

甜瓜白粉病抗性遗传育种研究进展

臧全宇^{1,2}, 汪炳良¹, 王毓洪², 孟秋峰², 皇甫伟国²

(1. 浙江大学 蔬菜研究所, 浙江 杭州 310029; 2. 宁波市农科院, 浙江 宁波 315040)

摘要: 概述了甜瓜白粉病生理小种及其鉴别寄主, 甜瓜白粉病抗性遗传, 甜瓜白粉病抗性鉴定和分子标记辅助育种在甜瓜白粉病研究上的应用现状。

关键词: 甜瓜; 白粉病; 抗性 遗传; 分子标记

中图分类号: S 652.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2007)09-0058-03

白粉病是甜瓜、黄瓜和南瓜等葫芦科作物上广泛发生的一种世界性病害, 并成为我国甜瓜绿色生产的主要障碍。在法国、美国、以色列等大面积种植甜瓜的国家, 白粉病也已成为甜瓜商业生产的限制性因素。引起葫芦科白粉病的病原菌有 3 个属 6 个种^[1-3], 并认为 *S. fuliginea* 和 *E. cichoracearum* 是主要病原菌^[3]。研究发现, 不同国家和地区葫芦科植物白粉病病原菌并不相同。在西班牙、巴西、阿根廷、埃及, 甜瓜白粉病的病原菌只有 *S. fuliginea*^[2,3]。Mohamed 等^[4]认为在苏丹地区甜瓜白粉病的最主要的致病菌是 *S. fuliginea*, *E. cichoracearum* 只在两个西瓜样本中观察到。在美国、法国等国家虽也有 *E. cichoracearum* 引起白粉病的报道, 但 *S. fuliginea* 是主要致病菌^[1,5]。郑儒永等发现我国瓜类白粉病病原菌主要是 *S. fuliginea* 和 *E. cichoracearum*^[6], 而引起杭州春季白粉病发生的主要病原菌是 *S. fuliginea*^[7]。由于甜瓜白粉病对甜瓜生产的严重影响, 世界各瓜类生产国都十分重视对其抗病性的研究及育种工作, 现就近年来在甜瓜白粉病病原菌的生理小种鉴定、甜瓜白粉病抗性遗传、抗性鉴定及分子标记辅助育种等方面均取得一些进展进行简要综述。

1 甜瓜白粉病菌的生理小种的分化及鉴别寄主

甜瓜白粉菌的小种分化多, 演替快, 至今已发现 *S. fuliginea* 存在 11 个生理小种, 分别是 0、1、2(包括美国的生理小种 2, 即 U. S. 2 以及法国的生理小种 2, 2 France)、3、4、5^[7] 和 N1、N2、N3、N4^[8]; *E. cichoracearum* 有 2 个生理小种 0 和 1。不同国家和地区甜瓜白粉病病

原菌主要生理小种有所不同, 如在以色列和西班牙报道过 *S. fuliginea* 的生理小种 1、2^[3], 近期在以色列发现存在生理小种 3^[9], 在法国鉴定出生理小种 4、5^[10], 在苏丹中心地区夏季出现 *S. fuliginea* 的小种 1, 冬季则发现小种 2 并认为在同一地区白粉病流行的生理小种的转变可能受环境条件影响^[4]。徐志豪等发现引起我国杭州地区甜瓜春季白粉病的生理小种为 *S. fuliginea* 的小种 2^[7]。王娟等初步确定引起北京地区瓜类白粉病的为 *S. fuliginea* 的生理小种 1 和 2 France, 优势生理小种为 2 France^[11]。

为了鉴别不同的白粉病生理小种, 目前已经确定了国际公认白粉病病原菌生理小种鉴别寄主, 包括 IranH^[12]、Vedrantais^[7,13]、Topmark^[7,13]、PMR 5^[8,13]、PMR 45^[8,13]、WMR 29^[7,8,13]、PI 124111^[13]、PI 124112^[13]、PI 414723^[8,13]、Edisto 47^[13]、MR-1^[13]、PMR 6^[14]、Nantais Oblong^[7]。通过这些鉴别寄主的抗感反应可以确定白粉病菌的生理小种(表 1)。

2 甜瓜白粉病的抗性基因及其遗传

世界上对甜瓜白粉病抗性遗传的研究较早, 通过生理小种的鉴别寄主系统, 研究甜瓜白粉病抗性基因及其抗性遗传方式。迄今为止已发现的甜瓜白粉病抗性基因有 Pm-1、Pm-2、Pm-3、Pm-4、Pm-5、Pm-6、Pm-A、Pm-B、Pm-C¹、Pm-C²、Pm-D、Pm-E、Pm-F、Pm-G、Pm-W、Pm-X、和 Pm-H 等(表 2)。

关于甜瓜对白粉病的抗性遗传, 多数报道认为属简单遗传。研究发现, 目前已经明确的白粉病抗病基因多数是抗 *S. fuliginea* 的生理小种 1 和 2, 而且上述抗病基因有的是独立遗传, 如有人推测 Pm-A 与 Pm-1 是独立遗传的^[5], Pm-A 和 Pm-1 是否是同一基因仍无定论^[14], Pm-B 与 Pm-2 独立遗传^[5]; 有的存在互作关系, 如 Pm-1 与 Pm-2 以及 Pm-E 与 Pm-2 之间存在互作关系^[15]; 有的为等位基因, 如 Pm-C¹ 和 Pm-C² 是等位基因^[1]; 而 Epinat 和 Pitrat^[16] 命名的基因 Pm-W、Pm-X、Pm-E、Pm-F、Pm-G 和 Pm-H 与已知基因 Pm-1、Pm-2、

第一作者简介: 臧全宇(1982-), 女, 浙江大学蔬菜研究所在读硕士研究生, 主要从事蔬菜生物技术与遗传育种研究。E-mail: zqy0711@163.com。

通讯作者: 汪炳良(1962-), 博士, 教授, 从事蔬菜遗传育种和生物技术研究。E-mail: blwang@zju.edu.cn。

基金项目: 宁波市科技局重点资助项目(2006C100027)。

收稿日期: 2007-05-17

Pm-3、Pm-4、Pm-5 和 Pm-6 的等位与连锁关系的研究尚不清楚。

表 1 不同甜瓜鉴别寄主对 *S. fuliginea* 和 *E. cichoracearum* 生理小种的抗感反应

鉴别寄主	<i>S. fuliginea</i>												<i>E. cichoracearum</i>	
	0	1	2Fr	2US	3	4	5	N1	N2	N3	N4	0	1	
IranH	S	S	S	S	ND	ND	ND	—	—	—	—	S	S	
Vedrantais	R	S	S	S	S	S	S	—	—	—	—	R	S	
Topmark	S	S	S	S	S	S	S	—	—	—	—	S	S	
PMR 5	R	R	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	
PMR 45	R	R	S	S	S	S	S	R	S	R	R	R	S	
WMR 29	R	R	R	H	ND	S	S	R	R	R	R	R	S	
PI 124111	ND	R	R	R	R	ND	ND	—	—	—	—	ND	ND	
PI 124112	R	R	R	R	R	R	R	—	—	—	—	R	R	
PI 414723	ND	R	R	S	ND	R	R	S	S	S	R	ND	ND	
Edisto47	R	R	R	S	R	R	S	R	R	S	S	R	S	
MR-1	ND	R	R	R	R	ND	R	—	—	—	—	R	R	
PMR 6	R	R	R	R	S	ND	ND	—	—	—	—	ND	ND	
Nantais Oblong	R	S	S	ND	ND	S	S	—	—	—	—	R	R	

注 S 表示感病, R 表示抗病, H 表示杂合 ND 表示目前无数据 — 表示目前没有研究。

然而,从已有的文献报道看,对甜瓜白粉病的抗性遗传研究结果并不完全一致。虽然多数报道认为甜瓜白粉病的抗性属于简单遗传,但仍有一些令人费解的现象。Epinat 等^[16]发现在 PMR 5×Vedrantais 的 F₂ 群体中出现抗病:中抗:感病=9:6:1 的特殊比例。甜瓜品种 IranH 是一个普遍感病的寄主,但对 *E. cichoracearum* 和两个混合菌株却产生抗性和不完全抗性的现象^[12]。还有不少报道指出,不同甜瓜品种(包括 F₁ 代)对白粉病的抗性不同,有的表现抗病,有的表现感病^[19],还

有的出现抗病性分离,并呈现发病程度的连续性变异^[16],这显然难以用抗病性属于简单遗传来解释。同时,根据 Flor^[20]提出的基因对基因这种解释植物垂直抗性的学说,对于由单一或少数基因控制的抗病性,即使是病原菌生理小种发生变异,也不可能出现发病程度的连续性变异。因此,甜瓜白粉病的抗性遗传,必然存在另外的抗性遗传机理,很可能除了主效抗病基因外,还有微效基因的作用。

表 2 甜瓜白粉病抗病基因、抗源及抗性类型

抗病基因	显/隐性及相互关系	抗源	对白粉病原菌的抗性	文献
Pm-1	显性	PMR 45	<i>S. fuliginea</i> Race 1	[5]
	显性(与 Pm-2 共同作用)	PMR 5	<i>S. fuliginea</i> Race 1, 2	[5]
	显性(与 Pm-2 和 1 个修饰基因作用)	PMR 6	<i>S. fuliginea</i> Race 1, 2	[14]
	显性	PI 414723	<i>S. fuliginea</i> Race 1	[5]
Pm-2	部分显性(与 Pm-1 共同作用)	PMR 5	<i>S. fuliginea</i> Race 1, 2	[5]
	部分显性(与 1 个修饰基因作用)	PMR 6	<i>S. fuliginea</i> Race 1, 2	[14]
Pm-3	显性(与 Pm-C 共同作用)	PI 124111	<i>S. fuliginea</i> Race 1	[13]
Pm-4	显性(与 Pm-C2 共同作用)	PI 124112	<i>S. fuliginea</i> Race 2 (U.S.)	[13]
Pm-5	显性	PI 124112	<i>S. fuliginea</i> Race 1	[17]
Pm-6	部分显性	PI 124111	<i>S. fuliginea</i> Race 2 (U.S.)	[13]
Pm-A	显性	PMR 45	<i>S. fuliginea</i> Race 1	[16]
	显性	WMR 29	<i>S. fuliginea</i> Race 1	[18]
Pm-B	显性	WMR 29	<i>S. fuliginea</i> Race 2	[18]
Pm-C1	显性	PMR 5	<i>S. fuliginea</i> Race 1, 2 <i>E. cichoracearum</i>	[18]
Pm-C2	显性(与 Pm-4 共同作用)	PI 124112	<i>S. fuliginea</i> Race 2 (U.S.)	[13]
Pm-D	与 Pm-E 互补基因	PMR 5	<i>S. fuliginea</i> Race 1	[18]
Pm-E	与 Pm-D 互补基因	PMR 5	<i>E. cichoracearum</i>	[18]
Pm-F	与 Pm-G 互作	PI 124112	<i>E. cichoracearum</i>	[15]
Pm-G	与 Pm-F 互作	PI 124112	<i>E. cichoracearum</i>	[15]
Pm-H	显性	Nantais Oblong	<i>E. cichoracearum</i>	[15]
Pm-W	显性	WMR 29	<i>S. fuliginea</i> Race 2	[15]
Pm-X	显性	PI 414723	<i>E. cichoracearum</i>	[15]
2 个基因	隐性等位基因,互为上位	WMR 29	<i>S. fuliginea</i> Race 2 (U.S.)	[5]
2 个基因	隐性 互为上位	PI 414723	<i>S. fuliginea</i> Race 2 (France)	[5]

注 表中出现的两组“2 个基因”均没有正式命名,为未知基因。

3 甜瓜白粉病的抗性鉴定及分子标记辅助育种
开展甜瓜抗白粉病品种选育,必然涉及对白粉病抗病性的鉴定。从已有的报道看,进行白粉病抗病性鉴定

的寄主材料一般采用幼苗^[21]或离体圆叶片^[7],病原物的接种采用孢子悬浮液接种法^[21]和风媒(气流)接种法^[22]等。但是,在甜瓜白粉病抗性鉴定中有两个较复杂的问

题。一是白粉病病原菌只能采用活体保存,不能进行离体保存,这给白粉病抗病性鉴定带来不便;二是由于只能采用活体保存白粉病的病原菌,使得接种时或病原菌获得后难以进行病原菌生理小种的鉴定,从而只有在借助鉴别寄主的条件下,确定白粉病病原菌是一个生理小种还是两个或更多个生理小种,这样,鉴定结果将受白粉病病原物的影响。这可能是在甜瓜白粉病抗性鉴定、抗性遗传研究结果中出现不同观点的原因之一。

鉴于上述问题,近年来,一些研究者开始采用分子标记辅助育种的手段开展甜瓜抗白粉病品种的选育研究,以提高抗病育种效率^[24]。利用与甜瓜白粉病抗性共分离的分子标记可以对甜瓜的基因型进行准确的选择。根据抗白粉病基因的已知序列或者与抗白粉病基因紧密连锁的分子标记的序列设计特异性引物,通过PCR反应对该基因的有关区域进行特异性扩增,进而可以准确地筛选抗病甜瓜植株^[25]。目前,在甜瓜抗病育种中常用的标记方法有 RFLP、RAPD、AFLP 等。王建设等^[25]利用分群法在甜瓜抗病品种 1A151 中找到一个与抗源基因位点连锁的标记 RAPD-S329。有学者在与黄瓜白粉病抗性基因紧密连锁的 AFLP 标记实施 SCAR 转换方面进行研究^[25]。

分子标记还应用于甜瓜白粉病致病菌 *S. fuliginea* 和 *E. cichoracearum* 的遗传多样性分析。检验葫芦科白粉病病原菌群体的遗传差异、致病性和交配类型等。Bardin 等^[26]对来自不同国家地区、不同寄主、生理小种分别是 0、1、2 的 28 个 *S. fuliginea* 菌株进行毒性差异、交配类型及 DNA 多态性的测验。1994 年 Bardin 等^[27]还对法国 5 个地区、不同寄主、生理小种分别是 0、1 的 41 个 *E. cichoracearum* 菌株的遗传结构、致病力、交配类型进行 ITS-RFLP、RAPD 标记分析,对白粉病致病菌的致病性有更深层次的认识。

4 展望

国内外学者对甜瓜白粉病抗性的相关研究为深入开展甜瓜抗白粉病品种选育研究奠定了基础。我国在甜瓜抗白粉病品种的选育方面,需要就以下问题开展系统研究:我国不同地区甜瓜白粉病生理小种分化的研究,并借助于鉴别寄主,获得不同生理小种的纯化的白粉病病原菌;研究采用标准的接种方法,并统一白粉病发病的分级标准,广泛收集抗源,并对其抗病性及经济性状进行鉴定,明确其利用价值;参考已有的研究报道,研究获得与抗甜瓜白粉病基因共分离或紧密连锁的分子标记,以加快抗病品种的选育和提高育种效率。

参考文献

[1] 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.
[2] 王娟,邓建新,宫国义等. 甜瓜抗白粉病育种研究进展[J]. 中国瓜

菜, 2006(1): 33-36.

[3] Vakalounakis D J, Klirenou E, Papadakis A. Species spectrum, host range and distribution of powdery mildews on Cucurbitaceae in Crete[J]. Plant Pathology, 1994, 43: 813-818.
[4] Mohamed Y F. Causal agents of powdery mildew of Cucurbits in Sudan[J]. Plant Disease, 1995, 79(6): 634-636.
[5] James D M, Pitrat M, Thomas C E, et al. Powdery mildew resistance genes in muskmelon[J]. Journal of the American Society for Horticultural Sciences, 1987, 112(1): 63-65.
[6] 郑儒永,余永年. 中国真菌志·白粉菌目[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
[7] 徐志豪,寿伟林,黄凯美,等. 白粉病菌的生理小种及其对不同基因型甜瓜的致病性[J]. 浙江农业学报, 1999, 11(5): 245-248.
[8] Hosoya K, Kuzuya M, Murakami T, et al. Impact of resistant cultivars of melon on *Sphaerotheca fuliginea*[J]. Plant Breeding, 2000, 119: 286-288.
[9] Cohen R, Paris S. Single-gene resistance to powdery mildew in zucchini squash (*Cucurbita pepo*)[J]. Euphytica, 2003, 130: 433-441.
[10] 刘秀波,崔琦,崔崇土. 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.
[11] 王娟,宫国义,郭绍贵,等. 北京地区瓜类蔬菜白粉病菌生理小种分化的初步鉴定[J]. 中国蔬菜, 2006(8): 7-9.
[12] Krstikova E, Lebeda A, Sedlakova B. Virulence of Czech Cucurbit powdery mildew isolates on Cucumis melo genotypes MR-1 and PI124112[J]. Scientia Horticulturae, 2004, 99(3-4): 257.
[13] James D M. Reactions of 20 melon cultivars to powdery mildew race 2U.S.[J]. Cucurbitaceae, 1994, 43: 813-818.
[14] Kemigsbuch D, Cohen Y. Inheritance and allelism of genes for resistance to races 1 and 2 of *Sphaerotheca fuliginea* in muskmelon[J]. Plant Disease, 1992, 76(3): 626-629.
[15] 林德佩. 甜瓜基因及其育种利用[J]. 长江蔬菜, 1999(1): 32-34.
[16] Epinat G, Pitrat M, Bertrand F. Inheritance of resistance of five melon lines to powdery mildew[J]. Euphytica, 1993, 65(1): 135-144.
[17] Cohen R. A Leaf disk assay for detection of resistance of melons to *Sphaerotheca fuliginea* race 1[J]. Plant Disease, 1993, 77(5): 513-516.
[18] Bertrand F. AR Halé's BestJumbo: a new differential melon variety for *Sphaerotheca fuliginea* races in leaf disk tests[J]. Cucurbitaceae, 2002: 234-237.
[19] 王建设,唐晓伟,孟淑春,等. 甜瓜白粉病抗源鉴定与抗性遗传分析[J]. 华北农学报, 2002, 17(3): 124-128.
[20] Flor H H. Current status of the gene-for-gene concept[J]. Annual Review of Phytopathology, 1971, 9: 275-296.
[21] 刘秀波,张俊华,崔崇土. 南瓜白粉病病原菌鉴定及抗性鉴定方法研究[J]. 中国瓜菜, 2006(1): 10-13.
[22] 赵惠新,李冠,李金玉,等. 甜瓜抗病基因的研究进展及其应用前景[J]. 分子植物育种, 2005, 3(2): 249-254.
[23] 王建设,宋曙辉,唐晓伟,等. 甜瓜白粉病抗性基因的遗传与分子标记[J]. 华北农学报, 2005, 20(1): 89-92.
[24] 管敏强,陈锡文,赵惠玲. 分子标记技术及其应用[J]. 实验动物科学与管理, 2005, 22(1): 48-53.
[25] 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.
[26] Bardin M, Nicot P C, Nom P, et al. Virulence variation and DNA polymorphism in *Sphaerotheca fuliginea*, causal agent of powdery mildew of Cucurbits[J]. European Journal of Plant Pathology, 1997, 103(6): 545-554.
[27] Bardin M, Carlier J, Nicot P C. Genetic differentiation in the French population of *Erysiphe cichoracearum*, a causal agent of powdery mildew of Cucurbits[J]. Plant Pathology, 1999, 48: 531-540.