

黄瓜抗白粉病分子育种研究现状与展望

岳欢^{1,2}, 吴星波^{1,2}, 郝俊杰², 崔健², 张守才², 张晓艳², 白志川¹

(¹西南大学园艺园林学院, 重庆 400716; ²山东省青岛市农业科学研究院, 青岛 266100)

摘要:对黄瓜白粉病病原菌的种类及生理小种分化、抗性遗传规律、分子标记及 QTL 定位等方面的研究进展进行了综述。对黄瓜白粉病抗病遗传规律的研究结果进行了对比分析, 指出了现阶段研究中存在的问题, 并提出相应的解决方案和建议, 对今后的研究方向进行了展望。

关键词:黄瓜; 白粉病; 抗性遗传; 分子标记; QTL 定位

Status and Prospects in Molecular Breeding of Powdery Mildew Resistance in Cucumber

YUE Huan^{1,2}, WU Xing-bo^{1,2}, HAO Jun-jie², CUI Jian², ZHANG Shou-cai², ZHANG Xiao-yan², BAI Zhi-chuan¹

(¹College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716;

²Qingdao Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266100)

Abstract: The research progress on the species and race of pathogenic bacteria, molecular markers, and QTL mapping in cucumber (*Cucumis sativus* L.) powdery mildew were reviewed. The inheritance of resistance was emphatically compared and analyzed. The problems existing in the present research were pointed out. Moreover, the corresponding suggestions and future prospects were discussed.

Key words: cucumber; powdery mildew; resistance inheritance; molecular marker; QTL mapping

白粉病 (PM, powdery mildew) 又称白毛病、粉霉病, 是危害黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 生产的主要病害之一, 分布广泛、传播速度快, 是一种世界性病害^[1-3]。露地与设施栽培均可发生, 尤其以设施栽培条件下危害更为严重。白粉病在黄瓜整个生长期均能发病, 一般多发生在生育中后期, 主要危害叶片。发病初期, 多为叶片正面产生白色近圆形小粉斑, 逐渐向四周扩展, 连接成片, 直至布满整个叶片; 后期白色粉状物逐渐变成灰白色或红褐色, 受害叶片逐渐褪色、枯黄卷缩, 最后叶片失去光合作用功能, 甚至导致整株萎黄枯干、早衰死亡, 进而使植株产量和果实品质下降, 大大降低了经济效益^[4-5]。白色粉状物是病菌的气生菌丝体及分生孢子, 其成熟孢子可随空气气流传播, 黄瓜在开花期染病可减

产 20% ~ 40%^[6]。因此, 白粉病抗病育种研究是世界各黄瓜生产国的主要育种目标之一^[5]。

目前, 对黄瓜白粉病抗病品种选育、抗性遗传规律、分子标记和基因定位等方面展开了大量的研究工作, 取得了显著的进展^[7-11]。但关于黄瓜白粉菌及其生理小种的相关研究少有报道, 黄瓜白粉病抗病遗传规律研究较多, 其结论存在诸多分歧, 多个抗病基因 QTL 位点被测出却无法整合和比较。

本文综述了黄瓜白粉病病原菌的种类及其生理小种分化、抗性遗传规律、抗性基因分子标记及 QTL 定位等方面的研究进展, 并分析各项研究中存在的问题, 提出了相应的解决方案和建议, 以期对今后黄瓜抗白粉病研究提供参考。

收稿日期: 2013-04-19 修回日期: 2013-05-15 网络出版日期: 2013-12-05

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131205.1102.001.html>

基金项目: 国家“863”计划项目 (2012AA1001)

第一作者研究方向为植物生物学与生物技术。E-mail: yueh_huan@163.com

通信作者: 白志川, 研究方向为经济植物生物技术。E-mail: baizhichuan@yahoo.com.cn

郝俊杰, 研究方向为蔬菜抗病育种。E-mail: haojunj@126.com

1 白粉病病原菌

1.1 白粉病病原菌的种类及分布

据现有研究报道^[1,5,12-13],白粉病病原菌包括二孢白粉菌(*Erysiphe cichoracearum* DC ex Mecat, 现名为 *Golovinomyces cichoracearum*)、普生白粉菌(*Erysiphe communis* (Wallr.) Link)、蓼白粉菌(*Erysiphe polygoni* (DC) St.-Am.)、多主白粉菌(*Erysiphe polyphaga* Hammarlund)、鞑靼内丝白粉菌(*Leveillula taurica* (Lev.) Arnaud)、单囊壳菌(*Sphaerotheca fuliginea* (Schlecht. exFr.) Poll., 现名为 *Podosphaera xanthii*),分属于3个属、6个种,均属于子囊菌亚门、核菌纲、白粉菌目。最常见的、报道最多的瓜类白粉病的病原菌是 *E. cichoracearum* 和 *S. fuliginea*,即二孢白粉菌和单囊壳菌。

不同国家和地区的瓜类白粉病病原菌并不相同。根据黄瓜白粉病的相关报道表明^[12],美国早期将白粉菌都归结于 *E. cichoracearum*,后发现 *S. fuliginea*,而且后者为某些地区的优势菌。英国、荷兰、前苏联、前东德、法国等欧洲国家也相继发现这2种病原菌的子囊壳。而在澳大利亚、南非、罗马尼亚、意大利、土耳其、日本等国家,其白粉病菌以 *S. fuliginea* 为主,或是唯一的白粉菌^[1,5,7]。

我国关于黄瓜白粉病病原菌相关的研究尚处于起步阶段,多数研究者未给与重视,少数研究中鉴定结果只说明菌种类型,未涉及生理小种。病原鉴定多从分生孢子外观、纤维体和芽管着生位置、闭囊壳的特征和鉴别寄主抗感情况等方面进行。戴芳澜《中国真菌总汇》一书亦认为我国黄瓜白粉病病原菌为二孢白粉菌和单囊壳菌,*E. cichoracearum* 在黑龙江、甘肃、青海、新疆、江苏,*S. fuliginea* 在河北、内蒙古、辽宁、江苏、中国台湾、广西、四川、云南等地,并均形成闭囊壳。屈振淙^[14]经鉴定认为我国长春地区黄瓜白粉病病原菌为 *S. fuliginea*。张艳菊等^[15]对哈尔滨、齐齐哈尔、牡丹江、佳木斯和大庆等5个城市的11份黄瓜白粉病病样的病原菌鉴定结果表明引起黑龙江省黄瓜白粉病的病原为 *S. fuliginea*。新的生物技术也应用到菌种鉴定中,核糖体 DNA 内转录间隔区 (rDNA-ITS, ribosomal DNA internal transcribed spacer)^[16]进化速度较快,其序列特征适于真菌近缘种的鉴别。王娜等^[16]扩增和测定上海市黄瓜白粉病菌3个地理株的核糖体 DNA 内转录间隔区(rDNA-ITS)序列,试图通过分子特征确定黄瓜白粉病的病原菌种类,结果表明,3个地理株的序列完全

相同,将其序列在 GenBank 中进行 Blast 搜索,结果显示其与瓜类单囊壳日本 MUMH65 分离株无任何差异,而与 *S. fuliginea* 的差异性为 4.5%。

1.2 白粉病病原菌生理小种分化

现今已知有 13 个白粉菌生理小种,其中 *S. fuliginea* 占 11 个,分别被命名为小种 0、1、2-1 (France)、2-2 (U. S)、3、4、5、N1、N2、N3 和 N4;被命名的 *E. cichoracearum* 生理小种有 2 个:小种 0、1。甜瓜的不同基因型可区分和鉴定各生理小种,根据鉴别寄主的抗感情况即可确定生理小种的类型,目前国际公认白粉病病原菌生理小种鉴别寄主共有 14 个^[1,17],包括 Ira2nH、Vedrantais、Topmark、PMR5、PMR45、WMR29、PI124111、PI124112、Nantais Ob-long、PI414723、Edisto47、MRO1 和 PMR6。

关于黄瓜白粉菌的鉴定及其生理小种分化研究较少,国内暂无相关报道,这也是今后黄瓜抗白粉病研究中不容忽视的一点。同为葫芦科黄瓜属的甜瓜 (*Cucumis melon*) 白粉菌鉴定及其生理小种分化的研究开展的较早,也比较全面和深入^[17-19],甜瓜抗白粉病相关研究进展可为黄瓜研究做参考和借鉴。研究表明:(1)白粉菌对不同品种(基因型)的甜瓜的致病性是不同的。*S. fuliginea* 生理小种 0 能侵染鉴别寄主 Ira2nH,却不能使 Vedrantais 感病。(2)不同的生理小种对同一基因型的致病性亦不相同。如鉴别寄主 PMR45 对 *S. fuliginea* 生理小种 0、1、N1、N2、N3、N4 和 *E. cichoracearum* 生理小种 0 均表现为抗病,对其他生理小种则表现为感病。C. Epinat 等^[20]分析了 5 份甜瓜抗病种质对白粉病菌 *E. cichoracearum* 的 1 个菌系和 *S. fuliginea* 的 2 个生理小种的抗性遗传,也证实不同基因型的甜瓜对两种不同病菌类型的抗性不同,对不同生理小种的抗性亦不同。(3)不同的生理小种各有相应的抗病基因。研究表明抗病甜瓜材料 PI124111 对小种 1 的抗性是由 1 个显性基因 *pm³* 控制的,并认为一个部分显性的基因 *pm⁶* 控制对小种 2 的抗性,而且这 2 个基因是不连锁的^[12]。

2 黄瓜白粉病抗性遗传规律研究结论及其对比分析

2.1 黄瓜白粉病抗性遗传规律

对于黄瓜白粉病遗传规律的研究比较多,结论存在较大差异,主要有以下 4 种观点。

第 1 种观点认为黄瓜白粉病抗性是由隐性多基因控制,且为数量性状。P. G. Smith^[21]的研究表明抗病黄瓜品种 Puerto Rico 37 的抗性由隐性多基因

控制,有微效多基因的作用。W. C. Barnes 等^[22]报道印度黄瓜品种 PI197087 的抗性是由 1 个或 2 个主基因和 1 个或 2 个次基因决定的。J. D. Wilson 等^[23]、K. Fugieda 等^[24]、E. Kooistra^[25]、吕淑珍等^[26]、日本学者 M. Morishita 等^[27]、张素勤等^[28]则认为黄瓜白粉病抗性至少受 2 个隐性基因控制,其中吕淑珍等^[26]研究认为黄瓜白粉病是由多基因控制的数量性状遗传,至少由 3 对基因控制,感病特性是由部分显性基因控制的。M. Morishita 等^[27]发现黄瓜白粉病抗性可能是由 1 对隐性基因和 1 对不完全显性基因控制,并且认为部分黄瓜品种对白粉病的抗性会随温度的变化(26 °C 和 20 °C)而出现明显的差异。Y. Sakata 等^[29]报道 PI197088-5 的白粉病抗性符合数量基因座位(QTL, quantitative trait loci)作用模式。

第 2 种观点认为黄瓜白粉病抗性是由隐性单基因控制,以日本学者腾枝国光为代表,采用青节成与感病的久留米落合 1 号杂交,发现 F_1 表现为感病, F_2 出现性状分离,抗病:感病 = 1:3,因此认为抗病品种青节成中存在隐性单基因抗源^[2-4,26]。张桂华等^[30]、刘龙洲等^[31]等用不同材料进行研究得出与腾枝国光一致的结论。

第 3 种观点认为黄瓜白粉病抗性是由 1 对不完全隐性基因和 2 对上位修饰基因控制。S. Shanmugasundaram 等^[32-33]利用对白粉病具有完全抗性的黄瓜自交系 PI212233、PI23514 和感病亲本进行杂交, F_1 表现为感病, F_2 出现性状分离,完全抗病:中抗:感病 = 1:3:12,认为抗性由 1 对隐性主效基因 *ss*、1 对显性加强基因 *RR* 和 1 对显性抑制基因 *II* 控制。*s* 基因决定下胚轴抗性,为抗白粉病的主基因;*R* 基因是构成叶部抗性的基础,且只有当 *s* 基因纯合时才能够表达出抗性;当抑制基因 *I* 存在时,植株只能表现出部分抗性,但 *I* 基因不影响 *s* 基因的表达^[4]。毛爱军等^[2]、简德明^[34]、王振国^[35]的研究结果与 S. Shanmugasundaram 等^[32-33]的一致。

第 4 种观点比较少见,认为黄瓜白粉病抗性是由显性基因控制。H. M. Munger 等^[36]认为其研究材料 SpartanSalad77-717 和 PI197088 的抗性由显性基因控制。沈丽平等^[37-38]的研究认为黄瓜白粉病性状由主基因和多基因的共同作用所决定,其中 2 对主基因抗病对感病部分显性。

2.2 黄瓜白粉病抗性遗传规律研究结论的对比分析

黄瓜白粉病抗病性鉴定是研究抗性遗传规

律的前提。国内关于黄瓜白粉病抗性遗传规律的研究多为研究者进行分子标记或 QTL 定位等研究过程的辅助步骤,未被予以足够的重视,试验材料的稳定性和试验结果的准确性不够。以下分别从试验材料、接种方式和菌种类型及鉴定方法和病情分级标准对比了各研究,并分析了现今研究中存在的一些问题。归纳汇总的各研究中的结论、亲本信息、接种方式及病菌种类、鉴定标准等方面的信息见表 1。

2.2.1 试验选材 研究所用的黄瓜试材各异,大多学者采用自育材料或自交品系(且未说明品系的亲本、抗源来源等信息),极少涉及到稳定性好、重复性较高的品种类型,这也是导致观点分歧的原因之一。其中,E. Kooistra^[25]和 M. Morishita 等^[27]的抗病材料都是 Natsufushinari,得出的结论却不一致;M. Morishita 等^[27]、Y. Sakata 等^[29]分别用 PI197088-5、PI197088-1(均为 PI197088 的衍生系)为抗病材料,研究结论也不相同。S. Shanmugasundaram 等^[32-33]、王振国^[35]、毛爱军等^[2]用不同的材料得出了一致结论。刘龙洲等^[39]于 2007、2008 年分别就华南抗病自交系 R17 和欧洲温室类型抗病自交系 S06 的抗性遗传规律进行研究,却得出完全不同的结论。

2.2.2 接种方式和菌种类型 多数学者采用可信度较高的孢子悬浮液喷雾接种法进行抗病鉴定接种,但是,对于菌种的鉴定分类却未予重视,刘龙洲等^[31]、沈丽平等^[37]、景然等^[40]采用的是混白粉菌种,张桂华等^[30]的研究中并未说明菌种来源和类型。其他研究中,虽然菌种经过分离鉴定,但鉴定机构各异,并无统一标准,且结果只是鉴定菌种类型,未涉及到生理小种,加之黄瓜白粉菌种类复杂,常见的 2 种白粉菌二者病症在无性态分生孢子阶段极其相似^[15],子囊孢子或子囊壳只能借助显微镜才能区分,造成鉴定困难。

研究表明生物技术方法是检验植物病原菌群体遗传差异的有效工具。将自由 DNA 探针和 RFLPs 应用于真菌的分类上发现,RFLPs 的形式在参试的 3 种真菌种类中存在着差异,因此得出结论:DNA 探针和限制性酶相结合可用于真菌的分类、鉴定真菌的生理小种及基因分析和连锁遗传作图^[1]。这也为鉴定病菌及生理小种提供了新思路。

表 1 黄瓜白粉病抗性遗传规律研究对比

Table 1 Comparison of the studies on inheritance of resistance to powdery mildew in cucumber

序号 Code	结论 Study result	亲本信息 Information of parent	接种方法及菌种 Inoculation method and pathogenic bacteria	鉴定标准 ^E Identification standard	发表年 Year	文献 Reference
1	隐性多基因, 微效多基因的作用	抗病 Puerto Rico 37 × 不抗	菌未知 ^A (美国)*	— ^F	1948	P. G. Smith ^[21]
2	1 个或 2 个主基因和 1 个或 2 个次基因	印度黄瓜品种 PI197087 × 不抗	菌未知 (美国)	—	1956	W. C. Barnes ^[22]
3	2 对隐性基因	日本品种 Yomaki × 不抗	菌未知 (美国)	—	1956	J. D. Wilson 等 ^[23]
4	3 个基因, 可能是隐性的	抗病 Natsufushinari × I1200812	单囊壳菌 (荷兰)	—	1968	E. Kooistra ^[25]
5	至少 3 对基因的数量性状遗传, 感病部分为显性	高抗津研七号 × 高感北京小刺 (均 8 代自交系)	露地自然感病 (天津)*	谭其猛 ^[23]	1990	吕淑珍等 ^[26]
6	1 对隐性和 1 对不完全显性基因, 温度相关	抗病 PI197088-5 × 感病 Sharp1 高温抗低温感 Natsufushinari × 感病 Sharp1	喷雾法 ^B , 单囊壳菌	M. Morishita	2003	M. Morishita 等 ^[27]
7	至少受 2 个隐性基因	组合 1 国内杂交高抗品系 K3 × 新泰密刺 K6 组合 2 引美国生食类抗病自交系 K4 × 新泰密刺 K6 组合 3 引美国抗病加工品系 K5 × 新泰密刺 K6	大棚自然发病 (北京)*	张素勤	2005	张素勤等 ^[28]
8	符合数量基因座位 (QTL) 作用模式	抗病 PI197088-1 × 感病 Santou	喷雾法, 单囊壳菌	Y. Sakata	2006	Y. Sakata 等 ^[29]
9	隐性基因控制的数量性状遗传	华北型感病自交系 S94 × 欧温型抗病自交系 S06	喷雾法, 单囊壳菌	类 ^G Y. Sakata	2008	刘龙洲等 ^[39]
10	隐性基因控制的数量性状遗传	国内杂交高抗纯合自交系 K8 × 纯合新泰密刺 K18	喷雾法, 单囊壳菌	国际 ^H	2011	张圣平等 ^[41]
11	1 对隐性主基因 <i>s</i> 和 1 对显性抑制基因 <i>I</i> 共同控制	抗 M1(11-1-2-8-1-2-1-2) × 感 M2(6-1-1-1-1-1-2)	涂抹法 ^C , 混白粉病菌 ^D (浙江)*	M. Morishita	2011	景然等 ^[40]

表 1 (续)

序号 Code	结论 Study result	亲本信息 Information of parent	接种方法及菌种 Inoculation method and pathogenic bacteria	鉴定标准 ^E Identification standard	发表年 Year	文献 Reference
12	单隐性基因	抗病青节成 × 感病久留米落合 1 号	菌未知(日本)	—	1962	吕淑珍等 ^[26]
13	单隐性基因,感病不完全显性	津春 3 号的亲本 Q9 × Q10	喷雾法,菌未知(北京)	类张素勤	2004	张桂华等 ^[30]
14	单隐性基因	华南抗病自交系 R17 × 上海自育感病自交系 S17	喷雾法,混白粉病菌(上海)	M. Morishita	2007	刘龙洲 ^[31]
15	单隐性基因	引韩国华北露地型抗病自交系 M3 × 感病自交系 M12	喷雾法,单囊壳菌	M. Morishita	2011	聂京涛等 ^[42]
16	1 个隐性主效基因 <i>s</i> 、1 个显性加强基因 <i>R</i> 和 1 个显性抑制基因 <i>I</i> 决定的	抗病黄瓜自交系 P121233 × 不抗 抗病黄瓜自交系 P123514 × 不抗	混白粉病菌	S. Shammugas -undatum	1971	S. Shammugas -undatum ^[32,33]
17	1 个隐性主效基因 <i>s</i> 、1 个显性加强基因 <i>R</i> 和 1 个显性抑制基因 <i>I</i> 决定的	美抗病 WIS2757 × 感病欧洲温室型自交系 19032	喷雾法,单囊壳菌	S. Shammugas -undatum	2004	王振国 ^[35]
18	1 个隐性主效基因 <i>s</i> 、1 个显性加强基因 <i>R</i> 和 1 个显性抑制基因 <i>I</i> 决定的	美露地抗病 WIS2757 × 感病欧洲温室型自交系 19032 抗病津研 2 号自交系 × 感病欧洲温室型自交系 19032	喷雾法,单囊壳菌	S. Shammugas -undatum	2005	毛爱军等 ^[2]
19	显性抗性基因	Spartan Salad 77-717 × PI197088	混白粉病菌	—	1979	H. M. Munger 等 ^[36]
20	2 对主基因(主要)和多基因的共同作用决定,抗病部分为显性	抗病 JIN5-508 × D8	喷雾法,混白粉病菌(江苏)	国标	2011	沈丽平等 ^[37]

A: 文中未给出菌种信息; ^B: 孢子悬浮液喷雾接种法; ^C: 单株进行涂抹接种; ^D: 未分离鉴定菌株; ^E: 混白粉病菌和菌未知即给出发病地域

F: 鉴定标准多大同小异, 本文作者姓名作为代号给出; ^F: “—”代表未知信息; ^G: 鉴定标准十分相似; ^H: 国家农业行业标准-黄瓜抗病白粉病鉴定技术规程(NY/T1857.2-2010), 下同

A: Not giving the type of pathogenic bacteria; ^B: Spore suspension spray inoculation method; ^C: Leaves daub inoculation; ^D: Not to identify the pathogenic bacteria; ^E: Unknown pathogenic bacteria; ^F: Similar identification standard; ^G: National agricultural industry standard-cucurbit powdery mildew resistance identification technology procedures(NY/T1857.2-2010); ^H: the same as below

2.2.3 鉴定方法和病情分级标准 比较各研究的鉴定方法和病情分级标准可知 M. Morishita 等^[27]、张素勤等^[28]、Y. Sakata 等^[29] 和 S. Shanmugasundaram 等^[32-33] 分别将病情级别分为 5 个、6 个、10 个和 3 个。病情分级标准各异及操作过程中的人为误差也是造成抗病遗传规律各异的原因之一。

2010 年国家农业行业标准-黄瓜抗白粉病鉴定技术规程(NY/T1857.2-2010)发表,为众学者提供了可供参考的方法和标准,能减少抗病鉴定方面的分歧,增强各试验研究间的可比性,有利于加快黄瓜抗白粉病研究进程。

以下为其鉴定方法和病情分级标准:

(1)病情调查于接种后 10~15 d 进行。苗期单株病情分级标准^[43]:0 级:无任何病症;1 级:病斑面积占叶面积的 1/3 以下,白粉状模糊不清;2 级:病斑面积占叶面积的 1/3~2/3,白粉状较为明显;3 级:病斑面积占叶面积的 2/3 以上,白粉状连片,叶片开始变黄;4 级:白粉层浓厚,由叶缘向里变褐;5 级:叶片变褐坏死斑面积占叶面积的 2/3 以上,叶缘上卷。

(2)病情指数(DI)计算方法: $DI = \frac{\sum(\text{各病情级别代表数值} \times \text{各病情级别病株数})}{(\text{调查总株数} \times \text{最高病情级别代表值})} \times 100$

(3)依据鉴定材料的发病程度(病情指数)确定

其对白粉病的抗性水平^[43]。高抗(HR): $0 < \text{病情指数} \leq 15$;抗病(R): $15 < \text{病情指数} \leq 35$;中抗(MR): $35 < \text{病情指数} \leq 55$;感病(S): $55 < \text{病情指数} \leq 75$;高感(HS):病情指数 > 75 。

3 黄瓜抗白粉病基因的分子标记和 QTL 定位

3.1 与黄瓜抗白粉病基因连锁的分子标记

到目前为止,共发现 3 个 AFLP 标记、1 个 ISSR 标记、3 个 SSR 标记、3 个 SCAR 标记和 2 个 SRAP 标记(表 2),其中 SCAR 标记 SCPM197/195、S2F+S2R 分别由 AFLP 标记 P18M47-238 bp/236 bp 和 ISSR 标记 UBC809 转换而来^[44]。E25/M63-103 是与黄瓜白粉病感病基因紧密连锁的显性标记,且为黄瓜基因组独有^[45]。王振国^[35]利用 SRAP 标记方法获得了 1 个与黄瓜白粉病抗性遗传距离为 35cM 的 SRAP 标记片段,因为遗传距离太远而宣布失败。

上述分子标记中,AFLP、SRAP 等标记操作步骤复杂,对于分子标记辅助育种应用性不强^[46-48]。少数 SSR、SCAR 标记可以用于黄瓜白粉病的分子鉴定,但连锁距离也不够紧密,均在 5 cM 以上,精确度不够,很难应用于育种实践过程中。因此,关于黄瓜抗白粉病连锁的分子标记应进行更为深入的研究。

表 2 与黄瓜抗白粉病基因连锁的分子标记

Table 2 Molecular markers linked with powdery mildew resistance genes in cucumber

序号 Code	标记类型 Markers type	标记名称 Markers name	遗传距离(cM) Genetic distances	发表年 Year	文献 Reference
1	AFLP	P18M47-238 bp/236 bp	5.56	2004	张桂华等 ^[30]
2	SCAR	SCPM197/195	—*	2005	杜胜利等 ^[44]
3	AFLP	E25M63-103	—	2007	S. Q. Zhang 等 ^[45]
4	SRAP	—	35	2007	王振国 ^[35]
5	SSR	SSR97-200	5	2008	张海英等 ^[48]
6	SSR	SSR273-300	13	2008	张海英等 ^[48]
7	AFLP	P63M51-384	7	2008	张海英 ^[49]
8	SCAR	PMSCAR-300	7	2008	张海英 ^[49]
9	ISSR	UBC809	—	2009	沈丽平 ^[38]
10	SCAR	S2F+S2R	29.6	2009	沈丽平 ^[38]
11	SRAP	MeI/Em9-284 bp	9.8	2011	景然等 ^[40]
12	SSR	SSR15592	7.62	2011	聂京涛等 ^[42]

3.2 黄瓜白粉病抗性基因的 QTL 定位

Y. Sakata 等^[29]、沈丽平^[38]、刘龙洲等^[39,50]和张圣平等^[41]都开展了黄瓜抗白粉病 QTL 定位研究

(表 3)。共检测出 20 个 QTL 位点,多个位点在不同环境条件下被重复检出。

研究材料在选材和世代上各异,5 组试验材料

依次为:PI197088-5/Santou 的 F_7 RIL 群体(97 株), S06 × S94 的 $F_{2,3}$ 家系(130 株), S94 × S06 的 $F_{6,7}$ 家系的 RIL 群体(224 株), D8 高感 × JIN5 高抗的 F_2 (188 株), 国内抗病杂交种中筛选出的高抗白粉病的纯合自交系(母本) K8 × 感白粉病的纯合新泰密

刺选系 K18 的 $F_{2,3}$ 家系(140 株)。刘龙洲等^[39,50]的研究中在 $F_{2,3}$ 中检测到的, 位于连锁群 1 和 2 上的 QTL($pm1. 2, pm2. 1$), 在 $F_{6,7}$ 群体中被重复检测到($rpm1. 1, rpm2. 1$), 但是其解释贡献率、加性 QTL 基因来源方向在世代群体间存在差异。

表 3 黄瓜白粉病抗性基因的 QTL 定位

Table 3 QTL mapping of resistance genes to powdery mildew in cucumber

序号 Code	QTL	染色体定位 Chromosome location	标记区间 Interval mapping	LOD	贡献率(%) E^2 (%) ^A	被测出数 Tested time	文献 Reference
1	26 °C	LG1	EAACMCTA100	4. 18	22. 8	1	Y. Sakata 等 ^[29]
	26 °C	LG2 *	EAACMCAC391-395STS	12. 9	49. 6	1	
	20 °C	LG2 *	EAACMCAC391-395STS	5. 22	23. 2	1	
	20 °C	LG3	EAAGMCTG171-179STS	3. 42	15. 6	1	
	20 °C	LG4	EAACMCTG116STS	3. 88	18. 1	1	
2 ^B	<i>Pm1. 1</i>	LG1	ME7EM5c-E26M18b	5. 8	13	3	刘龙洲等 ^[39,50]
	<i>Pm1. 2</i>	LG1	ME11EM8-c162	4. 6	9. 6	1	
	<i>Pm2. 1</i>	LG2	S94A1-OPD18	16. 5	45	3	
	<i>Pm2. 2</i>	LG2	ME22GA2a-e7m18b	3	3. 4	1	
3 ^B	<i>Pm5. 1</i>	LG5	ME9EM18a-BC736	3. 6	17	3	
	<i>rpm1. 1</i>	LG1	ME2EM4a-c162	2. 5	7	2	
	<i>rpm2. 1</i>	LG2	F-CSEPGN11	3. 5	15. 8	2	
	<i>rpm4. 1</i>	LG4	e23m18f-ME11EM9c	7. 2	21	2	
	<i>rpm6. 1</i>	LG6	S_BC526_2-ME11EM4f	2. 6	9. 2	1	
4	<i>QDIPM3_1</i>	LG3	me7em7_1	4. 5	7. 6	1	沈丽平 ^[38]
	<i>QDIPM3_2</i>	LG3	me7em7_2	5. 7	13. 5	1	
5 ^B	<i>Pm5. 1</i>	Chr. 5	SSR24278—SSR16110	3. 22	7. 3	2	张圣平等 ^[41]
	<i>Pm5. 2</i>	Chr. 5 *	SSR00772	17. 88	41. 6	2	
	<i>Pm5. 3</i>	Chr. 5	SSR26904—SSR14564	3. 97	16. 7	2	
	<i>Pm6. 1</i>	Chr. 6	SSR21936	2. 92	5. 2	1	

*: 主效 QTL 位点; ^A: 贡献率; ^B: 多次测出的 QTL 位点, 表中只给出该位点被测得的最高贡献率的相关数据

*: Major QTLs, ^A: Percentage explained variability by the particular QTL, ^B: When a QTL was tested more than once, we choose the information of the highest E^2

由于黄瓜遗传基础狭窄, 在国际黄瓜基因组计划(CUGI, cucumber genome initiative) 实施以前, 缺乏必要的基因组序列信息^[41], 多数 QTL 位点被定位到各自构建的连锁群上, 加之构图所使用分子标记各不相同且图谱信息不完全公布, 导致各研究结论中 QTL 信息无法整合。刘龙洲^[50]根据分子标记信息将 Y. Sakata 等^[29]的 SSR 标记“c162”和 STS 标记“EAAGMCAT280-282STS”定位在其构建的连锁图第 1 连锁群上, 第 1 连锁群上定位的 QTL ($pm1. 1$) 与 c162 标记仅相距 0. 1 cM。因此认为可能是等位基因的关系。张圣平等^[41]的研究结果测

到 4 个白粉病抗性基因的 QTL 位点 $pm5. 1$ 、 $pm5. 2$ 、 $pm5. 3$ 和 $pm6. 1$ 并根据 CUGI 基因组序列信息首次将 QTL 定位到染色体上, 其中位于 Chr. 5 上的 $pm5. 2$ 位点的贡献率最大, 为黄瓜白粉病抗性基因的主效 QTL 位点, 在其所在区域预测到了 4 个 NBS 类抗病基因 (*Csa009587*、*Csa009602*、*Csa009605*、*BGICucGB009775*)。但是由于前人研究中 SSR 等稳定性标记的缺乏(Y. Sakata 等^[29]连锁图包含 27 个来源于黄瓜的 SSR 标记, 刘龙洲^[50]则仅有 11 个), 而造成彼此之间的 QTL 也很难进行比较分析^[41]。因此, 还需要更为深入的研究分析。

4 问题分析与展望

近年来,国外对黄瓜抗白粉病方向的研究较少,且多为黄瓜白粉菌的生物、化学防治等方面的研究^[51-53],可能国际上黄瓜是小作物^[3],因此受到较少的关注。相对而言,国内对黄瓜抗白粉病育种研究已有初步成果,但同时也存在上述诸多问题,总体上黄瓜抗白粉病分子育种各方面的研究尚浅,随着黄瓜全基因组测序的完成,关于黄瓜各方面的研究也将迅速地展开,针对现有问题如何开展今后的研究,笔者认为以下几点应给予更多的重视。

黄瓜白粉病病原菌的研究是黄瓜抗白粉病研究的基础。首先,可引进国际通用的白粉病生理小种鉴别寄主,再利用这些鉴别寄主对国内各地区的白粉病菌种及其生理小种进行鉴定、分类,并绘制黄瓜白粉菌地理分布图,其研究方法可借鉴甜瓜抗白粉病的相关进展^[54-55]。另外,新的生物技术的方法应广泛用于菌种鉴定中,如核糖体 DNA 内转录间隔区序列特征对比技术、DNA 探针和限制性酶结合技术等。其次,应加强白粉病抗病和感病生理机制的研究,并结合分子育种研究结果共同诠释黄瓜白粉病的抗感机制,以此建立更好的防病、抗病方法。第三,菌种鉴定研究者应着力于病菌及其生理小种的鉴定并制定相关病菌鉴定标准;其他研究者也应重视菌种鉴定,对所用菌种进行初步鉴定或移交相关专家进行鉴定,尽量深入的说明菌种特性,增加各研究的参考性,提高整个研究领域的效率。

在黄瓜白粉病抗性遗传规律的研究中,难以确保试验的稳定性和可重复性是主要的问题,也是造成研究结论各异的原因之一,稳定性好的试验材料和合适的抗病鉴定标准是保证抗性遗传规律研究准确性和可信性的重要保障。因此,在今后研究中应注意这 2 个方面:(1)研究所用的黄瓜试材应尽量使用稳定性好、重复性高的品种类材料,如 RIL 群体和 DH 群体,或使用自育品系时应说明抗源来源或遗传背景。(2)抗病鉴定研究可参照国家农业行业标准-黄瓜抗白粉病鉴定技术规程(NY/T1857.2-2010),采用标准的接种方法和白粉病病情分级标准。另外,白粉病受环境影响显著,如何保证发病环境均一也是试验研究的难点之一,应尽量保证所有试验材料种植环境的同一性。

黄瓜抗白粉病基因分子标记和 QTL 定位的研究中也涉及到菌种类型、黄瓜材料和抗病鉴定等方面的问题,在今后研究中应加以重视和改进。在研

究与抗病基因紧密连锁的分子标记上,应更多侧重于操作简单、实用性强的标记,如 SSR 标记和 SCAR 标记。在材料世代选择上需要系统的研究,而 QTL 信息无法整合的问题,需要各研究者根据国际黄瓜基因组计划(CUGI)所公布的基因组序列信息进行进一步的研究或研究者公布分子标记序列和图谱信息供其他学者参考整合,专业领域内也应增强交流和合作。张圣平等^[41]已经将黄瓜抗白粉病基因的主效位点初步定位到染色体上,但未得到克隆,这部分工作仍有待更多的研究者更深入的研究。

根据甜瓜不同基因型对不同病菌类型及其生理小种的抗性不同,不同的生理小种各有相应的抗病基因的研究结论,假设黄瓜白粉病菌存在大不同的生理小种,不同小种对不同黄瓜试材的抗病性和遗传规律大不相同,各种生理小种分别对应各自的抗病基因,那么关于黄瓜遗传规律复杂、结论多分歧、QTL 位点难整合等问题均能得到很恰当的解释。

综上所述,黄瓜抗白粉病育种研究仍处于初期阶段,需要广大科研工作者投入更多的精力和时间。本文提出的问题只反映了黄瓜抗白粉病研究现状中各种问题的一部分,要有效率地解决问题和开展本研究领域的各项工作,则需要专家们更为全面的分析和系统的工作部署。

参考文献

- [1] 曲丽,秦智伟. 黄瓜白粉病病原菌及抗病性研究进展[J]. 东北农业大学学报,2007,38(6):835-841
- [2] 毛爱军,张峰,张海英,等. 两个黄瓜品种对白粉病的抗性遗传分析[J]. 中国农学通报,2005,21(6):302-305
- [3] 高利,庞金安. 黄瓜主要病害抗性遗传研究进展[J]. 中国蔬菜,2004(1):63-66
- [4] 刘苗苗,刘宏宇,顾兴芳,等. 黄瓜白粉病抗性遗传规律及分子标记研究进展[J]. 中国蔬菜,2009(24):7-12
- [5] 刘秀波,崔琦,崔崇士. 瓜类白粉病抗性育种研究进展[J]. 东北农业大学学报,2005,36(6):794-798
- [6] 侯峰,吕淑贞,马德华. 黄瓜[M]. 天津:天津科学技术出版社,1999:108-110
- [7] 顾兴芳,张圣平,王焯. 我国黄瓜育种研究进展[J]. 中国蔬菜,2005(12):1-7
- [8] 李全辉,李锡香,王海平,等. 黄瓜抗黑星病相关基因的差异表达分析[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(3):144-150
- [9] 张圣平,顾兴芳,王焯,等. 我国黄瓜遗传育种研究进展[J]. 中国蔬菜,2010(22):1-10
- [10] 王友平,朱金英,郭平银,等. 黄瓜白粉病研究进展[J]. 长江蔬菜,2009(1):37-42
- [11] 李斯更,沈镛,刘博,等. 基于黄瓜基因组重测序的 InDel 标记开发及其应用[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(2):95-101
- [12] 冯东昕,李宝栋. 主要瓜类作物抗白粉病育种研究进展[J]. 中国蔬菜,1996(1):55-59
- [13] 韩欢欢,谢冰. 瓜类蔬菜抗白粉病育种研究现状及展望[J]. 中国瓜菜,2012,25(4):43-48
- [14] 屈振淙. 长春地区黄瓜白粉病菌的鉴定[J]. 吉林农业大学学报,1981(2):32-34

- [15] 张艳菊,左洪波,曲丽,等. 黑龙江省黄瓜白粉病病原鉴定[J]. 东北农业大学学报,2010,41(4):20-23
- [16] 王娜,马雅军,代光辉,等. 黄瓜霜霉病和白粉病病原菌的 rDNA-ITS 序列分析[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2007,35(10):155-158
- [17] 罗晶晶,齐晓花,陈学好. 瓜类作物白粉病抗性遗传机制[J]. 分子植物育种,2010,8(3):556-562
- [18] 张永兵,伊鸿平,马新力,等. 新疆甜瓜地方品种资源核心种质构建[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(1):52-57
- [19] 刘龙洲,翟文强,陈亚丽,等. 设施用厚皮甜瓜品种 SSR 标记遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报,2012,13(3):381-385
- [20] Epinat C, Pitrat M, Bertrand F. Genetic analysis of resistance of five melon lines to powdery mildews [J]. Euphytica, 1993, 65(2):135-144
- [21] Smith P G. Powdery mildew resistance in cucumber [J]. Phytopathology, 1948, 39:1027-1028
- [22] Barnes W C, Epps W M. Powdery mildew resistance in South Carolina cucumbers [J]. Plant Dis Rep, 1956, 40:1093
- [23] Wilson J D, John C A, Wohler H E, et al. Two foreign cucumbers resistant to bacterial wilt and powdery mildew [J]. Plant Dis Rep, 1956, 40:437-438
- [24] Fugieda K, Akiya Y. Genetic study of powdery mildew resistance and spine color on fruit in cucumber [J]. J Jpn Soc Hortic Sci, 1962, 31:30-32
- [25] Kooistra E. Powdery mildew resistance in cucumber [J]. Euphytica, 1968, 17:236-244
- [26] 吕淑珍,霍振荣,陈正武,等. 黄瓜霜霉病白粉病抗性遗传研究初报[J]. 天津农林科技, 1990(2):22-24
- [27] Morishita M, Sugiyama A K, Saito T, et al. Powdery mildew resistance in cucumber [J]. Jarq-Jpn Agr Res Q, 2003, 37(1):7-14
- [28] 张素勤,顾兴芳,张圣平,等. 黄瓜白粉病抗性遗传机制的研究[J]. 园艺学报, 2005, 32(5):899-901
- [29] Sakata Y, Kubo N, Morishita M, et al. QTL analysis of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112:243-250
- [30] 张桂华,杜胜利,王鸣,等. 与黄瓜抗白粉病相关基因连锁的 AFLP 标记的获得[J]. 园艺学报, 2004, 31(2):189-192
- [31] 刘龙洲,何欢乐,潘俊松,等. 黄瓜种质 R17 对白粉病抗性的遗传测验[J]. 种子, 2008, 27(3):46-48
- [32] Shanmugasundaram S, Williams P H, Peterson C E. Inheritance of resistance to powdery mildew in cucumber [J]. Phytopathology, 1971, 61(10):1218-1221
- [33] Shanmugasundaram S, Williams P H, Peterson C E. A recessive cotyledon marker gene in cucumber with pleiotropic effects [J]. Hortic Sci, 1972, 7:555-556
- [34] 简德明. 和黄瓜白粉病抗性基因紧密连锁的 AFLP 分子标记研究[D]. 北京:首都师范大学, 2007
- [35] 王振国. 黄瓜白粉病抗性基因遗传规律和相关分子标记的研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2007
- [36] Munger H M, Morales A, Omara S. Dominant genes for resistance to powdery mildew in cucumber [J]. Cucurbit Genet Coop Rep, 1979, 2(10):10-15
- [37] 沈丽平,徐强,齐晓花,等. 黄瓜白粉病抗性遗传模型分析[J]. 江苏农业学报, 2011, 27(2):361-365
- [38] 沈丽平. 黄瓜白粉病抗性遗传分析及相关 QTL 初步定位[D]. 苏州:扬州大学, 2009
- [39] 刘龙洲,蔡润,袁晓君,等. 黄瓜抗白粉病 QTL 分子标记定位[J]. 中国科学 C 辑:生命科学, 2008, 38(9):851-856
- [40] 景然,陈新娟,朱育强,等. 黄瓜白粉病抗性序列相关扩增多态性的分子标记研究[J]. 浙江大学学报:农业与生命科学版, 2011, 37(4):387-392
- [41] 张圣平,刘苗苗,苗喆,等. 黄瓜白粉病抗性基因的 QTL 定位[J]. 中国农业科学, 2011, 44(17):3584-3593
- [42] 聂京涛,潘俊松,何欢乐,等. 黄瓜白粉病抗性遗传分析与连锁标记筛选[J]. 中国蔬菜, 2011(10):45-49
- [43] NY/T 1857. 2-2010. 中华人民共和国农业行业标准-黄瓜主要病害抗病性鉴定技术规程 第 2 部分:黄瓜抗白粉病鉴定技术规程[S]. 北京:中国农业出版社, 2010:3-4
- [44] 杜胜利,张桂华,李淑菊,等. 黄瓜抗白粉病基因 AFLP 标记的 SCAR 转换[J]. 园艺学报, 2005, 32(6):1095-1097
- [45] Zhang S Q, Gu X F, Zhang S P, et al. Inheritance of powdery mildew resistance in cucumber and development of an AFLP marker for resistance detection [J]. Agr Sci China, 2007, 6(11):1336-1342
- [46] 赵远玲,李祥羽,孙连发,等. 人工合成小麦抗白粉病未知基因的 SSR 标记[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2):271-274
- [47] 冯建明,张海英,陈年来,等. 黄瓜重要病害抗性遗传规律及相关分子标记研究进展[J]. 植物保护科学, 2008, 24(8):368-372
- [48] 张海英,王振国,毛爱军,等. 与黄瓜白粉病抗病基因紧密连锁的 SSR 分子标记[J]. 华北农学报, 2008, 23(6):77-80
- [49] 张海英. 黄瓜重要抗病基因的分子标记研究及遗传图谱的构建[D]. 北京:中国农业科学院, 2006
- [50] 刘龙洲. 黄瓜白粉病抗性遗传分析和基因定位研究[D]. 上海:上海交通大学, 2008
- [51] Sakata Y, Sugiyama M, Ohara T, et al. Influence of rootstocks on the resistance of grafted cucumber (*Cucumis sativus* L.) scions to powdery mildew (*Podosphaera xanthii* U. Braun & N. Shishkoff) [J]. J Jpn Soc Hortic Sci, 2006, 75(2):135
- [52] Yang X, Ma X, Yang L, et al. Efficacy of *Rheum officinale* liquid formulation on cucumber powdery mildew [J]. Crop Prot, 2009, 28(12):1031-1035
- [53] Bettiol W, Silva H S A, Reis R C. Effectiveness of whey against zucchini squash and cucumber powdery mildew [J]. Sci Hortic, 2008, 117(1):82-84
- [54] 魏跃,赵桂华,杨鹤同,等. 甜瓜属种间杂交线粒体 DNA 的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(4):612-618
- [55] 张慧君. 甜瓜白粉病病原生理小种鉴定及抗白粉病生理生化特性的研究[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2010