

小麦抗白粉病基因的分子标记

解超杰 杨作民 孙其信

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100094)

摘要 小麦白粉病是威胁我国小麦生产的重要常见病害之一。培育抗病品种是防治小麦白粉病的一项既安全又经济有效的措施。分子标记技术的迅速发展使得该措施正在成为小麦抗病基因研究工作的重要手段之一。到目前为止,小麦中正式定名的抗白粉病基因位点已达 30 个(*Pm1* ~ *Pm30*),其中 16 个位点的 18 个基因已成功地标记和作图,为这些抗病基因的鉴别和遗传学研究以及分子标记辅助育种奠定了良好的基础。本文对 RFLP、RAPD、AFLP、SSR 等技术在小麦抗白粉病基因的分子标记研究方面的现状进行了综述。

关键词 小麦;抗白粉病基因;分子标记

中图分类号 S 435.121.46

文章编号 1007-4333(2003)01-0001-06

文献标识码 A

The molecular markers of powdery mildew resistance genes in wheat

Xie Chaojie, Yang Tsuomin, Sun Qixin

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract Powdery mildew is one of the most serious wheat diseases. Breeding for resistant cultivars has proved to be an effective and environmentally safe method to control this disease. Molecular markers are important approaches in the studies on wheat disease resistance genes. Up to now, 30 major wheat powdery mildew resistance genes (*Pm1* ~ *Pm30*) have been reported, of which 18 alleles from 16 loci were successfully tagged or mapped. This is helpful for the study of gene identification, inheritance and the marker assisted selection. The use of molecular marking techniques such as RFLP, RAPD, AFLP, SSR, etc, in mapping/tagging of powdery mildew resistance genes in wheat were reviewed briefly.

Key words wheat; powdery mildew; resistance genes; molecular markers

小麦白粉病是重要的小麦病害^[1],实践证明培育和**使用抗病品种**是小麦白粉病防治的经济、安全、有效的措施是**培育和**使用抗病品种****。目前,已有 30 个小麦抗白粉病基因位点被发现和定名(*Pm1* ~ *Pm30*)^[2~6]。随着抗白粉病基因陆续发现、发表,育种家面临鉴别抗病基因异同的问题。由于多个抗病基因可能都对所接种的菌株表现抗性,因此仅通过抗病反应型无法区分抗病基因。传统的鉴定方法包括等位性测验、抗谱分析、以及染色体定位等。

分子标记比其他形式的标记具有位点丰富、多态性高、稳定可靠等特点。利用分子标记检测不受时间和性状表达限制,而且有些分子标记为共显性,可鉴别基因型的纯合或杂合。利用与抗病基因紧密连锁的分子标记可以方便准确地识别不同的抗病基

因,还可使育种家摆脱对表型抗性的依赖,实现标记辅助选择,也可以很容易进行抗源累加,从而大大提高育种效率。

目前常用于抗病基因标记的技术主要有 RFLP、RAPD、AFLP、SSR 等。

1 RFLP(restriction fragment length polymorphism)

RFLP 是最早发明并应用广泛的一类 DNA 分子标记技术。RFLP 标记具有稳定可靠的特点,呈简单的孟德尔式共显性遗传,而且根据已建立的小麦基因组 RFLP 遗传连锁图,可以很方便地进行基因定位。但它也有许多不足之处如检测时间长、探针具有较强的种属特异性、DNA 需要量大且质量要求较高,同时由于小麦相对狭窄的遗传基础造成小麦的 RFLP 多态性较低,这在一定程度上限制了 RFLP 技

收稿日期:2002-06-10

基金项目:中以农业研究基金资助项目(SIARF2001-01);北京市科委重点资助项目(H012010310112);国家自然科学基金资助项目(30200174)

作者简介:解超杰,博士,副教授,主要从事小麦抗病育种研究。

术在小麦基因分子标记中的应用。

到2002年应用RFLP技术已经完成了对10个小麦抗白粉病基因位点的标记定位研究。Chao等^[7]利用RFLP技术建立了小麦第7部分同源群的遗传连锁图,发现位于7BL染色体臂上的*Pm5*基因与*Xpsr129*位点连锁,距离为35 cM。

Hartl等^[8]利用1套Chancellor近等基因系检测与*Pm*基因连锁的分子标记,发现标记*Xwhs179*与*Pm3*位点连锁,并能够区分该位点的不同等位基因。进一步用来自“Club/Chul(*Pm3b*)”组合的1个DH系计算出*Xwhs179*与*Pm3*位点的遗传距离为(3.3 ± 1.9) cM。根据缺-四体系定位结果,*Xwhs179*位于小麦第一同源群,这与*Pm3*的单体定位结果相吻合。

此后,Hartl等^[9]又用同样方法建立了*Pm1a*(Axminster/8*Cc)和*Pm2*(Ulka/8*Cc)的RFLP标记:位于7A的标记位点*Xwhs178*与*Pm1a*连锁,遗传距离为(2.8 ± 2.7) cM;与*Pm2*连锁的标记位点有2个,*Xwhs295*和*Xwhs350*; *Xwhs295*与*Pm2*之间的遗传距离为(2.7 ± 2.6) cM;而*Xwhs350*则表现为位点缺失标记;*Xwhs295*和*Xwhs350*均被定位在5D染色体上。进一步用BSA方法发现与*Pm1a*连锁的标记*Xwhs178*还与*Pm18*(即*Pm1c*)连锁。利用“MIN”(*Pm1c*)和“Khapli/8*Cc”(*Pm4a*)之间的杂交F₂群体估计出*Xwhs178*与*Pm1c*之间相距(4.4 ± 3.6) cM^[9]。

Ma等^[10]也利用这套Chancellor近等基因系建立了*Pm1*、*Pm2*、*Pm3*、*Pm4*的RFLP标记。其对抗病系与轮回亲本Cc的F₂后代群体鉴定发现:*Pm1*与*Xcdo347*共分离;*Pm2*与*Xbcd1871*相距3.5 cM;*Pm3b*与*Xbcd1434*相距1.3 cM;*Pm4a*与*Xbcd1231-2A(2)*和*Xcdo678-2A*共分离,而且*Pm4a*两侧各与*Xbcd1231-2A(1)*和*Xbcd292-2A*位点连锁,遗传距离均为1.5 cM。非整倍体作图表明:*Xcdo347-7A*位于7AL;*Xbcd1871-5D*位于5DS;*Xbcd1434-1A*位于1AS;*Xcdo678-2A*和*Xbcd292-2A*位于2AL。Ma等^[10]同时发现用几种不同的酶消化后,*Xbcd1434-1A*可在*Pm3b* NIL和*Pm3a* NIL中检测出相同的多态性片段。说明*Xbcd1434-1A*可以同时作为这2个等位基因的标记,而*Xbcd1434-1A*在*Pm3c* NIL中却检测不到多态性。刘金元等^[11]将与*Pm4a*共分离的RFLP标记*Xbcd1231-2A*进一步转化成STS标记。

*Pm12*是来自拟斯卑尔脱山羊草的显性抗白粉病基因。Jia等^[12]利用RFLP构建了小麦第6部分同源群的遗传图,并用于对*Pm12*的分子标记研究,结果发现*Pm12*基因位于易位染色体T6BS-6SS.6SL

上,更正了前人*Pm12*位于6A的结论。Jia等^[12]进一步证明*Pm12*位于6S短臂上,由于6S与小麦染色体基本不发生交换,所以*Pm12*与易位的6S片段共分离,6S短臂上的RFLP标记都可以作为*Pm12*的标记,如*Xpsr113*、*Xpsr10*(Gi-2)等。

Cenci等^[13]用16个定位在小麦第3部分同源群的RFLP探针检测了带有*Pm13*基因的不同的小麦-高大山羊草易位系,发现*Pm13*基因位于高大山羊草3S¹短臂上*Xcdo460*位点的远端,探针BCD907和CDO549可以在带有最短外源染色体片段的易位系(R1B)中检测出高大山羊草3S¹S的特异片段;Cenci等^[13]同时将*Pm13*的RAPD和DDRT-PCR标记片段OPX12₅₇₀和DD02-A₆₀₀转换成RFLP探针UTV14和UTV15,并将*Xutv14*和*Xutv15*也定位在3SIS远端*Xbcd907*和*Xcdo549*附近。

陶文静等^[14]用小麦第2部分同源群的36个探针,对携带*Pm6*基因的5个普通小麦-提莫菲维小麦渐渗系进行RFLP检测,通过这些渐渗系与受体亲本“Prins”之间的比较发现测出的多态性标记位点均位于这5个渐渗系的2B染色体上,表明带有*Pm6*基因的提莫菲维小麦2G染色体片段易位到2B上,取代了部分2B染色体片段,又根据5个渐渗系渗入成分重叠区段比较,把*Pm6*定位于2BL染色体上*Xbcd135*的邻近区域内,该区域为小片段2G染色体渗入易位。Tao等^[15]进一步发现*Pm6*基因与*Xbcd135*位点的遗传距离为1.6 cM,与*Xbcd266*位点的距离为4.8 cM。

Hsam等^[16]用分子标记方法对小麦-黑麦易位染色体T1BL.1RS上的抗白粉病基因*Pm17*和抗叶锈病基因*Lr26*进行遗传作图,结果发现*Pm17*与RFLP标记IAG95连锁,遗传距离为1.5 cM。Senft和Wricke^[17]曾发现该标记与一个抗黑麦白粉病菌(*Erysiphe graminis* f. sp. *secalis*)的抗病基因紧密连锁,位于黑麦染色体1RS远端。

Rong等^[3]对来自野生二粒小麦的隐性抗病基因*Pm26*进行RFLP标记发现,*Pm26*与小麦2BS上的*Xwg516*共分离,两侧各与*Xpsr566*(距离23.7 cM)和*Xpsr666*(距离15.1 cM)连锁。

Järve等^[4]分析了从提莫菲维小麦转入普通小麦6B上的*Pm27*基因,证明携带*Pm27*基因的提莫菲维小麦6G染色体易位到了6B上,易位断点涉及6B的2臂,6B的包括着丝粒在内的中间部分被6G染色体的相应部分取代,位于该区段的RFLP标记均可识别*Pm27*,如*Xpsr154*、*Xpsr371*、*Xpsr113*和*Xp*

sr312 等。小麦的 RFLP 遗传连锁图已经建立,因此利用 RFLP 标记可以同时进行基因定位。许多 *Pm* 基因的 RFLP 标记定位结果与以前的染色体定位结果都是吻合的,而且 Jia 等^[12]还利用 RFLP 标记定位的结果更正了前人错误的定位结果。为了克服 RFLP 耗时较长、技术复杂等缺点,研究者把基于 DNA 杂交的 RFLP 标记进一步转化成基于 PCR 的 STS 标记,从而使其更易于在标记辅助选择中应用。

2 RAPD (random amplified polymorphic DNA)

RAPD 是利用 10 碱基左右的随机寡聚核苷酸序列为引物,以基因组 DNA 为模板进行扩增,检测扩增 DNA 的多态性。该方法具有引物通用、快速简便、DNA 用量少的特点,但最大的缺点是稳定性差。RAPD 标记通常为显性,而且由于其随机扩增的特点,一般不能根据 RAPD 标记进行基因定位。

Hartl 等^[9]利用 BSA 方法,在 20 个引物中筛选出标记 OPH11₁₉₀₀ 与品种“Tirigo BR34”中的抗白粉病基因连锁,距离 13 cM。

李松涛等^[18]用 100 个随机引物对 Khapli/8 * Cc (*Pm4a*) 进行 RAPD 分析,发现引物 OPV-03 和 OPV-06 在 Khapli/8 * Cc 中扩增出 1.9 和 0.7 kb 的特异带,而引物 OPX-05 却在轮回亲本 Chancellor 中扩增出一条 2.7 kb 的特异带,在 Khapli/8 * Cc 中不存在。但是上述标记还有待于进行分离群体检测。

Qi 等^[19]对 *Pm21* 进行 RAPD 分析发现,标记 OPH17₁₉₀₀ 在簇毛麦以及普通小麦 6V 附加系、代换系和易位系中存在,因此可作为 *Pm21* 的标记,在各种遗传背景中检测该基因的存在。Liu 等^[20]进一步将 OPH17₁₉₀₀ 转化成更加稳定可靠的 SCAR 标记 SCAR₁₄₀₀ 和 SCAR₁₂₆₅。

Hu 等^[21]利用 BSA 方法对抗病品种“郑州 871124”(Pm1) 进行 RAPD 分析,从 1 300 个随机引物中筛选到与 *Pm1* 共分离的 2 个 RAPD 标记,UBC320₄₂₀ 和 UBC638₅₅₀。Hu 等^[21]通过 DDGE (denaturing gradient-gel electrophoresis) 检测到第 3 个标记 OPF12₆₅₀,距 *Pm1* 基因 5.4 cM。最后他们还将 UBC638₅₅₀ 转变成 STS 标记。

朴春根等^[22]以 *Pm2* 近等基因系“Ulka/8 * Cc”和“CH2632/8 * Cc”为材料,从 105 个随机引物中发现 2 个引物(OPE-06 和 OPE-09)的扩增片段可能与 *Pm2* 连锁,但是没做分离群体验证。

张旭等^[23]应用 RAPD 技术,采用 BSA 方法检测出 2 个与 Amigo 所含 *Pm17* 基因有关的 DNA 多态性片段,分别为 OPD03-550 和 OPD03-350,但是同样没

做分离群体验证。

Shi 等^[24]利用“NK Coker 9803 * 2/NC96B GTA5”BC₁F₁ 群体,通过 BSA 方法建立了与 *Pm25* 基因连锁的 3 个 RAPD 标记:OPAG04₉₅₀、OPX06₁₀₅₀ 和 OPAII4₆₀₀,它们与 *Pm25* 的遗传距离分别为 12.8 ± 3.96、17.2 ± 4.48 和 21.6 ± 4.88 cM,这 3 个标记都可用于识别 *Pm25*,但遗传距离相对过大。

Cenci 等^[13]对具有 *Pm13* 的不同易位系进行 RAPD 分析发现,引物 OPX12 在 *Pm13* 供体亲本 TL01 和所有易位系中都能扩增出一条 570 bp 的特异片段,所以 OPX12₅₇₀ 可以作为检测 *Pm13* 存在与否的分子标记,将该 RAPD 标记转化为 STS 标记后仍保持了这种能力,而且更加稳定可靠。刘金元等^[25]对含有 *Pm2* 的小麦近等基因系进行 RAPD 分析,发现标记 OPI04₁₇₀₀ 与 *Pm2* 连锁,根据 F₂ 分离群体分析,估算出标记 OPI04₁₇₀₀ 与 *Pm2* 之间的遗传距离为 (12.2 ± 3.3) cM。

王心宇等^[26]用 700 个随机引物对 *Pm6* 近等基因系进行 RAPD 分析发现引物 OPV20 可在抗病近等基因系以及其他 *Pm6* 渐渗系材料中扩增出 2 kb 的多态性片段。进一步用 F₂ 分离群体分析,计算出标记 OPV20₂₀₀₀ 与 *Pm6* 基因的遗传距离为 (3.0 ± 2.2) cM。

王立新等^[27]对小麦品种复壮 30 中的一个隐性抗白粉病基因进行 RAPD 标记研究,发现标记 UBC405₆₂₈ 与复壮 30 的抗白粉病基因连锁,遗传距离为 13 cM,可以作为该基因的分子标记。RAPD 标记技术的引物数量很多,研究者可以方便地从公司购买到,价格也较为便宜。尽管 RAPD 本身具有稳定性差的缺点,但 RAPD 标记可以转化成更加稳定可靠的 SCAR 或 STS 标记。因此,目前仍有研究者利用 RAPD 技术筛选小麦抗病基因的分子标记。

3 AFLP (amplified fragment length polymorphism)

AFLP 结合了 RFLP 的稳定性和 PCR 高效性的特点,多态性高,一次 PCR 就可以分析大量标记位点。该技术现广泛用于遗传作图和基因标记研究中^[28,29]。最近 Huang 等^[30]将大量小麦 AFLP 标记定位到普通小麦的不同染色体(臂)上。

Hartl 等^[31]以“Khapli/8 * Cc”(Pm4a)与“Weihestephan Stamm MIN (MIN)”(*Pm1c*)之间杂交后代为材料,通过 BSA 方法建立与 *Pm1c* 和 *Pm4a* 基因紧密连锁的 AFLP 标记。共分析了 96 个引物组合,筛选了 7 654 条 DNA 片段,发现 8 个 *Pm1c* AFLP 标记和 4 个 *Pm4a* 标记,并建立了 *Pm1c* 和 *Pm4a* 基因的 AFLP 标记连锁图。

表1 小麦抗白粉病基因的分子标记

Table 1 The molecular markers of powdery mildew resistance genes in wheat

基因	标记类型	标记名称	距离/ cM	参考文献
Pm1a	RFLP	Xcdo347	co-segregating	Ma等(1994) ^[10]
Pm1a	RFLP	Xwhs178	2.8 ±2.7	Hartl等(1995) ^[9]
Pm1c	RFLP	Xwhs178	4.4 ±3.6	Hartl等(1995) ^[9]
Pm1	RAPD	UBC320 ₄₂₀ 、UBC638 ₅₅₀	co-segregating	Hu等(1997) ^[21]
Pm1	RAPD	OPF12 ₆₅₀	5.4	Hu等(1997) ^[21]
Pm1c	AFLP	18M6, 18M9	co-segregating	Hartl等(1999) ^[31]
Pm1c	AFLP	18M1, 18M2, 18M4, 18M5	0.9	Hartl等(1999) ^[31]
Pm2	RFLP	Xwhs295	2.7 ±2.6	Hartl等(1995) ^[9]
Pm2	RFLP	Xwhs350		Hartl等(1995) ^[9]
Pm2	RFLP	Xbcd1871	3.5	Ma等(1994) ^[10]
Pm2	RAPD	OPI04 ₁₇₀₀	12.2 ±3.3	刘金元等(2000) ^[25]
Pm3	RFLP	Xwhs179	3.3 ±1.9	Hartl等(1993) ^[8]
Pm3b	RFLP	Xbcd1434	1.3	Ma等(1994) ^[10]
Pm4a	RFLP	Xbcd1231-2A(2)	co-segregating	Ma等(1994) ^[10]
Pm4a	RFLP	Xcdo678-2A	co-segregating	Ma等(1994) ^[10]
Pm4a	RFLP	Xbcd1231-2A(1)	1.5	Ma等(1994) ^[10]
Pm4a	RFLP	Xbcd292-2A	1.5	Ma等(1994) ^[10]
Pm4a	AFLP	4aM1, 4aM2	3.5	Hartl等(1999) ^[31]
Pm5	RFLP	Xpsr129	35	Chao等(1989) ^[7]
Pm6	RFLP	Xbcd135	1.6	Tao等(2000) ^[15]
Pm6	RFLP	Xbcd266	4.8	Tao等(2000) ^[15]
Pm6	RAPD	OPV2 ₂₀₀₀	3.0 ±2.2	王心宇等(2000) ^[26]
Pm12	RFLP	Xpsr113, Xpsr10		Jia等(1996) ^[12]
Pm13	RFLP	Xbcd907, Xcdo549		Cenci等(1999) ^[13]
Pm13	RAPD	OPX12 ₅₇₀ 、STS	co-segregating	Cenci等(1999) ^[13]
Pm17	RFLP	Xiag95	1.5	Hsam等(2000) ^[16]
Pm17	AFLP	XCA/ CT-355	1.5	Hsam等(2000) ^[16]
Pm21	RAPD	OPH17 ₁₉₀₀	co-segregating	Qi等(1996) ^[19]
Pm21	SCAR	SCAR ₁₂₆₅	co-segregating	Liu等(1999) ^[20]
Pm24	AFLP	XACA/ CTA-407	co-segregating	Huang等(2000) ^[32]
Pm24	AFLP	XACA/ CCG420	co-segregating	Huang等(2000) ^[32]
Pm24	SSR	Xgwm106	19.2 ±3.8	Huang等(2000) ^[32]
Pm24	SSR	Xgwm458	10.3 ±2.5	Huang等(2000) ^[32]
Pm24	SSR	Xgwm337	2.4 ±1.2	Huang等(2000) ^[32]
Pm25	RAPD	OPAG4 ₉₅₀	12.8 ±3.96	Shi等(1998) ^[24]
Pm25	RAPD	OPX6 ₁₀₅₀	17.2 ±4.48	Shi等(1998) ^[24]
Pm25	RAPD	OPAI4 ₆₀₀	21.6 ±4.88	Shi等(1998) ^[24]
Pm26	RFLP	Xvg516	co-segregating	Rong等(2000) ^[3]
Pm26	RFLP	Xpsr566	23.7	Rong等(2000) ^[3]
Pm26	RFLP	Xpsr666	15.1	Rong等(2000) ^[3]
Pm27	RFLP	Xpsr154, Xpsr371	co-segregating	Järve等(2000) ^[4]
Pm27	SSR	Xpsp3131	co-segregating	Järve等(2000) ^[4]
Pm30	SSR	Xgwm159	5.7	Liu等(2001) ^[6]
Pm31	SSR	Xgwm570	15	解超杰等(2000) ^[36]

Huang 等^[32]用 BSA 方法对“Chinese Spring/Chiyaocao (*Pm24*)” F_2 群体进行 AFLP 分析,建立了与 *Pm24* 基因连锁的 3 个 AFLP 标记。其中标记位点 XACA/CTA-407 和 XACA/CCG420 以相引相与 *Pm24* 基因连锁,XACA/CTA-407 与该基因共分离,XACA/CCG420 与 *Pm24* 相距 4.5 cM。另外 AFLP 标记位点 XAAT/CCA-346 以相斥相与 *Pm24* 位点共分离,即 XAAT/CCA-346 是 *Pm24* 基因位点的“感病”显性标记。

Hsam 等^[16]在对 *Pm17* 和 *Lr26* 分子标记作图研究中发现,*Pm17* 与 AFLP 标记位点 XAG/AG226 和 XCA/CT-335, XTA/GG145 连锁,遗传距离分别为 2.4、1.5 和 6.6 cM。

张继益(2000,私人通讯)对含有 *Pm12* 基因的 Line31/ 百农 3217BC6 组合的 F_2 分离群体进行 AFLP 分析,发现引物组合 M48P55 扩增出的 215 bp 和 178 bp 片段与 *Pm12* 连锁,距离 *Pm12* 的遗传距离为 9.848 cM。

4 SSR(simple sequence repeat, 又称微卫星 DNA)

SSR 标记具有多态性高、稳定性强、方法简便等特点,多为共显性,并且染色体位置已知,在小麦遗传研究中有很大应用潜力。Röder 等^[33]建立了具有 279 个位点的小麦微卫星遗传连锁图,确定了不同微卫星位点在染色体上的位置。根据微卫星遗传连锁图,可以方便地对 SSR 标记的基因进行精确定位。随着公布的 DNA 序列越来越多,人们可以在大量已知的 DNA 序列中筛选含 SSR 的序列,从而快速直接地获得引物^[34]。

目前小麦 SSR 标记已经用于抗白粉病基因的标记定位研究中。Huang 等^[32]在对 *Pm24* 基因进行 AFLP 分析的同时,还发现位于染色体 1D 上的 3 个微卫星标记位点 *Xgwm106*、*Xgwm337* 和 *Xgwm458* 与 *Pm24* 连锁,*Xgwm337* 与 *Pm24* 相距 (2.4 ± 1.2) cM,*Xgwm106* 和 *Xgwm458* 与 *Pm24* 分别相距 (19.2 ± 3.8) cM、 (10.3 ± 2.5) cM。根据 *Pm24* 的 AFLP 和 SSR 标记结果,将该基因重新定位到 1DS 上,而不是原来定位的 6D。

Järve 等^[41]对 *Pm27* 进行微卫星标记分析后,发现小麦染色体 6B 上的 3 对微卫星标记引物 (PSP3131、PSP3139、PSP3009) 能在 *Pm27* 的相应抗感亲本中扩增出多态性片段。进一步用 PSP3131 在分离群体验证发现,*Xpsp3131* 位点与 *Pm27* 共分离。

Chantret 等^[35]利用小麦微卫星标记对抗病品种“RE714”含有的抗病基因 MIRE 进行了定位研究,结果表明 MIRE 位于 6A 染色体长臂的远端,与 *Xg-*

wm427、*Xgwm617*、*Xgwm494b* 等微卫星标记位点连锁。同时还用 BSA 法通过微卫星标记检测到了一个位于 5DL 上的抗病 QIL,与 *Xgwm174* 连锁,该 QIL 可解释总变异的 16.8%~25.34%。

Liu 等^[6]发现来自野生二粒小麦 C20 的抗白粉病基因 *Pm30* 与染色体 5BS 上的微卫星标记位点 *Xgwm159/430*、*Xgwm159/460* 和 *Xgwm159/500* 连锁,遗传距离为 5.7 cM,根据这一结果将 *Pm30* 定位到小麦染色体 5BS 上。

解超杰等^[36]利用小麦微卫星标记将来自野生二粒小麦 G305-M 的抗白粉病基因 *MIG* 定位于染色体 6A 长臂上,现该基因已定名为 *Pm31*。

随着小麦中更多的 SSR 被发现和定位,SSR 标记技术将在小麦重要农艺性状的分子标记定位研究中发挥越来越大的作用。

以上结果汇总于表 1。

由于分子标记具有的许多优点,目前分子标记技术正在成为小麦育种工作的重要手段之一。分子标记在抗病育种中的应用要求标记不仅要紧密连锁,还要具有可靠性,即该标记在不同的遗传背景中都能用于检测与其连锁的抗病基因。所以尽管有些基因已成功定位,由于其标记难以在实际育种中应用,还需要进一步寻找可靠且易用的标记。随着分子标记技术的发展,更多的抗病基因将被标记,这些标记的建立可应用于抗病基因的比较遗传学、抗病基因鉴定和分子标记辅助抗病育种,小麦抗病育种将进一步发展成为分子标记抗病育种(marker assisted resistance breeding, 简称 MARB)。

参 考 文 献

- [1] 杨作民,唐伯让,沈克全,等. 小麦育种的战略问题——锈病和白粉病第二线抗源的建立和利用 [J]. 作物学报, 1994, 20(4):385~394
- [2] McIntosh R A, Hart G E, Devos K M, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [A]. In: Slinkard A E ed. Proc 9th Int Wheat Genet Symp [C]. University Extension Press, Saskatoon, Sask., Canada, 1998, 5: 123~127
- [3] Rong J K, Millet E, Manisterski J, et al. A new powdery mildew resistance gene: Introgression from wild emmer into common wheat and RFLP-based mapping [J]. Euphytica, 2000, 115:121~126
- [4] Jarve K, Peusha H O, Tsymbalova J, et al. Chromosomal location of a *Triticum timopheevii*-derived powdery mildew resistance gene transferred to common wheat [J]. Genome, 2000, 43:377~381
- [5] Peusha H, Enno T, Priilinn O. Chromosomal location of

- powdery mildew resistance genes and cytogenetic analysis of meiosis in common wheat cultivar Meri [J]. *Hereditas*, 2000, 132:29~34
- [6] Liu Z Y, Sun Q X, Ni Z F, et al. Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene Pm30 in wheat originating from wild emmer [J]. *Euphytica*, 2002, 123:21~29
- [7] Chao S, Sharp P J, Worland A J, et al. RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosomes [J]. *Theor Appl Genet*, 1989, 78:495~504
- [8] Hartl L, Weiss H, Zeller F J, et al. Use of RFLP markers for the identification of alleles of the Pm3 locus conferring powdery mildew resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1993, 86:959~963
- [9] Hartl L, Weiss H, Stephan U, et al. Molecular identification of powdery mildew resistance genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 90:601~606
- [10] Ma Z Q, Sorrells M E, Tanksley S D. RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes Pm1, Pm2, Pm3, and Pm4 in wheat [J]. *Genome*, 1994, 37:871~875
- [11] 刘金元, 刘大钧, 陶文静, 等. 小麦白粉病抗性基因 Pm4a 的 RFLP 标记转化为 STS 比阿基的研究 [J]. *农业生物技术学报*, 1999, 7(2):113~116
- [12] Jia J, Devos K M, Chao S, et al. RFLP-based maps of the homoeologous group - 6 chromosomes of wheat and their application in the tagging of Pm12, a powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops speltoides* to wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92:559~565
- [13] Cenci A, D'Ovidio R, Tanzarella O A, et al. Identification of molecular markers linked to Pm13, an *Aegilops longissima* gene conferring resistance to powdery mildew in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98:448~454
- [14] 陶文静, 刘金元, 刘大钧, 等. 普通小麦—提莫菲维小麦白粉病抗性渐渗系中渗入片段的准确鉴定 [J]. *植物学报*, 1999, 41(9):941~946
- [15] Tao W, Liu D, Liu J, et al. Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene Pm6 in wheat RFLP analysis [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 100:564~568
- [16] Hsam S L K, Möhler V, Hartl L, et al. Mapping of powdery mildew and leaf rust resistance genes on the wheat~rye translocated chromosome T1BL. 1RS using molecular and biochemical markers [J]. *Plant Breed*, 2000, 119:87~89
- [17] Senft P, Wricke G. An extended genetic map of rye (*Secale cereal* L.) [J]. *Plant Breed*, 1996, 115:508~510
- [18] 李松涛, 张忠廷, 王斌, 等. 用新的分子标记方法 (RAPD) 分析小麦抗白粉病基因 Pm4a 的近等基因系 [J]. *遗传学报*, 1995, 22(1):103~108
- [19] Qi L L, Cao M S, Chen P D, et al. Identification, mapping, and application of polymorphic DNA associated with resistance gene Pm21 of wheat [J]. *Genome*, 1996, 39:191~197
- [20] Liu Z Y, Sun Q X, Ni Z F, et al. Development of SCAR markers linked to the Pm21 gene conferring resistance to powdery mildew in common wheat [J]. *Plant Breed*, 1999, 118:215~219
- [21] Hu X Y, Ohm H W, Dweikat I. Identification of RAPD markers linked to the gene Pm1 for resistance to powdery mildew in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 94:832~840
- [22] 朴春根, 唐文华, 曾士迈. 小麦白粉病抗性基因 Pm2 近等基因系的 RAPD 分析 [J]. *中国农业大学学报*, 1997, 2(5):46, 58, 78
- [23] 张旭, 臧宇辉, 刘朝晖, 等. 小麦抗白粉病基因 Pm17 在亲本和 F₂ 代抗感集群中的 RAPD 分析 [J]. *江苏农学院学报*, 1998, 19(2):67~70
- [24] Shi A N, Leath S, Murphy J P. A major gene for powdery mildew resistance transferred to common wheat from wild einkorn wheat [J]. *Phytopathology*, 1998, 88:144~147
- [25] 刘金元, 陶文静, 刘大钧, 等. 与小麦白粉病抗性基因 Pm2 紧密连锁的 RAPD 标记的筛选研究 [J]. *遗传学报*, 2000, 27(2):139~145
- [26] 王心宇, 元增军, 马正强, 等. 小麦抗白粉病基因 Pm6 的 RAPD 标记 [J]. *遗传学报*, 2000, 27(12):1072~1079
- [27] 王立新, 苏爱莲, 徐民新, 等. 小麦品种复壮 30 抗白粉病基因 RAPD 标记研究 [J]. *农业生物技术学报*, 2000, 8(4):373~376
- [28] Becker J, Vos P, Kuiper M, et al. Combined mapping of AHP and RFLP markers in barley [J]. *Mol Gen Genet*, 1995, 249:65~73
- [29] Schwarz G, Michalek W, Möhler V, et al. Chromosome landing at the *Mla* locus in barley (*Hordeum vulgare* L.) by means of high-resolution mapping with AHP markers [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98:521~530
- [30] Huang X Q, Zeller F J, Hsam S L K, et al. Chromosomal location of AHP markers in common wheat utilizing nulli-tetrasomic stocks [J]. *Genome*, 2000, 43:298~305
- [31] Hartl L, Möhler V, Zeller F J, et al. Identification of AHP markers closely linked to the powdery mildew resistance genes Pm1c and Pm4a in common wheat [J]. *Genome*, 1999, 42:322~329
- [32] Huang X Q, Hsam S L K, Zeller F J, et al. Molecular mapping of the wheat powdery mildew resistance gene Pm24 and marker validation for molecular breeding [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101:407~414
- [33] Roder M S, Korzun V, Wendehake K, et al. A microsatellite map of wheat [J]. *Genetics*, 1998, 149:2007~2023
- [34] 贾继增, 周荣华, 孔秀英, 等. 一个实验室的小麦分子标记辅助选择 [A]. 21 世纪小麦遗传育种展望—小麦遗传育种国际学术讨论会文集 [C]. 北京: 中国农业科学出版社, 2001. 62~69
- [35] Chantret N, Sourdille M, Röder M, et al. Location and mapping of the powdery mildew resistance gene MRE and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 100:1217~1224
- [36] 解超杰, 倪中福, 孙其信, 等. 利用小麦微卫星标记定位一个来自野生二粒小麦的抗白粉病基因 [J]. *遗传学报*, 2001, 28(11):1034~1039