

文献综述

## 植物抗病基因研究进展

王晓萍<sup>1</sup>, 温玉琴<sup>2</sup>, 郭东林<sup>1</sup>, 徐淑红<sup>1</sup>, 李新玲<sup>1</sup>, 徐香玲<sup>1</sup>, 李集临<sup>1</sup>

(哈尔滨师范大学生物学系, 哈尔滨 150080; 2. 哈尔滨市第十七中学, 哈尔滨 150001)

**摘要:** 迄今为止已从植物中克隆出近 30 个抗病基因, 基因编码产物具有富亮氨酸重复(LRR)、丝—苏氨酸蛋白激酶(STK)结构域及核苷酸结合位点(NBS)等结构特征。植物抗病基因的克隆方法主要有转座子标签技术和图位克隆技术等。

**关键词:** 植物; 抗病基因; 克隆

**中图分类号:** Q 785    **文献标识码:** A    **文章编号:** 1002-2767(2003)04-0042-04

### Advances on Plant Disease Resistance Genes

WANG Xiao-ping<sup>1</sup>, WEN Yu-qin<sup>2</sup>, GUO Dong-lin<sup>1</sup>, XU Shu-hong<sup>1</sup>,

LI Xin-ling<sup>1</sup>, XU Xiang-ling<sup>1</sup>, LI Ji-Lin<sup>1</sup>

(Biology Department of Harbin Normal University, Harbin 150080)

**Abstract:** About 30 plant disease resistance genes have been cloned so far. These products showed prominent similarity on protein structure, possessing leucine-rich repeat, serine-threonine kinase and nucleotide binding site etc. Transposon tagging and map-based cloning were two successful techniques applied to isolation of plant disease resistance genes.

**Key words:** plant; disease resistance genes; cloning

#### 1 已分离的植物抗病基因及特点

多年来人们应用遗传图谱和分子标记技术已经对一些主要农作物的重要抗病基因进行了定位和遗传学研究, 但在 1992 年植物抗病基因的研究才真正取得突破性进展, 首次从玉米中克隆到 *Hm1* 基因, 至今已有多个 *R* 基因被克隆出来, 部分基因的结构、功能和抗病机制已明确, 有可能利用这些基因进

行分子育种, 为在生产上有效控制植物病害提供了一条新途径<sup>[1~6]</sup>。

从已克隆的抗性基因来看, 基因编码的蛋白质结构具有相似性, 产物主要特点是拥有富亮氨酸重复(leucine-rich repeat, LRR)的受体结构域, 丝—苏氨酸蛋白激酶(serine-threonine kinase, STK)结构域及核苷酸结合位点(nucleotide binding site,

\* 收稿日期: 2003-01-23

第一作者简介: 王晓萍(1972-), 女, 哈尔滨市人, 农学博士, 讲师, 从事植物分子遗传学研究。

料, 需要进行补光, 在生育关键时期少施氮素, 控制水分。

#### 4.6 特性鉴定与品质分析

在选种圃每年进行田间接种, 严把病害关。入选品系后还要分别对秆锈病不同生理小种、根腐病、叶锈病、赤霉病等进行鉴定。对品质检测, 一般从  $F_3$  代起就进行微量品质分析和 HMW-GS 的 SDS-PAGE 电泳测定。入选品系拿出 100 g 种子磨粉, 进行面团流变学质仪和拉伸仪或用吹泡示功

仪测定, 进一步明确加工品质的优劣。

#### 4.7 异地及适应性鉴定

入选品系经一年产量及特性鉴定表现优异者, 次年参加多点异地适应性鉴定, 为在不同生态区参加区域试验, 及早明确是否扩繁提供科学依据。

纵观本麦区小麦育种 50 年, 以常规育种为基础, 开展了多种育种途径, 育成推广了 210 个优良品种, 在生产上大面积更迭品种 4~5 次, 单产稳步提高, 对本麦区小麦生产发展起到了促进和推动作用。

NBS)等<sup>[1~3]</sup>。

LRR 是长度在 24 个氨基酸之内的多重重复,它含有多个亮氨酸或其他亲水残基,也可含有较规律分配的脯氨酸和天冬氨酸,从而决定着含 LRR 蛋白的晶体结构。在功能方面这种富亮氨酸的结构域决定着与配体(*avr* 基因的产物)结合的专一性,即决定着寄主与病原的特异性识别。

含有 STK 结构域是 *R* 基因产物的又一特征。*Pto* 基因的克隆及验证表明,激酶介导的信号传导在基因对基因模式的植物抗病中起着核心作用,其中磷酸化作用的调节是普遍的机制之一,现已确认了 11 个蛋白激酶的亚结构域和 15 个保守的氨基酸

残基。*Pto* 基因的氨基酸序列分析表明它含有这些保守的区域,而且 *Pto* 在离体条件下具有蛋白激酶的活性。*Pto* 蛋白的 N 末端含有豆蔻酰化位点,为这一亲水蛋白提供一个胞外的受体结构域。

NBS 又称为 P-环,具有 ATP 或 GTP 结合活性。高度保守的 *R* 基因产物中的 NBS 结构域表明:核苷三磷酸是这些蛋白发挥功能所必需的。NBS 结构域在植物抗病中的作用机制还不十分清楚,未来的研究将集中在核苷三磷酸的合成与水解过程以及这些过程对 *R* 基因产物活性的作用等方面,核苷三磷酸的结合可能促进 *R* 基因产物与其他防御信号之间的相互作用。

表 目前克隆到的植物抗病基因

R 基因	植物	病原体	无毒基因	结构	R 基因	植物	病原体	无毒基因	结构
<i>Hm1</i>	玉米	<i>Cochliobolus carbonum</i>	无	毒素降解酶	<i>Cf-2</i>	番茄	<i>C. fulvum</i>	<i>Avr 2</i>	LRR
<i>Hm2</i>	玉米	<i>Cochliobolus carbonum</i>	无	毒素降解酶	<i>Cf-ECP2</i>	番茄	<i>C. fulvum</i>	<i>AvrEcp 2</i>	未知
<i>Rpt-D</i>	玉米	<i>Puccinia sorghi</i>	未知	NBS-LRR	12	番茄	微管萎蔫病菌	未知	蛋白激酶
<i>Xa21</i>	水稻	<i>Xanthomonas campestris</i> <i>Pv oryzae</i>	<i>AvrXa 21</i>	LRR, 蛋白激酶	<i>Cf-4</i>	番茄	<i>Cladosporium, fulvum</i>	<i>Avr 4</i>	LRR
<i>Xa1</i>	水稻	白叶枯病菌	<i>AvrXa1</i>	NBS-LRR	<i>Mi</i>	番茄	根胞囊线虫	未知	LZ-LRR-NBS
<i>Pi-b</i>	水稻	稻瘟病菌	<i>AvrPib</i>	蛋白激酶	<i>mlo</i>	大麦	<i>Erysiphe graminis</i> <i>f. Sp. nordei</i>	未知	转膜蛋白
<i>Pi-ta</i>	水稻	<i>Magnaporthe grisea</i>	<i>AvrPita</i>	NBS-LRR	<i>Rar 1</i>	大麦	白粉病菌	未知	未知
<i>RPS2</i>	拟南芥	<i>P. S. tomato</i>	<i>AvrRpt 2</i>	LZ-LRR-NBS	<i>Mla1</i>	大麦	<i>Erysiphe graminis</i> <i>f. Sp. nordei</i>	<i>AvrMla 1</i>	LZ-NBS-LRR
<i>RPM1</i>	拟南芥	<i>P. syringae pv</i> <i>Maculicola</i>	<i>AvrRpm1</i> <i>AvrB</i>	LZ-NBS-LRR	<i>N</i>	烟草	烟草花叶病毒	未知	LRR-NBS
<i>NPR1</i>	拟南芥	<i>Peronospora parasitica</i>			<i>L6</i>	亚麻	<i>Melampsora lini</i>	未知	LRR-NBS
		<i>Pseudomonas syringae</i>	未知	锚蛋白重复序列	<i>M</i>	亚麻	<i>M. lini</i>	未知	NBS-LRR
<i>RPP5</i>	拟南芥	<i>Peronospora parasitica</i>	<i>AvrRpp 5</i>	NBS-LRR	<i>BS2</i>	辣椒	<i>Xanthomonas campestris</i>	<i>AvrBS 2</i>	NBS-LRR
<i>Pto</i>	番茄	<i>Pseudomonas syringae</i> <i>Pv tomato</i>	<i>AvrPto</i>	蛋白激酶	<i>Rx1</i>	马铃薯	<i>Potato virus X</i>	PVX	LZ-NBS-LRR
<i>Prf</i>	番茄	<i>P. s. Tomato</i>	<i>AvrPto</i>	LZ-LRR-NBS	<i>Rx2</i>	马铃薯	<i>Potato virus X</i>	PVX	LZ-NBS-LRR
<i>Cf-9</i>	番茄	<i>Cladosporium fulvum</i>	<i>Avr9</i>	LRR	<i>HS1<sup>PRO-1</sup></i>	甜菜	<i>Heterodera schachtli</i>	未知	LRR

亮氨酸拉链(Leucine Zipper, LZ)在真核生物转录因子的同源及异源二聚体形成中起着重要作用,相似的卷曲螺旋结构域(coiled-coil domains)促进了蛋白之间的相互作用并导致许多其他功能的产生,但他们在 *R* 基因功能中所起的作用却知之甚少。*RPS2*, *RPM1* 和 *Prf* 这三个基因都编码有 LZ 序列,同时 N 末端有的还有 LRR 和 NBS<sup>[7,8]</sup>。至于 *R* 基因的产物能否参与同源二聚体的形成还没有足够的证据,人们正在寻找 LZ 与 *R* 基因相互作用的蛋白产物以求得解释。

跨膜受体激酶(transmembrane receptor kinase): *Xa 21* 的产物既具有受体结构域又具有蛋白激酶结构域, *Xa 21* 基因的获得使编码 LRR 蛋白的

*R* 基因和那些编码蛋白激酶的 *R* 基因之间的关系变得明朗起来, *Xa 21* 编码 LRR 受体激酶,其 N-末端与已知蛋白相比是一个膜外结构域,这个外部的 LRR 结构域被认为与细胞质蛋白激酶的跨膜区域相结合。*Xa 21* 基因的蛋白产物与 *Pto* 和 *Prf* 基因产物的比较结果使人们发现, *Pto* 和 *Prf* 蛋白可能参与病原物无毒信号的传导;对 *Pto*、*Prf* 和 *Xa 21* 基因的研究表明,具有一定功能的蛋白激酶配体的存在可能与 *RPS2*、*Cf-9* 等 LRR 结构基因的产物有关<sup>[9]</sup>。

抗病基因通常成簇位于植物基因组的特殊区域,构成一个序列相似的可特异识别不同病原物的多基因家族。根据抗病基因的分布特点基因家族又

可分为两种类型:第一类基因家族的成员分布在基因组的染色体上,如番茄中的 *I2* 基因是由多数成员组成的一个基因家族,其成员已被分别定位于三条不同的染色体上<sup>[10]</sup>;第二类基因家族是多个有关的抗性基因紧密连锁,共处于一个复合位点(*complex locus*)内,如亚麻中的 *M* 座位也有 7 个锈病抗性基因紧密连锁<sup>[11]</sup>。番茄 *Pto* 基因是由 5~7 个同源抗病基因组成的复合位点的一部分,其中 *Fen* 基因是该基因家族中的一员,负责对有机磷杀虫剂的敏感性,与 *Pto* 基因有 80% 的同源性;*Prf* 基因是和 *Pto* 基因紧密连锁的另一个位点,番茄对病原物 *P. Syringae. Pr. Tomato (pst)* 的抗性依赖于 *Pto* 和 *Prf* 基因的同时表达。基因家族的存在与抗病基因中碱基的插入和缺失有关,同时也表明 *R* 基因的进化过程中不同的植物间具有相似的遗传机制。*R* 基因家族中的不同成员在对病原物的特异性识别过程中有一定的作用,或不同的成员在对同一病原物抗性的信号传递中起重要作用。

## 2 植物抗病基因的克隆方法

植物抗病基因的克隆方法主要有转座子标签技术(*transposon tagging*),图位克隆技术(*map-based cloning*)等<sup>[12~14]</sup>。

转座子标签技术克隆基因的基本原理是:转座子或 *T-DNA* 插入到基因内部或邻近位点,引起表型突变,然后利用插入 *DNA* 片段作探针克隆出该突变基因,再利用突变基因作探针从野生型植物中克隆出野生型基因,或用转座子或 *T-DNA* 两端的已知序列扩增出与之相邻的片段,以该片段筛选野生型的基因组文库,分离出目的基因。第一个利用转座子标签技术克隆到的是玉米的 *Hm1* 基因,定位于第一染色体的长臂上,它的抗病机制不符合基因对基因假说;番茄的 *Cf-9* 基因、烟草的 *N* 基因和亚麻的 *L6* 基因等也是应用这一技术分离得到的。已分离的植物抗病基因约 40% 是采用这种技术得到的。转座子标签技术运用的前提条件,是被操作的植物有现成的操作系统或有成熟的根瘤农杆菌转化系统,以及有效的大规模突变体筛选技术。转座子标签技术也存在一些问题,一是大多数抗病基因并没有显性的野生型,却有不同等的位点基因识别不同的无毒基因,无法用插入失活来标记;二是需要构建较大的转座子标记群体进行反向遗传学分析。转座子的插入频率一般在千分之几到万分之几,而且该群体有可能没有抗病基因的目标等位基因;再者,对每一个抗病基因构建不同的标记群体非常费时费工;

三是许多 *R* 基因位点在减数分裂时是不稳定的,象玉米的 *Rp1* 和 *Rp3* 位点,由重组形成感病的频率要大大高于由插入失活形成感病表现型的频率<sup>[15]</sup>。因此,很难确定哪种突变是由于重组引起的,哪种是由于插入引起的;四是许多植物并没有有效的标记系统,需要基因工程的方法进行构建。

图位克隆又称定位克隆(*positional cloning*),1986 年首先由剑桥大学的 Alan Coulson 提出,用该方法分离基因是根据目标基因在染色体上的位置进行的,不必预先知道基因的 *DNA* 序列及其表达产物的有关信息,但应有以下两方面的基本情况:一是有一个根据目的基因的有无建立起来的遗传分离群体,如 *F2*、*DH*、*BC* 等;二是进行以下几项工作:①首先找到与目标基因紧密连锁的分子标记,②用遗传作图和物理作图将目标基因定位在染色体的特定位置,③构建含有大插入片段的基因组文库,④以与目标基因紧密连锁的分子标记为探针筛选基因组文库,⑤用获得的阳性克隆构建目的基因区域的重叠群,⑥通过染色体步行、登陆或跳跃获得含有目标基因的大片段克隆,⑦通过亚克隆获得含有目的基因的小片段克隆,⑧通过遗传转化和功能互补试验最终确定目标基因的碱基序列。图位克隆技术的发展大大加速了抗病基因的克隆,利用该技术克隆到的抗病基因有番茄的 *Pto* 基因、*Cf-2* 基因、拟南芥 *RPS2* 基因、*RPM* 基因、*NPR1* 基因和水稻的 *Xa21*、*Xa1*、*Pi-b* 基因等。番茄的 *Pto* 基因是第一个定位克隆到的抗病基因,符合基因对基因模式。已分离的植物抗病基因约 60% 是通过这种策略完成的。图位克隆目前只适用于基因组相对较小,重复序列较少的作物,对于象小麦、大豆等基因组较大,重复序列较多的作物还难以利用。

PCR 技术已应用于 *R* 基因的分离和克隆,它的根据就是 *R* 基因具有高度保守的区域,依此保守区域的序列设计引物来分离基因,这种方法称为基于同源序列的候选基因法,为克隆新的植物抗病基因提供了一条快捷的途径。Leister 等<sup>[16]</sup> 根据番茄和拟南芥抗病基因保守序列设计 PCR 引物对马铃薯的 *DNA* 进行扩增,得到的扩增产物与已知的抗病基因有同源性,并与马铃薯的线虫抗性基因位点 *Gro1* 和晚疫病(*Phytophthora infestans*)抗性基因位点 *R7* 连锁,这些基因片段还与番茄和烟草的一些抗性位点共分离。Shen 等<sup>[17]</sup> 根据拟南芥 *RPS2* 基因和烟草 *N* 基因 *NBS* 保守序列设计引物,分别从莴苣(*Lettuce*)基因组 *DNA*、*cDNA* 和 *BAC* 文库中扩增

抗性候选基因(resistance gene candidates, RGCs), 获得的序列被分为四类, 它们具有开放读码框并成簇存在, 其中两类还被定位于已知抗病基因簇中, 这些 RGCs 序列中含有与拟南芥 *RPM1*、*RPS2* 基因相似的 LRR、NBS 区域, 进一步证明它们可能是抗病基因。Collins 等<sup>[18]</sup>根据 NBS-LRR 抗性蛋白中的 NBS 保守序列 PCR 引物扩增玉米基因组 DNA, 得到了 11 类序列, 其预期产物与 NBS-LRR 抗性蛋白具有高度的氨基酸一致性; 以这些抗病基因类似物(resistance gene analogs, RGAs)为探针研究玉米的 20 个 RFLP 位点, 部分被定位于病毒和真菌抗性基因附近或与锈病抗性基因位点 *rp1*、*rp3* 共分离。Kanazin 等<sup>[19]</sup>根据已知抗病基因保守序列设计引物, 从大豆基因组中扩增出相关序列, 至少被分为 9 类抗病基因类似物, 并把它们定位到 8 个不同的连锁群上, 几个 RGA 位点靠近已知抗病基因。Speulman 等<sup>[20]</sup>根据烟草 *N* 基因和拟南芥 *RPS2* 基因的 NBS 保守序列设计引物扩增拟南芥基因组, 产物与抗病基因 *RPS2*、*RPM1*、*N*、*L6* 的序列相似, 通过 CIC-YAC 文库确定了这些基因片段在拟南芥基因组中的位置, 位于一系列抗病基因附近, 如 *RPS5*、*RAC1*、*RPP9* 等等。Feuillet 等<sup>[21]</sup>利用丝-苏氨酸蛋白激酶中两个保守结构域设计引物, 从小麦叶片中用反转录 PCR 扩增的方法, 克隆了一个基因片段(*wpk56*), 通过近等基因系进行 RFLP 分析, 将其定位到小麦抗叶锈病基因 *Lr10* 位点上, 可作为 *Lr10* 的候选基因。Goodwin 等<sup>[22]</sup>根据抗病基因保守序列设计引物扩增小麦抗白粉病近等基因系, 扩增产物被分成四类。

应用同源序列候选基因法时需要考虑这样几个问题: 1) 难以预测拟克隆的目的基因属于哪一类型基因, 根据保守序列设计引物时要考虑全面; 2) 植物中有许多与 LRR 或 NBS 序列同源的基因, 它们并不都与抗病性相关; 3) 抗病基因成簇分布, 难以判断克隆的基因片段是否为目的基因。因此, 对 PCR 的扩增产物需要进行序列分析与抗性共分离分析, 通过开展作图、定位、插入失活、遗传转化和功能鉴定等大量的工作, 才有可能筛选到目的基因。

其他分离抗病基因的方法还有利用已知的 *R* 基因作探针去筛选基因组文库或 cDNA 文库, 利用特定 *R* 基因的抗体分离同源基因或搜索计算机数据库确认与已知基因相似的 EST 序列等。

#### 参考文献:

[1] Hammond-Kosack KE, Jones JDG. Plant disease resistance

genes[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1997, 48: 575-607.

- [2] Meyers BC, Dickerman AW, Michelmore RW, Sivaramakrishnan S, Sobral BW, Young ND. Plant disease resistance genes encode members of an ancient and diverse protein family within the nucleotide-binding superfamily[J]. The Plant J, 1999, 20 (3): 317-332.
- [3] Michelmore R. Molecular approaches to manipulation of disease resistance genes[J]. Annu. Rev. Phytopathol, 1995, 15: 393-427.
- [4] Michelmore RW. Isolation of disease resistance genes from crop plants[J]. Current Opinion in Biotechnology, 1995, 6: 145-152.
- [5] Milligan SB, Bodeau J, Yaghoobi J, Kaloshian I, Zabel P, Williamson VM. The root knot nematode resistance gene *Mi* from tomato is a member of the leucine zipper, nucleotide binding, leucine-rich repeat family of plant genes[J]. The Plant Cell, 1998, 10: 1307-1319.
- [6] Song WY, Wang GL, Chen LL, Kim HS, Pi LY, Holsten T, Gardner J, Wang B, Zhai WX, Zhu LH, Fauquet C, Ronald P. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*[J]. Science, 1995, 270: 1804-1806.
- [7] Bent AF, Kunkel BN, Dahlbeck D, Brown KL, Schmidt R, Giraudat J, Leung J, Staskawicz BJ. *RPS2* OF *Arabidopsis thaliana*: a leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes[J]. Science, 1994, 265: 1856-1860.
- [8] Grant MR, Godiard L, Straube E, Ashfield T, Lewald J, Sattler A, Innes RW, Dang JL. Structure of the *Arabidopsis* *RPM1* gene enabling dual specificity disease resistance[J]. Science, 1995, 269: 843-846.
- [9] Salmeron JM, Oldroyd GE, Rommens CM, Scofield SR, Kim HS, Lavelle DT, Dahlbeck D, Staskawicz BJ. Tomato *Prf* is a member of the leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes and lies embedded within the *Pto* kinase gene cluster[J]. Cell, 1996, 86: 123-133.
- [10] Ori N, Eshed Y, Paran I, Presting G, Aviv D, Tanksley S, Zamir D, Fluhr R. The *I2c* family from the wild disease resistance locus *I2* belongs to the nucleotide binding leucine-rich-repeat superfamily of plant resistance genes[J]. Plant cell, 1997, 9: 521-532.
- [11] Lawrence GJ, Finnegan EJ, Ayliffe MA, Ellis JG. The *L6* gene for flax rust resistance is related to the *Arabidopsis* bacterial resistance gene *RPS2* and the tobacco viral resistance gene *N*[J]. The Plant Cell, 1995, 7: 1195-1206.
- [12] Martin GB, Brommonschenkel SH, Chunwongse J, Frary A, Ganai MW, Spivey R, Wu T, Earle ED, Tanksley SD. Map-based cloning of a protein kinase gene conferring disease resistance in tomato[J]. Science, 1993, 262: 1432-1436.
- [13] Staskawicz BJ, Ausubel FM, Baker BJ, Ellis JG, Jones JDG. Molecular genetics of plant disease resistance[J]. Science, 1995, 268: 661-667.
- [14] Michelmore R. Genomics approaches to(下转第 51 页)

四单 19 增产 15.5%。

## 2.2 省区域试验

1998~1999 年参加省区域试验,两年 9 点次试验,9 点增产,年平均产量分别为 9 127.1 kg/hm<sup>2</sup>、8 442.7 kg/hm<sup>2</sup>,比对照四单 19 分别增产 13.2%、7.6%(见表 1)。

## 2.3 省生产试验

2000 年升入生产试验,5 点试验全部增产,平均产量 9 395.4 kg/hm<sup>2</sup>,比对照四单 19 平均增产 10.6%,增产幅度 8.1%~11.4%(见表 2)。

表 1 区域试验产量结果

试验地点	产量 (kg/hm <sup>2</sup> )		比对照增产 (%)	
	1998 年	1999 年	1998 年	1999 年
安达第一良种场	8890.0	8500.0	7.5	4.9
嫩江农科所	9620.0	8219.0	13.5	11.6
大庆种子分公司		9542.9		9.2
龙江职教中心	9399.5	7508.9	11.1	4.7
泰来种子分公司	9500.0		21.7	
杜蒙第一良种场	8226.0		12.2	
$\bar{X}$	9127.1	8442.7	13.2	7.6

表 2 生产试验产量结果

年份	试验地点	产量 (kg/hm <sup>2</sup> )	与对照比 (%)	对照品种	处理意见
2000	安达第一良种场	7044.0	108.1	四单 19	推广
	嫩江农科所	11641.9	109.4	四单 19	提审
	杜蒙种子分公司	5900.0	111.3	四单 19	示推
	龙江职教中心	9680.0	112.6	四单 19	
	泰来种子分公司	12710.9	111.4	四单 19	
	$\bar{X}$	9395.4	110.6		

## 3 特征特性

### 3.1 植物学特征

绥玉 8 号拱土能力强,幼苗生长健壮,芽鞘紫红

色,植株生长繁茂,大斑病接种鉴定发病率 12.8%,株高 270 cm,穗位 130 cm,空秆率 0.5%,双穗率 4%。

### 3.2 生物学特性

经多年所内试验观察,绥玉 8 号出苗至成熟 120 d(绥化),需 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 活动积温为 2 500 $^{\circ}\text{C}$ 。根据区域试验两年 9 点次汇总结果,生育日数 123 d,活动积温 2 567.4 $^{\circ}\text{C}$ 。

### 3.3 经济性状

绥玉 8 号子粒黄色,粒型中齿,粒行数 16~18 行,行粒数 48 粒,百粒重 30 g,淀粉 69.58%,赖氨酸 0.38%,粗蛋白 8.68%;粗脂肪 4.89%。

## 4 栽培技术要点

绥玉 8 号属中秆大果穗型品种,在土质较肥活的中上等地块种植增产潜力大。种子拱土能力强,易抓苗,幼苗发育快,植株生长健壮,种植适宜密度 5.0~6.0 万株/hm<sup>2</sup>,播种时施底肥农家肥 3 万 kg/hm<sup>2</sup> 以上,种肥硫酸钾加磷酸二铵各 150 kg/hm<sup>2</sup>,或复合肥 200~450 kg/hm<sup>2</sup>。幼苗在 4~5 片叶时定苗,5~6 片叶时进行第一次锄草中耕,12~13 片叶时进行二次锄草中耕,并结合第二次中耕追施尿素 200~450 kg/hm<sup>2</sup>。

适应区域:绥玉 8 号适宜黑龙江省第一积温带下限及第二积温带种植,即四单 19 种植区。

制种技术:父母本同期播种,种植比例为 1:4 或 1:5,种植密度 6.0 万株/hm<sup>2</sup> 左右。

(上接第 45 页)

- plant disease resistance[J]. Curr Opin Plant Biol, 2000, 3: 125-131.
- [15] Collins N, Drake J, Ayliffe M, Sun Q, Ellis J, Hulbert S, Pryor T. Molecular characterization of the maize Rp1-D rust resistance haplotype and its mutants[J]. Plant Cell, 1999, 11 (7): 1365-1376.
- [16] Leister D, Ballvora A, Salamini F, Gebhardt C. A PCR-based approach for isolating pathogen resistance genes from potato with potential for wide application in plants[J]. Nature Genetics, 1996, 14: 421-428.
- [17] Shen KA, Meyers BC, Islam-Faridi MN, Chin DB, Stelly DM, Michelmore RW. Resistance gene candidates identified by PCR with degenerate oligonucleotide primers map to clusters of resistance genes in lettuce[J]. MPMI, 1998, 11(8): 815-823.
- [18] Collins NC, Webb CA, Seah S, Ellis JG, Hulbert SH, Pryor A. The isolation and mapping of disease resistance gene analogs in maize[J]. Molecular Plant - Microbe Interactions (MPMI), 1998, 11(10): 968-978.
- [19] Kanazin V, Marek LF, Shoemaker RC. Resistance gene analogs are conserved and clustered in soybean[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1996, 93: 11746-11750.
- [20] Speelman E, Bouchez D, Holub EB, Beynon JL. Disease resistance gene homologs correlate with disease resistance loci of Arabidopsis thaliana[J]. The Plant Journal, 1998, 14(4): 467-474.
- [21] Feuillet C, Schachermayr G, Keller B. Molecular cloning of a new receptor-like kinase gene encoded at the Lr10 disease resistance locus of wheat[J]. The Plant Journal, 1997, 11 (1): 45-52.
- [22] Goodwin SB, Hu X. Cloning and analysis of four resistance gene analogs from wheat using conserved primers[J]. Proceedings of the 9<sup>th</sup> International Wheat Genetics Symposium, 1998, (3): 11-13.