 1497-1504.
- [24] Miranda L M, et al. Chromosomal location of *Pm35*, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat [J]. Theor Appl Genet, 2007, 114: 1451-1456.



- [25] Murry M G, et al. Rapid isolation of molecular weight plant DNA [J]. Nucleic Acids Res, 1980, 8(19): 4321–4326.
- [26] Perugini L D, et al. *Pm37*, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii* [J]. Theor Appl Genet, 2008, 116:417–425.
- [27] Qi L L, et al. The gene *Pm21*: a new source for resistance to wheat powdery mildew [J]. Acta Agron Sin, 1995, 21(3): 257–262.
- [28] Spanu PD1, et al. Genome expansion and gene loss in powdery mildew fungi reveal tradeoffs in extreme parasitism [J]. Science, 2010, 330(6010): 1543–6.
- [29] Wang W M, et al. Specific targeting of the Arabidopsis resistance protein RPW8. 2 to the interfacial membrane encasing the Fungal Haustorium renders broad-spectrum resistance to powdery mildew [J]. The Plant Cell, 21: 2898–2913.
- [30] Wei H, et al. Identification and genetic mapping of *pm42*, a new recessive wheat powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119(2): 223–230.
- [31] Wienhues A. Transfer of rust resistance of *Agropyron* to wheat by addition, substitution and translocation [C]. In: MacKeyJ (eds) Proc 2th Int wheat Genet Symp Land, Sweden Hereditas (Suppl), 1966, 2: 328–341.
- [32] Xiao S, et al. Broad-spectrum mildew resistance in *Arabidopsis thaliana* mediated by RPW8 [R]. Science, 2001, 291(5501): 18–20.
- [33] ZELLER F J, et al. Progress in breeding for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [A]. //Slinkard A E. Proc 9th Int Wheat Genet Symp [C]. Saskatoon Sask Canada University Extension Press, 1998: 178–180.
- [34] Zhang Q Q, et al. Utilization of *Haynaldia villosa* (L.) Shur in resistance breeding in wheat [J]. Acta Phytophyl Sin, 1998, 25(1): 1-5 (in Chinese with English abstract).
- [35] Zhang Y L, et al. Development and application of functional markers specific to powdery mildew resistance on chromosome arm 6VS from different origins of *Haynaldia villosa* [J]. Acta Agron Sin, 2010, 38: 1827–1830.