

扬麦 13 抗赤霉病品系的分子标记辅助选育

陆成彬^{1,2}, 程顺和², 吴荣林², 胡云花², 范金平², 王朝顺², 张伯桥²

(1. 扬州大学农学院, 江苏扬州 225009; 2. 江苏里下河地区农业科学研究所, 江苏扬州 225007)

摘要: 通过分子标记辅助选择技术和回交育种方法, 以苏麦 3 号为抗赤霉病基因 *Fhb1* 和 *Fhb2* 的供体亲本, 以弱筋感病品种扬麦 13 为受体和轮回亲本, 对扬麦 13 进行赤霉病抗性改良。利用抗性基因紧密连锁的 SSR 标记筛选和田间赤霉病抗性鉴定, 获得 8 个农艺性状似轮回亲本且含有目标基因的品系。通过分子标记对其进行遗传背景分析, 获得 3 个与轮回亲本基本相同的品系。对这 3 个品系和扬麦 13 进行赤霉病接种鉴定和主要品质指标检测与比较, 最终培育出携带赤霉病抗性基因且保持轮回亲本优良农艺性状及弱筋品质的品系 R 扬麦 13-2、R 扬麦 13-7 和 R 扬麦 13-8, 赤霉病病小穗率降低了 78.82%~84.58%, 产量提高了 17.24%~26.72%, 完全可以替代当前生产上高感赤霉病的扬麦 13 品种进行推广应用。这表明利用与抗性基因紧密连锁的分子标记辅助育种是一种有效的途径, 可以实现小麦赤霉病抗性改良的目标。

关键词: 小麦; 赤霉病; 标记辅助选择; 抗性育种

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2010)06-1058-07

Breeding the Lines with Resistance to Fusarium Head Blight of Wheat Cultivar Yangmai 13 by Molecular Marker Assisted Selection

LU Cheng-bin^{1,2}, CHENG Shun-he², WU Rong-lin², HU Yun-hua²,
FAN Jin-ping², WANG Chao-shun², ZHANG Bo-qiao²

(1. Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2. Lixiahe Regional Agric Sci Res Inst of Jiangsu, Yangzhou 225007, China)

Abstract: Molecular marker-assisted method combined with backcrossing was used to improve the disease resistance of Yangmai 13 to *Fusarium* head blight (FHB) and increase its production and profits. Using the resistant cultivar Sumai 3 as the donor parent of FHB resistance gene *Fhb1* and *Fhb2*, and Yangmai 13 serve as the receptor and the recurrent parent, which was planted largest in the middle and lower reaches of the Yangtze River with weak gluten character and poor resistance to FHB, we successfully characterized eight lines with agronomic traits resemble to Yangmai 13 by using SSR markers linked to resistance genes. Finally, three lines with genetic background consistence with the recurrent parent were identified by genetic molecular markers, which were used for further tests of pathogen inoculation and main quality traits. The three lines developed through this method, were named as R Yangmai 13-2, R Yangmai 13-7 and R Yangmai 13-8, carrying *Fhb1*, *Fhb2*, good agronomic traits and soft quality. The disease incidence of them decreased by 78.82%~84.58% and wheat yield improved by 17.24%~26.72%, respectively compared to Yangmai 13, and could replace the susceptible FHB Yangmai 13 for large plantation. This study demonstrates that molecular marker-assisted selection with molecular markers tightly link to the major resistance genes offers opportunities for transferring FHB resistance in wheat breeding.

* 收稿日期: 2010-06-17 修回日期: 2010-08-10

基金项目: 国家转基因生物新品种培育重大专项(2008ZX08002-001); 国家“973 计划”项目(2009CB118300)。

作者简介: 陆成彬(1974—), 男, 博士研究生, 副研究员, 主要从事小麦育种与品种推广研究。E-mail: lucb123@126.com

通讯作者: 程顺和(1939—), 男, 研究员, 博士生导师, 中国工程院院士, 主要从事小麦育种研究。E-mail: wheat@wheat.org.cn。

Key words: Wheat; Fusarium head blight; Marker-assisted selection; Resistance breeding

小麦赤霉病 (*Fusarium head blight*) 是世界范围灾害性病害^[1-3], 也是长江中下游麦区的重要病害。小麦在不同生育期内均可感染赤霉病, 可导致产量降低、籽粒品质变劣, 被该病菌感染的籽粒含有大量的毒素, 食用后影响人畜健康^[3-4]。培育和种植抗病品种是防治小麦赤霉病发生的最经济有效措施^[5-7]。小麦赤霉病抗性是数量性状遗传, 由于抗性遗传基础的复杂性、抗源的局限性以及抗性鉴定方法的多样性且易受环境影响等因素, 小麦抗赤霉病育种在半个多世纪以来未能取得重大突破^[8]。采用传统常规育种方法育成的大面积推广品种, 其赤霉病抗性仍未能达到或超过中等抗性水平。利用分子标记技术能有效克服基因型鉴定的困难, 有助于赤霉病抗性的表形鉴定, 提高回交育种效率。据报道, 中国的小麦抗赤霉病品种苏麦 3 号的 3BS 染色体 SSR 标记 *Xgwm533* 与 *Xgwm493* 之间存在 1 个抗赤霉病基因 *Fhb1*^[9-11], 也是国际上公认的效应最大的 QTL。6BS 染色体 SSR 标记 *Xgwm133* 与 *Xgwm644* 之间存在另 1 个抗赤霉病基因 *Fhb2*^[12]。

扬麦 13 是长江中下游麦区种植面积最大的弱筋小麦品种, 国家弱筋小麦产业带建设的主体品种, 连续四年被农业部列为农业主导品种。近年来, 由于其赤霉病发生较重, 影响了其增产增效潜力和推广速度。为了改良扬麦 13 抗赤霉病相对较差的局面, 本研究选用苏麦 3 号为抗源, 通过连续多次回交与分子标记辅助选择, 将其 3BS 染色体上的抗赤霉病基因 *Fhb1* 转育到轮回亲本扬麦 13, 获得性状稳定的株系, 再结合 6BS 染色体的抗性基因 *Fhb2* 分子标记鉴定和遗传背景分析, 获得携带抗性基因 *Fhb1* 和 *Fhb2* 且保持着轮回亲本优良农艺性状和弱筋品质、在产量和抗性方面均有大幅提高的品系, 以替代当前生产上感赤霉病的扬麦 13 品种。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验采用的抗、感赤霉病品种材料均是普通小麦 (*Triticum aestivum*)。苏麦 3 号是 20 世纪 70 年代江苏省苏州地区农业科学研究所育成的高抗赤霉病品种, 表现为春性, 植株高 120 cm 左右, 穗纺锤型。扬麦 13 是江苏里下河地区农业科

学研究所育成的小麦品种, 表现春性, 穗棍棒型, 籽粒红皮, 株高 85 cm 左右, 抗倒性强, 高抗白粉病, 大面积生产平均产量 6 750 kg · hm⁻² 以上, 但其赤霉病抗性较差, 表现感赤霉病。

1.2 试验方法

2006—2010 年在江苏里下河地区农业科学研究所万福试验基地和昆明夏繁试验站进行连续多代杂交回交与加代试验。比较试验以双亲为对照品种, 6 行小区, 行距 30 cm, 行长 200 cm。主要性状调查方法参照国家区域试验记载标准。

1.2.1 小麦赤霉病接种鉴定方法

试验材料种植于小麦赤霉病鉴定圃, 在小麦开花期, 用小穗单花滴注 (SFI) 的方法, 将江苏省农业科学院植保所提供的较强致病力赤霉病菌株的孢子液 10 μL (浓度为 100 个孢子 · μL⁻¹) 接种到始花期麦穗由上向下的第 5 小穗, 每个株系接种 6 个单穗, 并用弥雾装置定期喷水保持田间湿度, 在接种后 21 d 调查并计算病小穗率。病小穗率 = (发病小穗数 / 总小穗) × 100%, 计算每个株系的平均病小穗率。

1.2.2 SSR 分析

参照 Murray 等^[13] 报道的 CTAB 法进行 DNA 提取。SSR 引物序列参照 Röder 等^[14] 报道的染色体 3BS-*Xgwm493* (L: 5' TTCCATAAC-TAAAACCGCG3'; R: 5' GGAACATCATTTCTGGACTTTG 3'), *Xgwm533* (L: 5' AAG-GCGAATCAAACGGAATA 3'; R: 5' GTT-GCTTTAGGGGAAAAGCC 3') 以及 6BS-*Xgwm133* (L: 5' ATCTAAACAAGACGGCGGTG 3'; R: 5' ATCTGTGACAACCGGTGAGA 3'), *Xgwm644* (L: 5' GTGGGTCAAGCCAAGG 3'; R: 5' AGGAGTAGCGTGAGGGGC 3')。PCR 反应总体积为 25 μL, 反应混合液包含 5 pmol 两侧引物, 2.5 μL 10 × buffer, 37.5 nmol MgCl₂, 1.25 nmol dNTP, 1 U Taq 聚合酶和 40 ng 模板 DNA。反应程序为 94℃ 变性 3 min, 然后 35 个循环, 每个循环为 94℃ 30 s, 55℃ 45 s, 72℃ 40 s, 最后 72℃ 延伸 5 min。扩增产物在 8% 聚丙烯酰胺凝胶上电泳分离, 银染显色, 观察、照相并记录。

1.2.3 分子标记辅助选育过程

以感病品种扬麦 13 为受体亲本和轮回亲本,

苏麦3号为抗性基因供体亲本配制杂交组合, F₁与轮回亲本进行回交, 利用与抗性基因 *Fhb1* 紧密连锁的 SSR 标记 *Xgwm533* 和 *Xgwm493* 对回交分离群体进行目标基因辅助选择, 筛选出含有目标基因的单株, 再与轮回亲本回交, 分别建立 BC₃、BC₄、BC₅ 等世代自交分离群体, 应用分子标记辅助选择目标位点纯合的单株, 最后进行自交与抗性鉴定, 获得农艺性状稳定, 且含有目标基因的品系(图1)。本试验在每个分离世代都将 *Fhb1* 作为首选目标, 最后在 210 个 BC₃F₅、BC₄F₄、BC₅F₃ 群体中再用 6B 染色体上与抗性基因 *Fhb2* 紧密连锁的 SSR 标记 *Xgwm133* 和 *Xgwm644* 进行筛选, 并经田间农艺性状选择, 选择出 8 个含有 *Fhb1* 和 *Fhb2* 的品系, 命名为 R

扬麦13-1、-2...-8等。

1.2.4 遗传背景分析

在小麦每条染色体选 4~6 对 SSR 标记^[14], 分别位于染色体两臂的端部和近着丝粒部, 共 110 对作背景选择标记, 分析品系的遗传背景与轮回亲本间的相似程度。即计算株系中具有轮回亲本基因型的标记数量与背景分析的标记总数间的比值, 表示各株系与轮回亲本的相似程度, 比值越高表示相似程度越高。

1.2.5 品质测定的项目及方法

采用瑞典 Perten 公司 DA7200 近红外仪测定蛋白质含量、湿面筋含量、硬度、沉降值等品质指标。

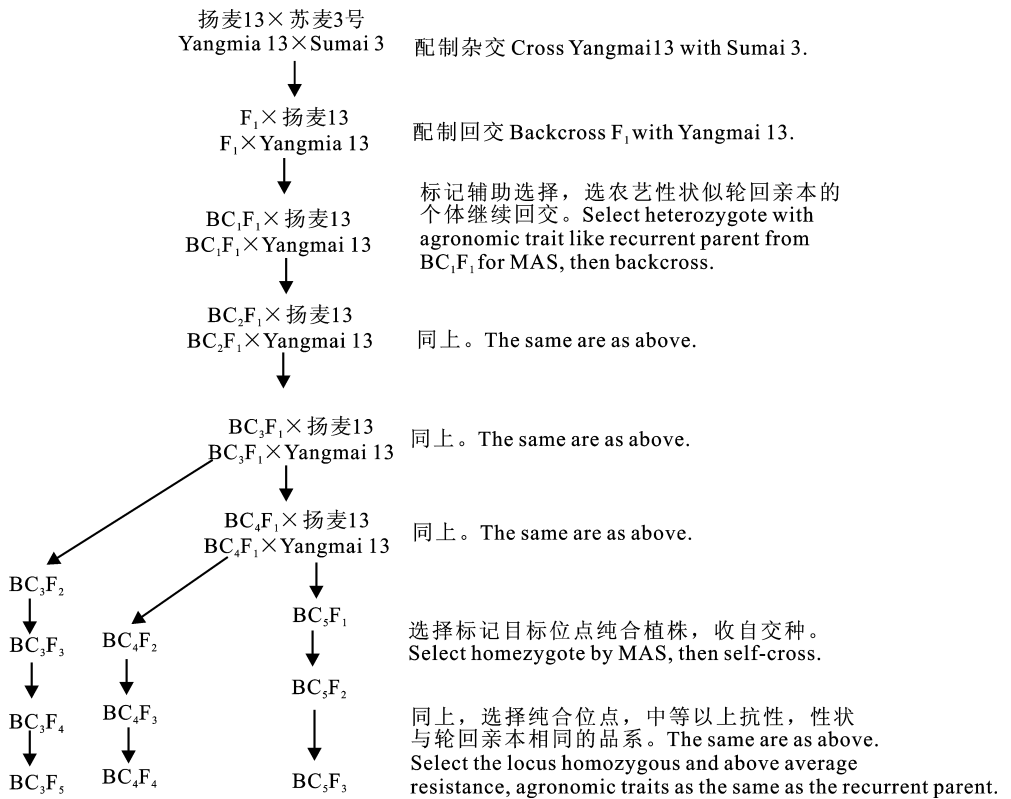


图1 扬麦13抗赤霉病品系分子标记辅助选育过程

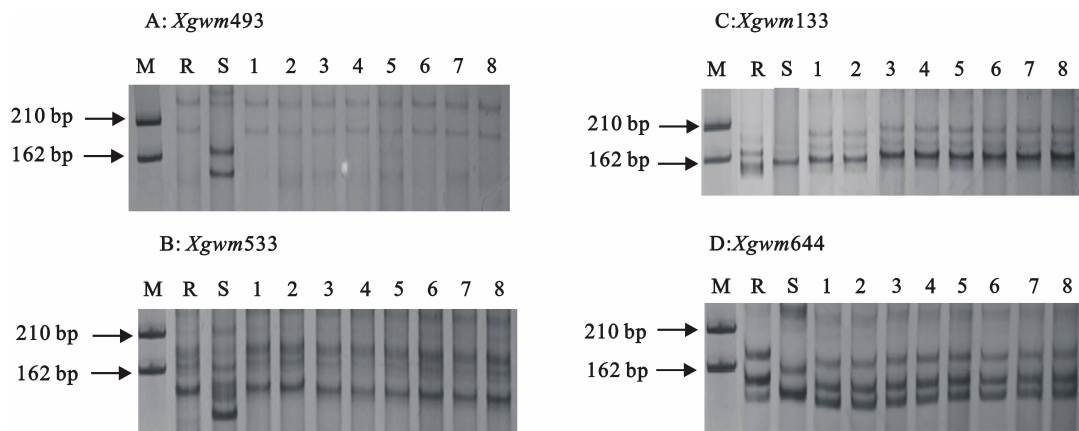
Fig. 1 Process of breeding the lines with Resistance to FHB of Yangmai 13 by MAS

2 结果与分析

2.1 抗赤霉病品系及亲本间的 SSR 分析

利用抗性基因 *Fhb1* 和 *Fhb2* 的紧密连锁分子标记 *Xgwm493*、*Xgwm533* 和 *Xgwm133*、*Xgwm644* 对基因供体亲本苏麦3号与受体亲本扬麦13以及抗病品系进行多态性分析, 结果如图2

所示。在各连锁标记的扩增图谱中均有 2~3 条特征带, 供体亲本和受体亲本之间均呈现良好的多态性, 表明上述标记可以应用于该组合群体后代基因型的辅助选择。在 8 个品系中均能有效地检测到与抗性亲本苏麦3号一样的扩增谱带, 表明抗性基因 *Fhb1* 和 *Fhb2* 均已成功转入轮回亲本扬麦13的背景中。



M: Marker; R: 苏麦 3 号; S: 扬麦 13; 泳道 1~8 分别为 R 扬麦 13-1, R 扬麦 13-2, R 扬麦 13-3, R 扬麦 13-4, R 扬麦 13-5, R 扬麦 13-6, R 扬麦 13-7, R 扬麦 13-8。

M: Marker; R: Sumai 3; S: Yangmai 13; Lane 1~8: R Yangmai 13-1, R Yangmai 13-2, R Yangmai 13-3, R Yangmai 13-4, R Yangmai 13-5, R Yangmai 13-6, R Yangmai 13-7, R Yangmai 13-8。

图 2 抗性基因连锁标记在抗、感亲本及抗病品系之间的多态性

Fig. 2 Polymorphism of the linkage marker for the resistance gene among the donor and the receptor and R-lines

2.2 抗赤霉病品系的遗传背景分析

利用分布于小麦 21 条染色体的 110 对 SSR 引物对 8 个品系进行遗传背景分析, 结果(表 1)表明, 所有被分析的改良品系与轮回亲本扬麦 13 的背景相似程度均达到 90% 以上, 其中第 2、7、8 号品系均仅有四个检测位点与轮回亲本有差异, 与之相似度均高达 96.36%, 分别将这 3 个品系

定名为 R 扬麦 13-2、R 扬麦 13-7 和 R 扬麦 13-8。其他几个品系与轮回亲本间差异主要分布于染色体 2D、3B、4A、5A、5B、6B, 其余染色体上遗传背景与轮回亲本均相同。这说明在进行分子标记辅助抗性育种时, 结合田间农艺性状鉴定和分子标记辅助背景选择可以大大提高回交育种的效率。

表 1 分子标记遗传背景分析结果

Table 1 Genetic background analysis by molecular marker

材料名称 Cultivar /Line	标记位点数 Total loci	差异位点数 Number of different loci	差异位点染色体分布 Distribution of different loci on chromosome	F 值 F value / %
扬麦 13 Yangmai 13	110	0	—	100.00
R 扬麦 13-1 R Yangmai 13-1	110	8	1D/2D/3B/4A/5B/6A/6B/7B	92.73
R 扬麦 13-2 R Yangmai 13-2	110	4	1A/1B/3B/6B	96.36
R 扬麦 13-3 R Yangmai 13-3	110	6	2D/3B/5B/6A/6B	94.55
R 扬麦 13-4 R Yangmai 13-4	110	8	1A/1B/2D/3B/4A/5A/6A/6B	92.73
R 扬麦 13-5 R Yangmai 13-5	110	7	1D/2B/2D/3B/4A/5B/6B	93.64
R 扬麦 13-6 R Yangmai 13-6	110	6	2D/3B/4A/5B/6A/6B	94.55
R 扬麦 13-7 R Yangmai 13-7	110	4	2B/5A/3B/6B	96.36
R 扬麦 13-8 R Yangmai 13-8	110	4	2B/5A/3B/6B	96.36

2.3 抗赤霉病品系的抗性鉴定

从表 2 可以看出, 抗性基因供体亲本苏麦 3 号仅在接种部位感染赤霉病, 其发病小穗率为 5.26%, 表现为高抗赤霉病(HR)。轮回亲本扬麦 13 对接种致病菌表现高度感染(S), 病菌向接种部位四周扩展, 其发病小穗率高达 67.46%。

携带 *Fhb1* 和 *Fhb2* 的 R 扬麦 13-2、R 扬麦 13-7 和 R 扬麦 13-8 发病小穗率为 10.40%~14.29%, 均明显低于轮回亲本扬麦 13, 但高于苏麦 3 号, 表现为抗赤霉病(R), 其病小穗率较轮回亲本降低了 78.82%~84.58%。因此, 3 个品系对赤霉病抗性都比轮回亲本扬麦 13 显著提高。

表2 抗病品系与亲本的赤霉病抗性鉴定结果

Table 2 FHB resistance of R-lines and parents

材料名称 Cultivar/Line	群体世代 Generation	病小穗数 Scabbed spikelet	总小穗数 Total spikelet	病小穗率 Percentage of scabbed spikelet / %	病小穗比轮回亲本降幅 Percentage of descent scabbed spikelet / %	抗性评价 R value
苏麦3号 Sumai 3	—	6	114	5.26	92.2	HR
扬麦13 Yangmai 13	—	85	126	67.46	0.00	S
R 扬麦13-2 R Yangmai 13-2	BC ₃ F ₅	15	127	11.81	82.49	R
R 扬麦13-7 R Yangmai 13-7	BC ₄ F ₄	13	125	10.40	84.58	R
R 扬麦13-8 R Yangmai 13-8	BC ₅ F ₃	18	126	14.29	78.82	R

2.4 抗赤霉病品系与轮回亲本的主要农艺性状比较

从表3可以看出,3个品系R扬麦13-2、R扬麦13-7和R扬麦13-8的千粒重和产量等方面均明显高于轮回亲本扬麦13。千粒重为41.2~41.7g,增幅为2.23%~3.47%。理论产量达503.96

~544.72 kg·667 m⁻²。株高、穗长、抽穗期、开花期、成熟期等农艺性状方面均保持轮回亲本扬麦13的优良特性。3个品系在赤霉病抗性方面均较轮回亲本明显增强,促进其粒重增加和籽粒产量大幅提高。因此,3个抗赤霉病品系在生产上可以替代扬麦13进行大面积推广应用。

表3 抗病品系与扬麦13的主要农艺性状比较

Table 3 The agricultural traits of R-lines and Yangmai 13

材料名称 Cultivar /Line	株高 Plant height /cm	穗长 Spike height/cm	抽穗期 Heading day (month/day)	开花期 Anthesis (month/day)	成熟期 Maturate (month/day)	千粒重 1000-grain weight /g	理论产量 Theoretic yield /(kg·667 m ⁻²)
扬麦13 Yangmai 13	85	11.3	4/20	4/25	6/3	40.3	429.84
R 扬麦13-2 R Yangmai 13-2	84	11.1	4/20	4/25	6/3	41.2	503.96
R 扬麦13-7 R Yangmai 13-7	85	11.5	4/20	4/25	6/3	41.7	544.72
R 扬麦13-8 R Yangmai 13-8	85	11.4	4/20	4/25	6/3	41.6	524.34

2.5 抗赤霉病品系与轮回亲本的主要品质性状比较

从表4可以看出,3个抗赤霉病品系的容重为793.7~801.4 g·L⁻¹,明显高于轮回亲本扬麦13的746.2 g·L⁻¹,这可能是因为扬麦13赤霉病发生较重,籽粒灌浆不充实,饱满度较差。扬

麦13蛋白质含量12.6%,较抗病品系的11.8%~12.0%略高。在湿面筋含量、沉降值、籽粒硬度等品质指标方面,抗病品系与轮回亲本扬麦13之间差异不明显,均达到国家弱筋小麦的品质标准。说明抗赤霉病品系保持着轮回亲本扬麦13的优良弱筋品质性状。

表4 抗病品系与扬麦13的主要品质性状比较

Table 4 Major quality traits of the R-lines and Yangmai 13

材料名称 Cultivar/Line	容重 Test weight /(g·L ⁻¹)	蛋白质含量 Protein content/%	湿面筋含量 Gluten content / %	沉降值 Sedimentation /mL	籽粒硬度 Hardness
扬麦13 Yangmai 13	746.2	12.6	18.7	18	32
R 扬麦13-2 R Yangmai 13-2	793.7	11.8	19.2	18	30
R 扬麦13-7 R Yangmai 13-7	801.4	12.0	18.6	19	32
R 扬麦13-8 R Yangmai 13-8	796.3	11.4	18.4	17	31

3 讨论

小麦赤霉病抗性鉴定及其发生和发展易受环

境影响,在后代的筛选上费时费工,制约着小麦赤霉病抗性的遗传改良进展^[4,8]。分子标记辅助选择技术以其准确、快速,且不受环境影响等特点,

能够在 DNA 水平对育种材料进行鉴定, 选留含有抗性基因 QTL 的材料。目前在水稻、小麦、棉花、玉米等作物均有利用分子标记辅助选择技术实现抗病性改良的报道。

近年来报道的与小麦赤霉病抗性相关分子标记很多, 包括 RFLP、RAPD、AFLP、SSR 等^[4]。国内外许多研究均表明, 苏麦 3 号的 3BS 染色体上具有抗小麦赤霉病主效 QTL, 并认为与其紧密连锁的分子标记有可能用于小麦的抗赤霉病辅助育种。周淼平等^[10]研究望水白和苏麦 3 号与感病品种 Alondra's 重组自交系群体时, 发现抗性亲本 3BS 染色体存在抗赤霉病主效 QTL, 认为其两侧 SSR 标记 *Xgwm493* 和 *Xgwm533* 可直接用于分子辅助育种。Zhou 等^[15]用 SSR 标记对抗性 QTL 作标记辅助选择后再结合表型选择, 从 Ning7840/IL89-7978 杂交组合的 F₆ 代中分离出了该 3BS-QTL 的近等基因系。余桂红等^[16]在研究太谷核不育/CIMMYT2 复交等组合时认为, 小麦抗赤霉病 QTL 紧密连锁的 SSR 标记 *Xbarc133*、*Xgwm493*、*Xgwm533* 在育种早代材料中辅助选择是有效的, 不同的育种世代具有最高选择效率的标记或标记组合不一样, 但三个标记在 F₃ 和 F₄ 的筛选中一起选择时抗性效率均较高。贾高峰等^[17]利用抗病品种望水白和苏麦 3 号分别与感病品种 Alondra's 杂交构建 DH 群体, 研究认为与贡献率较大、年度间表现稳定的 QTL 紧密连锁的分子标记 *Xgwm533-3B* 和 *Xgwm335-5B* 可以作为赤霉病抗性辅助选择。Buerstmayr 等^[18]对小麦 3BS 染色体赤霉病抗性 QTL 的作用进行了统计分析研究, 认为含有抗性 QTL 株系的赤霉病严重度平均降低了 50%~70%, 说明 3BS 染色体抗赤霉病 QTL 的抗性作用非常显著, 有利于分子标记辅助育种。Pumphrey 等^[19]应用育成的含有 *Fhb1* 基因的 19 对近等基因系研究, 赤霉病严重度平均降低了 23%, 病粒率降低了 27%, 但近等基因系间变异较大, 认为 *Fhb1* 出现并不能显著提高所有近等基因系的赤霉病抗性。该研究组的 Anderson 等^[20]后来成功证明该抗性 QTL 可以作为标记辅助选择工具。Miedaner 等^[21]认为 3B、5A、3A 上的三个抗性 QTL 同时进行分子标记辅助选择能够高效地提高以德国春小麦为背景的赤霉病抗性。Wilder 等^[22]研究认为在适应性、高产小麦育种中应用 3BS、5A 的主效 QTL 进行标记辅助选

择是快速提高赤霉病抗性水平的一种有效方法。Buerstmayr 等^[23]认为重复性较好的抗赤霉病 QTL 位于染色体 3BS(*Fhb1*)、5AS(Qfhs. ifa-5A)和 6BS(*Fhb2*), 但仅 *Fhb1* 适宜作为诊断标记应用于 MAS 育种目标。然而, 上述报道主要是利用苏麦 3 号或其衍生系与国外品种进行的研究, 大多数只是检测分离出含有 *Fhb1* 基因标记的株系, 是对分子标记辅助选择技术进行的研究, 而没有进一步深入研究其后代的遗传背景及其赤霉病抗性水平。

本研究经过系统的回交转育、分子标记辅助选择、田间抗性接种鉴定及分子标记遗传背景选择, 培育出了携带抗性基因 *Fhb1* 和 *Fhb2* 的 3 个品系, R 扬麦 13-2、R 扬麦 13-7 和 R 扬麦 13-8, 这些品系保持着轮回亲本优良农艺性状和内在品质特性, 赤霉病病小穗率降低了 78.82%~84.58%, 籽粒产量提高了 17.24%~26.72%。本试验选用的轮回亲本是中国种植面积最大的弱筋小麦品种扬麦 13, 抗性提高促使其产量大幅度提高, 实现了分子标记辅助育种和大规模品种赤霉病抗性改良的目标, 也体现了程顺和等^[5]提出的赤霉病抗性育种技术路线的科学性。因此, 应用苏麦 3 号抗性基因(*Fhb1*, *Fhb2*)紧密连锁的分子标记进行辅助选育赤霉病抗性品种是可行的, 对于提高小麦抗赤霉病的育种效率具有重要作用。但试验应用于背景检测的标记数量相对于小麦基因组的数量较少, 是否能有效地代表轮回亲本遗传背景还有待于进一步研究证实。抗赤霉病品系抗性与产量水平的稳定性还需继续跟踪与调查研究。

参考文献:

- [1] Miedaner T. Breeding wheat and rye for resistance to Fusarium disease [J]. *Plant Breeding*, 1997, 116: 201-220.
- [2] Dubin H L, Gilchrist L, Reeves A. Fusarium head scab: global status and prospects [M]. McNab, Eds. Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo, Mexico City, 1997
- [3] Bai G H, Shaner G E. Scab of wheat; prospects for control [J]. *Plant Disease*, 1994, 78: 760-766.
- [4] 陆维忠, 程顺和, 王裕中. 小麦赤霉病研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [5] 程顺和, 张勇, 张伯桥, 等. 小麦抗赤霉病育种 2 条技术路线的探讨 [J]. *扬州大学学报*, 2003, 24(1): 59-62.
- [6] McMullen M P, Jones R, Gallenberg G. Scab of wheat and barley: a re-emerging disease of devastating impact [J]. *Plant Disease*, 1997, 81: 1340-1348.
- [7] Gilbert J, Tekauz A. Review: recent developments in research

- on Fusarium head blight of wheat in Canada [J]. *Candia Journal of Plant Pathology*, 2000, 22: 1-8.
- [8] 陆成彬, 范金平, 吴荣林. 小麦抗赤霉病育种研究进展[J]. *扬州大学学报*, 2010, 31(1): 1-5.
- [9] Anderson J A, Stack R W, Liu S, *et al.* DNA markers for Fusarium head blight resistance QTLs in two wheat populations [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102: 1164-1168.
- [10] 周森平, 任丽娟, 张旭, 等. 3B染色体短臂小麦赤霉病抗性主效QTL的分析[J]. *遗传学报*, 2003, 30(6): 571-576.
- [11] Cuthbert P A, Somers D J, Thomas J, *et al.* Fine mapping Fhb1, a major gene controlling Fusarium head blight resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 1465-1472.
- [12] Cuthbert P A, Somers D J A, Brule-Babel. Mapping of *Fhb2* on chromosome 6BS: a gene controlling Fusarium head blight field resistance in bread wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114: 429-437.
- [13] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA [J]. *Nucleic Acids Research*, 1980, 8: 4321-4325.
- [14] Röder M S, Korzun V, Wendehake K, *et al.* A microsatellite map of wheat [J]. *Genetics*, 1998, 149: 2007-2023.
- [15] Zhou W C, Kolb F L, Bai G H, *et al.* Effect of individual Sumai 3 chromosomes on resistance to scab spread with spikes and deoxynivalenol accumulation within kernels in wheat [J]. *Hereditas*, 2002, 137: 81-89.
- [16] 余桂红, 任丽娟, 马鸿翔, 等. 分子标记在小麦抗赤霉病辅助育种中的应用[J]. *江苏农业学报*, 2006, 22(3): 189-191.
- [17] 贾高峰, 陈佩度, 秦根基, 等. 望水白和苏麦3号构建的DH群体赤霉病抗性比较[J]. *作物学报*, 2005, 31(9): 1179-1185.
- [18] Buerstmayr H, Lemmen M S, Hartl L, *et al.* Molecular mapping of QTLs for Fusarium head blight resistance in spring wheat. I. Resistance to fungal spread (Type II resistance) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 84-91.
- [19] Pumphrey M R, Bernardo, Anderson J A. Validating the Fhb1 QTL for Fusarium head blight resistance in near-isogenic wheat lines developed from breeding populations [J]. *Crop Science*, 2007, 47: 200-206.
- [20] Anderson J S, Chao, Liu S. Molecular breeding using a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat [J]. *Crop Science*, 2007, 47: S-112-119.
- [21] Miedaner T F, Wilde B, Steiner, *et al.* Stacking quantitative trait loci (QTL) for Fusarium head blight resistance from non-adapted sources in an European elite spring wheat background and assessing their effects on deoxynivalenol (DON) content and disease severity [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 562-569.
- [22] Wilde F V, Korzun E, Ebmeyer, *et al.* Comparison of phenotypic and marker-based selection for Fusarium head blight resistance and DON content in spring wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2007, 19: 357-370.
- [23] Buerstmayr, Ban H T, Anderson J A. QTL mapping and marker-assisted selection for Fusarium head blight resistance in wheat: a review [J]. *Plant Breeding*, 2009, 128: 1-26.

(上接第 1052 页)

- [9] Engvild K C. Mutagenesis of the model grass *Brachypodium distachyon* with sodium azide [C]. Risoe-R-1510 (EN). Report, 2005, Risoe National Laboratory, Roskilde, Denmark, 2005.
- [10] Hasterok R, Marasek A, Donnison I S, *et al.* Alignment of the genomes of *Brachypodium distachyon* and temperate cereals and grasses using bacterial artificial chromosome landing with fluorescence in situ hybridization [J]. *Genetics*, 2006, 173: 349-362.
- [11] Bablak P, Draper J, Davey M R, *et al.* Plant regeneration and micropropagation of *Brachypodium distachyon* [J]. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 1995, 42: 97-107.
- [12] Christiansen P, Andersen C H, Didion T, *et al.* A rapid and efficient transformation protocol for the grass *Brachypodium distachyon* [J]. *Plant Cell Reports*, 2005, 23: 751-758.
- [13] 叶兴国. 新模式植物短柄草模式特性研究进展[J]. *作物学报*, 2008, 34(6): 919-925.
- [14] Murashige T & Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures [J]. *Physiology Plant*, 1962, 15: 473-97.
- [15] 丁世萍, 严菊强, 季道藩. 糖类在植物组织培养中的效应 [J]. *植物学通报*, 1998, 15(6): 42-46.
- [16] Bohorova N E, Luna B, Briton R M, *et al.* Regeneration potential of tropical, and subtropical, midaltitude, and highland maize inbreds [J]. *Maydica*, 1995, 40: 275-281.
- [17] Carvalho C H S, Bohorova N, Bordanillo PN, *et al.* Type II callus production and plant regeneration in tropical maize genotypes [J]. *Plant Cell Reports*, 1997, 17: 73-76.
- [18] Chang Y, von Zitzewitz J, Hayes P M, *et al.* High frequency plant regeneration from immature embryos of an elite barley cultivar (*Hordeum vulgare* L. cv. Morex) [J]. *Plant Cell Reports*, 2003, 21: 733-738.