

小麦赤霉病抗性 QIL 分析

周森平¹ 任丽娟¹ 张旭¹ Olga-E Scholten² 黄益洪¹ 马鸿翔¹ 陆维忠^{1*}

(¹ 江苏省农业科学院农业生物遗传生理研究所, 江苏南京 210014; ² 荷兰国际植物研究所生物多样性和育种系, Wageningen 荷兰 6700AA)

摘要 以小麦赤霉病抗源望水白与感病品种 Alondra 杂交产生的 104 个重组自交系为材料, 采用 JoinMap^R 3.0 软件构建了含有 2 个 RAPD、109 个 SSR 和 105 个 AHP 标记共 25 个连锁群的遗传连锁图, 其中 24 个连锁群可以确定为相应的染色体; 采用自然发病和土表接种方法, 对该重组自交系群体在建阳和苏州进行了连续两年赤霉病抗性鉴定, 结果表明: 小麦赤霉病抗性由多基因控制, 存在主基因效应, 抗病基因表达受环境条件影响较大。用 MapQIL^R 4.0 软件进行了赤霉病抗性 QIL 分析, 共检测到位于染色体 2A、3B、4A、4D、5A、5B、6A、6B 和 7A 的 10 个 QIL, 其中 8 个由抗病亲本望水白提供, 2 个由感病亲本 Alondra 提供, 分别可以解释 8.3% ~ 23.6% 的赤霉病抗性。与赤霉病抗性 QIL 紧密连锁的两侧分子标记可以为小麦抗赤霉病分子辅助育种提供帮助。

关键词 小麦; 赤霉病; QIL

中图分类号: S512

Analysis of QIL for Fusarium Head Blight Resistance in Wheat

ZHOU Miao-Ping¹, REN Li-Juan¹, ZHANG Xu¹, Olga-E Scholten², HUANG Yi-Hong¹, MA Hong-Xiang¹, LU Wei-Zhong¹

(¹ Institute of Agrobiological Genetics and Physiology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, Jiangsu, China; ² Plant Research International, BU Biodiversity and Breeding, P. O. Box 16, 6700AA Wageningen, The Netherlands)

Abstract With the population of 104 F₇-derived recombinant inbred (RI) lines from Wangshuibai (resistance to *Fusarium* head blight) and Alondra (Susceptible) as mapping population, the wheat genetic map consisting of 2 RAPDs, 109 SSRs and 105 AHPs markers was constructed by JoinMap^R 3.0 software. Up to 24 of the 25 identified linkage groups were identified to the chromosome. The FHB resistance of RI lines was evaluated by natural infection and soil surface inoculation in Jianyang and Suzhou for two years. The results showed that resistance to FHB was inherited in a quantitative manner and controlled by few genes with major effects, but the expression of these resistance genes were strongly affected by environment. 10 QILs, 8 derived from Wangshuibai and 2 from Alondra, associated with FHB resistance were detected using MapQIL^R 4.0 software. They were located on the chromosomes 2A, 3B, 4A, 4D, 5A, 5B, 6A, 6B, 7A and explained 8.3% - 23.6% of the phenotypic variance for FHB resistance respectively. It is suggested that the flanking markers of QIL may be used in the breeding for resistance to FHB by marker-assisted selection.

Key words Wheat; *Fusarium* head blight; QIL

小麦赤霉病 (Wheat scab, *Fusarium* head blight) 是发生在温暖潮湿和半潮湿麦区的真菌病害, 我国主要发生在长江中下游和华南沿海冬麦区以及东北东部春麦区, 危害面积 600 余万公顷, 致病菌以禾谷镰刀菌 (*Fusarium graminearum*) 为主^[1,2]。近年来, 随着灌溉条件的改善和玉米-小麦连作面积的扩大, 小麦赤霉病有进一步向北方的黄淮麦区扩展的趋势。赤霉病不仅造成小麦产量巨大损失, 更重要的是病麦

粒中残留的脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (Dexynivalenol, DON) 等真菌毒素, 严重影响籽粒的食用、饲用和种用价值^[1~3]。许多研究表明, 小麦赤霉病是由多基因控制的数量性状, 抗性类型也有多种。Schroeder 和 Christensen^[4] 首先报道了小麦赤霉病抗性至少可以分为抗侵染 (Type) 和抗扩展 (Type) 2 种类型, 后来的研究又发现可能还存在其他 3 种抗性类型, 即抗毒素累积、籽粒抗侵染和耐病型等类型^[5]。这

*基金项目: 国家“863”课题 (2001AA211021)、中欧合作项目 (ERBIC18CT98 0312) 和江苏省高新技术研究 (BG2001309)。

作者简介: 周森平 (1968 -), 男, 江苏兴化人, 硕士, 主要从事小麦生物技术育种研究。

Received (收稿日期): 2003-05-13, Accepted (接受日期): 2003-11-02.

几种抗性类型中 Type 抗性最为稳定,对其研究也最为深入,通过代换系分析^[5]、分子标记和数量性状位点(Quantitative Trait Loci, QIL)分析,部分赤霉病抗源,如苏麦 3 号的抗性主效 QIL 位点已经确定^[7-10]。其他抗性类型,特别是 Type 抗性,由于受环境影响较大,遗传研究较为困难。

采用自然发病或土表接种方法进行小麦赤霉病抗性鉴定,操作方便,简单易行,已为我国育种工作者普遍使用,这种鉴定方法不仅可以在自然条件下,了解病原菌对寄主的侵染能力,而且能同时反映出小麦品种对病原菌的抗侵染和抗扩展能力^[2]。福建建阳是小麦赤霉病的重发区,也是小麦赤霉病抗性鉴定的天然病圃,我国许多育种单位的小麦材料在此进行赤霉病抗性鉴定;江苏苏州也是小麦赤霉病的频发区和重发区。为了确定抗源望水白赤霉病抗性 QIL 的确切染色体位置,我们分别采用自然发病和土表接种方法在建阳和苏州对望水白的重组自交系群体进行了连续 2 年的抗性鉴定,并结合群体分子标记资料对赤霉病抗性 QIL 进行分析,现将研究结果报道如下。

1 材料和方法

1.1 遗传分离群体

采用望水白与感病品种 Alondra 杂交,通过单粒传(Single seed descent)的方法构建并延繁重组自交系群体至 F₇,共有 104 个家系。望水白为江苏溧阳地方品种,赤霉病抗性强而稳定;Alondra 为墨西哥品种,中感赤霉病,其系谱为 D6301/Nainara 60//Weique/Rojal de Murcia/3/Ciano 67*2/Chris。

1.2 赤霉病抗性鉴定

望水白/Alondra 群体的各家系和亲本在福建建阳地区农科所试验地于 1998 年和 1999 年采用自然发病进行赤霉病抗性鉴定,每次鉴定设 1 重复。在江苏苏州太湖地区农科所于 1999 年和 2000 年采用土表接种进行赤霉病抗性鉴定,每次鉴定设 1 重复。土表接种方法:将人工培养的带菌麦粒,按 30~60 kg/hm² 于小麦孕穗中后期均匀地撒布于大田麦株间,在小麦扬花期间,通过人工喷雾降雨保湿。每个系于开花后 21 d 调查 10~20 穗的发病情况并统计病小穗率。

病小穗率 = (发病小穗数/总小穗数) × 100 %

1.3 分子标记分析

DNA 的抽提参照 Saghai-Marroof 等^[11]报道的 CTAB 法,DNA 浓度用 Hbefer TKO100 Fluorometer 定量测定。

1.3.1 AFLPs (Amplified Fragment Length Polymorphisms) 分析 参照 Bai 等^[9]方法,500 ng 小麦 DNA 用限制性内切酶 *EcoR* 和 *Mse* 同时酶切,连上接头,预扩增后,选用带有 3~4 个选择性核苷酸的 AFLP 引物进行扩增,³³P-ATP 标记,5%聚丙烯酰胺凝胶电泳分离扩增产物,Kodak 公司 Bio-Max X 光片记录。

1.3.2 RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA) 分析 PCR 反应总体积为 25 μL,含 30 ng DNA,1 × buffer,1.95 mmol/L MgCl₂,1.9 mmol/L dNTPs,1%甘油,适量氯化四甲基铵(TMACl),20 ng 随机引物,1 U *Taq* 酶。PCR 反应在 PE 9600 型 PCR 仪上完成,程序为 94 2 min,37 30 s,72 50 s,2 个循环,94 45 s,37 30 s,72 50 s,40 个循环,最后 72 5 min,1.7%琼脂糖胶电泳检测。

1.3.3 SSRs (Simple Sequence Repeats) 分析 SSR 引物根据 Röder 等^[12]发表的 Xgwm 和 Xgdm 系列以及 Rick Ward 等在互联网(www.scabusa.org)上发布的 BARC 系列的序列合成,Xpsp 系列由英国 John Innes Centre 提供,先在亲本中筛选具扩增产物多态性的引物,再用于群体筛选。PCR 反应总体积为 25 μL,包括 1 × buffer,1.5 mmol/L MgCl₂,2.0 mmol/L dNTPs,250 μmol/L 引物,40 ng DNA,1 U *Taq* 酶,PCR 反应在 MJ Research Thermal Cycler PTC-100 PCR 仪上进行,样品 94 变性 2 min,35 个循环,每循环为 94 30 s,55 或 60 40 s,72 1 min,最后 72 延伸 5 min,扩增产物以 6%聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,银染观察。

1.4 QIL 分析

遗传连锁图采用 JoinMap[®]3.0^[13]软件构建,分子标记多态性按软件推荐方法读取,0.4 作为最大重组值,LOD 值大于 3 构建连锁群,Kosambi 方法换算成图距。综合遗传连锁图数据和抗性鉴定资料,QIL 分析采用 MapQIL[®]4.0^[14]进行,先进行 Kruskal-Wallis (K-W) 测验,然后对可能存在 QIL 的区间进行区间作图 (Interval Mapping) 和多 QIL 作图 (MQM Mapping) 分析,根据 Jansen 和 Stam^[15]推荐的方法选择余因子(cofactor),以 2.0 为 QIL 存在与否的 LOD 阈值,并通过该软件进行置换检测 (Permutation

test), 确定 QTL 的真实性。

2 结果和分析

2.1 遗传图谱的构建

构建的遗传图谱大约覆盖了小麦基因组的 75%, 图谱含有 2 个 RAPD、109 个 SSR 和 105 个 AFLP 标记位点, 共构成 25 个连锁群, 其中 24 个可以参照 Röder 等发表的小麦遗传图谱根据所包含的 SSR 标记确定为相应的染色体, 除了 3D 染色体外, 其余 20 条染色体均构建了连锁图, 整个图谱标记间的平均间隔图距为 5.7 cM, 基本满足 QTL 分析的需要。

2.2 群体赤霉病的抗性分布

除苏州 1999 年 (SZ99) 鉴定的赤霉病发病偏轻以外, 其他 3 次试验的发病均正常 (见表 1), 各家系间的赤霉病病小穗率表现为连续变异, 群体的病小

穗率呈明显的高低双峰分布 (见图 1), 与周朝飞等^[16]报道的望水白和感病亲本杂交的 F₂ 病小穗率分布相似, 高峰内集中了大部分家系, 其中亲值倾向抗病亲本望水白一边, 低峰中亲值倾向感病亲本 Alondra 一边, 表明小麦赤霉病抗性是多基因控制的数量性状, 并且可能存在主效基因。群体赤霉病抗性在各试验间相关性较差, 相关系数见表 2, 平均相关系数仅为 0.26, 其中建阳 1998 年 (JY98) 和苏州 1999 年 (SZ99) 的相关系数最高。方差分析也表明, 除建阳 1999 年 (JY99) 和苏州 2000 年 (SZ00) 的群体赤霉病抗性差异不显著 ($P = 0.43$) 以外, 其余各试验间, 包括相同地点不同年份间以及相同年份不同地点间的差异均达到极显著的水平, 说明在自然发病和土表接种情况下, 小麦赤霉病抗性基因的表达受环境的影响非常大。

表 1 不同试验间群体的赤霉病病小穗率分布

Table 1 Distribution of the percentage of scabbed spikelets in population among different experiments

试验 Experiment	望水白 Wangshuibai (%)	Alondra (%)	群体平均数 Population mean (%)	变化范围 Range (%)	偏斜度 Skewness	峭度 Kurtosis
建阳 98 Jianyang 98	5.11	82.29	21.80	1.82 - 91.92	2.03	4.15
建阳 99 Jianyang 99	16.86	53.02	43.33	19.51 - 86.14	0.51	- 0.38
苏州 99 Suzhou 99	6.70	15.80	14.35	5.7 - 40.1	1.53	1.72
苏州 00 Suzhou 00	4.47	49.26	44.55	1.53 - 98.2	0.30	- 0.81

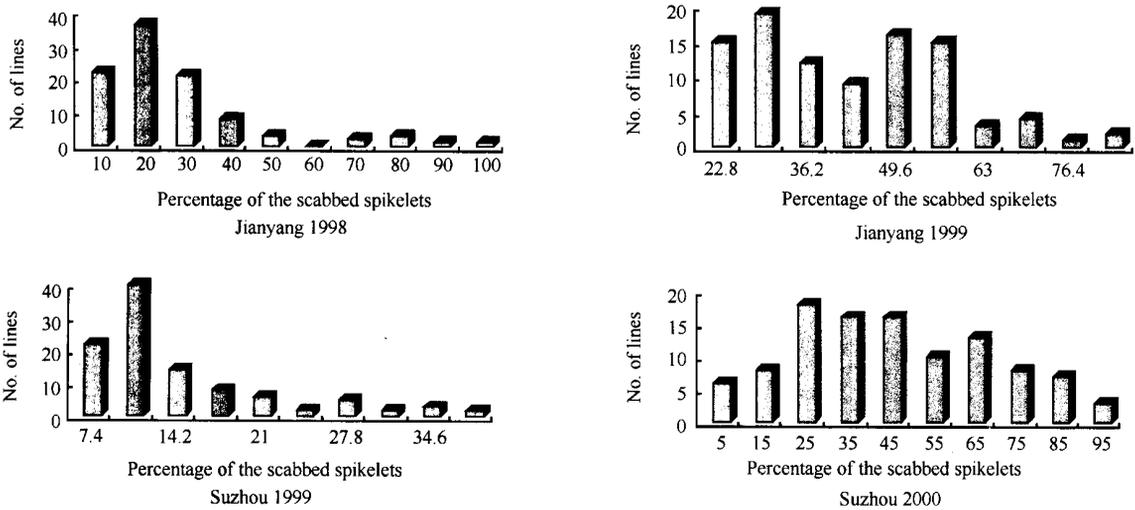


图 1 望水白/Alondra 群体的病小穗率分布

Fig. 1 Distribution of the percentage of scabbed spikelets in Wangshuibai/Alondra population

表 2 不同试验间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between different experiments

试验 Experiment	建阳 99 Jianyang 99	苏州 99 Suzhou 99	苏州 00 Suzhou 00
建阳 98 Jianyang 98	0.17	0.52	0.26
建阳 99 Jianyang 99		0.19	0.29
苏州 99 Suzhou 99			0.15

2.3 赤霉病抗性 QTL 分析

本试验采用不同年度和不同试点的抗性鉴定, 共检测到 10 个 QTL, 各 QTL 位点对赤霉病抗性的解释度和加性效应等见表 3, 其染色体位置见图 2。

采用 4 次试验的平均结果进行分析, 可以检测

到 3 个赤霉病抗性 QTL, 分别为 QFhb. jaas-3B、QFhb. jaas-4D 和 QFhb. jaas-5A. 2, 表明这 3 个 QTL 具有较好的稳定性, 在小麦的赤霉病抗性中发挥较大的作用。进一步研究发现, 试验的环境条件对 QTL 的检出有较大的影响, 主要表现在不同试验地点以及同一试验地点不同年份间检出的 QTL 有所不同。QFhb. jaas-4D 是唯一在苏州和建阳两个试验点都能检测到的 QTL, 其他 QTL 很难在两个试验点间重复。建阳试验点 2 年检测到的 QTL 较多, 还检测出 QFhb. jaas-2A、QFhb. jaas-5A. 2、QFhb. jaas-5B、QFhb. jaas-6A、QFhb. jaas-6B 和 QFhb. jaas-7A, 其中 QFhb. jaas-5A. 2 和 QFhb. jaas-6B 最高可分别解释 23.6% 和 19.8% 的表型变异, *LOD* 值也均超过 3.0, 说明这两个 QTL 在建阳试点稳定性好, 在小麦赤霉病抗性中起主要作用, 其余 QTL 只在 1 年的试验中检测到, 可能与特定的气候和生产条件有关。苏州试验点检测到的 QTL 较少, 除 QFhb. jaas-4D 外, 还有 QFhb. jaas-3B、QFhb. jaas-4A 和 QFhb. jaas-5A. 1, 其中 QFhb. jaas-3B 在苏州试点的赤霉病抗性中起主要作用, 最高可解释 11.7% 的赤霉病抗性。

所检测到的赤霉病抗性 QTL 当中有 8 个来自于抗病亲本望水白, QFhb. jaas-2A 和 QFhb. jaas-7A 两个 QTL 则来自于感病亲本 Alondra。Waldron 等^[7]也曾用苏麦 3 号/ Stoa 重组自交系群体, 在染色体 2A 的相同位置检测到由感病亲本 Stoa 提供的赤霉

病抗性 QTL, 我们在对宁 894037/ Alondra 群体分析时, 在 2D 染色体上也发现来自于 Alondra 的赤霉病抗性 QTL^[17], 但是在望水白/ Alondra 群体中未能检测到该 QTL。感病亲本提供抗性 QTL 现象表明, 小麦赤霉病抗性遗传比较复杂, 即使是感病的品种也可能有抗病基因的存在。

QFhb. jaas-3B 位于 BARC102. 1 ~ BARC102. 2 之间, 我们使用单花滴注鉴定 Type 抗性方法, 在望水白/ Alondra 群体中发现染色体 3B 存在主效 QTL 位点, 该位点与 QFhb. jaas-3B 紧邻, 应属于相同的 QTL, 该主效 QTL 已经在 3 个抗源(苏麦 3 号、望水白和宁 894037) 分别构建的 12 个遗传群体中检测到^[13, 17, 18]。

除了 3B 染色体的 QTL 是 Type 抗性的主效 QTL 以外, QFhb. jaas-5A. 1 和 QFhb. jaas-6B 也与 Type 抗性有关。QFhb. jaas-5A. 1 位于染色体 5A 的 Xgwm415 ~ Xgwm156 位点之间, 与 Buerstmayr^[10]在 CM-8036/ Remus DH 群体中检测到的 QTL 位置相同; QFhb. jaas-6B 位于 6B 染色体的 Eact. Mgcg. 8 ~ Xgwm88. 1 之间, 与 Anderson 等^[8]在苏麦 3 号/ Stoa 和 ND2603/ Butte86 重组自交系中检测到的 2 个 QTL 中的 1 个位置一致。其余 QTL 为新检测到的赤霉病抗性 QTL, 这些 QTL 与小麦抗侵染或/ 和抗扩展抗性的关系尚不明确。

表 3 在望水白/ Alondra 群体中检测到的 QTL 参数

Table 3 Biometrical parameters of QTLs for Fusarium Head Blight resistance in Wangshuibai/ Alondra RI population

QTL 名称 QTL name	标记区间 Map interval	染色体 Chromosome	试验 Experiment	<i>LOD</i> 值 <i>LOD</i> value	加性效应 Additive effect	解释度 Explained phenotypic variance (%)
QFhb. jaas-2A	Eacag. Macg. 5- Xgwm312	2A	J Y99	2.00	- 5.15	9.4
			J Y98/ J Y99	2.14	- 4.38	10.6
QFhb. jaas-3B	BARC102. 1-BARC102. 2	3B	SZ00	2.37	10.12	11.7
			SZ99/ SZ00	2.27	5.52	11.6
			J Y98/ J Y99/ SZ99/ SZ00	2.01	5.29	10.6
QFhb. jaas-4A	Xgwm610- Xgwm397	4A	SZ99	2.00	2.33	8.7
QFhb. jaas-4D	Xgwm55- Xp sp3103	4D	J Y98	2.27	5.91	10.2
			J Y98/ J Y99	2.86	8.07	14.4
			SZ00	3.19	9.23	14.5
			SZ99/ SZ00	2.77	4.78	12.8
			J Y98/ J Y99/ SZ99/ SZ00	3.62	4.79	17.7
QFhb. jaas-5A. 1	Xgwm415- Xgwm156	5A	SZ99	2.86	2.77	14.4
QFhb. jaas-5A. 2	Xgwm639. 2- Xgwm129. 1	5A	J Y98	2.48	7.55	13.0
			J Y99	2.73	7.42	16.3
			J Y98/ J Y99	4.11	7.26	23.6
			J Y98/ J Y99/ SZ99/ SZ00	2.43	4.74	13.8
QFhb. jaas-5B	Eactg. Magc. 10- Eacg. Mctc. 4	5B	J Y99	2.00	4.63	8.3
QFhb. jaas-6A	Etcg. Mctt. 12- Eact. Mgcg. 7	6A	J Y98	2.17	10.83	12.6
QFhb. jaas-6B	Eact. Mgcg. 8- Xgwm88. 1	6B	J Y99	4.41	8.71	19.8
			J Y98/ J Y99	3.51	6.52	16.0
QFhb. jaas-7A	Eactg. Magc. 2- Etcg. Mcaa. 4	7A	J Y99	2.50	- 7.42	15.0

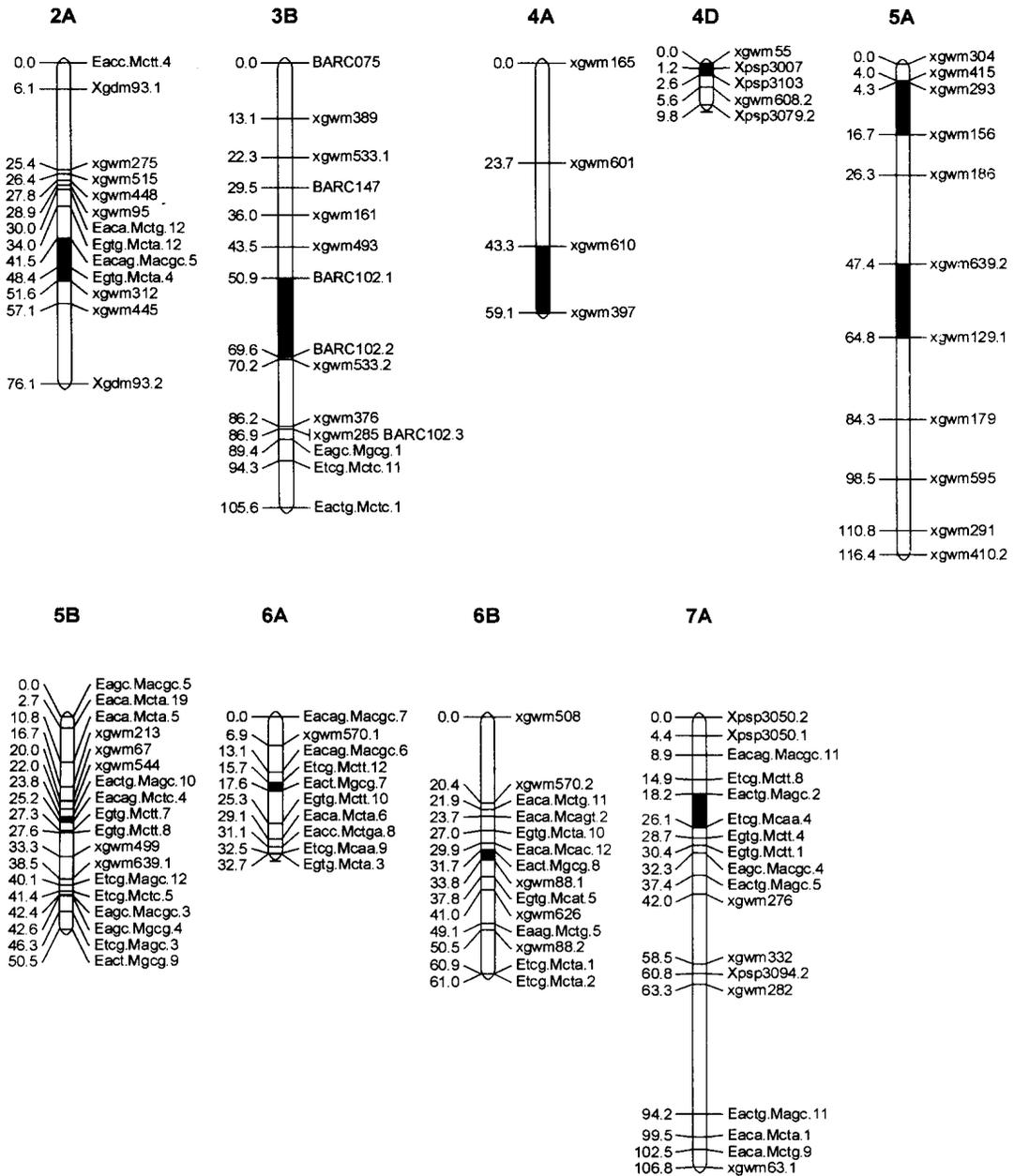


图2 在望水白/ Alondra 群体中检测到的赤霉病抗性 QIL(黑色区域)
 Fig.2 QILs for Fusarium head blight resistance in Wangshuibai/ Alondra population(Black region)

3 讨论

望水白为江苏溧阳的地方品种,经全国9个研究单位43次赤霉病抗性鉴定,其中41次为抗,2次为中抗,可见抗性强而稳定。柏贵华等^[19]研究认为望水白对赤霉病的抗性主要表现为抗扩展,受3对作用不等的显性互补基因支配。廖玉才和余毓君^[20]用单体分析方法对望水白的赤霉病抗扩展性进行了鉴定,认为抗性受5~6对基因控制,这些基因分别位于4A、5A、7A、7B和4D染色体上。我们通

过对望水白/ Alondra 重组自交系的赤霉病抗性 QIL 分析,在4A、5A、7A和4D均检测到赤霉病抗性 QIL 的存在,但7A染色体上的抗性 QIL 来自感病亲本 Alondra 而不是抗病亲本望水白。田间自然发病或土表接种进行小麦赤霉病抗性鉴定,涉及到两种抗性类型,即抗侵染(Type)和抗扩展(Type),我们所检测到的 QIL 中有3个已被确认与赤霉病 Type 抗性有关,其余 QIL 与何种抗性类型有关,仍需要进一步实验予以证实。

田间表土接种或自然发病鉴定小麦赤霉病抗

性,虽然操作简便,但方法本身受自然环境条件影响较大,不同年度、不同地区以及不同生育期的株系之间,由于气候的差异、田间湿度的变化、侵染菌株和孢子量的不同,同一家系在不同试验中的发病程度可能相差较大,在我们的试验中也存在这些现象,这是导致大部分赤霉病抗性 QTL 难以在试验间重复的主要原因,这也表明在控温控湿环境条件下进行赤霉病抗性鉴定非常必要,且有利于一些微效 QTL 的检出。另外,农艺性状也对赤霉病抗性影响较大,特别是株高对自然发病或土表接种鉴定尤为重要。望水白植株较高,Alondra 由于带有 *Rht2* 矮秆基因,相对较矮。通过 QTL 分析,发现 *Rht2* 基因位于 4D 染色体的 Xpsp3007 ~ Xpsp3103 之间 ($LOD = 5.25$, 结果另文发表),与 QFhb.jaas-4D 位于相同的位置,该 QTL 最高可解释 14.5% 的赤霉病抗性,以往的研究未发现 4D 存在 Type 抗性基因,因此该 QTL 可能与 Type 抗性有关。笔者认为,可能不是由于 4D 染色体存在抗病基因,而是植株秸秆的提高,减少了土表病菌孢子侵染的几率,同时高秆造成的低湿度环境也不利于赤霉病病症的发展。试验结果也证实了这一看法,苏州 2000 年赤霉病鉴定与株高资料分析表明,两者呈极显著的负相关 ($r = -0.48$),最矮的 10 株平均株高 96.0 cm,其平均病小穗率为 59.0%,最高的 10 株平均株高 134.5 cm,其平均病小穗率仅为 20.6%。与 QFhb.jaas-4D 相似,进一步的分析表明,4A 染色体上检测到的 QFhb.jaas-4A 也是控制株高的 QTL。QFhb.jaas-5A.2 是新检测到的贡献率较大,且能在年度间重复的 QTL,对于其抗性类型及作用方式值得深入研究。

构建的遗传连锁图只覆盖了小麦整个基因组的 75% 左右,3D 染色体未能构建遗传连锁图,影响了小麦赤霉病抗性 QTL 的检测效率和完整性;重组自交系群体的家系数偏少,也不利于微效 QTL 的检出。随着该遗传图谱的进一步饱和、完整以及遗传群体的进一步扩大,可能会检测出更多赤霉病抗性 QTL,特别是微效赤霉病抗性 QTL。

References

- [1] Bai Guihua, Gregory Shaner. Scab of wheat: Prospects for control. *Plant Disease*, 1994, **78**(8): 760 - 766
- [2] Lu W-Z(陆维忠), Cheng S-H(程顺和), Wang Y-Z(王裕中). Study on Wheat *Fusarium* Head Blight(小麦赤霉病研究). Beijing: Science Press, 2001(in Chinese)
- [3] Kolb FL, Bai GH, Muehlbauer GJ, Anderson J A, Smith K P, Fedak G. Symposium on genetic solution to *Fusarium* head blight in wheat and Barley: challenges, opportunities, and imperatives. *Crop Sci*, 2001, **41**: 611 - 619
- [4] Schroeder H W, Christensen J J. Factor affecting resistance of wheat to scab caused by *Gibberella zeae*. *Phytopathology*, 1963, **53**: 831 - 838
- [5] Mesterhazy A. Types and components of resistance to *Fusarium* head blight of wheat. *Plant Breeding*, 1995, **114**: 377 - 386
- [6] Yao J-B(姚金保), Ge Y-F(葛永福), Wang S-W(王书文), Yao G-C(姚国才), Zhou C-F(周朝飞), Qian C-M(钱存鸣). Chromosomal location of genes for scab resistance in wheat cultivar Sumai 3. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报), 1997, **23**(4): 450 - 453
- [7] Waldron B C, Mrenov-Sevilla B, Anderson J A, Stack R W, Froberg R C. RFLP mapping of QTL for *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Crop Science*, 1999, **39**: 805 - 811
- [8] Andreson J A, Stack R W, Liu S, Waldron B L, Field A D, Coyne C, Mrenov-Sevilla B, Mitchell Fetch J, Song Q J, Cregan P B, Froberg R C. DNA markers for *Fusarium* head blight resistance QTL in two wheat populations. *Theor Appl Genet*, 2001, **102**: 1164 - 1168
- [9] Bai GH, Kolb F C, Shaner G, Domier C L. Amplified fragment length polymorphism markers linked to a major quantitative trait locus controlling scab resistance in wheat. *Phytopathology*, 1999, **89**: 343 - 348
- [10] Bustmayr H, Lemmen M S, Hartl L, Doldi L, Steiner B, Stierschneider M, Ruckebauer P. Molecular mapping of QTLs for *Fusarium* head blight resistance in spring wheat. Resistance to fungal spread (type resistance). *Theor Appl Genet*, 2002, **104**: 84 - 91
- [11] Saghai-Marouf M A, Soliman K, Jorgensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacerlength polymorphisms in barley: Medelian inheritance, chromosome location and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci*, 1984, **81**: 8014 - 8018
- [12] Röder M S, Korzun V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier M H, Leroy D, Ganal M W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, **149**: 2007 - 2023
- [13] van Ooijen J W, Voorrips R E. JoinMap^R Version 3.0: software for the calculation of genetic linkage maps. Plant Research International, Wageningen, the Netherlands, 2001
- [14] van Ooijen J W, Boer M P, Jansen R C, Maliepaard C. MapQTL^R 4.0: software for the calculation of QTL positions on genetic maps. Plant Research International, Wageningen, the Netherlands, 2002
- [15] Jansen R C, Stam P. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. *Genetics*, 1994, **136**: 1447 - 1454
- [16] Zhou C-F(周朝飞), Xia S-S(夏穗生), Qian C-M(钱存鸣), Yao G-C(姚国才), Shen J-X(沈建新). On the problem of wheat breeding for scab resistance. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学), 1987, **20**(2): 19 - 25
- [17] Shen X, Zhou M, Lu W, Ohm H. Detection of *Fusarium* head blight resistance QTL in a wheat population using bulked segregant analysis. *Theor Appl Genet*, 2003, **106**: 1041 - 1047
- [18] Zhou M-P(周淼平), Ren L-J(任丽娟), Zhang X(张旭), Scholten O E, Shen X-R(沈晓蓉), Bai GH(柏贵华), Ma H-X(马鸿翔), Lu W-Z(陆维忠). Analysis of major QTL for *Fusarium* head blight resistance on the short arm of chromosome 3B in wheat. *Acta Genetica Sinica*(遗传学报), 2003, **30**(6): 571 - 576
- [19] Bai GH(柏贵华), Xiao Q-P(肖庆璞), Mei J-F(梅籍方). Studies on the inheritance of scab resistance in six wheat varieties. *Acta Agronomica Sinica*(上海农业学报), 1989, **5**(4): 17 - 23
- [20] Liao Y-C(廖玉才), Yu Y-J(余毓君). Genetic analysis of scab resistance in the local wheat variety Wang Shui-Bai. *Journal of Huazhong Agricultural College*(华中农学院学报), 1985, **4**(2): 6 - 14