

· 综 述 ·

大豆胞囊线虫抗性基因定位与克隆研究进展

袁翠平 常汝镇 邱丽娟*

(中国农业科学院作物科学研究所 农作物基因资源与遗传改良重大科学工程 北京 100081)

摘要 大豆胞囊线虫(soybean cyst nematode, SCN)是大豆生产上一种危害严重的世界性害虫,能给大豆生产造成极大损失。大豆抗性品种选育是防治其措施中最经济、有效的方法。大豆SCN抗性的分子遗传学研究是开展大豆SCN抗性分子育种的理论基础,本文针对SCN抗性基因定位和克隆两个方面的研究现状进行了综述,并对当前研究中存在的问题及发展前景进行了讨论与展望。

关键词 大豆, 大豆胞囊线虫, 抗性基因, 遗传定位, 克隆

Progress on Genetic Mapping and Gene Cloning of Cyst Nematode Resistance in Soybean

Cuiping Yuan, Ruzhen Chang, Lijuan Qiu*

(National Key Facility of Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract Soybean cyst nematode (SCN), *Heterodera glycines*, is a serious and destructive pest in soybean production worldwide and causes great yield loss every year. Planting resistant soybean cultivars has been an economical and effective method to decrease or avoid its damage. Studying the molecular genetics of the resistance to SCN is the basis for molecular breeding. Here, we review progress on the genetic mapping and gene cloning of cyst nematode resistance in soybean and discuss problems and prospects.

Key words soybean, soybean cyst nematode, resistance gene, genetic mapping, cloning

大豆胞囊线虫(soybean cyst nematode, SCN)是大豆生产上一种危害严重的世界性害虫,具有分布广、危害重、难防治的特点,给大豆生产造成极大损失。SCN一般造成大豆减产10%~20%,严重地块可达50%,甚至绝产(孙漫红等, 2000)。据估计, 1998年美国因SCN造成的产量损失达 7.6×10^6 t, 全世界近 9×10^6 t (Wrather et al., 2001)。SCN主要分布于美国、中国、日本、朝鲜、韩国、埃及、巴西和

加拿大等大豆主产国。在我国, 主要分布在东北和黄淮两个大豆主产区, 每年危害面积达 2.0×10^6 t hm²以上(陈贵省等, 2000)。近年来, 随着对大豆需求的日益增加, 世界大豆种植面积的稳步扩大, SCN危害有加重趋势, 引起了各国有关部门和科学家的高度重视。

生产中的轮作换茬、合理施肥和灌溉、药剂和生物防治以及抗性品种种植等措施均可对SCN起到一定程度的防治作用, 其中抗性品

收稿日期: 2005-06-08; 接受日期: 2005-10-20

基金项目: 国家自然科学基金(30490250)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: qiu_lijuan@263.net

种选育是最经济、有效的防治方法(Niblack, 1999; Diers et al., 1999; Young, 1999; Tylka, 1999; Riggs, 1999; 陈贵省等, 2000; 孙漫红等, 2000)。自大豆SCN抗性育种工作开展以来, 取得了可喜成绩, 已选育出一大批较好的抗性材料, 并应用于育种或生产中, 极大地减轻了SCN造成的损失(崔文馥, 1998; 孙漫红等, 2000; Yue et al., 2001a)。

大豆对SCN抗性机制比较复杂, 包括遗传机制、生化机制、根系分泌物对SCN卵孵化的影响以及对SCN侵入的细胞及组织病理学反应等(吴海燕等, 2001)。在遗传方面, 大豆SCN抗性受多个基因控制, 表现出数量性状, 受环境因素影响较大。再加上大豆和SCN之间极其复杂的“寄主-病原体”相互作用关系和SCN群体的异质性, 所以经典的数量遗传学在大豆SCN抗性育种方面凸显其局限性(Yue et al., 2001a; 卢为国等, 2004)。抗性基因的定位和克隆为SCN抗性的鉴定和基因工程提供理论依据和技术手段, 对加快大豆SCN抗性育种的进程和优化育种程序具有重要意义, 成为大豆SCN抗性研究领域的热点。下面将对这两方面的研究进展进行综述和讨论。

1 大豆SCN抗性基因定位

SCN抗性基因定位研究得益于分子遗传标记技术的成熟和应用。第一个遗传图谱是对抗性基因*Rhg4*进行的定位, 2个与之紧密连锁的分子标记是pBLT24和pBLT56。但是, 此研究只是基于*i*位点(控制种皮颜色)的分子标记与*Rhg4*连锁, 而没有进行抗性鉴定(Weismann et al., 1992)。Concibido等(1993, 1994)对M83-15(感)×M85-1430(抗)的F₂单株和F_{2:3}家系进行胞囊线虫3号生理小种抗性的基因型和表现型鉴定, 通过关联分析发现RFLP标记pA85和pB32与抗性显著关联, 它们共同解释总表现型变异50%以上, 其中pA85位于大豆RFLP遗传图谱LG A2上, 与*i*位点连锁, 相距10.9 cM。

pB32最初定位在LG K上, 后来被纠正定位在LG J上(Concibido et al., 1997)。Concibido等(1994)还用RFLP标记K069鉴定出与SCN抗性相关联的第3个抗性位点, 该位点位于LG G上, 是一个主效抗性位点, 命名为*rhg1*。

迄今为止, 有关大豆SCN抗性基因遗传作图的文献有23篇, 鉴定了一些抗性位点(表1)。从表1可以看出, 对3号生理小种的抗性遗传研究较多(18篇), 而其他几个生理小种只有1~7篇。对不同生理小种抗性研究存在的不平衡可能与大豆SCN生理小种的地理分布特点, 危害程度以及科研目标有关。

与SCN抗性紧密连锁的分子标记或分子标记区段共有67个, 其中34个与3号生理小种, 21个与1号生理小种, 13个与5号生理小种, 8个与2号生理小种, 9个与14号生理小种, 3个与6号生理小种, 3个与4号生理小种抗性位点紧密连锁。与2个主要抗性基因*rhg1*和*Rhg4*紧密连锁的分子标记分别有11和10个; 与新发现的*cqSCN-003*基因紧密连锁的只有1个; 我国灰布支黑豆中有3个对4号生理小种的抗性位点*RhgR4a2*、*RhgR4a1*和*rhgR4g1*, 分别有3个分子标记Sat_162、BSC和Satt610与其紧密连锁(蒙忻等, 2003)。

从所用的抗源来看, 主要是Peking、PI 88788、PI 90763、PI 437654和PI 438489B等, 以及由这些抗源创造的抗性材料, 这样导致了所研究和利用的抗性种质遗传基础狭窄。

从表1中还可看出: (1)对同一个生理小种的抗性位点有多个, 且存在于不同连锁群上。例如, Webb等(1995)利用355个RFLP标记和*I*位点对PI 437654×BSR101的298个重组自交系进行抗性鉴定, 将PI 437654对3号生理小种的抗性位点定位在LG A2、LG G和LG M 3条连锁群上。Yue等(2001a)利用PI 438489B(抗病)×Hamilton(感病)的F₂和F_{2:3}家系将PI 438489B对3号生理小种的抗性位点定位在LG A2, LG B2, LG D1a和LG G 4条连锁群上; (2)对不同生

理小种的有些抗性位点定位于不同的连锁群上。例如, Yue 等(2001b)利用 PI 89772 × Hamilton 的 F_2 和 $F_{2:3}$ 家系将 PI 89772 对 1、2、3 和 5 号生理小种的抗性位点分别定位在 LG B1、LG G 和 LG D2, LG B1 和 LG G, LG G 和 LG E, LG B1、LG D1 和 LG G; (3) 对不同生理小种的有些抗性位点则定位在同一连锁群上, 且与相同的标记连锁。例如, Yue 等(2001b)进行 PI 89772 对 1、2、3、5 号生理小种的抗性位点定位时发现, 在 LG G 上的 B053-Satt309 分子标记区段存在 PI 89772 对这 4 个生理小种抗性的抗性位点, 这个区段的长度为 12.2 cM; (4) 不同研究者利用相同材料将对相同生理小种的抗性位点定位在不同位置, 例如 Peking 对生理小种 3 的抗性位点的定位, Mahalingam 等(1995)将其定位在 LG A2、LG C2 和 LG F 上, 而 Qiu 等(1999)将其定位在 LG B 上。产生上述现象的原因可能有: (1) 大豆 SCN 抗性是一个数量性状, 有多个基因控制; (2) 存在对某个生理小种的专一抗性位点; (3) 一因多效现象; (4) 大豆和 SCN 之间“寄主-病原体”的相互作用关系复杂; (5) SCN 群体的遗传异质性; (6) 研究所用的大豆抗性材料和群体的来源问题, 例如同为 Peking 名称的材料存在许多份, 它们之间存在 SCN 抗性差异; 另外, 所选用的分子标记在数目和连锁群分布上不同, 可能造成有些研究发现的抗性位点, 在其他研究中没有发现。

2 大豆 SCN 抗性基因及抗性相关基因的克隆

已定位在 18 个遗传连锁群上的 SCN 抗性位点中, 只有 *rhg1* 和 *Rhg4* 是公认的主要的抗性基因。其中, *rhg1* 位于大豆 LG G 上, 控制着大豆对多个 SCN 生理小种的抗性, 能够解释 SCN 抗性 50% 以上的变异; *Rhg4* 位于 LG A2 上, 该位点与控制大豆种皮颜色的基因 *i* 紧密连锁 (Concibido et al., 1997; Concibido et al., 2004)。

因此, 这 2 个基因的克隆对抗性分子育种而言具有重要价值。*rhg1* 和 *Rhg4* 的 DNA 和 cDNA 全长核苷酸序列已经公布在 GenBank 中, 这 2 个基因与水稻抗白叶枯病抗性基因 *Xa21* 受体激酶家族有很高的同源性。在结构上, 它们有一个富含亮氨酸的重复区段 (LRR), 一个跨膜区段 (TM) 和一个丝氨酸-苏氨酸区段, LRR 区段在氨基酸水平上与 Cf-5 类的抗性基因 *Cf2.1* 相似 (Jmui et al., 2002)。

对植物抗性基因 (resistance gene, R 基因) 的研究发现, 多数 R 基因具有较高的序列一致性, 蛋白质产物具有相似的结构域 (张祥喜等, 2003; 吕蓓, 2003)。根据已知抗性基因的保守序列 (如 LRR、NBS 等) 设计引物进行 PCR, 分离与已知抗性基因同源的 DNA 序列, 即 RGA (resistance gene analogs, RGA), 是一种分离抗性基因的新方法。运用这个方法已获得了大量与抗病基因连锁或相关的 RGA 片段, 有些甚至可以作为抗病基因的候选基因 (吕蓓, 2003; Wang et al., 2003; 张增艳等, 2004)。近两年来, 利用这种方法进行 SCN 抗性基因克隆也见诸报道。

Ishihara 等(2003)利用甜菜的抗性基因 *Hs1* 序列从大豆抗性材料 Forrest 和感性材料 Essex 中克隆出其同源基因, 但发现两者在序列上没有显著差异。

Bensmail 等(2003)利用栽培大豆抗源 Forrest 的 *rhg1* 和 *Rhg4* 2 个基因的 cDNA 对野生大豆 PI 468916 BAC 文库中 38 400 个克隆进行筛选, 鉴定出多个阳性克隆。通过对其中 6 个克隆进行指纹图谱和 SSR 作图分析表明, 克隆 50B14, 64P23, 34D11 和 61D14 的序列与 *rhg1* 相似, 79B16 和 78G24 的序列与 *Rhg4* 相似。

丁海等(2003)根据烟草的 *N* 基因, 亚麻的 *L6* 基因以及拟南芥的 *PRS2* 基因 3 个抗性基因的保守序列 NBS 区设计引物, 从灰布支黑豆中扩增出 11 个来自基因组 DNA 的抗性基因类似物和 2 个来自基因组 cDNA 的抗性基因类似物, 其中来自基因组 DNA 的 8 条抗性基因类似物和来

表1 目前已经报道的大豆 SCN 抗性位点

Table 1 The resistance loci to soybean cyst nematode (SCN) in soybean reported

抗性位点	紧密连锁的分子标记	连锁群	生理小种	抗性材料	文献
<i>RhgR4a2</i>	BSC	A	4	灰布支黑豆	蒙忻等, 2003
<i>Rgh4</i>	pA85	A	3	M85-1430	Concibido et al., 1993; Concibido et al., 1994
未知	A262-Satt300	A1	2	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	A487	A1	未知	Hartwig	Vierling et al., 1996
<i>Rgh4</i>	BLT65	A2	3	Forrest	Chang et al., 1997
<i>Rgh4</i>	BLT65V-SCAR548/ 563 _{1100/1025 975}	A2	1, 3	J87-233	Heer et al., 1998
<i>Rgh4</i>	E _{CCG} M _{ACC} 405	A2	3	Forrest	Meksem et al., 2001
<i>Rgh4</i>	<i>Ilocus</i>	A2	3	Peking	Mahalingam and Skorupska, 1995
<i>Rgh4</i>	<i>Ilocus</i>	A2	3	PI 437654	Webb et al., 1994
<i>Rgh4</i>	K400I	A2	1, 3	J87-233	Heer et al., 1998
未知	K400-T155	A2	3	PI 438489B	Yue et al., 2001a
<i>Rgh4</i>	OW15 ₄₀₀	A2	3	Forrest	Chang et al., 1997
<i>Rgh4</i>	pBLT24	A2	未知	PI 290136	Weisemann et al., 1992
<i>Rgh4</i>	pBLT65	A2	未知	PI 290136	Weisemann et al., 1992
<i>Rgh4</i>	pBLT65a	A2	3	PI 437654	Webb et al., 1995
<i>RhgR4a1</i>	Sat_162	A2	4	灰布支黑豆	蒙忻等, 2003
未知	T005	B	1, 3	Peking	Qiu et al., 1999
未知	A006	B1	未知	Hartwig	Vierling et al., 1996
未知	A006-Satt583	B1	1, 2	PI 89772	Yue et al., 2001b
未知	A118-A006	B1	5	PI 89772	Yue et al., 2001b
未知	A567	B1	未知	Hartwig	Vierling et al., 1996
未知	Satt583-Sat_123	B1	1, 2, 5	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	A593	B2	1	Peking	Qiu et al., 1999
未知	Satt168-A329	B2	1, 3	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	A059-A463	C1	14	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	A463-Satt396	C1	2	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	php02298b	C1	1, 2	PI 437654	Webb, 2003
未知	A121-1	C2	3	PI 468916	Wang et al., 2001
未知	A426	C2	14	J87-233	Heer et al., 1998
未知	A635	C2	3	Peking	Mahalingam and Skorupska, 1995
未知	Satt371-Satt202	C2	1, 5	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	Satt342-Satt368	D1	5	PI 89772	Yue et al., 2001b
未知	A398-K478	D1a	3, 5, 14	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	B132-Satt372	D2	1	PI 89772	Yue et al., 2001b
未知	Satt082	D2	14	Hartwig	Schuster et al., 2001
未知	A018	E	1	Peking	Qiu et al., 1999
未知	A135-Satt231	E	3	PI 89772	Yue et al., 2001b
未知	A656-Satt452	E	2, 14	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	Satt598	E	3	PI 468916	Wang et al., 2001
未知	Satt963	E	5	Peking	Qiu et al., 1999
未知	A112	F	未知	Hartwig	Vierling et al., 1996
未知	G15	F	3	Peking	Mahalingam and Skorupska, 1995
未知	K0002H	F	1, 5	J87-233	Heer et al., 1998
未知	A096-Satt130	G	3	PI 438489B	Yue et al., 2001a
未知	A245-2	G	3	PI 468916	Wang et al., 2001
<i>rgh1</i>	B053-Satt309	G	1, 2, 3, 5	PI 89772	Yue et al., 2001b

表 1 (续) Table 1 (continued)

抗性位点	紧密连锁的分子标记	连锁群	生理小种	抗性材料	文献
<i>rgh1</i>	Bng122D	G	3	Forrest	Chang et al., 1997
<i>rgh1</i>	C006V	G	1, 3, 6	PI 209332; PI 90763; PI 88788; Peking	Concibido et al., 1996; Concibido et al., 1997
<i>rgh1</i>	E _{ATG} M _{CGA} 87	G	3	Forrest	Meksem et al., 2001
<i>rgh1</i>	K069	G	3	M85-1430	Concibido et al., 1994
<i>rgh1</i>	K069T	G	1	J87-233	Heer et al., 1998
<i>rgh1</i>	OI03450	G	3	Forrest	Chang et al., 1997
<i>rgh1</i>	php05354a	G	3	PI 437654	Webb et al., 1995
<i>rgh1</i>	php05354a	G	1, 2, 3, 5, 14	PI 437654	Webb, 2003
未知	Satt012-Satt199	G	5	PI 438489B	Yue et al., 2001a
<i>rgh1</i>	Satt038	G	3	Hartwig	Prabhu et al., 1999
未知	Satt130-Satt012	G	3	PI 438489B	Yue et al., 2001a
<i>rgh1</i>	Satt309	G	3, 14	Bell	Glover et al., 2004
<i>rgh1</i>	Satt309	G	未知	PI 209332, Peking	Cregan et al., 1999
<i>rgh1</i>	Sat_168	G	未知	PI 209332	Cregan et al., 1999
<i>rhgR4g1</i>	Satt610	G	4	灰布支黑豆	蒙忻等, 2003
未知	A378H	G2	1, 6	Peking	Concibido et al., 1997
未知	B072	H	1	Peking	Qiu et al., 1999
未知	K014	H	1	Peking	Qiu et al., 1999
未知	K011	I	5	Peking	Qiu et al., 1999
未知	B032V-1	J	3	PI 209332	Concibido et al., 1996; Concibido et al., 1997
<i>cqSCN-003</i>	Satt431	J	3, 14	Bell	Glover et al., 2004
未知	pB32	K	3	M85-1430	Concibido et al., 1993; Concibido et al., 1994
未知	A131T	M	1, 3, 5	J87-233	Heer et al., 1998
未知	php020301a	M	3	PI 437654	Webb et al., 1995
未知	php020301a	M	1, 3, 5, 14	PI 437654	Webb, 2003
未知	A280Hae-1	N	6	Peking	Concibido et al., 1997

自基因组cDNA的2条抗性基因类似物的序列已登录在GenBank中, 它们与已发表的大豆抗病类似基因具有较高的相似性。

在抗性相关基因克隆方面, 吕蓓和方宣钧(2003)以高抗4号生理小种的灰布支黑豆为材料, 采用DDRT-PCR技术分析SCN二龄幼虫侵染大豆根系后大豆基因表达差异, 发现了6个阳性cDNA克隆, 这些克隆也已经登录在GenBank中, 序列同源性比较分析表明它们与Shoemaker构建的大豆基因表达文库的cDNA序列有非常

高的同源性, 证明了这些cDNA是大豆基因表达的产物。Nelsen等(2004)在抗病材料(PI 209332 和 PI 437654)和感病材料(Essex、Faribault和Williams 82)中检测到一个7.5 kb的RFLP, 它与一个8 kb的片段*GmSUB1*(该片段包含启动子区域和部分编码区, 是大豆中一个新的枯草杆菌蛋白酶基因类似物)有关。*GmSUB1*的全长序列已经获得, 在GenBank中的登录号为AY277949, 杂交分析表明它在抗、感病材料之间不仅存在多态性, 而且拷贝数也存在差异。

由于GmSUB1被分泌在细胞外的基质中,推测可能在植株发育和防御过程中细胞壁成分的重建起作用。

3 问题与展望

当前,大豆SCN抗性分子遗传研究中存在一个严重的问题是SCN抗源遗传基础狭窄,所用抗源主要是 Peking、PI 88788、PI 90763、PI 437654和PI 438489B等,以及由这些抗性种质创造的抗性材料(如Hartwig, Faribault等),在育种和生产中广泛应用的也是这少数几个抗源(Mudge, 1999; Wang et al., 2001; Concibido et al., 2004)。狭窄的抗性遗传基础可能导致大豆生产中抗病品种的抗性快速丧失和其他非流行生理小种爆发(Wang et al., 2001; Concibido et al., 2004),进而造成大豆大面积大幅度减产。因此,我们在对常用抗源抗性基因进行鉴定和克隆研究的同时,有必要开展新型抗性种质和新抗性基因的发掘工作,拓宽抗性遗传基础,使大豆生产长期经得起胞囊线虫病的考验。

我国是世界大豆原产国,栽培历史悠久,种质资源极其丰富。国家种质资源库已搜集保存23 000余份栽培大豆和6 500余份野生大豆,这些种质资源中可能会有很多携带抗性基因(邱丽娟等, 2000; 王克晶等, 2000)。尽管我们已评价了10 000余份栽培大豆对SCN1、2、3、4和5号生理小种的抗性,并筛选出432份免疫和高抗不同生理小种的材料,但还没有开展野生大豆SCN抗性鉴定工作,对于野生大豆的抗性以及大豆资源中的优异抗性基因知之甚少(邱丽娟等, 2002)。在生物资源需求急剧增加,种质知识产权和生物资源保护越来越引起关注的今天,这对于优异基因利用和生物资源保护极其不利。为拓宽抗性遗传基础,改良大豆品种以及避免“种中国豆侵美国权”的发生和防止诸如Peking等重要抗性基因源的流失,充分利用分子标记手段和基因定位技术从我国大豆资源中发掘和鉴定抗性基因,是一项意义重大,势在必

必行的工作。此外,野生大豆也是抗性基因的重要载体(Wang et al., 2001),继续开展野生大豆资源的搜集和鉴定尤为迫切。

虽然已将抗性基因定位在遗传连锁群上,并用主要抗性位点紧密连锁的分子标记进行抗性鉴定,但是这种分子标记鉴定技术并没有在育种中广泛推广,这可能是因为目前分子标记鉴定方法费用较高,技术性较强,鉴定的准确率较低(Mudge et al., 1997; 王文辉等, 2003; Concibido et al., 2004)。分子标记辅助选择在育种中的推广应用,不仅要求有较高的准确性,而且要求成本低,操作简单。因此,除了通过精细定位和开发新型分子标记(如基于PCR技术的SNP标记等),寻找与抗性高度关联的分子标记,提高鉴定的准确性外,还要逐步完善分子标记鉴定技术,降低鉴定成本,实现自动化操作或降低操作难度,以降低育种成本,改善育种手段,培育高产优质大豆新品种,满足国内大豆需求,缓解大豆进口压力,降低对进口大豆的依赖性。开展大豆SCN抗性的SNP开发成为当前大豆SCN抗性研究的热点之一。

SCN抗性基因及抗性相关基因的克隆不仅揭示了大豆-SCN之间的相互作用,而且为抗性基因工程创造了条件。虽然克隆的候选抗性基因与已知抗性基因具有很高的同源性,但是它们之间关系如何,这些候选基因能否为大豆提供抗性,能否在大豆中稳定遗传表达等问题,尚未见有关报道,原因可能是大豆遗传转化体系不成熟,转化频率很低,重复性很差等。这些问题将制约SCN抗性基因工程的开展。

大豆胞囊线虫属专性寄生,寄主主要是豆科植物,如大豆、赤豆、绿豆、豌豆、菜豆,也可受害胡枝子、赤小豆、青豆、豇豆、繁缕、苍耳、小叶野决明、决明、黄花毛蕊花、高黄芩、比利牛斯金鱼草、地黄、鸡眼草、咖啡豆等(吴海燕等, 2001)。植物遗传转化体系的不成熟,成为SCN抗性基因功能验证的重要制约因素。大豆是一种重要作物,研

发抗病、虫、干旱、盐碱、耐低温、优质、高固氮能力和光合能力等转基因大豆品种是今后转基因大豆研究的重点(周延清等, 2004)。因此, 建立有效的大豆体外再生体系和高效的大豆转化体系是亟待解决的问题。

随着有效大豆体外再生体系的不断建立和利用及高效大豆转化体系的研发和应用, 通过遗传定位、荧光原位杂交以及遗传转化等分子生物学技术, 明确这些候选基因与已知抗性基因的关系, 分析与验证其功能, 开展SCN抗性的基因工程, 培育对SCN具有广谱抗性的大豆新品种, 对于提高大豆生产具有重要意义, 是大豆SCN抗性研究的一个重要方向。

参考文献

- 陈贵省, 颜清上, 颜淑荣, 邵桂花 (2000). 大豆胞囊线虫的危害及其防治. 作物杂志 1, 6-9.
- 崔文馥 (1998). 我国大豆胞囊线虫抗源筛选及抗病育种研究进展. 大豆科学 17, 79-82.
- 丁海, 宛煜嵩, 朱美霞, 方宣钧 (2003). 大豆抗病基因同源序列的克隆与分析. 分子植物育种 1, 217-223.
- 卢为国, 盖钧镒 (2004). 大豆对胞囊线虫抗性遗传与分子标记研究进展. 大豆科学 23, 59-65.
- 吕蓓 (2003). 大豆胞囊线虫与寄主植物的相互关系及抗性基因克隆策略. 分子植物育种 1, 116-121.
- 吕蓓, 方宣钧 (2003). 大豆胞囊线虫 4 号生理小种侵染大豆根系诱导表达的 cDNA 分析. 分子植物育种 1, 193-200.
- 蒙忻, 刘学义, 方宣钧 (2003). 利用大豆分子连锁图定位大豆胞囊线虫 4 号生理小种抗性 QTL. 分子植物育种 1, 6-21.
- 邱丽娟, 常汝镇, 陈可明, 谢华, 李向华, 关荣霞, 孙建英 (2002). 中国大豆 (*Glycine max*). 品种资源保存与更新状况分析. 植物遗传资源科学 3, 34-39.
- 邱丽娟, 常汝镇, 王文辉, Cregan, P., Wang, D.C., Chen, Y.W., 马凤鸣 (2003). 大豆抗胞囊线虫病种质 rhg1 和 Rhg4 位点的单核苷酸多态性(SNPs). 植物遗传资源学报 4, 89-93.
- 邱丽娟, 常汝镇, 孙建英, 李向华, 许占友, 刘立宏 (2000). 中国大豆品种资源的评价与利用前景. 中国农业科技导报 2(5), 58-61.
- 孙漫红, 刘杏忠, 缪作清 (2000). 大豆胞囊线虫病生物防治研究进展. 中国生物防治 16, 136-141.
- 王克晶, 李福山 (2000). 我国野生大豆(*G. soja*)种质资源及其种质创新利用. 中国农业科技导报 2(6), 69-72.
- 王文辉, 邱丽娟, 常汝镇, 马凤鸣, 谢华, 林凡云 (2003). 中国大豆种质抗SCN基因 rhg1 位点 SSR 标记等位变异特点分析. 大豆科学 4, 246-250.
- 吴海燕, 远方, 陈立杰, 段玉玺 (2001). 大豆胞囊线虫病与大豆抗胞囊线虫机制的研究. 大豆科学 20, 285-289.
- 张祥喜, 罗林广 (2003). 植物抗病基因研究进展. 分子植物育种 1, 531-537.
- 张增艳, 许景升, 刘耀光, 王晓萍, 林志珊, 辛志勇 (2004). 利用中间堰麦草抗病基因同源序列分离黄矮病抗性候选基因克隆. 作物学报 3, 189-195.
- 周延清, 王娜, 苑保军, 贾敬芬, 孟祥春 (2004). 大豆遗传转化研究进展. 武汉植物学研究 22, 163-170.
- Bensmail, I., Jamaï, A., Ishihara, H., Watson, C., and Meksem, K. (2003). Cloning of additional soybean cyst nematode disease resistance genes from wild soybean glycine soja. In Plant & Animal Genomes XI Conference, San Diego, CA, P-93.
- Chang, S.J.C., Doubler, T.W., Kilo, V.Y., Abu-Threideh, J., Prabhu, R., Freire, V., Suttner, R., Klein, J., Schmidt, M.E., Gibson, P.T., and Lightfoot, D.A. (1997). Association of loci underlying field resistance to soybean sudden death syndrome (SDS) and cyst nematode (SCN). race 3. Crop Sci. 37, 965-971.
- Concibido, V.C., Denny, R.L., Boutin, S.R., Hautea, R., Orf, J.H., and Young, N.D. (1994). DNA marker analysis of loci underlying resistance to soybean cyst nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe). Crop Sci. 34, 240-246.
- Concibido, V.C., Denny, R.L., Boutin, S.R., Hautea, R., Orf, J.H., and Young, N.D. (1993). RFLP mapping of cyst nematode resistance genes in soybeans. Soybean Genet. Newsl. 20, 136-139.
- Concibido, V.C., Denny, R.L., Lange, D.A., Orf, J.H., and Young, N.D. (1996). RFLP mapping and marker-assisted selection of soybean cyst nematode resistance in PI 209332. Crop Sci. 36, 1643-1650.

- Concibido, V.C., Lange, D.A., Denny, R.L., Orf, J. H., and Young, N.D.** (1997). Genome mapping of soybean cyst nematode resistance genes in 'Peking', PI 90763, and PI 88788 using DNA markers. *Crop Sci.* **37**, 258-264.
- Cregan, P.B., Mudge, J., Fickus, E.W., Danesh, D., Denny, R., and Young, N.D.** (1999). Two simple sequence repeat markers to select for soybean cyst nematode resistance conditioned by the *rhg1* locus. *Theor. Appl. Genet.* **99**, 811-818.
- Denny, R.L., Mudge, J., Lange, D.A., Orf, J.H., Penuela, S., and Young, N.D.** (1996). Marker-assisted selection for soybean cyst nematode resistance. *Soyb. Genet. Newsl.* **23**, 179-182.
- Diers, B.W., Arelli, P., and Cianzio, S.R.** (1999). Management of SCN through Conventional Breeding for Resistance - Midwest perspective. In National Soybean Cyst Nematode Conference, Orlando, Florida, pp.5-5.
- Glover, K.D., Wang, D., Arelli, P.R., Carlson, S. R., Cianzio, S.R., and Diers B.W.** (2004). Near isogenic lines confirm a soybean cyst nematode resistance gene from PI 88788 on linkage group J. *Crop Sci.* **44**, 936-941.
- Heer, J.A., Knap, H.T., Mahalingam, R., Shipe, E. R., Arelli, P.R., and Matthews, B.F.** (1998). Molecular markers for resistance to *Heterodera glycines* in advanced soybean germplasm. *Mol. Breed.* **4**, 359-367.
- Ishihara, H., Jamai, A., Bensmail, I., Watson, C., and Meksem, K.** (2003). Candidate gene approach: Cloning disease resistance genes to the soybean cyst nematode resistance. In Plant & Animal Genomes XI Conference, San Diego, CA, P-94.
- Jmui, A., Ruben, E., Shihama, H., Zobrist, K., Shultz, J., Lightfoot, D.A., and Meksem, K.** (2002). Resistance to soybean cyst nematode: An *Xa21* like gene family that requires possible dimerization for signal transduction. In 9th Biennial Conference of the Cellular and Molecular Biology of the Soybean pp. 11-14.
- Mahalingam, R., and Skorupska, H.T.** (1995). DNA markers for resistance to *Heterodera glycines* I. Race 3 in soybean cultivar Peking. *Breed. Sci.* **45**, 435-443.
- Meksem, K., Pantazopoulos, P., Njiti, V.N., Hyten, L.D. Arelli, P.R., and Lightfoot, D.A.** (2001). 'Forrest' resistance to the soybean cyst nematode is bigenic: saturation mapping of the *Rhg1* and *Rhg4* loci. *Theor. Appl. Genet.* **102**, 710-717.
- Mudge, J., Cregan, P.B., Kenworthy, J.P., Kenworthy, W.J., Orf, J.H., and Young, N.D.** (1997). Two micro satellite markers that flank the major soybean cyst nematode resistance locus. *Crop Sci.* **37**, 1611-1615.
- Mudge, J.** (1999). Marker-assisted selection for soybean cyst nematode resistance and accompanying agronomic traits. Ph D Thesis, University of Minnesota, Minnesota, pp. 1-10.
- Nelsen, N.S., Li, Z.G., Warner, A.L., Matthews, B. F., and Knap, H.** (2004). Genomic polymorphism identifies a subtilisin-Like protease near the *Rhg4* locus in soybean. *Crop Sci.* **44**, 265-273.
- Niblack, T.L.** (1999). Management of soybean cyst nematode with cultural practices. In National Soybean Cyst Nematode Conference, Orlando, Florida, pp. 2-2.
- Qiu, B.X., Arelli, P.R., and Sleper, D.A.** (1999). RFLP markers associated with soybean cyst nematode resistance and seed composition in a 'Peking' × 'Essex' population. *Theor. Appl. Genet.* **98**, 356-364.
- Riggs, R.D.** (1999). Biological control of soybean cyst nematode. National Soybean Cyst Nematode Conference, Orlando, Florida, pp. 3-3.
- Schuster, I., Abdelnoor, R.V., Martin, S.R.R., Carvalho, V.P., Kiihl, R.A.S., Silva, J.F.V., Sediya, C.S., Barros, E.G., and Moreira, M. A.** (2001). Identification of a new major QTL associated with resistance to soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). *Theor. Appl. Genet.* **102**, 91-96.
- Tylka, G.L.** (1999). Chemical control of the soybean cyst nematode. National Soybean Cyst Nematode Conference, pp. 4-4.
- Vierling, R.A., Faghihi, J., Ferris, V.R., and Ferris, J.M.** (1996). Association of RFLP markers with loci

- conferring broad-based resistance to the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). *Theor. Appl. Genet.* **92**, 83-86.
- Wang, B.J., Zhang, Z.G., Li, X.G., Wang, Y.J., He, C.Y., Zhang, J.S., and Chen, S.Y. (2003). Cloning and analysis of a disease resistance gene homolog from soybean. *Acta Bot. Sinica* **45**, 864-870.
- Wang, D., Arelli, P.R., Shoemaker, R.C., and Diers, B.W. (2001). Loci underlying resistance to race 3 of soybean cyst nematode in Glycine soja plant introduction 468916. *Theor. Appl. Genet.* **103**, 561-566.
- Webb, D.M., Baltazar, B.M., Rao-Arelli, A.P., Schupp, J., Clayton, K., Keim, P., and Deavis, W.D. (1995). Genetic mapping of soybean cyst nematode race-3 resistance loci in the soybean PI 437654. *Theor. Appl. Genet.* **91**, 574-581.
- Weismann, J.M., Matthews, B.F., and Devine, T.E. (1992). Molecular markers located proximal to the soybean cyst nematode resistance gene, *Rhg4*. *Theor. Appl. Genet.* **85**, 136-138.
- Wrather, J.M., Anderson, T.R., Arsyad, D.M., Tan, Y., Ploper, L.D., Porta-Puglia, A., Ram, H.H., and Yorinori, J.T. (2001). Soybean disease loss estimates for the top ten soybean-producing countries in 1998. *Can. J. Plant Pathol.* **23**, 115-121.
- Young, L.D. (1999). Management of SCN through conventional breeding for resistance - Southern perspective. National Soybean Cyst Nematode Conference, Orlando, Florida, pp. 6-6.
- Yue, P., Arelli, P.R., and Sleper, D.A. (2001a). Molecular characterization of resistance to *Heterodera glycines* in soybean PI 438489B. *Theor. Appl. Genet.* **102**, 921-928.
- Yue, P., Sleper, D.A., and Arelli, P.R. (2001b). Mapping resistance to multiple races of *Heterodera glycines* in soybean PI 89772. *Crop Sci.* **41**, 1589-1595.

(责任编辑: 于昕)

第二届国际植物神经生物学学术研讨会会讯

植物神经生物学是植物科学近年发展起来的新兴领域, 研究内容包括植物个体内细胞和组织间的信号传导, 以及植物群落中不同信号的相互作用等。为了推动我国在本领域的研究以及以可持续发展为目标的植物生物技术研究, 中国科学院植物研究所将协同北京大学、清华大学等著名高校共同组织于2006年5月22日至27日在北京召开第二届植物神经生物学国际研讨会。会议将邀请包括美国科学院院士在内的本领域国际顶尖科学家与我国科学家共同研讨当前植物神经生物学的最新进展和下一阶段我国在植物信号传导基础研究和植物生物技术应用战略部署, 同时为有关政府部门提供建议。

根据国际植物神经生物学学会专家指导委员会建议 本次会议将以“植物信号传导网络的奥秘与机制”为主题, 探讨植物信号传导网络本质及其研究进展。大会将特邀8位国际著名专家, 就植物信号受体与G蛋白、植物离子通道、植物第二信使和植物新型分子探针与标记等方面分别做大会报告。同时会议还将进行分组报告、板报展示和科普宣传。大会组委会将预先出版会议论文集, 会后将在《Plant Signaling and Behavior》和《Journal of Integrative Plant Biology》刊登主要论文。

联系人: 林金星 研究员; 唐江华 女士 电话/传真: 010-6286211

E-mail: linjx@ibcas.ac.cn; tangjh@ibcas.ac.cn