

3 个小麦重组自交系群体抗赤霉病 QTLs 的 SSR 分析

任丽娟¹, 沈晓蓉², 周淼平¹, 张旭¹, 马鸿翔¹, 陆维忠¹, Paul Nicholson³

(¹江苏省农业科学院遗传生理研究所, 南京 210014; ²美国普渡大学农学系, West Lafayette 47907-1150 USA;

³英国 John Innes Centre, Department of Disease and Stress Biology, Norwich, NR4 7UH UK)

摘要:对 3 个重组自交系群体(RILs)苏麦 3 号/Alondra F₇、望水白/Alondra F₈、894037/Alondra F₈ 进行 SSR 分析, 用单个标记方差及回归分析方法结合接种鉴定资料, 寻找与抗赤霉病性有关的 SSR 分子标记。结果显示, 在这 3 个抗病亲本的 3B 染色体上都存在一个主效抗赤霉病 QTL, 分别能解释 2.6%~6.7%(苏麦 3 号)、47.4%(894037)、8.9%~27.0%(望水白)的抗性表型变异。在其它一些染色体上也发现一些微效 QTLs, 如 2D、4B、4D、7A、6B 染色体上, 其中存在于 4B 染色体上的一个 QTL 来源于感病品种 Alondra。在望水白/Alondra F₈ 群体中检测到了 1 个存在于 2D 染色体的抗赤霉病 QTL 来源于抗病品种望水白, 而在 894037/Alondra F₈ 群体上检测到的 1 个存在于 2D 染色体的抗赤霉病 QTL 则来源于感病品种 Alondra, 对其真实性将进一步研究。

关键词:小麦; 赤霉病抗性; 重组自交系群体; SSR 标记

SSR Markers for Fusarium Head Blight Resistance QTLs in Three Wheat Populations

REN Li-juan¹, SHEN Xiao-rong², ZHOU Miao-ping¹, ZHANG Xu¹,

MA Hong-xiang¹, LU Wei-zhong¹, Paul Nicholson³

(¹Institute of Genetics and Physiology, Jiangsu Academy of Agricultural Science, Nanjing 210014;

²Department of Agronomy, Purdue University, West Lafayette 47907-1150, USA;

³Department of Disease and Stress Biology, John Innes Centre, Norwich NR4 7UH UK)

Abstract: DNA markers linked to QTLs controlling FHB resistance have been identified and mapped, and may be used to speed the introgression of resistance QTLs into commercial cultivars. This study was conducted to identify and locate the SSR markers linked FHB resistance QTLs in three wheat recombinant inbred populations. These populations were evaluated for reaction to inoculation with *Fusarium graminearum* in greenhouse and in field conditions. The first population of 161 recombinant inbred lines was from the cross Sumai3 (resistant)/Alondra (susceptible). Two SSR markers associated with resistant QTLs, which were located on chromosome 3B, were found. These markers accounted for 2.6% - 6.7% phenotypic variation. The second population of 147 recombinant inbred lines was from the cross 894037 (resistant)/Alondra (susceptible). Total of 59 SSR primers were screened on this population. Seven SSR markers linked to resistant QTLs were found using ANOVA and regression analysis. QTLs on the chromosome 3B accounted for 47.4% phenotypic variation. Minor QTLs were also located on 2D, 7A, 6B and 4B chromosomes, and the resistance QTLs on 2D and 4B chromosomes were from Alondra. The last population of 80 recombinant inbred lines was from the cross Wangshuibai (resistant)/Alondra (susceptible). Total of 120 SSR primers were screened on this population. Eight SSR markers linked to resistant QTLs were found using ANOVA and regression analysis. These markers were located on 3B, 4B, 2D, 4D and 6D (uncertain) chromosomes, respectively. The resistant QTLs on chromosomes 4B and 6D (uncertain) are from Alondra. But it is interested that the resistance QTL on chromosome 2D is from Wangshuibai instead of Alondra.

收稿日期 2002-11-29

基金项目: 1999-2001 欧盟资助项目(ERBIC18CT98 0312)、国家“863”资助项目(2001AA211021)及江苏省高新技术研究资助项目(AA2001309)

作者简介: 任丽娟(1968-), 女, 江苏通州人, 硕士。主要从事农作物分子标记研究。Tel: 025-4390293; E-mail: lijjuan68@hotmail.com。陆维忠为通讯作者, E-mail: wzlu@public1.ptt.js.cn

Test is needed in the future. SSR markers linked to resistance QTLs on chromosome 3B were found in all three populations, and account for higher phenotypic variation. So these markers should be useful in marker-assisted selection.

Key words: Wheat; Resistance to FHB; RILs; SSR markers

小麦赤霉病(FHB)是影响世界小麦产量及品质的重要病害,由镰刀菌(*Fusarium*)引起。小麦赤霉病主要发生于东亚和南美具有温暖潮湿气候的地区,但最近十年来,由于全球气候变暖和耕作制度的改变使北美和欧洲也频繁发生。中国是全球小麦赤霉病受害面积最大的国家,每年因赤霉病损失产量约200万t~300万t。小麦赤霉病不仅造成产量损失而且籽粒被真菌污染后还有真菌毒素,危害人畜安全。目前药剂防治对控制赤霉病大发生和大流行取得了一定成效,但全世界每年因防治赤霉病而增加的成本高达2亿多元(人民币),且不可避免地导致环境污染。因此,培育高产抗病新品种是防治赤霉病最经济有效的方法。但是,多基因控制及环境的影响给筛选抗病种质带来了很大困难,抗赤霉病QTL的DNA标记的发现,将加快抗性基因向适应性好的栽培品种中的转移,提高抗赤霉病育种效率。

分子标记技术用于小麦赤霉病抗性研究及抗性QTL作图早有报道,但其研究的抗源主要集中在苏麦3号及其衍生系上。Waldron等^[1]用RFLP标记技术以苏麦3号/Stoa RIL群体研究赤霉病抗性QTL,在苏麦3号染色体3B短臂上发现1个QTL位点,在6B不同区段上发现2个QTL位点。在感病品种Stoa的2AL和4BL上也发现了与赤霉病抗性连锁的2个QTL;Barf^[2]对宁7840/Clark的RIL群体研究发现了11个AFLP标记与一个主效赤霉病抗性QTL连锁,随RIL自交世代不同可解释23%~53%变异,与SSR标记整合后发现主效QTL在3BS^[3]。Buerstmayr^[4,5]用CM-82036/RemusDH群体对抗赤霉病QTL进行分析,在3BS上也发现1个QTL位点,可解释60%以上的表型变异;Andersorf^[6]也利用苏麦3号及其衍生系(ND2603)与2个不同的感病亲本配制的重组自交系群体,对抗赤霉病QTL进行定位,发现存在于3BS和6BS的抗赤霉病QTLs在2个群体中都能检测到,其中3BS上的抗赤霉病QTL分别能解释41.6%、24.8%的表型变异。以上的研究结果说明尽管各个群体的遗传背景不一样,但在3BS上都能检测到1个主效抗赤霉病QTL的存在。与苏麦3号及其衍生系相比,其它抗源的分子遗传学研究则较少。Barf^[7]用RAPD标记研究Fukuhokomugi/Oligo Culm DH群体,发现3个RAPD标记与抗赤霉病QTL连锁,且位于同

一连锁群,但未将其定位到染色体上。Otto等^[8]在Triticum dicoccoides3A染色体发现1个抗性QTL,与Xgwm2连锁,可解释表型变异的37%。ard^[9]用望水白/Falat的F_{3:4}材料进行抗性QTL分子标记研究,结果表明与SSR标记Xgwm533连锁的抗赤霉病QTL可解释10%表型变异。本研究对3个抗源苏麦3号、894037、望水白与感病品种Alondra杂交构建的3个重组自交系群体进行SSR分析,以期找到与抗赤霉病有关的分子标记,对抗赤霉病QTL进行初步定位,并为今后应用于抗赤霉病分子标记辅助育种提供条件。

1 材料与方法

1.1 供试材料

用于本试验的3个小麦重组自交系群体(RILs)的4个抗感亲本是普通小麦(*Triticum aestivum*, 2n=6x=42, AABBDD)望水白、苏麦3号、894037、Alondra。望水白是来源于江苏溧阳的农家品种,抗性表现十分稳定,是目前抗性最好的地方品种,苏麦3号是江苏省苏州市农业科学研究所育成的高抗赤霉病的小麦品种,是公认的赤霉病抗源;894037是江苏省农业科学院实验室用扬麦3号经幼穗培养获得的体细胞无性系突变体,其抗赤霉病已接近或达到抗源苏麦3号的水平,而农艺性状明显好于苏麦3号;Alondra则是从CIMMITY引进的感赤霉病品种。3个小麦重组自交系群体望水白/Alondra F₃(有104个株系)、苏麦3号/Alondra(209个株系)F₇、894037/Alondra F₈(219个株系)分别种植于南京、武汉、苏州、建阳及美国普渡大学和俄克拉荷马大学等地的田间和温室,在小麦开花期,用单花滴注的方法将*F. graminearum*的孢子液10 μ L(浓度为50000个·ml⁻¹)接种到刚开花的中上部小穗上,每个株系接种10~12个穗,在接种后21d调查病小穗率。

1.2 试验方法

1.2.1 DNA的提取 从发芽10d绿苗中提取DNA,方法参照Saghal-Marroof的CTAB法^[10]。

1.2.2 SSR反应 PCR反应在PE公司GeneAmp PCR System 9600上进行,反应体积为30 μ L。反应混合液包括1 \times buffer, 1.5mmol·L⁻¹ MgCl₂, 2.0mmol·L⁻¹ dNTPs, 250 μ mol·L⁻¹ SSR引物, 50~100ng模板DNA, 1U Taq polymerase。反应程序:94 $^{\circ}$ C变性2min;

94℃ 1min, 55℃ (或 60℃ 或 50℃) 1 min, 72℃ 1 min, 一共 36 个循环, 最后 72℃ 延伸 4min。

1.2.3 电泳 PCR 反应产物在 6% 的变性聚丙烯酰胺凝胶 (0.4 mm 厚) 上进行电泳, 恒功率 80W, 电泳时间约 2h 后银染 (参照 JIC 实验程序), 最后在胶片上成像。

1.2.4 统计分析 用 Excel97 中的求相关系数的程序分析不同年份、不同地点间病小穗率的相关性。用 Excel97 中的回归分析方法来分析单个标记与抗赤霉病性的相关性。

表 1 3 个抗感组合亲本间的 SSR 多态性频率

Table 1 SSRs in three crosses

组合 Crosses	苏麦 3 号/Alondra Sumai3/Alondra	望水白/Alondra Wangshuibai/Alondra	894037/Alondra
多态性引物数 Polymorphism primers	114	112	109
多态性频率 Frequency polymorphisms (%)	76.5	75.2	73.2

从 SSR 电泳结果看, 绝大多数引物能扩增出条带, 大部分显示 1 个等位位点的差异, 少数显示 2 ~ 4 个等位位点的差异, 其多态性片段大小在 100 ~ 300bp 之间。而且 SSR 扩增条带比较清晰、稳定, 可以准确识别其基因型, 为构建比较准确的连锁图打下了良好的基础。

2.2 苏麦 3 号/Alondra F₇ 重组自交系群体的 SSR 分析结果

中外科学家对苏麦 3 号的抗病遗传机制及抗病基因位点研究得比较多^[2, 6, 11~16], 笔者在查找有关资料的基础上, 选择了位于 3B、5A、7A、6B 等染色体上的 19 个显示多态性 SSR 引物对此群体进行 SSR 分析, 目的是检验苏麦 3 号在不同遗传背景下其分析结果是否一致。笔者随机选择了 161 株系对其进行分析, 19 个 SSR 引物显示出 26 个多态性位点。对其结果进行单个标记方差及回归分析, 发现 2 个与抗赤霉病性相关的分子标记 (表 2), 即 Xgwm533-1 和 Xgwm493, 它们都位于苏麦 3 号 3B 染色体上, 这

2 结果与分析

2.1 抗感亲本间的 SSR 多态性

本实验先分析了 149 个 SSR 引物, 其中 109 (894037/Alondra), 114 (苏麦 3 号/Alondra), 112 (望水白/Alondra) 个引物在抗感亲本间显示多态性。3 个抗感亲本组合间多态性频率多在 70% 以上 (表 1), 说明这 3 个组合抗感亲本间遗传差异较大, 以这 3 个抗感组合构建的重组自交系群体是可以作为作图群体来绘制比较饱和的遗传连锁图谱的。

与其他科学家的结果是一致的^[3, 5, 6]。其中 Xgwm533-1 在不同年份、不同地点都能检测到, 而 Xgwm493 在 2000 年度江苏和武汉两地都能检测到, 但在江苏 1999 年度没有检测到。与其他科学家的结果相比, 分子标记 Xgwm533-1 和 Xgwm493 所能解释的抗性表型变异的百分率比较低, 这可能是不同的接种鉴定条件和不同的遗传材料和背景所致。

2.3 894037/Alondra F₈ 重组自交系群体的 SSR 分析结果

选用 59 个多态性 SSR 引物来分析此重组自交系群体 (共 147 个株系), 发现 74 个多态性位点。用美国普渡大学的 4 个抗性鉴定资料的平均值, 进行单个标记方差及回归分析, 寻找分子标记与抗赤霉病性的相关性。结果如表 3 所示, 共找到了 7 个与抗赤霉病 QTLs 相关的 SSR 标记: Xgwm493、Xgwm415a、Xgwm261、Xgwm46a、Xgwm276、Xgwm111b、Xgwm495, 除 Xgwm46a 外, 它们分别定位于 3B、3B、2D、7A、6B、4B 染色体上 (连锁图及 QTL 分析待发

表 2 苏麦 3 号/Alondra F₇ RILs 中检测到的与抗赤霉病 QTLs 相关的 SSR 标记

Table 2 Coefficients of determination and P values for SSR markers associated with Fusarium head blight resistance in the Sumai 3/Alondra F₇ recombinant inbred population

地点及年份 Place and year	SSR 标记 SSR marker	染色体 Chromosome	贡献率 (%) R ² × 100	P	抗性基因来源 Source of resistance allele
江苏 (1999) Jiangsu (1999)	Xgwm533-1	3B	3.7	0.009	苏麦 3 号 Sumai3
江苏 (2000, 两个重复平均值) Jiangsu (Average)	Xgwm533-1	3B	2.6	0.02	苏麦 3 号 Sumai3
	Xgwm493	3B	6.7	0.0005	苏麦 3 号 Sumai3
武汉 (2000) Wuhan (2000)	Xgwm533-1	3B	4.4	0.005	苏麦 3 号 Sumai3
	Xgwm493	3B	5.0	0.002	苏麦 3 号 Sumai3

表),其中位于 3B 染色体上两个 SSR 标记(Xgwm493、Xgwm415a)共能解释 47.4% 抗性表型变异 ($P < 0.0001$)。其他的几个标记能解释 2.9% ~ 6.0% 抗性表型变异。位于 2D、4B 染色体上的 2 个 SSR 标记 Xgwm261、Xgwm495 所连锁的抗性基因来源于感赤霉病品种 Alondra,其他抗性基因来源于抗赤霉病品种 894037。

2.4 望水白/Alondra F_8 重组自交系群体的 SSR 分析结果

总共用了 80 个株系,120 个 SSR 引物来分析此群体,共检测到了 143 个等位变异。用相关系数较好的 4 个抗赤鉴定资料来作回归分析。表 4 中列出了至少在两种情况下都出现的与抗赤基因连锁的

SSR 分子标记。一共找到了 8 个与抗赤性有关的 SSR 分子标记:Xgwm493、Xgwm161、Xgwm495、Xgwm349、Xgwm469、Xgwm608b、psp3007 和 psp3103。根据 Roder^[17]及本项目组初步构建的连锁图,它们分别定位于 3B、4B、2D、4D 染色体上。另外,Xgwm161 在 Roder 的 SSR 连锁图中被定位于 3D 染色体上,而在望水白/Alondra F_8 RILs 中它被定位于 3B 染色体上,这可能与本研究使用的分析群体与 Roder 的不一样有关。与 SSR 标记 Xgwm495 和 Xgwm469a 相连锁的抗赤 QTLs 来源于感病亲本 Alondra,与其它 SSR 标记连锁的抗赤性 QTLs 的来源于抗病亲本望水白,这也是可能的,众所周知,抗源苏麦 3 号就是来源于两个感病亲本阿夫和台湾小麦。这说明在感病品种

表 3 在 894037/Alondra F_8 RILs 中检测到的与抗赤霉病 QTLs 相关的 SSR 标记

Table 3 Coefficients of determination and P Values for SSR markers associated with Fusarium head blight resistance in the 894037/Alondra F_8 recombinant inbred population

SSR 标记 SSR marker	染色体 Chromosome	贡献率 $R^2 \times 100$	P	抗性基因来源 Source of resistance allele
Xgwm493	3B	28.0	3.34E-12	894037
Xgwm415a	3B	19.4	1.65E-08	894037
Xgwm261	2D	6.0	0.002	Alondra
Xgwm46a	7B(未确定 Uncertain)	5.0	0.004	894037
Xgwm276	7A	3.4	0.01	894037
Xgwm111b	6B	3.4	0.01	894037
Xgwm495	4B	2.9	0.02	Alondra

表 4 在望水白/Alondra F_8 RILs 中检测到的与抗赤霉病 QTLs 相关的 SSR 标记

Table 4 Coefficients of determination and P Values for SSR markers associated with Fusarium head blight resistance in the Wangshuibai/Alondra F_8 recombinant inbred population

地点及年份 Place and year	SSR 标记 SSR marker	染色体 Chromosome	贡献率 $R^2 \times 100$	P	抗性基因来源 Source of resistance allele
江苏(1998)	Xgwm493	3B	4.7	0.03	望水白 Wangshuibai
Jiangsu(1998)	Xgwm161	3B	6.5	0.01	望水白 Wangshuibai
	Xgwm495	4B	5.1	0.03	Alondra
	Xgwm608b	4D	8.3	0.006	望水白 Wangshuibai
	Psp3007	4D	6.7	0.01	望水白 Wangshuibai
	Psp3103	4D	6.9	0.01	望水白 Wangshuibai
美国俄克拉荷马大学(温室) USA(Greenhouse)	Xgwm493	3B	11.4	0.001	望水白 Wangshuibai
	Xgwm161	3B	15.6	0.0001	望水白 Wangshuibai
	Xgwm608b	4D	4.7	0.03	望水白 Wangshuibai
	Psp3007	4D	9.4	0.003	望水白 Wangshuibai
Jiangsu(2000,两个重复平均值) Jiangsu(Average)	Psp3103	4D	11.3	0.001	望水白 Wangshuibai
	Xgwm493	3B	5.2	0.02	望水白 Wangshuibai
	Xgwm161	3B	5.8	0.01	望水白 Wangshuibai
	Xgwm495	4B	4.4	0.03	Alondra
武汉(2000) Wuhan(2000)	Xgwm349	2D	4.1	0.04	望水白 Wangshuibai
	Xgwm469a	6D未确定 Uncertain	7.4	0.008	Alondra
	Xgwm161	3B	4.2	0.04	望水白 Wangshuibai
	Xgwm495	4B	5.6	0.03	Alondra
	Xgwm349	2D	3.8	0.05	望水白 Wangshuibai
Xgwm469a	6D?	5.3	0.02	Alondra	

中也存在抗病基因,只是由于某种原因抗赤基因沉默了,或表达不完全或抗性效应小。至于具体的机理目前还没有定论。

3 讨论

小麦赤霉病抗性是受环境影响较大的数量性状,对小麦赤霉病进行鉴定必须控制在相对比较稳定、一致的环境中,这是总结本项目组这几年的实验得出的经验教训。例如 894037/Alondra 重组自交系群体在美国温室鉴定共有 3 组数据,它们的相关系数较高,最高在 0.5 以上,在进行标记连锁分析时有 3 个 R^2 值较高的 SSR 标记在 3 种情况下都能检测出来,只是一些 R^2 值小于 5% 的微效 QTL 则不同抗性数据间有所不同。而在进行苏麦 3 号/Alondra F_7 、望水白/Alondra F_8 重组自交系群体分析时发现,尽管已经挑选了几组相关系数较好的抗性鉴定资料(主要是田间抗性鉴定资料)进行分析,但用不同年份及不同地点资料检测出的 SSR 标记有很大的不同,尤其是一些 R^2 值较小的标记。同时在这两个群体中,没有找到 R^2 值在 20% 以上的 SSR 标记,这可能也与鉴定的方法和鉴定的条件有关。

另外,在进行分子遗传学分析时,鉴定接种时的菌种用单个进行接种比较可靠。杨典洱等人^[18]用 *F. graminearum* 单个菌株对玉米 F_2 、 $F_{2.3}$ 接种鉴定时,后代玉米青枯病抗性 1:1 分离,呈显性遗传,认为玉米的青枯病抗性是由一对显性基因控制,而不是过去多菌株混合接种的表现的数量性状特性,进而推测抗不同致病菌引起的玉米青枯病抗性基因可能在染色体的不同位点上。所以在小麦赤霉病抗性的研究上,作者以为用几个 *F. graminearum* 单菌株分别对群体进行接种鉴定,可以明确哪个抗病基因对应于那个菌株,可能为今后进一步了解赤霉病抗病机制打下基础。

近年来,对苏麦 3 号抗赤基因的分子作图已有许多报道^[1,3,5,6],认为苏 3 抗病性是由 1~2 对主效抗赤基因及几个微效基因控制。本试验应用苏麦 3 号/Alondra F_8 群体,也在 3B 上找到 2 个与抗赤性连锁的 SSR 标记,但其效应不大,这可能是由于环境造成抗性鉴定资料不够准确,或由于不同遗传群体所致。令人感到有趣的是笔者发现在望水白、894037 的 3B 染色体也存在一个抗赤 QTL,分别能解释抗性变异的 27%、47.4%。这些抗源的抗赤基因都存在于 3B 染色体上,而且基本上在同一区域。而柏贵华^[19]对望水白/苏 3 F_2 群体分析研究表明苏麦

3 号抗病基因与望水白的两对抗病基因互为等位,更加精确的研究必须进行等位性研究才能确定它是不是同一个基因。毋庸置疑,中国这 3 个小麦赤霉病抗源,其 3B 染色体在演变过程中形成了抗赤霉病的一个主效 QTL。

在另外一条染色体 2D 上,也发现与赤霉病有关的 QTL。在 894037/Alondra RILs 群体中,发现来源于感病亲本 Alondra 2D 染色体的一个抗赤 QTL(在 894037 2D 染色体上存在一个感病 QTL),能解释 6% 的表型变异。Xu 等人^[20]在对 Sumai3/Gamenya DH 群体进行分子标记研究时,也同样发现在 2D 染色体上存在 1 个抗性的 QTL 位点,由感病亲本 Gamenya 提供。姚金保等^[8]、余毓君等^[21]分别通过对苏麦 3 号—中国春代换系、中国春双体和单体系列与苏麦 3 号杂种 F_2 进行抗赤性研究,都认为苏麦 3 号 2D 染色体上存在 1 个感病基因位点。相反,分析望水白/Alondra F_8 群体时,2000 年度武汉、南京都在抗病亲本望水白 2D 染色体上检测到 1 个抗病 QTL,分别解释 3.8%、4.1% 的抗性表型变异。廖玉才等人^[22]鉴定中国春双体和单体系列与望水白杂种 F_1 、 F_2 抗赤霉病性表现,认为望水白 2D 染色体上存在 1 个抗病基因位点,这与本实验结果是一致的。为什么在抗源苏麦 3 号、894037 2D 染色体上存在 1 个感病基因位点,而在抗源望水白 2D 染色体上存在一个抗病基因位点?笔者认为这可能与品种来源和遗传背景的不同有关。

由于多基因控制的抗赤性鉴定技术的困难和数量性状遗传的复杂性,采用常规育种方法培育抗赤品种的进展极为缓慢,随着分子生物学的发展,特别是分子标记的应用,使数量性状和质量性状一样,易于进行研究。在不同抗赤品种中,可能分布着不同的抗赤 QTLs,借助于紧密连锁的分子标记可望有效地聚合这些 QTLs,培育具有持久稳定的抗赤品种。

References

- [1] Waldron B L, Moreno-Sevilla B, Anderson J A, Stack R W, Forthberg R C. RFLP mapping of QTL for Fusarium head blight resistance in wheat. *Crop Science*, 1999, 39: 805-811.
- [2] Bai G H, Kolb F L, Shanner G. Identification of AFLP markers linked to one major QTL controlling scab resistance in wheat. *Proceeding of the 9th International Wheat Genetics Symposium*, 1998, 31: 81-83.
- [3] Zhou W C, Kolb F L, Bai G H. SSR mapping and sub-arm physical location of a major scab resistance QTL in wheat. In: *National Fusarium Head Blight Forum Proceedings*, Cincinnati, 2000: 69-72.

- [4] Buerstmayr H, Dold L, Stierschneider M, Lemmens M, Steiner B, Berlakovich S, Ruckebauer P. Classical and molecular genetic analysis of Fusarium head blight resistance in wheat. In: *Proceedings of the International Symposium on Wheat Improvement for Scab Resistance*. 2000: 100 – 104.
- [5] Buerstmayr H, Lemmens M, Hartl L, Dold L, Steiner B, Stierschneider M, Ruckebauer P. Molecular mapping of QTLs for Fusarium head blight resistance in spring wheat. I. Resistance to fungal spread (Type II resistance). *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 84 – 91.
- [6] Anderson J A, Stack R W, Liu S, Waldron B L, Fjeld A D, Coyne C, Moreno-Sevilla B, Mitchell Fetch J, Song Q J, Cregan P B, Froberg R C. DNA markers for Fusarium head blight resistance QTLs in two populations. *Theoretical and Applied Genetic*, 2001, 102: 164 – 168.
- [7] Ban T, Suenaga K. Inheritance of resistance to Fusarium head blight caused by *F. graminearum* in wheat. *Cereal Research Communications*, 1997, 25: 727 – 728.
- [8] Otto C D, Kianian S F, Elias E M, Stack R W, Joppa L R. Genetic dissection of a major Fusarium head blight QTL in tetraploid wheat. *Plant Molecular Biology*, 2002, 48: 625 – 632.
- [9] Mardi M, Yazdisamadi B, Ghanadha M, Ghareyazie A R, Talei A, Buerstmayr H. Identification of DNA markers linked to QTL controlling Fusarium head blight resistance in wheat. *Journal of Applied Genetics* 2002, 43A: 279 – 280.
- [10] Saghai-Mmaroof M A, Soliman K, Jorgensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics. *PNAS*, 1984, 81: 8 014 – 8 018.
- [11] 廖玉才, 余毓君. 七个小麦品种抗赤霉病性的双列杂交分析. *华中农学院学报*, 1985, 3(3): 1 – 10.
Liao Y C, Yu Y J. Study on resistance to scab in seven wheat cultivars using diallel analysis. *Journal of Huazhong Agricultural College*, 1985, 3(3): 1 – 10. (in Chinese)
- [12] 陈建莉. 小麦赤霉病抗源苏麦 3 号的抗性遗传及育种策略. *陕西农业科学*, 1989, 12(2): 2 – 5.
Chen J L. Inheritance of resistance to scab in Sumai3 and breeding strategy. *Shaanxi Agricultural Science*, 1989, 12(2): 2 – 5. (in Chinese)
- [13] 柏贵华, 周朝飞, 钱存明, 夏穗生. 小麦品种抗赤霉病扩展基因的遗传分析. 朱立宏主编: 主要农作物抗性遗传研究进展. 南京: 江苏科技出版社, 1990: 171 – 177.
Bai G H, Zhou C F, Pian C M, Xia S S. Genetic analysis on resistance genes to scab extension in wheat cultivars. In Zhu L H ed. *Advances in Researches on Inheritance to Disease in Major Crops*. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1990: 171 – 177. (in Chinese)
- [14] 姚金保, 葛永福, 王书文, 姚国才, 周朝飞, 钱存明. 小麦品种苏麦 3 号抗赤霉病基因的染色体定位. 1997, *作物学报*, 23: 450 – 453.
Yao J B, Ge Y F, Wang W L, Zhou C F, Qian C M. Chromosomal location of genes for scab resistance in wheat cultivar Sumai3. *Acta Agronomica Sinica*, 23(4): 450 – 453. (in Chinese)
- [15] Ban T. Genetic analysis of Fusarium head blight resistance using wheat doubled haploids. In Dubin H J, Gilchrist L, Reeves J, McNab A. eds. *Fusarium Head Scab: Global Status and Future Perspectives*, *Proceedings of Workshop Head at CIMMYT El Batan*, Mexico, 1996: 71 – 78.
- [16] Bai G H, Shanner G, Ohm H. Inheritance of resistance to *Fusarium graminearum* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 1 – 8.
- [17] Roder M S, Korzun V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier M H, Leroy P, Ganal M W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 1998, 149: 2 007 – 2 023.
- [18] 杨典洱, 张承亮, 陈翠霞, 王岳光, 王斌, 张超良, 陈绍江. 禾谷镰刀菌引起玉米青枯病的抗性基因遗传分析. *作物学报*, 2002, 28(3): 389 – 392.
Yang D E, Zhang C L, Chen C X, Wang Y G, Wang B, Zhang C L, Chen S J. Genetic analysis of gene resistance to pathogen *Fusarium graminearum* in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(3): 389 – 392. (in Chinese)
- [19] 柏贵华, 肖庆璞, 梅籍芳. 六个小麦品种抗赤霉病性的遗传表现. *上海农业学报*, 1989, 4(4): 17 – 23.
Bai G H, Xiao Q P, Mei J F. Studies on the inheritance of scab resistance in six wheat varieties. *Acta Agriculturae Shanghai*, 4(4): 17 – 23. (in Chinese)
- [20] Xu D H, Juan H F, Nohda M, Ban T. QTLs mapping of type I and type II resistance to FHB in wheat. In: *National Fusarium Head Blight Forum Proceedings*, Cincinnati, 2001: 40 – 42.
- [21] 余毓君. 小麦品种苏麦 3 号抗赤霉病性及产量因素的单体分析. *华中农学院学报*, 1982, 12(7): 70 – 77.
Yu Y J. Monosomic analysis for scab resistance and yield components in the wheat cultivar Sumai3. *Journal of Huazhong Agricultural College*, 1982, 12(7): 70 – 77. (in Chinese)
- [22] 廖玉才, 余毓君. 小麦地方品种望水白的抗赤霉病性的遗传分析. *华中农学院学报*, 1985, 2(2): 6 – 14.
Liao Y C, Yu Y J. Genetic analysis of scab resistance in local cultivar Wangshuibai. *Journal of Huazhong Agricultural College*, 1985, 2(2): 6 – 14. (in Chinese)

(责任编辑 王红艳)