

小麦改良的可利用资源:黑麦抗病基因

孙媛媛, 杜秉昊, 汪 慧, 束永俊, 郭长虹, 郭东林

(黑龙江省分子细胞遗传与遗传育种重点实验室/哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 哈尔滨 150025)

摘要:黑麦(*Secale cereale*)蕴藏着丰富的抗病基因,是改良小麦抗性的重要资源,黑麦抗病基因的导入一直是小麦育种的重要研究课题。本文综述了黑麦抗病基因的染色体定位、分子标记研究和含黑麦抗病基因的小麦种质资源在我国小麦育种中的应用,对应用中存在的问题进行了分析,并对今后的研究方向进行了展望。

关键词:黑麦;抗病基因;小麦育种

An Available Resource for Wheat Improvement: The Resistance Genes in Rye

SUN Yuan-yuan, DU Bing-hao, WANG Hui, SHU Yong-jun, GUO Chang-hong, GUO Dong-lin

(Key Laboratory of Molecular Cytogenetics and Genetic Breeding of Heilongjiang Province/
College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025)

Abstract: Rye is an important genetic resource for wheat improvement which contains a lot of resistance genes. Transferring the rye resistance genes into wheat is always an important work for wheat breeding. This article reviewed the advance researches about the chromosome location, molecular marker, and the application of germplasm with rye resistance genes. In addition, the problems and research directions about rye resistance genes applied in wheat breeding were analyzed and prospected.

Key words: rye; resistance genes; wheat breeding

小麦是全球的主要农作物之一,在我国小麦种植面积占全国粮食作物种植总面积的 20% ~ 27%,年产量在 1 亿 t 左右,小麦种质资源多达 45553 份^[1]。小麦生产中较为常见的病害有白粉病、条锈病、秆锈病和叶锈病等。这些病害具有发病范围广、危害大和难防治等特点,严重威胁小麦产量,最高可造成小麦减产 30% 以上。小麦病害防治是一项长期和复杂的工作,利用小麦近缘种属中的抗病遗传资源与小麦杂交创制出抗病品种,并进行推广是有效控制小麦病害的最经济、高效、安全的方法。小麦近缘属野生植物 11 个属的数十个种都能够与小麦杂交,这些近缘种属具有很多抗性基因,且在小麦育

种中有非常重要的利用价值^[2]。黑麦(*Secale cereale*, RR, 2n = 14)是小麦近缘种属之一,蕴含着丰富的白粉病、叶锈病、条锈病和秆锈病等抗性基因,是小麦改良的重要基因资源。将黑麦抗病基因导入到小麦中,可以增强小麦抗性并改良小麦品质,对实现小麦的高抗高产具有重要的现实意义。

利用黑麦抗病基因对小麦进行遗传改良提高小麦品种抗性,对黑麦基因资源进行开发利用已成为小麦育种工作中的研究热点。近年来,黑麦抗病基因定位研究已取得较大进展,对基因标记的开发也随之成为小麦育种家关注的重要课题。现将黑麦抗病基因的来源、定位、标记、种质资源汇总于表 1。

收稿日期:2013-07-15 修回日期:2013-09-08 网络出版日期:2014-01-24

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/10.13430/j.cnki.jpgr.2014.02.015.html>

基金项目: 国家科技部“973”项目(2011CB111505); 黑龙江省教育厅项目(12521143); 教育部高等学校博士学科点新教师课题(20122329120001)

第一作者研究方向为植物遗传学。E-mail: sunyuan yuan815@126.com
通信作者: 郭东林, 研究方向为植物遗传学。E-mail: gdl1225@163.com

表 1 黑麦抗病基因来源、定位、标记、种质资源名称

Table 1 The origin,location,marker,and germplasm resources of rye resistance genes

基因 Gene	来源 Origin	定位 Location	标记 Marker				种质资源 Germplasm resources	参考文献 References
			名称 Name			类型 Type		
<i>Pm7</i>	Rosen	2RL					Transec	[3]
<i>Pm8</i>	Petkus	1RS	AF1			SCAR	Aurora	[4]、[5]
<i>Pm17</i>	InsaveF. A.	1RS	IAG95			RFLP	Amigo	[6]
<i>Pm20</i>	Prolific	6RL	PT300、PT400、PT510			AFLP	MIP6L	[7]
<i>Yr9</i>	Petkus	1RS	Xgwm582、P6M12-P/Iag95			SSR、PCR	洛夫林	[8]、[9]、[10]
<i>Sr27</i>	Imperial	3RS					WRT238	[11]
<i>Sr31</i>	Pektus	1RS	SCSS30. 2 ₅₇₆ 、P6M12-P/Iag95			SCAR、PCR	阿夫乐尔	[10]、[12]、[13]
<i>Lr4-7</i>	未分离出单基因							[14]
<i>Lr25</i>	Rosen	2RL	Lr25F20/Lr25R19			SCAR	Transfed	[15]、[16]
<i>Lr26</i>	Petkus	1RS	P6M12-P/ Iag95			PCR	Kavkaz	[10]
<i>Lr45</i>	Petkus	2RS	Ypsc20H ₁₂₇₂			SCAR	ST-1	[17]
<i>Pr1</i>		6RL	Xiag267			RFLP	L2527	[18]
<i>Pr2</i>		7RL	OPY11			RAPD	L2527	[18]

引自 <http://wggrc.plantpath.Ksu.edu/default.html>

1 黑麦抗病基因

1.1 白粉病抗性基因

白粉病是一种世界普遍性的小麦病害,发病机率高,流行地区广,近年来在我国发病范围不断扩大,是影响我国小麦安全生产的重要因素。小麦白粉病由禾布氏白粉菌小麦专化型(*Blumelia graminis* f. sp. *tritici*)引发,其抗性基因为 *Pm* (powdery mildew)。截至目前,在 WGRC (Wheat Genetics Resource Center)上公布的已正式命名的白粉病主效抗性基因有 66 个,其中包括 21 个复等位基因,如 *Pm1* 的复等位基因 *Pm1a*、*Pm1b*、*Pm1c*、*Pm1d* 和 *Pm1e*; *Pm4* 的复等位基因 *Pm4a*、*Pm4b*、*Pm4c* 和 *Pm4d*, *Pm3* 的复等位基因 *Pm3a*、*Pm3b*、*Pm3c*、*Pm3d*、*Pm3e*、*Pm3f* 和 *Pm3g* 等,来源于黑麦的白粉病抗性基因有 *Pm7*、*Pm8*、*Pm17* 和 *Pm20*。

Pm7 基因来自黑麦 Rosen,位于 2R 染色体长臂 (2RL)上。*Pm7* 基因在小麦-黑麦 T4BS·4BL-2RL 易位系品种 Transec 中发现,该品系具有黑麦 2R 染色体片段与小麦 4B 染色体之间的易位,因而携带 *Pm7* 基因^[3]。*Pm7* 基因与叶锈抗性基因 *Lr25* 连锁的同时还与一些不良性状连锁,目前在我国的小麦生产中 *Pm7* 的应用较少^[19]。*Pm8* 基因来自黑麦 Petkus,定位于 1R 染色体短臂上 (1RS),含有 *Pm8* 基因的易位系品种曾被广泛种植。*Pm8* 基因与其他抗性基因不同,不能在所有遗传背景下表达,很多学者对影响 *Pm8* 基因表达的小麦背景进行过研究。

S. X. Ren 等^[4]在 1996 年最早提出 *Pm8* 抗性的表达受小麦染色体 1AS 上的一对显性抑制基因所控制。2011 年,R. A. Mcintosh 等^[5]证明小麦背景下的 *Pm8* 基因受小麦染色体 1AS 上的 *Pm3* 位点抑制,然而 *Pm3* 位点对 *Pm8* 抗性表达的抑制作用是否受其他条件的影响还有待证明。*Pm17* 基因来自黑麦 Insave F. A.,位于 1R 染色体短臂上 (1RS)。小麦品种 Amigo 携带 *Pm17* 基因,且是普通小麦和黑麦的杂交后代经 X 射线处理得到的 1AL/1RS 易位系,该品系具有较高的白粉病抗性。1997 年,S. L. K. Hsam 等^[6]证明了 *Pm8* 和 *Pm17* 基因是等位基因。2001 年,V. Mohler 等^[20]用基因 *Pm8* 和 *Pm17* 的 RFLP 探针 IAG95 建立了一个序列标签位点标记,利用这个标记对含 1R 染色质的小麦-黑麦易位品种中的不同大小 DNA 片断进行扩增,能有效区分含 *Pm8* 和 *Pm17* 基因的品种。*Pm20* 基因来自黑麦 Prolific,位于 6R 染色体上。1996 年,B. Friebe 等^[7]通过对小麦 Thatcher 和黑麦 Prolific 杂交后代 MIP6L 的研究证明,MIP6L 是 6BS/6RL 易位系,易位片段 6RL 上存在白粉病抗性基因 *Pm20*。由 B. Friebe 等^[21]创制的 T6BS/6RL 易位系种质的 6R 片段上不仅带有 *Pm20* 基因,还有增产基因,该种质的染色体 C 带多态性的不同揭示了 *Pm20* 基因的位置靠近 6RL 的端粒区。2001 年,王新望等^[22]开发了 3 个与 *Pm20* 基因紧密连锁的 AFLP 标记,分别是位于 *Pm20* 同侧的 PT300 和 PT400,与 *Pm20* 分别相距 11.6 cM 和 2.6 cM,以及在 *Pm20* 另一侧距离为

3.6 cM 的 PT510。

除上述白粉病抗性基因以外,一些黑麦品种中还可能携带其他新的白粉病抗性基因。M. Heun 等^[23]在 1990 年发现来自黑麦 Prolific 的 2R 染色体作为一个白粉病抗性资源,不仅携带有效的 *Pm7* 基因,可能还有其他的白粉病抗性基因,D. G. An 等^[24]在 2006 年通过试验证明 German White 黑麦的 2R 染色体上也存在与 *Pm7* 基因不同的新白粉病抗性基因。2008 年唐宗祥等^[25]通过试验证明了黑麦 King 中的 3R 染色体上也存在白粉病抗性基因,推断可能是新的白粉病抗性基因。2009 年,T. H. Ren 等^[26]利用黑麦 Petkus 与小麦杂交创制 1BL/1RS 易位系,在 1RS 上定位了新的白粉病抗性基因,并暂命名为 *PmCn17* 基因。2011 年,符书兰等^[27]利用黑麦 Kustro 与小麦杂交,并获得多种单体附加系,从中筛选到了对白粉病具有免疫性的 6R 单体附加系和 5R 单体附加系,来自黑麦 Kustro 的 6R 上存在的白粉病抗性基因与已报道的 6R 上的白粉病抗性基因是否相同还有待确定,由于目前未有关于 5R 染色体上存在白粉病抗性基因的报道,推测 5R 染色体上可能带有新的白粉病抗性基因。

1.2 条锈病抗性基因

小麦条锈病是一种世界性的小麦病害,由气传条形柄锈菌小麦专化型(*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*)引起,该病爆发性强、防治难,严重影响小麦生产。我国是全球最大的小麦条锈病发病区,据 2010 年 2 月 23 日的科学时报报道,我国共发生过 4 次较大规模的条锈病爆发,第一次大面积爆发是在 1950 年,损失最为严重,造成小麦减产约 60 亿 kg;最近一次是在 2002 年,小麦损失约 10 亿 kg。小麦条锈病抗性基因为 *Yr* (yellow rust),在 WGRC 上公布的已正式命名的 *Yr* 基因有 54 个,基因编号为 *Yr1* ~ *Yr49*,有 5 个复等位基因 *Yr3a*、*Yr3b*、*Yr3c*、*Yr4a* 和 *Yr4b*,在 54 个 *Yr* 基因中来源于黑麦的是 *Yr9* 基因^[28]。*Yr9* 基因源于德国黑麦 Petkus,位于染色体 1RS 上,1975 年由 Macer 命名,该基因在世界小麦育种计划中被广泛应用^[8]。2005 年,翁东旭等^[9]筛选出与 *Yr9* 基因的遗传距离为 3.7 cM 的 SSR 标记 Xg-wm582₅₀₀,利用该标记可筛选出含有 *Yr9* 基因的小麦材料。从条锈病抗性基因在我国小麦生产品种中出现的频率看,*Yr9* 基因频率最高,因此具有 *Yr9* 基因的小麦品种占生产品种的比例最大,在我国小麦育种中发挥着重要作用^[29]。

2009 年,T. H. Ren 等^[26]在 Petkus 黑麦 1RS 上

筛选到了 2 个新的抗条锈基因,并暂命名为 *YrCNI7*、*YrR212*,在我国含有 *YrCNI7* 基因的小麦载体种质有川农 12、川农 17 和川农 18,含有 *YrR212* 基因的有 R185、R205。2011 年,张怀琼等^[30]利用小麦品种绵阳 11 与白粒黑麦杂交,选育了高抗条锈病的小麦-黑麦 6B/6R 易位系 98-1054,该品系的条锈病抗性来自黑麦染色体 6R 的易位片段,新条锈病抗性基因暂时命名为 *YrBL*。

1.3 秆锈病抗性基因

小麦秆锈病是降低小麦产量的主要病害,秆锈病由禾柄锈菌小麦专化型(*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*)侵染小麦引发,主要借气流进行传播,在我国麦区较为常见。秆锈病抗性基因为 *Sr* (stem rust),现已正式命名的 64 个秆锈病抗性基因中,有 11 个复等位基因,包括有 *Sr7* 的复等位基因 *Sr7a* 和 *Sr7b*,*Sr8* 的复等位基因 *Sr8a* 和 *Sr8b*,*Sr9* 的复等位基因 *Sr9a* ~ *Sr9g*。部分秆锈病抗性基因来自小麦近缘植物,如 *Sr24*、*Sr25*、*Sr26* 来自长穗偃麦草,*Sr38* 来自偏凸山羊草,*Sr27*、*Sr31* 来自黑麦。

Sr27 基因存在于黑麦 Imperial 的染色体 3RS 上。A. C. Acosta^[11]在 1961 年创制了中国春-黑麦 Imperial 3R 单体附加系,利用该附加系与普通小麦杂交,得到了 3 个不同的小麦-黑麦易位系 3AS/3RS、3AL/3RS 和 3BL/3RS,这些易位系都含有 *Sr27* 基因,但产量试验结果表明 3 个易位系与正常品种相比产量较低,阻碍了易位系在小麦生产中的应用。*Sr31* 基因位于黑麦 Petkus 染色体 1RS 上,黑麦染色体 1R 是增强小麦抗病性和农艺性状的重要基因资源,含有 *Sr31* 基因的 1RS 已经以多种易位方式转移到小麦中,如 1AL/1RS、1BL/1RS 和 1DL/1RS 等易位^[12]。*Sr31* 基因是抗谱较广的基因,可抗大多数秆锈病菌小种,含有 *Sr31* 基因的阿夫乐尔、高加索等小麦品种曾从前苏联被引入到其他许多国家,并广泛应用多年。2006 年,B. K. Das 等^[13]证明 SCAR 标记 SCSS30.2₅₇₆与 *Sr31* 基因紧密连锁,利用该标记可以检测种质中的 *Sr31* 基因。

1.4 叶锈病抗性基因

叶锈病是我国麦区中多发的一种小麦病害,由隐匿柄锈菌小麦专化型(*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*)引起,主要借助气流传播。叶锈病菌小种多是强毒性的,能诱发麦区大面积发病。叶锈病抗性基因为 *Lr* (leaf rust),已正式命名的有 68 个^[14],包含 13 个复等位基因。小麦栽培种中的抗叶锈病基因部分来自小麦近缘种属,其中来自黑麦的叶锈

病抗性基因有 *Lr4*、*Lr5*、*Lr6*、*Lr7*、*Lr25*、*Lr26* 和 *Lr45*。*Lr4* ~ *Lr7* 单基因系还未被有效分离出来, 在小麦抗病育种中应用较少。

叶锈病抗性基因 *Lr25* 来自黑麦 *Rosen*, 位于 2R 染色体长臂 (2RL) 上, 与抗白粉病基因 *Pm7* 紧密连锁, 是优良的叶锈病抗性基因。1995 年, J. D. Procu-nier 等^[15] 发现了与 *Lr25* 基因连锁的 SCAR 标记, *Lr25F20/Lr25R19*。2012 年, A. Singh 等^[16] 筛选出了位于 *Lr25* 基因两侧对称位置的 SSR 标记 Xgwm251₁₀₆ 和 Xgwm538₁₆₅, 与 *Lr25* 的遗传距离皆为 3.8 cM。*Lr26* 基因来自黑麦 *Petkus*, 位于 1R 染色体短臂 (1RS) 上, *Lr26* 是能够在小麦背景中独立地表达其自身功能的外源基因, *Lr26* 基因与 *Pm8*、*Sr31* 以及 *Yr9* 基因连锁遗传。2005 年, R. Mago 等^[10] 证明了 *Lr26*、*Sr31*、*Yr9* 基因都可通过 1 对 PCR 标记 P6M12-P 和 Iag95 检测出来。*Lr45* 基因源于黑麦 *Petkus*, 在一个日本小麦-黑麦 T2AS-2RS·2RL 易位系中被发现, 位于 2R 染色体短臂 (2RS) 上。*Lr45* 为我国小麦叶锈菌的有效抗性基因, 目前我国尚未发现对 *Lr45* 基因有毒性的叶锈菌株, 在小麦育种中具有很大的应用潜力。2009 年, 闫红飞等^[17] 开发了与 *Lr45* 基因连锁的 SCAR 标记 Ypsc20H₁₂₇₂, 遗传距离为 8.2 cM。

黑麦中除以上叶锈病抗性基因外, P. Wehling 等^[18] 在 2003 年鉴定了 2 个显性叶锈病抗性基因 *Pr1* 和 *Pr2*。基因 *Pr1* 被定位于黑麦染色体 6RL 的中部, 基因 *Pr2* 被定位于 7RL 的末端。*Pr1* 和 *Pr2* 基因曾被分别称为 *Lr-a* 和 *Lr-b*, 为避免与其他小麦叶锈病抗性基因混淆, 由 Leonard 提议按照锈病病菌 *Pr* 符号暂命名为 *Pr1* 和 *Pr2*, 当 *Pr1* 和 *Pr2* 基因在小麦育种中发挥作用后再按照官方正式的 *Lr* 命名方式命名^[18]。

2 黑麦抗病基因在我国小麦育种中的应用

黑麦抗病基因在小麦育种中的应用主要是通过创制小麦-黑麦异代换系、异附加系和异易位系来实现, 由于小麦-黑麦异附加系和异代换系遗传性状较不稳定, 很少被直接应用在小麦生产中。利用黑麦基因资源改良小麦品种的最理想方式就是创制小麦-黑麦易位系。

在所有小麦外源易位系中, 应用最为广泛且最成功的是小麦-黑麦 1BL/1RS 易位系, 黑麦的 1RS 不但对小麦的 1AS 或 1BS 有功能补偿作用, 而且

1RS 上还带有抗白粉病基因 *Pm8* 和 *Pm17*, 抗锈病基因 *Yr9*、*Lr26* 和 *Sr31*。除此之外, 1RS 上还载有广适和增产等有益基因。20 世纪中期, 德国科研工作者用小麦和黑麦 *Thatcher* 杂交, 在回交 4 次后的后代中, 1B/1R 易位系首次被发现, 之后又利用该易位系培育了一批具有白粉病抗性的小麦品种^[31]。

1971 - 1972 年间, 前苏联及东欧国家的一些含有黑麦 1B/1R 易位片段的抗性品种被引入到了我国, 利用这些品种培育了大批携带抗病基因的小麦栽培种, 如洛夫林、高加索和阿芙乐尔, 并在我国小麦生产中得到广泛应用。我国目前 50% ~ 70% 的小麦推广品种带有 1BL/1RS 血缘, 这些品种所含的抗白粉病基因多为 *Pm8*, *Pm8* 基因曾在小麦育种和生产上发挥了很大作用, 但这些含 *Pm8* 基因小麦品种的广泛种植导致我国麦区 *Pm8* 基因的致病菌种毒力增强, *Pm8* 基因逐渐演变为无效的抗白粉病基因^[32]。*Pm17* 基因在我国麦区表现出的白粉病抗性并不强, 但多数白粉菌系对 *Pm17* 均无较高的毒力, 并且 1R 还具有优良的麦二叉蚜和锈病抗性以及广适性, 因此 *Pm17* 作为辅助抗性和其他抗性基因组合应用。70 年代以来, 含条锈病抗性基因 *Yr9* 的牛朱特品系被引入我国, 在改良小麦条锈病抗性方面做出了杰出的贡献, 并在我国小麦育种中得到广泛利用。在我国西南麦区, 含 *Yr9* 基因的小麦 1RS/1BL 易位系品种被广泛种植。在 70、80 年代, 小麦品种繁 6 所含的条锈病抗性基因协同 *Yr9* 基因, 在四川的小麦育种中发挥重要作用。我国小麦栽培种木宗卓嘎、白条鱼和云麦 34 中均含 *Lr26* 基因, *Lr26* 基因在北美表现出较高抗性, 在我国只对 40% 以下的小麦叶锈菌群体有抗性, 抗性表现较差, 对该基因的利用有待于进一步开发^[33]。我国北方和黄淮地区的多数小麦品种具有 *Sr31* 基因, 如丰抗 8 号、丰抗 2 号和鲁麦 1 号等^[34]。刘燕等^[35] 曾利用 Sr31-STS 特异引物 iag95F 和 iag95R 对小麦 YW243 及其亲本进行了检测, 结果证明 YW243 和陕 7859 都含有 *Sr31* 基因。

除上述的 1R 染色体上的抗病基因外, 黑麦其他抗病基因还通过多种方式被应用在小麦育种中, 例如, 染色体 2R 上带有 *Pm7*、*Lr25* 和 *Lr45* 抗病基因, 为了将这些抗性基因利用到小麦育种上, 科研工作者们创制了大量含有黑麦 2R 染色体片段的小麦品种。抗白粉病基因 *Pm7* 在我国麦区已丧失抗性, 在小麦生产上利用较少。*Lr25* 基因在我国麦区主要表现为全生育期抗病, 抗性表现不受温度变化影

响,具有很高的应用价值。1999 年出现的强毒性秆锈菌新小种 *Ug99*,使得世界小麦生产处于秆锈病的严重威胁之下,唯有 *Sr27* 基因对 *Ug99* 有一定抗性。具有 *Sr27* 基因的小麦品种在我国、南美、印度及欧洲被广泛利用,这些抗病品种在我国主要集中在东北春麦区。目前,6R 上的 *Pm20* 基因被成功应用在我国小麦品质改良的育种工作中,对白粉病抗性较高甚至免疫,且抗性稳定。

3 问题及展望

3.1 黑麦抗病基因在小麦中的抗性

我国现代小麦栽培种的推广种植及抗病遗传基础狭窄是导致品种抗病性下降的主要原因^[36-37],随着农业生态环境的改变,部分黑麦抗病基因在小麦中的抗性逐渐丧失,如抗性基因 *Pm7*、*Pm8*、*Yr9*、*Lr26*、*Sr27* 的抗性已大大减弱甚至完全丧失^[38]。大面积种植只含单一抗性基因的小麦栽培种使得抗性衰退,如 *Pm8* 和 *Yr9* 基因曾被广泛应用,随着高度变异的新型致病菌不断出现,最终 *Pm8* 和 *Yr9* 基因的抗病性逐渐丧失。

合理布局麦区小麦抗病品种的种植种类,丰富麦区抗性,是保持小麦持久抗性的有效方法之一。另外利用已知黑麦抗病基因的分布,将黑麦多个有效抗性基因聚合导入到小麦中,也将大大提高小麦品种的综合抗性和持久抗性。充分挖掘黑麦新抗病基因也是解决抗性不持久问题的有效途径。

3.2 黑麦抗性基因的开发和利用

目前在黑麦中鉴定出的抗性基因多数已被准确定位和利用,如白粉病抗性基因 *Pm8* 和 *Pm17*,锈病抗性基因 *Yr9*、*Sr31*、*Lr25*、*Lr26* 和 *Lr45*,仍有部分已经发现的抗性基因在生产实践中应用较少,如抗性基因 *Pm7*、*Pm20* 和 *Sr27* 由于其载体品种的农艺性差而不宜直接用于生产。有些黑麦抗性基因在小麦育种中发挥了抗性,却还未被准确定位,与之连锁的标记更是有待开发,应进一步加强现有的黑麦抗性基因在小麦育种中的应用,通过染色体工程等手段打破不良连锁,充分发挥有益基因的抗性作用。作为小麦的三级基因库,黑麦中还蕴含着丰富的潜在抗性基因,这些抗性基因可能由于环境因素或其他基因作用影响而未发挥抗性。国内一些黑麦野生品种和原始种的抗病基因还有待发掘^[39]。要加大挖掘黑麦抗病基因库的工作力度,拓宽小麦遗传背景为育种奠定基础。

3.3 小麦育种工作与现代生物技术的结合

现代生物技术是培育优良品种的新兴技术领域,现代生物技术辅助育种已经取得了令人瞩目的成绩。然而现代生物技术在国内的应用较慢,与小麦育种结合不够紧密,两者间缺乏有效协作的平台。小麦育种中可用的标记数量少,有关抗性和产量基因的功能标记更少,甚至很多黑麦抗病基因的连锁标记还处于空白状态。分子标记技术与小麦育种之间仍存在很大脱节,致使新抗性基因开发缓慢,已知抗性基因利用不充分。

现代生物技术的应用能够大大提高抗性基因选择的准确性和育种效率,利用小麦育种结合现代生物技术来创制小麦新种质将是未来的研究热点,也是小麦改良的重要途径^[40]。建议加强与国外现代生物技术领域的合作与交流,推动国内生物技术育种实用化,在采用国外先进生物技术的同时,重视国内技术的自主研发。要重视新技术的应用,利用基因工程和分子标记技术高效、准确地对抗性基因进行定位和筛选,为将黑麦新的优秀抗病基因引入到小麦中提供了便利条件。通过分子生物学家和育种家的紧密合作,加强对黑麦潜在抗性基因的开发和利用,提高黑麦新抗性基因的开发效率,使小麦育种工作取得更大进展。

总之,选育和种植抗病品种是防治小麦病害的最安全、经济和有效的措施,抗性基因的不断发掘、种质的创新利用是保证这种措施顺利实施的基础。黑麦对小麦改良具有重要价值,要进一步加大黑麦种质资源在小麦育种改良中的利用。

参考文献

- [1] 刘旭,黎裕,曹永生,等. 中国禾谷类作物种质资源地理分布及其富集中心研究[J]. 植物遗传资源学报,2009,10(1): 1-8
- [2] 刘旭,郑殿升,董玉琛,等. 中国农作物及其野生近缘植物多样性研究进展[J]. 植物遗传资源学报,2008,9(4): 411-416
- [3] Luo P G, Luo H Y, Chang Z J, 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
- [4] Ren S X, McIntosh R A, Sharp P J. A storage-protein marker associated with the suppressor of *Pm8* for powdery mildew resistance in wheat[J]. Theor Appl Genet, 1996, 93: 1054-1060
- [5] McIntosh R A, Zhang P, Cowger C, et al. Rye-derived powdery mildew resistance gene *Pm8* in wheat is suppressed by the *Pm3* locus[J]. Theor Appl Genet, 2011, 123: 359-367
- [6] Hsam S L K, Zeller F J. Evidence of allelism between genes *Pm8* and *Pm17* and chromosomal location of powdery mildew and leaf rust resistance genes in the common wheat cultivar 'Amigo'[J]. Plant Breeding, 1997, 116: 119-122
- [7] Friebe B, Raupp W J, Gill B S, et al. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests:

- current status[J]. *Euphytica*, 1996, 91: 59-87
- [8] Luo P C, Hu X Y, Zhang H Y, et al. Genes for resistance to stripe rust on chromosome 2B and their application in wheat breeding [J]. *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 9-15
- [9] 翁东旭, 徐世昌, 王安民, 等. 小麦条锈菌鉴别寄主抗条锈病基因 *Yr9* 的微卫星标记[J]. *遗传学报*, 2005, 32(9): 937-941
- [10] Mago R, Miah H, Lawrence G J, et al. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome1 [J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 112: 41-50
- [11] Acosta A C. The transfer of stem rust resistance from rye to wheat [D]. Columbia: University of Missouri-Columbia, 1961
- [12] Anugrahwati D R, Shepherd K W, Verlin D C, et al. Isolation of wheat-rye 1RS recombinants that break the linkage between the stem rust resistance gene *SrR* and secalin [J]. *Genome*, 2008, 51: 341-349
- [13] Das B K, Saini A, Bhagwat S G, et al. Development of SCAR markers for identification of stem rust resistance gene *Sr31* in the homozygous or heterozygous condition in bread wheat [J]. *Plant Breeding*, 2006, 125: 544-549
- [14] Herrera-Foessel S A, Singh R P, Huerta-Espino J, et al. *Lr68*: a new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 2012, 124: 1475-1486
- [15] Procunier J D, Townely-Smith T F, Fox S, et al. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J Genet Breed*, 1995, 49(1): 87-91
- [16] Singh A, Pallavi J K, Gupta P, et al. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene *Lr25* in wheat [J]. *J Appl Genet*, 2012, 53: 19-25
- [17] 闫红飞, 刘春燕, 高士刚, 等. 小麦抗叶锈基因 *Lr45* 的 SCAR 标记[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(1): 124-129
- [18] Wehling P, Linz A, Hackauf B, et al. Leaf-rust resistance in rye (*Secale cereale* L.). 1. Genetic analysis and mapping of resistance genes *Pr1* and *Pr2* [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 432-438
- [19] 贾继增. 小麦抗白粉病基因及抗源 [J]. *国外农学*, 1990(5): 18-19
- [20] Mohler V, Hsam S L K, Zeller F J, et al. An STS marker distinguishing the rye-derived powdery mildew resistance alleles at the *Pm8/Pm17* locus of common wheat [J]. *Plant Breeding*, 2001, 120: 448-450
- [21] Friebe B, Heun M, Tuleen N, et al. Cytogenetically monitored transfer of powdery mildew resistance from rye into wheat [J]. *Crop Sci*, 1994, 34: 621-625
- [22] 王新望, 王军丽, 段霞瑜, 等. 普通小麦中来自黑麦的抗白粉病 *Pm20* 基因的抗谱分析和 AFLP 定位[J]. *科学通报*, 2001, 46(8): 666-669
- [23] Heun M, Friebe B, Bushuk W. Chromosomal location of the powdery mildew resistance gene of Amigo wheat [J]. *Phytopathology*, 1990, 80(10): 1129-1133
- [24] An D G, Li L H, Li J M, et al. Introgression of resistance to powdery mildew conferred by chromosome 2R bycrossing wheat nullisomic 2D with rye [J]. *J Integr Plant Biol*, 2006, 48(7): 838-847
- [25] 唐宗祥, 符书兰. 黑麦 Imperial 与 King II 中白粉病抗性基因的染色体定位[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(12): 4949-4950
- [26] Ren T H, Yang Z J, Yan B J, et al. Development and characterization of a new 1BL/1RS translocation line with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat [J]. *Euphytica*, 2009, 169: 207-213
- [27] 符书兰, 唐宗祥, 任正隆. 小麦-黑麦附加系的创制及 5R 抗白粉病新基因的发现[J]. *遗传*, 2011, 33(11): 1258-1262
- [28] Zhang X J, Han D J, Zeng Q D, et al. Fine mapping of wheat stripe rust resistance gene *Yr26* based on collinearity of wheat with brachypodium distachyon and rice [J/OL]. *Plos One*, 2013, 8(3): e57885
- [29] 姚占军, 徐世昌, 王安民, 等. 3 个小麦条锈菌鉴别寄主的抗性遗传分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2006, 7(1): 39-43
- [30] 张怀琼, 任正隆. 黑麦抗条锈病基因对小麦高产品种绵阳 11 的直接转移[J]. *四川农业大学学报*, 2011, 9(3): 193-196
- [31] Shiferaw G A, Hoffmann B. Recent advances and future perspectives in resistance breeding against *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, strain UG99 [J]. *Acta Agron Hung*, 2012, 60(1): 71-86
- [32] 李洪杰, 王晓娟, 宋风景, 等. 中国小麦品种对白粉病的抗性反应与抗病基因检测[J]. *作物学报*, 2011, 37(6): 943-954
- [33] 赵丽娜, 任晓娣, 胡亚亚, 等. 23 份中国小麦微核心种质抗叶锈性评价[J]. *中国农业科学*, 2013, 46(3): 441-450
- [34] 韩建东, 李伟华, 曹远银, 等. 小麦抗秆锈病基因 *Sr33* 的微卫星标记[J]. *作物学报*, 2012, 38(6): 1003-1008
- [35] 刘燕, 张增艳, 辛志勇, 等. 利用分子标记解析小麦新种质 YW243 的抗锈病基因 [J]. *中国农业科学*, 2006, 39(2): 295-299
- [36] 王述民, 李立会, 黎裕, 等. 中国粮食和农业植物遗传资源状况报告(I) [J]. *植物遗传资源学报*, 2011, 12(1): 1-12
- [37] 王述民, 李立会, 黎裕, 等. 中国粮食和农业植物遗传资源状况报告(II) [J]. *植物遗传资源学报*, 2011, 12(2): 167-177
- [38] 张丽, 张怀渝, 任正隆, 等. 小麦-黑麦 1BL/1RS 易位系在小麦遗传改良中的应用现状及前景分析 [J/OL]. *分子植物育种*, 2010, 8, DOI:10.5376/mpb.cn.2010.08.0014
- [39] 何中虎, 夏先春, 陈新民, 等. 中国小麦育种进展与展望 [J]. *作物学报*, 2011, 37(2): 202-215
- [40] 黎裕, 王建康, 邱丽娟, 等. 中国作物分子育种现状与发展前景 [J]. *作物学报*, 2010, 36(9): 1425-1430