

基于高代回交分离群体的小麦抗赤霉病 QTL *Fhb4* 和 *Fhb5* 的遗传互作模式分析

许 峰, 闫素辉, 张从宇, 时侠清, 李文阳, 张子学

(安徽科技学院 农学院, 安徽 凤阳 233100)

摘要:为了明确 2 个小麦抗赤霉病侵入的主效 QTL *Fhb4* 和 *Fhb5* 的抗性遗传和互作模式, 采用土表法并结合扬花期喷洒孢子液接种, 以病小穗率(PDS)为鉴定指标, 对携带 *Fhb4* 和 *Fhb5* 的不同遗传背景的 BC₃F₁、BC₃F₂ 以及抗感对照进行了抗赤霉病侵入的表型鉴定和评价。结果表明, *Fhb4* 和 *Fhb5* 在温麦 6 号和周麦 22 这 2 个不同的遗传背景中, PDS 表现出杂合基因型和供体亲本望水白基因型的差异不显著, 而与轮回亲本基因型之间的差异达到显著水平, 抗感分离比经卡方检验符合 9:3:3:1 的分离比例, 其抗性遗传遵循 2 个独立的遗传因子控制的显性遗传模式; 同时, *Fhb4* 和 *Fhb5* 抗侵入性效应相当, 它们之间存在加性效应, 二者累加后的病小穗率显著低于单个 *Fhb4* 或 *Fhb5*。因此, 在育种实践中对这 2 个抗赤霉病显性基因的聚合利用将有助于提高育种材料的基础抗性。

关键词:小麦; 赤霉病; 抗病性; 回交; 病小穗率

中图分类号: S512.01; S435.12

文献标识码: A

文章编号: 1000-7091(2015)05-0030-06

doi: 10.7668/hbxb.2015.05.005

Resistance to *Fusarium* Head Blight in Wheat Genetic Model Analysis of Major Effect QTL *Fhb4* and *Fhb5*

XU Feng, YAN Su-hui, ZHANG Cong-yu, SHI Xia-qing, LI Wen-yang, ZHANG Zi-xue

(College of Agronomy, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China)

Abstract: For characterizing the genetics interactions between *Fhb4* and *Fhb5*, during the BC₃F₁ and BC₃F₂ generations, the wheat lines carried this two QTLs had been identified and evaluated for the resistance to wheat scab under surface of soil inoculation conditions combined with spraying spores compared to CK-R and CK-S, according to percentage of diseased spikelet. The results showed that there was no significant difference between heterozygous genotypes and donor parents in contrast to recurrent parents under Wenmai 6 and Zhoumai 22 genetic background, respectively. Furthermore, the resistance segregation was 9:3:3:1, so *Fhb4* and *Fhb5* were two independent of each other dominant Mendelian inheritance factor. Moreover, there was a notable additive effect between *Fhb4* and *Fhb5* when they were accumulated in individual plant, and presented similar resistance effect to penetration. Therefore, pyramiding *Fhb4* and *Fhb5* would improve the basal resistance to FHB in breeding practice.

Key words: Wheat; *Fusarium* head blight; Disease resistance; Backcross; Percentage of diseased spikelet

小麦赤霉病(Wheat scab)是由禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)引起的一种真菌性病害,多发生于扬花期温暖多雨地区,如我国长江中下游麦区、黄淮海麦区南部和东北春麦区,常常造成小麦产量重大损失和品质下降^[1]。自 2000 年以来,赤霉病在我国的流行频率和面积显著增加,仅 2012 年江苏省

扬州、淮安等地区赤霉病严重发生地区的产量损失就高达 301.5~1 877.3 kg/hm²,严重威胁小麦的安全生产^[2]。

小麦对赤霉病抗性表现为多基因控制的数量性状^[3]。Mesterhazy^[4]将赤霉病抗性归纳为主动抗性和被动抗性两类,主动抗性包括 5 种类型:抗侵染

收稿日期:2015-04-05

基金项目:安徽科技学院重点学科项目(AKZDXK2015A03);安徽省教育厅自然科学重点项目(KJ2015A221)

作者简介:许 峰(1982-),男,安徽滁州人,讲师,博士,主要从事小麦分子育种研究。

通讯作者:张子学(1956-),男,安徽砀山人,教授,主要从事农作物种质资源保护研究。

(type I)、抗扩展 (type II)、低籽粒病粒率 (type III)、耐病即产量损失轻 (type IV)、降解毒素或抑制毒素积累 (type V); 被动抗性包括 4 种类型: 植株高度、有芒无芒、穗密度稀疏程度、花期早晚。基于不同类型的遗传作图技术, 已经在苏麦 3 号、望水白、Frontana、Sincron 等多个抗病小麦种质中定位到超过 200 个 QTL^[5-7]。来自于江苏溧阳的地方品种望水白高抗赤霉病, 是抗病育种实践中的一个优良抗源^[8]。Lin 等^[9-10] 构建了望水白 × 南大 2419 重组自交系群体, 检测到 2 个 type II 抗性主效 QTL 存在于 3B、6B 染色体上, 2 个 type I 抗性主效 QTL 定位在 4B、5A 染色体上; 并且它们与 type III 抗性存在较高相关性^[11]。而在望水白 × Seri 82 重组自交系群体中, 除了位于 3BS 上的 QTL 效应很高外, 其 2DL 上也存在一个降低病害严重度的位点^[12]。Yu 等^[13] 在望水白 × Wheaton 群体的 type I 抗性定位中, 检测到 3AS、3BS、4B、5AS 和 5DL 染色体上有 5 个 QTL; 在 type II 抗性定位中, 检测到 1A、3BS、3DL、5AS、5DL 和 7AL 等染色体上存在 7 个 QTL。Jia 等^[14] 利用望水白 × Alondra DH 群体检测到 2D、3BS、4B、5B 和 7A 染色体上存在 5 个主效 QTLs 能够显著降低病害严重度。Xue 等^[15-16] 利用绵阳 99-323 和 PH691 背景的近等基因系重组体进一步将 4B 和 5A 染色体上抗侵入的主效 QTL 精确定位在 4BL5-0.86-1.00 deletion bin 的 Xhbg226 ~ Xgwm149 区间和 5AS1-0.75 deletion bin 的 Xgwm304 ~ Xgwm415 区间, 分别命名为 *Fhb4* 和 *Fhb5*。

虽然在不同小麦材料中定位到大量与赤霉病抗性相关的 QTL, 但是对于单个 QTL 或 QTL 组合的抗性遗传分析较少, 导致这些 QTL 在生产中利用率不高, 阻碍了抗病育种水平的进一步提升。因此, 为了明确 *Fhb4* 和 *Fhb5* 的抗性遗传及互作模式, 构建了温麦 6 号和周麦 22 这 2 个不同感病背景的高代回交分离群体, 在一致的遗传背景中分析其抗侵入能力, 明确其抗性遗传特性和互作模式, 为抗赤霉病育种提供支持依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

用于遗传分析的亲本材料包括望水白、温麦 6 号和周麦 22, 其中望水白为高抗赤霉病, 作为供体亲本, 具备良好的抗侵入能力; 温麦 6 号和周麦 22 为轮回亲本, 曾经在生产中大面积使用的生产品种, 高感赤霉病, 用于构建高代回交群体。

1.2 病原菌培养和接种

所用菌种为禾谷镰刀菌强致病力菌株 F₄、F₁₅、F₁₇ 和 F₃₄, 由南京农业大学应用基因组实验室提供。选择颗粒饱满的玉米籽粒用蒸馏水洗净后浸泡过夜, 然后放入灭菌锅内 121 ℃ 60 min 灭菌。将低温保存的 4 种菌株活化后, 在马铃薯琼脂 (PDA) 培养基上培养, 菌落长出后将其等比例接种于灭菌后的玉米粒上, 搅拌均匀, 25 ~ 28 ℃ 下避光恒温培养 7 ~ 10 d, 待菌丝布满后, 4 ℃ 保存供接种用; 取少量菌丝放于绿豆汤培养基中, 25 ℃ 下避光恒温振荡培养 7 ~ 10 d, 孢子浓度达到要求时, 用纱布滤去菌丝, 调整浓度将 4 种菌株的孢子等比例混合, 混合孢子液中含有约 10⁵ 个/mL 分生孢子。小麦扬花前 14 d, 在田间均匀撒播染病玉米粒, 7 d 后重复 1 次, 并给予及时灌溉, 保持田间有足够湿度。扬花期间, 喷洒孢子悬浮液, 隔日喷 1 次, 每次 15 L, 连续喷 5 次。

1.3 田间抗性鉴定和评价

所有参与田间抗性鉴定的材料于 2013 年 11 月 10 日种植在安徽凤阳的安徽科技学院种植场, 2014 年 4 月上旬接种病原菌, 5 月中旬以后进行抗病性调查。将携带 *Fhb4* 和 *Fhb5* 的分离群体植株按单株种植, 行宽 1.5 m, 行距 25 cm, 每行播种 15 粒; 其他材料种成株行, 每行播种 40 粒。待小麦出苗后至三叶一心期挂牌取样, 分析 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间的基因型。成株期后每个单株的单穗挂牌记录扬花时间, 以 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间纯合型株系 CK-R/CK-S 和轮回亲本作为抗、感对照, 开花后 14 d 调查病小穗率作为衡量抗侵入性的指标。单株调查 5 ~ 8 穗, 株系调查 30

表 1 标记辅助选择的 QTL 及其标记
Tab. 1 QTLs and the markers used in MAS

目标 QTL Target QTL	选用的标记 Selected markers	区间 Interval	长度/cM Length	抗性类型 Resistance types
<i>Fhb4</i>	Xgwm149	Xgwm513 ~ Xmag5185 ~ Xgwm149	2.1	抗侵入 Type I
	Xgwm513			
	Xmag5185			
<i>Fhb5</i>	Xbarc56	Xbarc56 ~ Xbarc180 ~ Xbarc360	6.8	抗侵入 Type I
	Xbarc117			
	Xbarc180			
	Xbarc360			

穗,如果病害在穗轴上出现扩展则放弃调查该穗。

1.4 DNA 的提取及 PCR 反应

DNA 提取方法参照文献[17]。

PCR 反应基本程序参照文献[18];QTL 区间及标记信息参考文献[9-10]和[15-16](表1)。

1.5 统计分析

所有试验数据由 Excel 2013 和 SPSS 16.0 完成,差异性分析采用 Duncan's test 多重比较进行,其他数值均由 Excel 2013 进行统计计算。

2 结果与分析

2.1 遗传材料的选育

以望水白为供体亲本,温麦 6 号和周麦 22 为轮回亲本构建包含 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间的高代回交群体。采用与 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间紧密连锁的分子标记

鉴定每个世代的基因型,再通过田间自然生长和温室加代培养获得 BC₂F₃、BC₃F₁ 和 BC₃F₂ 这 3 个世代的株系或分离群体(图 1,2 所示)。

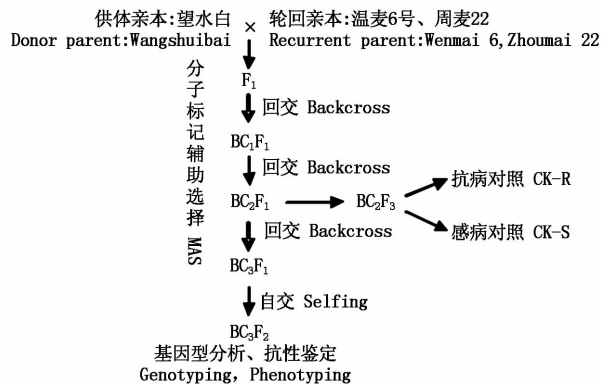
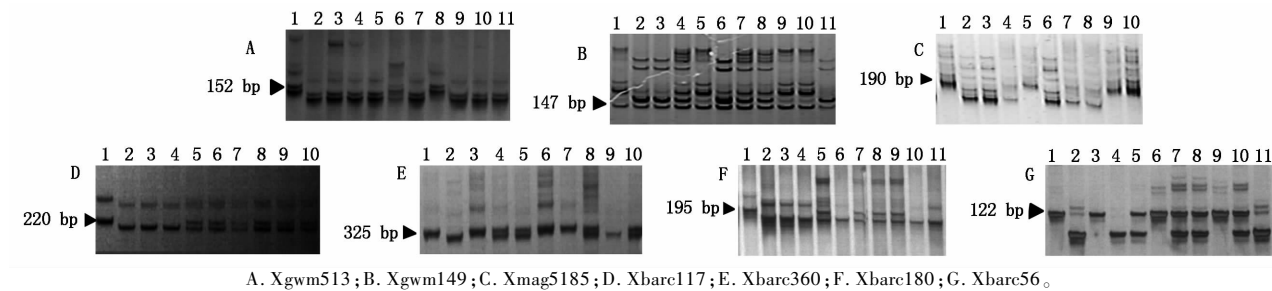


图 1 遗传材料选育流程图

Fig. 1 Flow chart of genetic material for breeding



A. Xgwm513; B. Xgwm149; C. Xmag5185; D. Xbare117; E. Xbare360; F. Xbare180; G. Xbare56。

1. 望水白;2. 温麦 6 号;3. 周麦 22;4~最后. BC₃F₂ 单株基因型。箭头所指为多态位点的片段大小。

1. Wangshuibai;2. Wenmai 6;3. Zhoumai 22;4 - end. Individual plants of BC₃F₂. Arrow indicate fragment size at polymorphic position.

图 2 温麦 6 号背景下 *Fhb4* 和 *Fhb5* 位点基因型鉴定

Fig. 2 Genotypes at *Fhb4* and *Fhb5* in Wenmai 6 background

2.2 以温麦 6 号为背景的抗性鉴定分析

对 BC₃F₁ 世代进行基因型分析,从 90 个单株中筛选得到 22 株 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间均为杂合基因型(4B4b/5A5a)、18 株 *Fhb4* 区间为杂合基因型(4B4b/5a5a)和 23 株 *Fhb5* 区间为杂合基因型(4b4b/5A5a)的单株,对它们进行抗侵入表型鉴定,结果显示,2 个 QTL 区间均为杂合基因型(4B4b/

5A5a)单株的病小穗率与抗病对照(CK-R)差异不显著,而与感病对照(CK-S)和轮回亲本(Wenmai 6)差异显著($\alpha = 0.05$)(表 2)。同时利用一个 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间为杂合基因型的 BC₃F₁ 单株的自交后代,分析了 195 个单株的基因型,去除 16 株在 QTL 区间发生重组的单株,对剩下的 179 株进行了抗性鉴定。分析结果表明,当 QTL 区间为望水白(4B4B/5A5A)

表 2 温麦 6 号背景 BC₃F₁ 的病小穗率

Tab. 2 The PDS of BC₃F₁ at *Fhb4* and *Fhb5* in Wenmai 6 background

<i>Fhb4</i> 和 <i>Fhb5</i> 位点基因型 Genotypes at <i>Fhb4</i> and <i>Fhb5</i>	病小穗率/% PDS	标准差 SD	差异显著性 ($\alpha = 0.05$) Significance of difference ($\alpha = 0.05$)
抗病对照 (CK-R) (4B4B/5A5A)	9.3	4.1	a
BC ₃ F ₁ (22 株) (4B4b/5A5a)	8.8	4.5	a
BC ₃ F ₁ (18 株) (4B4b/5a5a)	30.1	4.2	b
BC ₃ F ₁ (23 株) (4b4b/5A5a)	31.8	3.9	b
BC ₃ F ₁ (27 株) (4b4b/5a5a)	61.1	4.7	c
感病对照 (CK-S) (4b4b/5a5a)	56.1	5.8	c
温麦 6 号 Wenmai 6	53.7	5.5	c

注:4B/5A 代表来自供体亲本的位点,4b/5a 代表来自轮回亲本的位点;不同字母代表在 Duncan test 中 $\alpha = 0.05$ 水平上差异显著。表 3~5 同。

Note:4B/5A represent donor loci,4b/5a represent recurrent loci;Different characters represent significantly different at $\alpha = 0.05$ according to Dunnett's test. The same as Tab. 3-5.

和杂合基因型 (4B4b/5A5a) 时, 与轮回亲本基因型 (4b4b/5a5a) 和感病对照之间的抗侵入能力差异显著 ($\alpha = 0.05$) (表 3), 而与抗病对照之间差异不显著, 且抗感分离符合 9:3:3:1 ($\chi^2 = 1.767$) 的分离比例, 这说明 *Fhb4* 和 *Fhb5* 在温麦 6 号背景中的抗性遗传遵循 2 个独立的孟德尔因子的显性遗传模式。

表 3 温麦 6 号背景 BC₃F₂ 分离群体的基因型和表型

Tab. 3 The PDS of heterozygous genotypes at <i>Fhb4</i> and <i>Fhb5</i> in Wenmai 6 background						
类型 Types	单株数 No. of plants	<i>Fhb4</i>	<i>Fhb5</i>	病小穗率/% PDS	标准差 SD	差异显著性 ($\alpha = 0.05$) Significance of difference ($\alpha = 0.05$)
感病对照 CK-S		4b4b	5a5a	55.6	6.1	a
轮回亲本 Recurrent parent		4b4b	5a5a	52.1	5.8	a
1	15	4b4b	5a5a	48.7	5.6	a
2	8	4b4b	5A5A	27.0	4.5	b
3	27	4b4b	5A5a	26.5	4.7	b
4	20	4B4b	5a5a	25.2	5.0	b
5	10	4B4B	5a5a	28.3	5.1	b
6	6	4B4B	5A5A	9.0	2.6	c
7	20	4B4B	5A5a	9.5	3.3	c
8	26	4B4b	5A5A	9.3	3.1	c
9	47	4B4b	5A5a	9.1	3.1	c
抗病对照 CK-R		4B4B	5A5A	8.8	4.3	c

2.3 以周麦 22 为背景的抗性鉴定分析

对 BC₃F₁ 进行基因型分析, 从 86 个单株中筛选得到 21 个 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间为杂合基因型 (4B4b/5A5a)、19 株 *Fhb4* 区间为杂合基因型 (4B4b/5a5a) 和 20 株 *Fhb5* 区间为杂合基因型 (4b4b/5A5a) 的单株, 对它们进行表型鉴定, 结果显示 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间杂合基因型 (4B4b/5A5a) 单株的病小穗率与抗病对照 (CK-R) 差异不显著, 而与感病对照 (CK-S) 和轮回亲本 (周麦 22) 差异显著 ($\alpha = 0.05$), 同时携带 *Fhb4* 和 *Fhb5* (4B4_/5A5_) 单株的病小穗率显著低于单个 *Fhb4* (4B4_/5a5a) 或 *Fhb5* (4b4b/5A5_) 的植株 (表 4)。利用了一个 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区间为杂合基因型的 BC₃F₁ 单株的自交后代, 分析其 214 个单株的基因型, 去除 21 个在 QTL 区间发生重组的单株, 对剩下的 193 株进行了抗侵入性鉴定。结果表明,

同时, 携带 *Fhb4* 和 *Fhb5* 的单株, 不论位点是纯合 (4B4B/5A5A) 还是杂合 (4B4b/5A5a) 基因型, 其病小穗率都显著低于携带单个 *Fhb4* (4B4_/5a5a) 和 *Fhb5* (4b4b/5A5_) 的单株, 表明这 2 个 QTL 之间存在明显的加性效应。

当单株的 *Fhb4* 和 *Fhb5* 区段为望水白 (4B4B/5A5A) 和杂合基因型 (4B4b/5A5a) 时, 病小穗率与抗病对照 (CK-R) 没有明显差异, 显著低于只携带 *Fhb4* (4B4_/5a5a) 或 *Fhb5* (4b4b/5A5_) 的单株, 与轮回亲本基因型和感病对照之间的抗侵入能力差异也达到显著水平; 不论 QTL 位点是杂合基因型 (4B4b/5a5a 和 4b4b/5A5a), 还是纯合基因型 (4B4B/5a5a 和 4b4b/5A5A), 单个 *Fhb4* 或 *Fhb5* 植株的病小穗率都显著高于同时携带 *Fhb4* 和 *Fhb5* 的单株 (表 5); 各单株的抗侵入表型与基因型一致, 卡方测验显示其分离比例符合 9:3:3:1 ($\chi^2 = 0.501$) 的抗感分离比。因此, *Fhb4* 和 *Fhb5* 在周麦 22 背景中依然遵循 2 个独立的孟德尔因子的显性遗传模式, 它们之间存在明显的加性效应。

表 4 周麦 22 背景 BC₃F₁ 的病小穗率

Tab. 4 The PDS of BC ₃ F ₁ at <i>Fhb4</i> and <i>Fhb5</i> in Zhoumai 22 background			
<i>Fhb4</i> 和 <i>Fhb5</i> 位点基因型 Genotypes at <i>Fhb4</i> and <i>Fhb5</i>	病小穗率/% PDS	标准差 SD	差异显著性 ($\alpha = 0.05$) Significance of difference ($\alpha = 0.05$)
抗病对照 (CK-R) (4B4B/5A5A)	11.2	3.9	a
BC ₃ F ₁ (21 株) (4B4b/5A5a)	9.9	4.2	a
BC ₃ F ₁ (19 株) (4B4b/5a5a)	27.4	5.8	b
BC ₃ F ₁ (20 株) (4b4b/5A5a)	29.1	4.1	b
BC ₃ F ₁ (26 株) (4b4b/5a5a)	52.6	5.5	c
感病对照 (CK-S) (4b4b/5a5a)	47.9	5.1	c
轮回亲本 Recurrent parent	50.2	4.9	c

表 5 周麦 22 背景 BC₃F₂ 分离群体的基因型和表型
Tab.5 The PDS of heterozygous genotypes at *Fhb4* and *Fhb5* in Zhoumai 22 background

类型 Types	单株数 No. of plants	<i>Fhb4</i>	<i>Fhb5</i>	病小穗率/% PDS	标准差 SD	差异显著性 (α = 0.05) Significance of difference (α = 0.05)
感病对照 CK-S		4b4b	5a5a	60.7	8.2	a
轮回亲本 Recurrent parent		4b4b	5a5a	58.5	6.1	a
1	6	4b4b	5a5a	59.8	5.4	a
2	9	4b4b	5A5A	34.1	5.8	b
3	21	4b4b	5A5a	32.1	7.9	b
4	29	4B4b	5a5a	34.4	4.5	b
5	6	4B4B	5a5a	33.7	5.1	b
6	10	4B4B	5A5A	9.9	3.0	c
7	23	4B4B	5A5a	9.4	3.4	c
8	28	4B4b	5A5A	10.5	5.4	c
9	61	4B4b	5A5a	10.5	5.5	c
抗病对照 CK-R		4B4B	5A5A	9.5	6.1	c

3 讨论

我国育种工作者对国内外的小麦种质资源开展赤霉病抗性的长期鉴定工作,至今未发现免疫品种,仅有苏麦 3 号、望水白、翻山小麦、Frontana 等少数几份材料具备良好的田间抗性^[19]。特别是以苏麦 3 号为亲本,选育出多达 120 个中抗品种,以致现有的抗病品种与其大多存在亲缘关系,造成抗病育种的遗传背景狭窄,而且利用这些育成品系作为抗源所选育的生产品种,其抗性水平大多低于亲本材料,使小麦赤霉病抗性改良难以达到生产需要;尤其在黄淮海南部麦区,尚无符合大面积生产要求的抗病小麦品种^[20-21]。现阶段的抗赤霉病育种策略,通常采用丰产性较好、发病程度较轻的双亲材料进行组配,尽量避免使用高感种质作亲本,在杂交后代中筛选抗病性和农艺性状都表现良好的品系,如扬麦 18、宁麦 9、华麦 6 号等生产品种都是通过该途径获得的^[22-24]。然而,大田生产上有很多丰产性优良的品系,特别是来自黄淮海麦区的小麦品种大多表现为高感赤霉病^[25],如本研究中使用的温麦 6 号和周麦 22 具备较好的丰产性和配合力,但抗性差,因此无法作为直接亲本材料进行抗病选育,造成生产上能够利用的优良亲本材料不够丰富,限制了抗赤霉病育种的进一步发展。望水白是一个农家品种,与苏麦 3 号分属不同的抗源,因此可能携带了与之不同的抗性基因^[8],但自身农艺性状较差,不能直接用作亲本进行抗病品种选育。基于 QTL 作图技术,已经在望水白的 2D、3BS、4BL、5AS、5B、6B 和 7A 等染色体定位到与抗性有关的 QTL^[5-6],对它们展开遗传分析将有助于育种上的进一步利用。

通过对高代回交分离群体的表型验证,来自望

水白的 *Fhb4* 和 *Fhb5* 的抗性遗传表现为加性效应,这与早期研究认为小麦对赤霉病抗性遗传符合加性-显性模型、抗性以加性效应为主、遗传力较高等结果相符^[20]。虽然 *Fhb4* 和 *Fhb5* 是数量性状基因,但仍然可以采用类似对质量性状基因评价方式进行遗传分析,即在多次回交后遗传背景相对一致的情况下,能够更为精确的分析其田间抗性水平^[26]。应用标记辅助选择策略,在杂交 F₁ 和 F₂ 不进行抗性鉴定的前提下,选择表现为供体亲本基因型的单株自交,只需要在 F₃ 及以后的世代进行抗性评价和丰产性筛选即可达到预定目标。值得注意的是,考虑到抗源本身农艺性状不佳,需要通过多轮回交改善农艺性状,尽可能降低供体亲本所占的遗传比例,因而当抗性获得明显提升的同时,高代回交材料保留了原有品种的大多数优良特性。然后再从这些回交材料中选择合适的亲本进行配组,经过多次杂交回交后再进行抗性鉴定和丰产性的筛选,更易于选择到符合要求的抗病丰产品系。

参考文献:

[1] 陆维忠,程顺和,王裕中. 小麦赤霉病研究[M]. 北京: 科学出版社,2001:58-59.
[2] 程顺和,张 勇,别同德,等. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗传改良[J]. 江苏农业学报,2012,28(5):938-942.
[3] 马鸿翔,陆维忠. 中国小麦抗赤霉病育种研究进展[J]. 江苏农业学报,2010,26(1):197-203.
[4] Mesterhazy A. Types and components of resistance to *Fusarium* head blight of wheat[J]. Plant Breeding, 1995, 114:377-386.
[5] Buerstmayr H, Ban T, Anderson J. QTL mapping and marker-assisted selection for *Fusarium* head blight resist-

- ance in wheat; a review [J]. *Plant Breeding*, 2009, 128: 1 – 26.
- [6] Liu S Y, Hall M D, Griffey C A, *et al.* Meta-Analysis of QTL associated with *Fusarium* head blight resistance in wheat [J]. *Crop Science*, 2009, 49(6): 1955 – 1968.
- [7] Li T, Bai G, Wu S, *et al.* Quantitative trait loci for resistance to *Fusarium* head blight in a Chinese wheat landrace Haiyanzhong [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(8): 1497 – 1502.
- [8] 廖玉才, 余毓君. 小麦地方品种望水白抗赤霉病性的遗传分析 [J]. *华中农学院学报*, 1985, 4(2): 6 – 14.
- [9] Lin F, Kong Z X, Zhu H L, *et al.* Mapping QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in the Nanda 2419 × Wangshuibai population. I. Type II resistance [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1504 – 1511.
- [10] Lin F, Xue S L, Zhang Z Z, *et al.* Mapping QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in the Nanda 2419 × Wangshuibai population. II. Type I resistance [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(3): 528 – 535.
- [11] Li C J, Zhu H L, Zhang C Q, *et al.* Mapping QTLs associated with *Fusarium*-damaged kernels in the Nanda 2419 × Wangshuibai population [J]. *Euphytica*, 2008, 163(2): 185 – 191.
- [12] Mardi M, Buerstmayr H, Ghareyazie B, *et al.* QTL analysis of resistance to *Fusarium* head blight in wheat using a wangshuibai-derived population [J]. *Plant Breeding*, 2005, 124: 329 – 333.
- [13] Yu J B, Bai G H, Zhou W C, *et al.* Quantitative trait loci for *Fusarium* head blight resistance in a recombinant inbred population of Wangshuibai/Wheaton [J]. *Phytopathology*, 2008, 98(1): 87 – 94.
- [14] Jia G F, Chen P D, Qin G J, *et al.* QTLs for *Fusarium* head blight response in a wheat DH population of wangshuibai/alondra's [J]. *Euphytica*, 2005, 146(3): 183 – 191.
- [15] Xue S, Xu F, Tang M, *et al.* Precise mapping *Fhb5*, a major QTL conditioning resistance to *Fusarium* infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123(6): 1055 – 1063.
- [16] Xue S, Li G, Jia H, *et al.* Fine mapping *Fhb4*, a major QTL conditioning resistance to *Fusarium* infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(1): 147 – 156.
- [17] Ma Z Q, Sorrells M E. Genetic analysis of fertility restoration in wheat using restriction fragment length polymorphisms [J]. *Crop Science*, 1995, 35: 1137 – 1143.
- [18] Röder M S, Korzun V, Wendehake K, *et al.* A microsatellite map of wheat [J]. *Genetics*, 1998, 149(4): 2007 – 2023.
- [19] 全国小麦赤霉病研究协作组. 小麦品种资源抗赤霉病性鉴定研究 [J]. *作物品种资源*, 1984(4): 2 – 7.
- [20] 姚金保, 任丽娟, 张平平, 等. 小麦抗赤霉病的遗传分析 [J]. *麦类作物学报*, 2011, 31(2): 370 – 375.
- [21] 冷苏凤, 张爱香, 李 伟, 等. 江苏省小麦新品种(系)对赤霉病的抗性分析 [J]. *江苏农业科学*, 2010(6): 108 – 110.
- [22] 陆成彬, 张伯桥, 高德荣, 等. 抗赤霉病小麦新品种扬麦 18 的选育研究 [J]. *中国农学通报*, 2010, 26(10): 146 – 148.
- [23] 姜 朋, 陈小霖, 张平平, 等. 宁麦 9 号对其衍生品种的遗传贡献 [J]. *作物学报*, 2014, 40(5): 830 – 837.
- [24] 陈 春, 周凤明, 吕宏飞, 等. 高产 · 优质 · 多抗小麦新品种华麦 6 号的特征特性与高产栽培技术 [J]. *安徽农业科学*, 2014, 42(2): 371 – 373.
- [25] 吕 超, 姚 琴, 宋彦霞, 等. 偃展 1 号 × 内乡 188 群体抗小麦赤霉病 QTL 分析 [J]. *麦类作物学报*, 2014, 34(12): 1633 – 1638.
- [26] Xue S, Li G Q, Jia H Y, *et al.* Marker-assisted development and evaluation of near-isogenic lines for scab resistance QTLs of wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2010, 25(3): 397 – 405.