

# 小麦骨干亲本阿夫衍生系赤霉病抗性的关联分析

付必胜<sup>1</sup>, 付黎明<sup>1,2</sup>, 吴燕<sup>1</sup>, 张巧凤<sup>1</sup>, 吴小有<sup>1</sup>, 蔡瑾<sup>1</sup>, 吴纪中<sup>1</sup>, 蔡士宾<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>江苏省农业科学院种质资源与生物技术研究/国家农作物种质资源平台江苏子平台, 南京 210014; <sup>2</sup>南京农业大学农学院, 南京 210095)

**摘要:** 赤霉病是影响小麦产量和品质的重要病害, 发掘抗性遗传变异、培育抗病品种是防治小麦赤霉病最安全、经济的根本途径。本研究在 5 个环境中对阿夫及其 264 份衍生品种(系)进行了赤霉病抗扩展性鉴定, 利用分布于 19 条染色体上的 52 个标记进行遗传多样性分析、群体结构分析以及关联分析, 共检测到 19 个与赤霉病抗性相关的位点。其中, 分布在 2B、2D、3A、3B 和 5A 染色体上的 5 个位点能够在至少 5 个环境中的 2 个且在 5 年平均值中检测到。3B 上的赤霉病抗性位点 *Xgwm493* 与 *Fhb1* 连锁; 5A 上的赤霉病抗性位点 *Xbarc117* 与 *Fhb5* 紧密连锁。标记位点的等位变异表型效应值检测结果显示 11 个等位变异与赤霉病抗性关联, 其中 3 个等位变异具有减效效应, 减效效应值最大的是 *Xgwm493*-180; 7 个等位变异具有增效效应, 增效效应值最大的是 *Xbarc117*-225, 1 个等位变异为无效等位变异。同时发现材料的赤霉病病小穗数与其携带优异等位变异数目呈线性负相关。

**关键词:** 赤霉病; 关联分析; 优异等位变异; 骨干亲本; 小麦

## Association Mapping of Fusarium Head Blight Resistance Using the Derivatives of Core Parent Funo in Common Wheat

FU Bi-sheng<sup>1</sup>, FU Li-ming<sup>1,2</sup>, WU Yan<sup>1</sup>, ZHANG Qiao-feng<sup>1</sup>, WU Xiao-you<sup>1</sup>, CAI Jin<sup>1</sup>, WU Ji-zhong<sup>1</sup>, CAI Shi-bin<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Germplasm Resources and Biotechnology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/National Crop Germplasm Resources Infrastructure (Jiangsu), Ministry of Science and Technology, Nanjing 210014;

<sup>2</sup>College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

**Abstract:** Fusarium head blight (FHB) is an important disease affecting the yield and quality of wheat worldwide. Exploration of elite alleles and development resistant cultivars are considered as the most economical and safety method in controlling the disease. In this study, we analyzed the resistance to FHB in core parental line Funo and its 264 derivatives in five environmental conditions. The genetic diversity, population structure and association analysis were conducted based on 52 primers distributed on 19 chromosomes. A total of nineteen markers was detected to be significantly associated with FHB scores. Of which, five loci on chromosomes 2B, 2D, 3A, 3B and 5A were identified at least in two of five environments and for average number of diseased spikelets (NDS) of the five environments. The *Xgwm493* linked to *Fhb1* on chromosome 3B, and *Xbarc117* closely linked to *Fhb5* on the chromosome 5A were found to be associated with FHB resistance, respectively. By calculating phenotypic effects of allelic variation, eleven alleles were detected to be associated with FHB resistance. That included three alleles with reducing effects, seven alleles with synergistic effects, and an allele with null effect. It was also found that the NDS was negatively correlated with the number of favorable alleles.

**Key words:** *Fusarium* head blight; association mapping; favorable allele; core parent; wheat

收稿日期: 2017-12-05 修回日期: 2017-12-12 网络出版日期: 2018-01-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20180117.0959.002.html>

**基金项目:** 国家重点研发计划(2016YFD0100102-3); 国家转基因生物新品种培育重大专项(2016ZX08002-001); 江苏省自然科学基金青年基金项目(BK20140757); 江苏省农业科技自主创新资金项目(CX(17)3004)

第一作者研究方向为小麦种质资源, E-mail: fbs1006@126.com。付黎明为共同第一作者

通信作者: 蔡士宾, 研究方向为小麦种质资源。E-mail: caishb@jaas.ac.cn

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界上最重要的粮食作物之一,提供人类大约 20% 的能量(<http://www.fao.org>)。在小麦生产中许多生物与非生物逆境直接影响小麦的产量与品质。赤霉病就是其中最重要的一种生物逆境。由禾谷镰孢 (*Fusarium graminearum*) 引起的赤霉病 (FHB, *Fusarium head blight*) 是小麦的一种重要穗部病害,广泛发生于世界湿润及半湿润地区<sup>[1-3]</sup>。在我国,长江中下游冬麦区的赤霉病流行最为严重,华南冬麦区和东北春麦区也经常爆发赤霉病<sup>[4]</sup>。它不仅造成小麦大幅减产并且导致籽粒中淀粉及蛋白品质的下降;另外感病的籽粒含有赤霉菌分泌的脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (DON, deoxynivalenol) 等毒素,严重影响人畜健康<sup>[5-6]</sup>。鉴于赤霉病严重威胁世界粮食安全,近几年引起人们越来越多的关注<sup>[2,7]</sup>。

小麦赤霉病抗性是受多基因控制的数量性状遗传。数量性状位点 (QTL, quantitative trait locus) 定位分析和关联分析是当今植物数量性状的两种主要分析方法。借助分子标记遗传图谱和 QTL 定位方法,已在超过 30 个小麦种质中进行了抗赤霉病 QTL 定位研究。检测的 QTL 分布在所有小麦染色体上,其中位于染色体 3BS、5AS 及 6BS 上的抗赤霉病位点在不同研究中被检测到,且效应较强、表达较稳定。关联分析是利用多样性的自然群体分析标记与表型间的相关性<sup>[8-10]</sup>,其涉及的等位变异数目远远大于传统 QTL 定位方法所涉及到的,为分析不同等位变异与表型间的关系提供了纽带<sup>[11]</sup>。近年来,利用赤霉病抗性关联分析屡有报道<sup>[12-15]</sup>,但未见利用

阿夫及其衍生系进行赤霉病抗性关联分析的相关报道。

目前,虽然没有发现对赤霉病免疫的小麦品种,但是已鉴定出若干赤霉病优异抗源,它们主要在东北亚、拉丁美洲和欧洲冬小麦等地区<sup>[16]</sup>。我国的抗源最为著名,包括苏麦 3 号和望水白,它们在 type I 和 type II 水平均表现为高抗。苏麦 3 号是意大利品种阿夫 (Funo) 和台湾小麦杂交选育的后代。此外,还有一些苏麦 3 号衍生品系,如宁 7840、CJ9306、CM-82036、DH181 等也有较强的赤霉病抗性<sup>[17-21]</sup>。这表明苏麦 3 号中的赤霉病抗病基因有较高的遗传率且能够运用于抗赤霉病品种选育。本研究利用 5 年时间 (2008 年、2009 年、2010 年、2013 年和 2014 年) 对阿夫、台湾小麦和 264 个阿夫衍生系进行了赤霉病的扩展抗性调查,病小穗数作为抗性评价指标,利用 SSR 标记对群体进行基因型分析,通过 TASSEL 软件调查与病小穗数关联的 SSR 位点,并鉴定关联 SSR 位点的优异等位变异,为阿夫、台湾小麦中的抗赤霉病位点的有效利用和标记辅助选择奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

阿夫、台湾小麦和 264 个阿夫衍生品种 (系) 用于赤霉病抗性鉴定、基因型分析及关联分析,详细信息见表 1,其中序号 3 ~ 57、58 ~ 205、206 ~ 224、225 ~ 256、257 ~ 261 和 262 ~ 266 分别为阿夫子一代、子二代、子三代、子四代、子五代和子六代材料。

表 1 阿夫衍生系相关信息列表

Table 1 The information on Funo and its derivatives

序号 Code	品种 (品系) Cultivar (Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS	序号 Code	品种 (品系) Cultivar (Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS
1	阿夫	意大利	1.7	12	内乡 173	中国河南	4.4
2	台湾小麦	中国上海	1.8	13	咸农 68	中国陕西	3.3
3	开中 70-18	中国河南	5.0	14	郑州 721	中国河南	3.3
4	临农 11	中国甘肃	3.4	15	金光麦	中国湖北	2.3
5	临农 12	中国甘肃	4.5	16	竹叶青 (白)	中国陕西	3.7
6	临农 14 (甘)	中国甘肃	2.3	17	竹叶青 (红)	中国陕西	3.5
7	丰麦 2 号 (苏)	中国江苏	4.5	18	陕农 21	中国陕西	2.2
8	平凉 32	中国甘肃	2.8	19	陕 5860-19-2-2	中国陕西	2.8
9	郑州 17	中国河南	2.4	20	陕农 21-24	中国陕西	1.5
10	遂农 3 号	中国河南	3.7	21	临农 1 号	中国甘肃	2.8
11	郑州 722	中国河南	3.1	22	临农 2 号 (甘)	中国甘肃	3.1

表 1(续)

序号 Code	品种(品系) Cultivar( Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS	序号 Code	品种(品系) Cultivar( Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS
23	临麦 7 号	中国甘肃	3.0	62	芜 7815-4-1	中国安徽	0.8
24	苏麦 1 号(苏)	中国江苏	2.0	63	芜 7815-5-1	中国安徽	1.3
25	苏麦 2 号(苏)	中国江苏	1.2	64	芜 7815-5-2-1	中国安徽	0.7
26	苏麦 3 号	中国江苏	0.9	65	皖西 7751	中国安徽	4.1
27	云石 1 号	中国云南	1.8	66	皖品 8028	中国安徽	2.5
28	云麦 25(滇)	中国云南	2.4	67	皖品 8029	中国安徽	1.9
29	云麦 35	中国云南	2.7	68	皖品 8056	中国安徽	3.8
30	开封 10 号	中国河南	2.2	69	皖 86-241	中国安徽	3.0
31	许昌 26	中国北京	4.4	70	南召 76144-0-6-1	中国北京	2.7
32	宁麦 6 号(7317)	中国江苏	2.7	71	花培 726	中国北京	3.6
33	矮 73	中国安徽	1.4	72	陕兴 336	中国北京	3.7
34	5507	中国甘肃	1.5	73	黔欢 2	中国北京	3.5
35	临农 5 号	中国甘肃	4.1	74	黔欢 3	中国北京	3.3
36	双丰收	中国陕西	3.3	75	商洛 76(57)22-8-7-1-2	中国北京	4.4
37	坡川丰	中国陕西	4.3	76	商洛 76(57)22-0-8-7-9	中国北京	4.3
38	中梁 11	中国甘肃	2.5	77	商洛 76(57)22-8-7-1-5	中国北京	5.7
39	香农 3 号(青)	中国青海	3.8	78	商洛 76(57)22-0-8-7-2	中国北京	4.8
40	南大 8 号(苏)	中国江苏	3.9	79	商洛 76(57)22-8-1	中国北京	4.9
41	友谊麦(川)	中国四川	3.3	80	商洛 76(57)22-0-8-7-10	中国北京	4.6
42	万雅 2 号(川)	中国江西	2.8	81	商洛 76(57)22-8-7-1-8	中国北京	4.7
43	选 7	中国江苏	5.1	82	商洛 76(57)22-0-8-17	中国北京	5.5
44	川 533	中国四川	3.2	83	京春 70-5321	中国北京	4.5
45	川 578	中国四川	3.3	84	福农 60045	中国福建	0.9
46	陕 6801-3-1-1	中国陕西	3.1	85	繁 632	中国福建	0.9
47	东白塔 1 号	中国北京	4.5	86	福农 60112	中国福建	0.9
48	郑州 741	中国河南	2.2	87	福农 50002	中国福建	0.9
49	新丰 13	中国江苏	2.3	88	福农 50009	中国福建	2.4
50	白芒麦(闽)	中国福建	3.3	89	福农 50001	中国福建	0.7
51	毕麦 6 号(黔)	中国贵州	3.4	90	福农 60212	中国福建	0.6
52	尕海 1 号	中国青海	5.4	91	福农 60224	中国福建	1.8
53	淮阴 69-6	中国江苏	3.6	92	加 35	中国福建	2.4
54	临农 13	中国甘肃	2.9	93	建阳 73	中国福建	3.2
55	云麦 27(滇)	中国云南	3.1	94	福繁 24	中国福建	1.3
56	苏州 7829	中国江苏	2.0	95	福繁 916	中国福建	4.0
57	驻麦 1 号	中国河南	3.1	96	福繁 76	中国福建	1.4
58	郭育 2 号	中国安徽	4.1	97	莆系 6001	中国福建	1.5
59	渦 75-8	中国安徽	5.9	98	莆麦 1 号	中国福建	4.3
60	宿地 8112	中国安徽	2.1	99	陇春 7 号	中国甘肃	5.9
61	萧农 7590	中国安徽	2.7	100	贵 83-7	中国贵州	2.6

表 1(续)

序号 Code	品种(品系) Cultivar( Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS	序号 Code	品种(品系) Cultivar( Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS
101	孟县 2 号	中国河南	4.7	140	湘 1479	中国湖南	2.0
102	百农 73-54	中国河南	5.0	141	湘 1471-2	中国湖南	2.0
103	郑州 742	中国河南	3.4	142	湘 1471-1	中国湖南	2.5
104	郑州 743	中国河南	2.6	143	友荆矮	中国湖南	1.8
105	视察 15	中国河南	3.5	144	友澳腊	中国湖南	2.5
106	新郑 1 号	中国河南	2.7	145	湘 1791	中国湖南	1.9
107	于城 851	中国河南	2.7	146	友湘(2)	中国湖南	3.8
108	花培 126	中国河南	2.9	147	湘 1474	中国湖南	2.1
109	花培 128-8	中国河南	2.3	148	元友-1	中国湖南	4.1
110	花培 128 白大	中国河南	3.8	149	元友-2	中国湖南	1.5
111	花培 124	中国河南	3.7	150	万友(3)	中国湖南	4.2
112	花培 123	中国河南	4.9	151	湘 1440	中国湖南	2.8
113	郑州 9285	中国河南	0.8	152	万友(1)	中国湖南	3.1
114	百泉 565(豫)	中国河南	4.9	153	湘农 2170-7-4-6	中国湖南	1.5
115	郑州 6811	中国河南	6.4	154	湘农 2170-7-27	中国湖南	2.2
116	克珍(黑)	中国黑龙江	2.2	155	湘农 4053-16-0-20	中国湖南	2.7
117	合春 12(黑)	中国黑龙江	2.5	156	湘 1437	中国湖南	3.2
118	黑 86-30	中国黑龙江	2.7	157	万综	中国湖南	3.1
119	鄂 34963	中国湖北	1.6	158	湘 79 凡-265	中国湖南	2.2
120	鄂 26046	中国湖北	1.0	159	湘 79 凡-271	中国湖南	1.9
121	鄂 31846	中国湖北	2.2	160	湘农 3099 选-2	中国湖南	1.7
122	荆州 HXB7561-16	中国湖北	2.0	161	湘 1445	中国湖南	2.4
123	襄麦 5 号(鄂)	中国湖北	2.2	162	湘 IR 万(1)	中国湖南	2.6
124	湘麦 10 号	中国湖南	1.5	163	湘 IR 万(2)	中国湖南	2.7
125	湘 673-1	中国湖南	2.8	164	湘农 2195-2-2-2	中国湖南	3.1
126	湘 673-2	中国湖南	1.7	165	网 93	中国湖南	2.8
127	湘 675-1	中国湖南	1.7	166	湘 M 友	中国湖南	2.1
128	湘 675-2	中国湖南	0.7	167	苏州 7906	中国江苏	2.2
129	湘 672-1	中国湖南	2.9	168	镇 7495	中国江苏	3.7
130	湘农 8278	中国湖南	2.6	169	镇麦 1 号(镇 9101)	中国江苏	1.8
131	湘 1018-1	中国湖南	1.8	170	苏州 7940	中国江苏	2.8
132	苏夫	中国湖南	0.7	171	苏州 8332	中国江苏	0.8
133	湘 1022	中国湖南	1.2	172	南农大 96C181	中国江苏	1.9
134	湘 1448-1	中国湖南	2.3	173	宁麦资 32(NR87-11-3)	中国江苏	1.6
135	湘 1448-2	中国湖南	2.3	174	鉴 37	中国江苏	0.7
136	湘农 153-27	中国湖南	1.0	175	苏州 7946	中国江苏	3.2
137	湘农 7984-5-2-3-59	中国湖南	2.3	176	宁矮 8606	中国江苏	1.2
138	湘农 7984-26-1	中国湖南	4.0	177	宁矮 8628	中国江苏	2.0
139	湘 1599	中国湖南	2.8	178	凡 415	中国江苏	2.2



表 1(续)

序号 Code	品种(品系) Cultivar( Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS	序号 Code	品种(品系) Cultivar( Line)	来源 Origin	平均病小穗数 Average NDS
179	金陵 1 号	中国江苏	2.4	223	湘农 13739-36-6	中国湖南	2.3
180	镇 7630	中国江苏	3.8	224	浙农大 88-10	中国浙江	3.6
181	苏扬 8-1-2	中国江苏	1.7	225	临麦 26	中国甘肃	5.8
182	徐州 20	中国江苏	2.9	226	甘 83(元 45)-5-4-42	中国甘肃	2.4
183	泗麦 6 号	中国江苏	3.1	227	花 850512	中国河南	3.1
184	南农大 96C076	中国江苏	0.7	228	花 882793	中国河南	4.3
185	赣 162	中国江西	2.2	229	郑州 872	中国河南	3.8
186	赣 174	中国江西	2.2	230	豫同 286	中国河南	4.0
187	平阳 176	中国山西	3.8	231	豫同 231	中国河南	4.2
188	陕 6815-0-2-3	中国陕西	2.9	232	郑州 871	中国河南	4.3
189	陕 62(9)2-1	中国陕西	3.8	233	郑 79201(豫麦 16)	中国河南	3.9
190	陕 62(9)10-4	中国陕西	1.7	234	花培 64-6	中国河南	4.2
191	咸农 151	中国陕西	2.9	235	花培 64-2	中国河南	3.3
192	陕 76(15)9-29	中国陕西	3.2	236	豫 822367(自)	中国河南	6.5
193	陕 76(73)33-6	中国陕西	3.2	237	豫 822367	中国河南	3.7
194	陕 8242-1	中国陕西	3.4	238	豫 790800-1-10-2-3-6	中国河南	3.6
195	陕 8242-37	中国陕西	3.5	239	广阳 821	中国河南	3.2
196	陕 7587-1/81	中国陕西	4.3	240	豫 85-2325	中国河南	2.8
197	西安实心麦	中国陕西	2.1	241	豫 30691-1-1	中国河南	5.4
198	川 80-466	中国四川	2.6	242	豫 30691-1-4	中国河南	3.5
199	川 78001	中国四川	1.9	243	豫 30691-1-10	中国河南	4.0
200	海宁 75-39	中国浙江	2.6	244	豫 30691-1-11	中国河南	5.3
201	波苏 1 号	中国浙江	0.9	245	豫 30691-3-6	中国河南	3.4
202	波苏 16	中国浙江	3.9	246	豫 30691-1-3	中国河南	4.2
203	浙农大 85 品 8	中国浙江	2.2	247	嵩 7715	中国河南	4.7
204	温麦 9 号	中国浙江	2.2	248	花培 21	中国河南	4.2
205	金 91 鉴 4	中国浙江	1.7	249	花培 83-1	中国河南	3.4
206	蒙科 3 号 C	中国安徽	4.0	250	花培 77	中国河南	4.4
207	蒙科 3 号 A	中国安徽	3.4	251	郑州 021	中国河南	2.9
208	渦 80	中国安徽	2.6	252	花培 112-2	中国河南	4.4
209	福绵 2 号	中国福建	1.8	253	克 73-402	中国黑龙江	2.6
210	甘(39)-2	中国甘肃	4.5	254	克丰 2 号	中国黑龙江	2.3
211	陇春 11	中国甘肃	2.9	255	句容 03	中国江苏	1.1
212	甘 81(39)-2-7	中国甘肃	4.6	256	徐州 8785	中国江苏	4.9
213	豫保 11	中国河南	5.0	257	郑 87302-0-12-A	中国河南	3.2
214	豫保 10 号	中国河南	3.1	258	花 886531	中国河南	4.8
215	花培 28	中国河南	3.7	259	龙 79-7231	中国黑龙江	1.8
216	豫 830615	中国河南	3.4	260	克 85-791	中国黑龙江	2.1
217	郑州 761	中国河南	5.1	261	克旱 9 号	中国黑龙江	1.7
218	克进 6 号	中国黑龙江	2.4	262	内乡 5 号	中国河南	4.1
219	克旱 2 号	中国黑龙江	2.3	263	龙 90-05627	中国黑龙江	1.4
220	克旱 4 号	中国黑龙江	2.2	264	龙 90-05635	中国黑龙江	2.3
221	克旱 7 号	中国黑龙江	2.5	265	龙 90-05634	中国黑龙江	1.3
222	湘农 13744-(19-22)	中国湖南	1.2	266	黑 86-130	中国黑龙江	3.7

NDS: Number of diseased spikelets, the same as below

1.2 试验设计

在 2008-2010 年、2013-2014 年共 5 年时间里,在江苏省农业科学院南京小麦试验田中进行赤霉病 II 类抗性鉴定,每年 2 个重复、随机区组设计。

1.3 赤霉病菌种、接种液的制作及抗病性评价方法

本研究利用 4 种菌株的混合孢子液进行接种,包括 F0609、F0301、F0980 和 F1126,由江苏省农业科学院植物保护研究所提供。每个品种(系)接种 20~25 个穗子。接种方法利用单花滴注,即在小麦开花期取 20 μL 孢子液注入到刚开花的麦穗中部。接种孢子液浓度为 20~100 个/μL。接种后套透明塑料袋保湿 72 h,保证发病所需的温度和湿度,72 h 后除去袋子<sup>[22]</sup>。接种 21 d 后调查病小穗数。

采用 Excel 2016 分析表型数据,包括各类统计参数、方差分析及双尾 *t* 测验等。

1.4 分子标记选取与分析

根据已报道的小麦遗传图谱<sup>[23]</sup>和小麦抗赤霉病相关文献,共选取了 146 个 SSR、STS 标记,包括均匀分布在全基因组染色体上的 106 个标记和已经报道与赤霉病抗性基因/QTL 连锁的 40 个标记。选择扩增带型清晰、稳定的多态性标记用于群体的基因型分析。

参照 Ma 等<sup>[24]</sup>报道的 SDS 法提取总 DNA,−4 ℃ 保存。在 SENSO LABCYCLER MOTOR 梯度 PCR 仪(德国)上进行扩增,反应体系为 10 μL,包括 1 × buffer 1 μL (含 MgCl<sub>2</sub> 15 nmol),DNA 模板 1 ng,左、右引物各 2 pmol,2 nmol 的 dNTPs,1 U *Taq* 酶。PCR 反应程序为 94 ℃ 变性 5 min,然后按(94 ℃ 30 s、50~60 ℃ 45 s、72 ℃ 50 s)循环 36 次,72 ℃ 7 min。扩增产物在 19:1、29:1 和 39:1 的 8% 聚丙烯酰胺凝胶上分型(比例为丙烯酰胺:甲叉丙烯酰胺,根据产物大小选择不同比例的凝胶),银染法显色。

1.5 群体结构分析

群体结构分析利用 Structure 2.3.1 软件。相关

参数设置如下: $K = 2 \sim 10$ , iterations = 10000, burn-in period = 100000,每一个  $K$  值重复计算 8 次,根据似然值最大的原则判定群体中亚群数目。计算得到的  $Q$  值矩阵作为代入 TASSEL3.0 软件的参数。当  $0.4 < Q < 0.6$  划为混合组, $Q \geq 0.6$  为第一亚群, $Q \leq 0.4$  为第二亚群。

1.6 标记—性状的关联分析

关联分析在 TASSEL3.0 软件的混合线性模型 (MLM, mixed linear model) 下进行。统计上小于 5% 的样本量容易出现统计错误,被视为无效数据不予考虑,其他数据带入模型中<sup>[10]</sup>。 $P = 0.05$  设为阈值。

等位变异的表型效应值利用无效等位变异 (null allele) 方法<sup>[10]</sup>计算。计算公式为:

$$a_i = \sum_{j=1}^{n_i} X_{ij}/n_i - \sum_{k=1}^{n_k} N_k/n_k$$

式中, $a_i$ 、 $X_{ij}$ 、 $n_i$ 、 $N_k$  和  $n_k$  分别代表位点  $i$  变异的表型效应值、携带  $i$  等位变异的  $j$  材料表型值、携带  $i$  变异的材料数、携带无效变异的  $k$  材料表型值和材料数。当  $a_i > 0$  时,则为增效等位变异;当  $a_i < 0$  时,则为减效等位变异;当  $a_i = 0$  时,则为无效等位变异<sup>[25]</sup>。

2 结果与分析

2.1 表型数据的分析

2.1.1 相关性分析 利用每年的表型数据进行相关性分析,结果表明年份之间的相关性均达到极显著水平(表 2)。其中,2008 年病小穗数与 2009 年病小穗数的相关性最高为 0.7;2008 年病小穗数与 2010 年病小穗数、2008 年病小穗数与 2014 年病小穗数、2009 年病小穗数与 2010 年病小穗数、2010 年病小穗数与 2013 年病小穗数、2010 年病小穗数与 2014 年病小穗数以及 2013 年病小穗数与 2014 年病小穗数的相关性最低为 0.4,表明赤霉病表型鉴定结果受不同年份环境影响。

表 2 不同年份阿夫衍生系赤霉病表型相关性分析

Table 2 Correlation coefficients among environments for FHB severity of Funo derivatives

	2008 病小穗数 2008 NDS	2009 病小穗数 2009 NDS	2010 病小穗数 2010 NDS	2013 病小穗数 2013 NDS
2009 病小穗数	0.7 **			
2010 病小穗数	0.4 **	0.4 **		
2013 病小穗数	0.5 **	0.5 **	0.4 **	
2014 病小穗数	0.4 **	0.5 **	0.4 **	0.4 **

\*\* :在  $P = 0.01$  水平上的极显著

\*\* :significant at 0.01 probability level,NDS: Number of disease spikelets,the same as below

**2.1.2 病小穗数变异及分布分析** 在 5 年的表型数据中,2010 年的病小穗数变幅最大,且平均值也最大;而 2014 年的病小穗数变幅最小,其平均值也最小(表 3,图 1)。结果表明,赤霉病的病小穗数很可能与不同年份的气候环境相关,2010 年相对更适

宜发病,而 2014 年份则不宜发病。表 3 的统计结果表明,3 年(包括 2008 年、2009 年和 2010 年)的病小穗数变异系数均在 50% 以上,其中 2009 年的最高,达 57.9%。

表 3 小麦赤霉病的表型数据变异

Table 3 Phenotyping data of FHB severity in wheat

年份 Year	病小穗数平均值 NDS means	变幅 Range	标准差 SD	变异系数 (%) CV
2008	2.5	0.5 ~ 6.7	1.3	53.9
2009	3.4	0.4 ~ 9.8	2.0	57.9
2010	5.4	0.3 ~ 16.7	3.1	57.8
2013	2.2	0.6 ~ 5.4	1.0	43.4
2014	1.4	0.5 ~ 3.9	0.6	43.7
平均 Mean	2.9	0.6 ~ 6.5	1.2	41.9

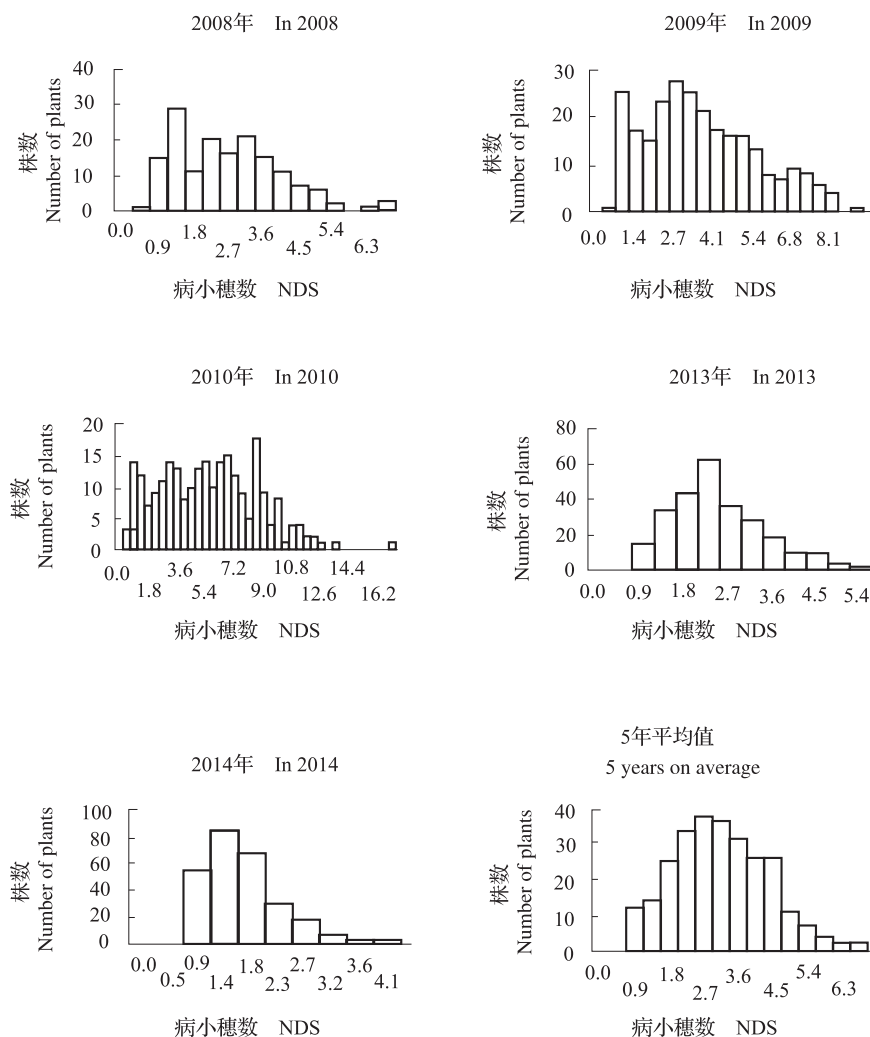


图 1 不同年份病小穗数频率分布

Fig. 1 The frequency distribution of number of diseased spikelets

**2.1.3 方差分析** 材料和年份及其互作效应的方差分析计算得出病小穗数的遗传力为 40.3% (表 4)。基因型、环境及基因型与环境间的互作效应均达到极显著水平。由于本研究所用材料遗传背景不同,遗传变异丰富,导致品种间有极显著差异;不同年份间的表型差异极显著,年份与基因型之间的互

作也达到极显著差异;不同重复之间的差异也达到显著水平。这些结果表明,品种对赤霉病的抗性不仅受基因型的控制,还受不同年份的环境以及接种小穗周围微环境的影响。因此,赤霉病表型鉴定必须经过多年多点鉴定才能对品种的抗性做出准确评价。

表 4 病小穗数的方差分析

Table 4 Variance for number of diseased spikelets

变异来源 Source	方差总和 SS	自由度 df	均方 MS	F 值 F value	P 值 P value	遗传力(%) Heritability
材料 Materials	4008.8	265	15.1	5.9	<0.001	40.3
年份 Years	1542.9	4	385.7	150.7	<0.001	
材料 × 年份 Materials × Years	2635.5	1031	2.6	2.2	<0.001	
重复 Repeats	5.1	1	5.1	4.4	<0.05	
误差 Errors	1505.8	1287	1.2			

**2.1.4 赤霉病抗性品种的筛选** 在 5 年的赤霉病抗性鉴定中,共筛选出 13 份材料对赤霉病表现出良好的抗性且在不同年份均表现稳定(表 5)。有 8 份品系的平均病小穗数均小于苏麦 3 号,其中的 3 份

品系在 4 年的抗病性均优于苏麦 3 号。这些赤霉病抗源均来源于江苏、安徽、福建等赤霉病易发地区,说明育种家已经在这些地区选育出一些赤霉病抗性

表 5 优异赤霉病抗病品种列表

Table 5 The listed donor lines with excellent FHB resistance

品种 Cultivar	来源 Origin	不同年份病小穗数 NDS in different years					
		2008 年 In 2008	2009 年 In 2009	2010 年 In 2010	2013 年 In 2013	2014 年 In 2014	平均 Mean
苏麦 3 号	江苏	0.93	0.54	1.03	1.02	0.89	0.88
苏州 8332 *	江苏	0.78	0.52	0.60	1.21	0.79	0.78
苏夫	江苏	—	0.50	0.46	1.11	0.72	0.70
南农大 96C076	江苏	—	0.51	0.40	1.21	0.74	0.72
鉴 37	江苏	0.80	0.57	0.52	1.13	0.52	0.71
芜 7815-5-2-1	安徽	—	0.42	0.61	0.61	1.18	0.71
芜 7815-4-1	安徽	—	0.55	0.64	1.28	0.67	0.79
福农 50001 *	福建	—	0.50	0.64	0.94	0.53	0.65
福农 50002	福建	0.87	0.56	1.69	0.77	0.78	0.93
福农 60112	福建	1.01	0.60	0.54	0.88	1.36	0.88
福农 60212 *	福建	—	0.45	0.30	0.92	0.79	0.62
福农 60045	福建	—	0.73	1.38	0.86	0.67	0.91
繁 632	福建	—	0.83	1.48	0.81	0.64	0.94

— 是指数据缺失; \* 标注的材料为 4 年的抗病性优于苏美 3 号

— represents date missing, The disease resitance of materials masked with \* is better than that of Sumai3 in four years

**2.2 连锁不平衡分析及群体结构分析**

在随机选取的 146 个标记中,有 57 个标记

(分布在 19 条染色体上)能够在阿夫衍生系群体中扩增出清晰的、稳定的带型,以上 57 个标记被

用于群体的基因型分析。其中有 5 个标记主要等位变异频率 (MAF, Major Allele Frequency) 超过 95%, 连锁不平衡分析及群体结构分析利用剩余 52 个标记进行。

**2.2.1 连锁不平衡分析** 利用上述 52 个已知染色体信息的小麦 SSR 标记估计标记间的连锁不平衡

水平(图 2)。虽然这 266 份材料中有 265 份是阿夫及阿夫衍生的后代, 但是这些标记间并没有显著的连锁不平衡, 只在连锁标记间存在零星的连锁不平衡。这表明阿夫衍生品种(系)并没有受到强烈的选择, 可能是由于这些品种(系)来源于不同的小麦生态区, 每个品种受到的选择方向不同。

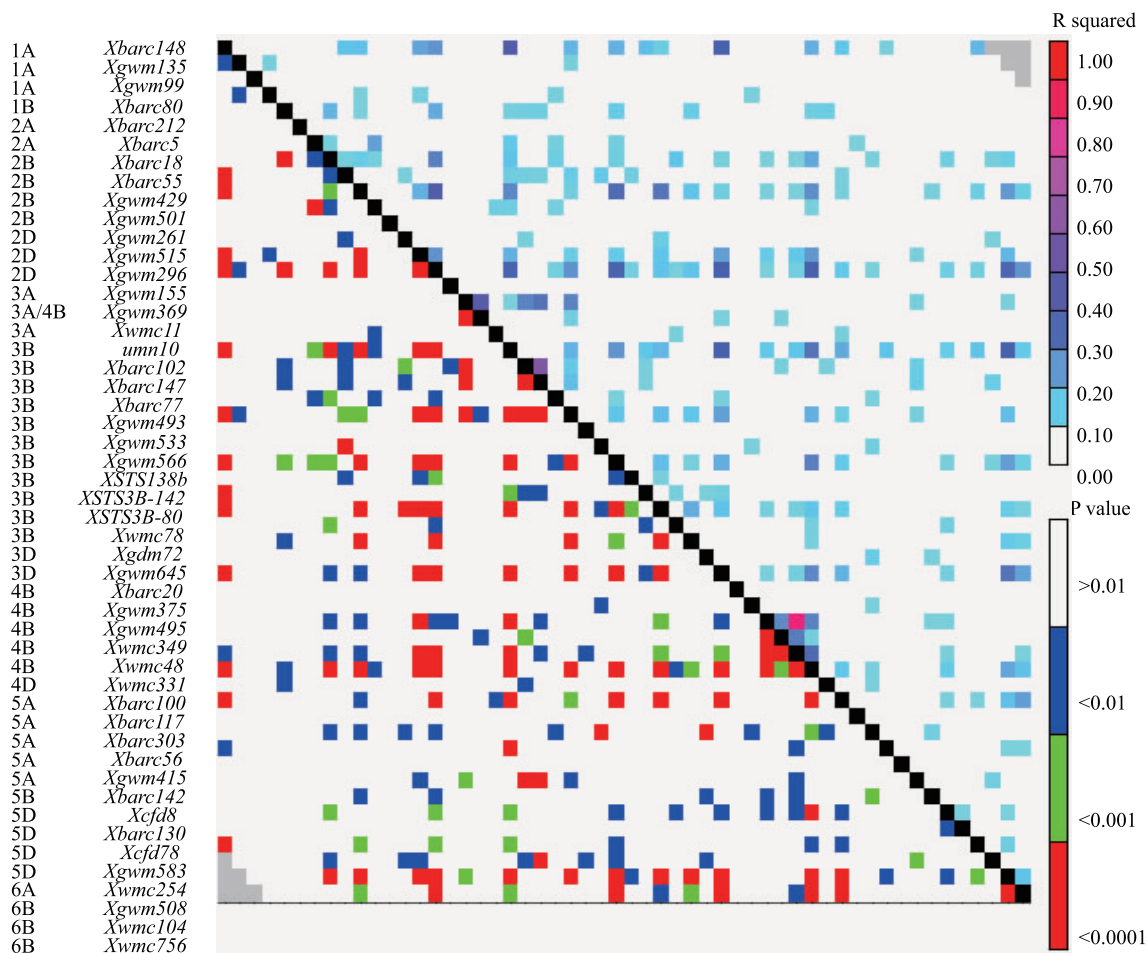


图 2 阿夫衍生系中 52 个 SSR 位点间的连锁不平衡分布图

Fig. 2 The distribution of LD among 52 SSR loci in Funo and its derivatives

**2.2.2 群体结构分析** 利用上述 52 个 SSR 标记分析 266 份阿夫衍生系群体结构,  $\Delta K$  值在  $K=2$  时出现最大拐点(图 3), 表明该群体包括 2 个亚群(图 3), 其中, 第一亚群、第二亚群和混合群分别包括 91 份、165 份和 10 份种质, 第一亚群包含更多的子三代、子四代、子五代和子六代的品种或品系, 第二亚群包含更多的子一代和子二代的品种。

为了验证该结论, 利用 POWERMARKER 软件对阿夫衍生系进行群体结构分析, 能够得出同样的结论, 即该群体能够划分成 2 个主要亚群(图 4)。同时群体中还存在一些微小的结构, 与阿夫衍生系的世代相关, 阿夫子三代、子四代与子六代可以独立

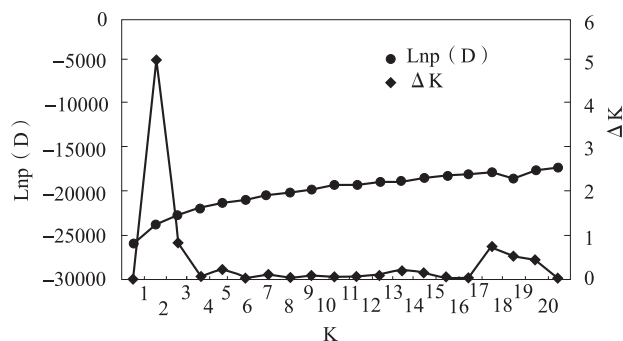


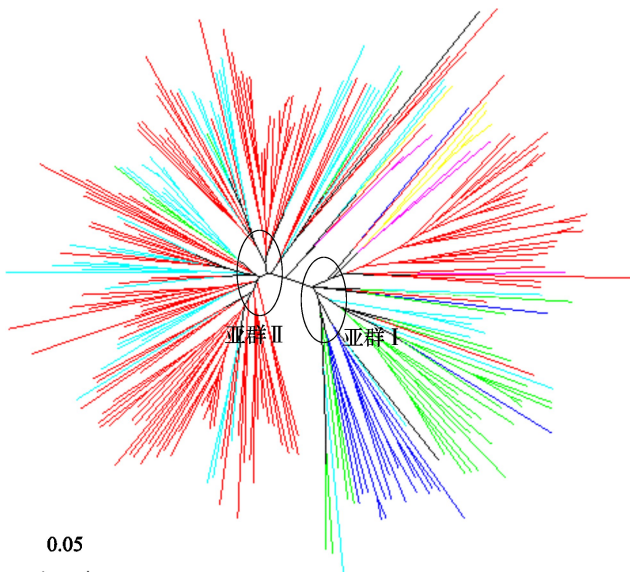
图 3  $\text{LnP}(D)$  值和  $\Delta K$  值随  $K$  值连续变化图

Fig. 3 The  $\text{LnP}(D)$  and  $\Delta K$  changed with the successive  $K$  values



聚集成一小类,进一步证明群体结构与系谱相关。这些微小结构其实可以在 STRUCTURE 软件中计算出的  $\Delta K$  值有所反应,比如  $\Delta K$  在  $K=5,7,17$  时均有峰值(图 3)。

通过两种方法划分群体结构,均显示群体可以划分为两个亚群,但有微小的群体结构。POWER-MAKER 绘制的发散线图更为直观(图 4)。



图中不同颜色的线条代表不同世代的阿夫子代。其中浅蓝色代表阿夫子一代,红色代表阿夫子二代,蓝色代表阿夫子三代,绿色为子四代,粉色为子五代,黄色为子六代,黑色为台湾小麦和阿夫小麦  
In picture, the different colored lines represent the different generations derived from Funo. Baby blue 1st, red 2nd, blue 3rd, green 4th, pink 5th, yellow 6th, dark represents Taiwan wheat and Funo wheat

图 4 通过 POWERMARKER 软件生成的阿夫衍生系的聚类图

Fig. 4 A dendrogram of Funo derivatives generated by the software of POWERMARKER

### 2.3 小麦赤霉病抗性关联分析

利用 TASSEL 3.0 软件,整合基因型数据、群体结构 Q 值、亲缘关系 Kinship 值和表型数据,进行了标记与赤霉病抗性的关联分析。分析结果表明 52 个标记中的 19 个与病小穗数显著相关( $P < 0.05$ ) (表 6)。重复检测到 2 次且与 5 年平均病小穗数相关的标记有 5 个(表 6),其中位于 3B 染色体上的 *Xgwm493* 与 4 年病小穗数以及 5 年平均病小穗数均显著关联,其 4 年平均贡献率为 4.8%。解释表型变异最大的标记是在 2008 年检测到 5A 染色体上的标记 *Xbarc117* ( $P = 0.004$ ),其表型贡献率

达 7.6%。

### 2.4 关联位点优异等位变异的发掘

为鉴定优异等位变异,本研究对重复检测到 2 次且与 5 年平均病小穗数相关的 5 个显著关联位点进行了优异等位变异表型效应分析。表 7 列出了关联位点增效(减效)效应等位变异、效应值及其来源。

从表 7 可以看出,在 5 个相关位点中有 11 个相关等位变异与表型相关。包括 3 个具有减效效应的等位变异,7 个具有增效效应的等位变异和 1 个没有效应的等位变异。其中, *Xgwm493-180* 的减效效应最明显,在 2008 年、2009 年、2010 年、2013 年共 4 个年份及 5 年平均中均可检测到,是稳定的优异等位变异。增效效应最大的等位变异是 *Xbarc117-225*。5 个优异等位变异分别为 *Xgwm493-180*、*Xbarc117-233*、*Xgwm429-199*、*Xgwm155-135* 和 *Xgwm296-186*。其中 *Xgwm493-180* 和 *Xbarc117-233* 两个优异等位变异均来源于台湾小麦,阿夫和台湾小麦同时携带 *Xgwm296-186*。优异等位变异 *Xgwm429-199* 和 *Xgwm155-135* 则来源于其他亲本。

### 2.5 赤霉病病小穗数与优异等位变异数目的关系

为了检测优异等位变异数目与关联群体中品种或品系病小穗数的关系,本研究统计了 266 份品种(系)携带优异等位变异数目情况。其中有 47 份、76 份、82 份、36 份、21 份和 3 份分别携带 0~5 个优异等位变异。携带全部 5 个优异等位变异的有芜 7815-4-1、波苏 1 号和宁矮 8606。

为了检测病小穗数与优异等位变异数目之间的关系,统计了携带不同优异等位变异数的品种平均病小穗数及差异性水平。结果显示,携带的等位变异数目越多,平均病小穗数越小;部分不同等位变异数组间的平均病小穗数差异能够达到显著水平(图 5)。为了进一步检测优异等位变异数与病小穗数之间的确切关系,本研究绘制了病小穗数与优异等位变异数目的散点图,结果表明病小穗数与优异等位变异数目呈线性负相关(图 6)。

## 3 讨论

### 3.1 赤霉病抗性的稳定性与优异抗病品种的筛选

本研究对 266 份阿夫衍生系进行了 5 年赤霉病扩展抗性的鉴定,相关性分析、方差分析均表明赤霉病抗性极易受到气候因素的干扰,尤其是受到小麦开花时期的空气湿度及温度的影响。表型变异分析发现,2009 年和 2010 年的赤霉病小穗数的变异系数



表 6 混合线性模型下与病小穗数显著相关的 SSR 标记  
Table 6 SSR markers significantly associated with NDS under MLM

标记 Marker	染色体 Chromosome	2008 年 In 2008		2009 年 In 2009		2010 年 In 2010		2013 年 In 2013		2014 年 In 2014		平均值 Average	
		<i>P</i> value	表型贡献率 (%) <i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i> value	表型贡献率 (%) <i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i> value	表型贡献率 (%) <i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i> value	表型贡献率 (%) <i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i> value	表型贡献率 (%) <i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i> value	表型贡献率 (%) <i>R</i> <sup>2</sup>
<i>Xgwm493</i>	3B	0.02	5.2	0.003	5.0	0.02	3.4%	0.003	4.6			0.002	4.8
<i>Xbarc117</i>	5A	0.004	7.6	0.02	3.3			0.04	2.5			0.008	3.9
<i>Xgwm429</i>	2B			0.005	4.3			0.02	3.1			0.0003	6.5
<i>Xgwm155</i>	3A			0.01	3.6					0.005	4.2	0.005	4.2
<i>Xgwm296</i>	2D			0.02	3.2			0.03	2.9	0.04	2.6	0.002	5.2
<i>Xbarc148</i>	1A					0.03	3.0	0.02	3.3				
<i>Xgwm369</i>	4B	0.02	5.1	0.01	3.6								
<i>Xbarc102</i>	3B					0.05	2.4					0.006	4.1
<i>Xgwm515</i>	2D	0.05	4.1										
<i>Xgwm495</i>	4B	0.04	4.5										
<i>Xbarc5</i>	5A	0.05	4.0										
<i>Xgwm508</i>	6B	0.02	5.1										
<i>Xwmc104</i>	6B	0.03	4.5										
<i>Xgwm501</i>	2B			0.02	3.3								
<i>Xbarc77</i>	3B					0.003	4.9						
<i>Xgdm72</i>	3D					0.04	2.6						
<i>Xgwm645</i>	3D					0.04	2.6			0.04	2.7		
<i>Xbarc18</i>	2B												
<i>Xgwm583</i>	5D											0.04	2.6

表 7 与赤霉病抗性相关的标记位点等位变异的表型效应  
Table 7 Phenotypic effect of marker alleles at loci associated with FHB resistance

位点 Loci	等位变异数 No. of alleles	等位变异 (bp) Allele size	材料数 No. of materials	表型效应 Allelic effect								平均病小穗数 Average NDS	等位点来源 Alleles' source
				2008 年病小穗数 2008 NDS	2009 年病小穗数 2009 NDS	2010 年病小穗数 2010 NDS	2013 年病小穗数 2013 NDS	2014 年病小穗数 2014 NDS	2014 年病小穗数 2014 NDS	2014 年病小穗数 2014 NDS	2014 年病小穗数 2014 NDS	Average NDS	
<i>Xgwm493</i>	5	180	52	-1.1	-1.6	-1.9	-0.8	-0.9	-0.9	-0.9	-0.9	-0.9	台湾小麦
		198	177	-0.3	-0.4	-0.4	-0.2	-0.2	-0.2	-0.2	-0.2	-0.2	阿夫
<i>Xbarc117</i>	2	225	126	2.2	3.2	3.2	1.1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	阿夫
		233	138	1.2	2.4	2.4	0.6	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	台湾小麦
<i>Xgwm429</i>	4	209	105		0.3	0.3	0.2	0.06	0.2	0.2	0.06	0.06	阿夫
		219	71		0	0	0	0	0	0	0	0	-
		199	39		-1.1	-1.1	-0.9	-0.02	-0.9	-0.9	-0.02	-0.02	-
<i>Xgwm155</i>	3	128	94		1.1	1.1	0.8	0.8	0.3	0.3	0.8	0.8	阿夫/台湾小麦
		135	130		0.3	0.3	0.05	0.05	0.05	0.05	0.3	0.3	-
<i>Xgwm296</i>	2	183	174		2.2	2.2	1.2	1.2	1.6	1.6	1.6	1.6	-
		186	88		1.5	1.5	0.8	0.8	1.0	1.0	1.0	1.0	阿夫/台湾小麦

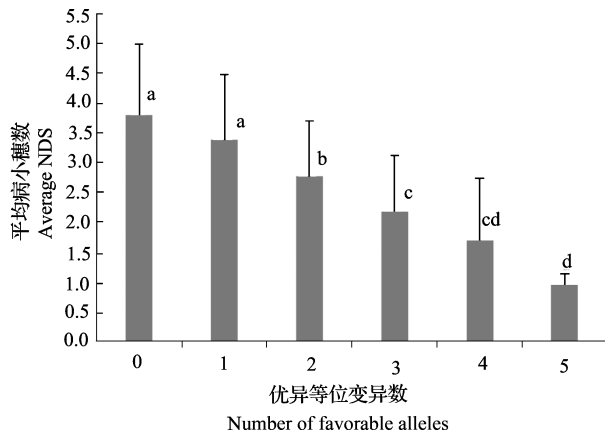


图5 品种(系)的平均病小穗数与其携带优异等位变异数目的关系

Fig. 5 The relationship between the average number of diseased spikelets and the number of favorable alleles carried by cultivars (lines)

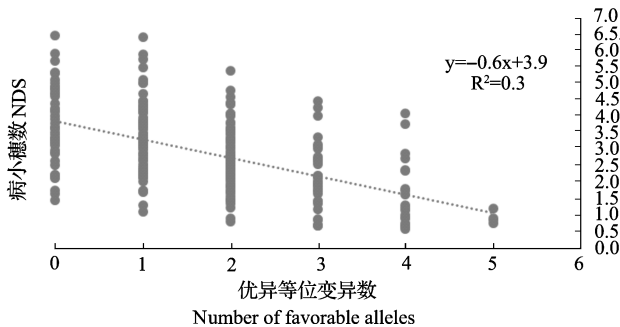


图6 品种(系)的病小穗数与优异等位变异数关系的散点图

Fig. 6 Scatter plots showing the relationships of the number of diseased spikelets and the number of favorable alleles carried by cultivars (lines)

最大;而在这两年间,南京地区在小麦开花期(4月份)持续阴雨天气,极度适宜赤霉病的爆发,这也进一步表明该性状受到天气条件的影响。

因此,在筛选抗病品种时,需要多年的鉴定结果进行综合评价,才能筛选出稳定优异的抗源。仅仅根据1年或者2年的赤霉病表型数据进行筛选,可能会筛选到感病品种。例如,苏海1号在2013年的病小穗数为1.12个,而在其余年份的病小穗数分别为4.46个、5.06个、13.40个和3.05个。本研究共筛选到了13份优异抗源,其中苏州8332不仅在抗性上优于苏麦3号,而且在农艺性状上也优于苏麦3号(其株高为87 cm、千粒重为39 g),是优异的赤霉病抗病育种亲本。

### 3.2 群体结构分析

在自然群体中,群体结构通常会受到交配方式、

人为选择、地理来源、自然迁移和遗传漂变等的影响<sup>[11,26]</sup>。因此,群体次级结构的深入分析是进行关联分析的必要条件<sup>[11]</sup>,它对于关联分析的影响有必要通过统计学方法排除。本研究所用基本都是阿夫衍生的小麦品种(系),利用两种方法进行群体结构分析,结果均表明群体主要分为2个亚群,但在2个亚群中有复杂的微小群体结构。无论在亚群中,还是在微小的群体结构中,均显示群体分类与系谱相关,与地理来源无关。

### 3.3 与抗赤霉病性相关的标记

本研究共检测到5个位点与赤霉病抗性相关。3B上的*Xgwm493*在5年试验中的4年与赤霉病抗性相关,该位点与赤霉病主效基因*Fhb1*连锁<sup>[20,27-37]</sup>。该位点在本研究中的减效作用最大,这与诸多*Fhb1*的研究结果一致。5A上的*Xbarc117*在5年试验中的3年被检测到与赤霉病抗性相关,该位点与*Fhb5*紧密连锁<sup>[38-39]</sup>。然而,*Fhb5*被报道与抗侵染性相关,本研究结果则显示其与扩展抗性相关。在Buerstmayr等<sup>[16]</sup>、Shen等<sup>[40]</sup>和Chen等<sup>[34]</sup>的研究结果中,均在5A上*Xbrac117*附近检测到抗扩展QTL,支持了本研究的结果。5A染色体上的相关标记在不同的研究中,与不同的抗性(如抗扩展、抗侵染)相关,表明5A上的抗性还需进一步研究。2B上的*Xgwm429*和3A上的*Xgwm155*均在两个环境中检测到与赤霉病抗性相关,以上两个位点均在Lin等<sup>[31]</sup>和Gervais等<sup>[41]</sup>中得到证实。2D上的*Xgwm296*也在两个环境中与赤霉病抗性相关,该位点在Word等<sup>[42]</sup>和Somer等<sup>[20]</sup>的研究中被报道。意外的是,与位于6BS的*Fhb2*连锁的分子标记只在2008年被检测到,具体原因还需要进一步的研究。本研究检测到的5个关联位点都至少在两篇研究中得到佐证,证明了研究结果具有可靠性。

目前,从苏麦3号中发掘、定位并正式命名的与扩展抗性相关的基因包括*Fhb1*和*Fhb2*。*Fhb1*周围开发了众多标记,但在本研究中除了检测到*Xgwm493*之外,并没有检测到更多紧密连锁分子标记与赤霉病抗性相关,这可能与标记在群体中的带型分布有关。例如,与*Fhb1*紧密连锁的分子标记*Xumn10*,该标记有3种带型,但与苏麦3号带型一致的有114份,平均病小穗数为2.70个,分布范围为0.62~6.05个,携带苏麦3号带型的郑州6811、苏海1号、郑州761的平均病小穗数分别为6.05个、5.42个、5.14个。这可能是与基因更近的分子标记由于与感病材料中的带型一致,导致标记效应被降低,无法被检测到。也

表明标记的有效性与其诊断性相关。

### 3.4 优异等位变异的发掘与利用

发掘优异等位变异可以在赤霉病种质创新中有以下应用:(1)实现最优亲本组合的选配;(2)分子育种中的标记辅助选择,提高育种效率。在优异等位变异的鉴定中,有些等位变异具有减效效应,有些则具有增效效应,而有些没有效应。减效效应是指等位位点能够降低病小穗数,可能具有抗病性;而增效效应则是指等位位点能够增加病小穗数,可能具有感病性;没有效应则是指等位位点既不增加病小穗数,也不减少病小穗数,是中性位点。因此,在进行选择时,应选择减效位点,剔除增效位点,如果在同一位点上所有等位变异均没有减效效应时,则优先选择无效或增效效应值小的等位变异。

在鉴定优异等位变异时,共发现 5 个优异等位变异与抗赤霉病相关,包括 *Xgwm493-180*、*Xbarc117-233*、*Xgwm429-199*、*Xgwm155-135* 和 *Xgwm296-186*。其中台湾小麦携带 3 个优异等位变异,平均病小穗数为 1.8 个,阿夫小麦携带 2 个优异等位变异和 1 个第二优异等位变异,平均病小穗数为 1.7 个,苏麦 3 号则继承了阿夫及台湾小麦的优异等位变异,携带 5 个优异等位变异中的 4 个,平均病小穗数为 0.9 个,表明苏麦 3 号的赤霉病抗性是由阿夫及台湾小麦中的优异等位变异累加或者互作而成。另外,在研究病小穗数与优异等位变异数目关系时,发现优异等位变异数与病小穗数呈线性负相关,该线性关系表明每增加 1 个优异等位变异,病小穗数降低 0.6 个。进一步表明赤霉病抗性很可能是由不同位点的优异等位变异累加或互作而成,与其他研究结果一致<sup>[43-44]</sup>。具体哪些位点具有累加效应,哪些位点之间具有互作效应还需进一步研究。

苏麦 3 号是世界范围内公认最优秀抗源,并且它在赤霉病抗病育种中也利用最为广泛,然而其抗病形成机制还不清楚。目前已有众多的赤霉病关联分析的研究报道,但是除了部分利用苏麦 3 号及其衍生系的单倍型分析的报道外<sup>[45-48]</sup>,并未见利用苏麦 3 号衍生群体进行关联分析的报道。本研究鉴定到的关联位点与优异等位变异将与连锁分析中获得的 QTL 紧密连锁分子标记互为补充,为利用苏麦 3 号培育高抗赤霉病品种提供理论依据和指导作用。尽管如此,研究中利用 SSR 标记数相对较少,可能还有与赤霉病抗性相关的位点没有检测到,下一步计划是利用 SNP 芯片对该群体进行基因型分析,检测与赤霉病抗性以及相关农艺性状关联的 SNP 位

点和优异等位变异,尝试制作抗赤霉病育种芯片,为小麦抗赤霉病育种服务。

## 4 结论

利用 52 个 SSR 标记,对阿夫及其衍生群体的基因组进行扫描,关联分析结果显示,5 个标记位点与赤霉病病小穗数相关,表型变异解释率为 2.5% ~ 7.6%。等位变异分析表明 5 个标记位点的 11 个等位变异与赤霉病病小穗数相关,包括 3 个减效变异、1 个无效变异和 7 个增效变异,其中 *Xgwm493-180* 具有最大的减效效应值,*Xbarc117-225* 具有最大的增效效应值,*Xgwm429-219* 为无效等位变异。此外,还发现品种或品系的赤霉病病小穗数与其携带优异等位变异数目呈线性负相关。

### 参考文献

- [1] Bai G, Shaner G. Wheat scab: perspective and control. *Plant Disease*, 1994, 78: 760-766
- [2] Goswami R, Kistler C. Heading for disaster: *Fusarium graminearum* on cereal crops. *Molecular Plant Pathology*, 2004, 5: 515-525
- [3] Osborne L, Stein J. Epidemiology of *Fusarium* head blight on small-grain cereals. *International Journal of Food Microbiology*, 2007, 119: 103-108
- [4] Ma Z, Xue S, Lin F, Yang S, Li G, Tang M, Kong Z, Cao Y, Zhao D, Jia H, Zhang Z, Zhang L. Mapping and validation of scab resistance QTLs in the Nanda2419 × Wangshuibai population. *Cereal Research Communication*, 2008, 36: 245-251
- [5] Leslie J, Summerell B. *Fusarium Laboratory manual* // Leslie J, Summerell B. *Fusarium graminearum* Schwabe. Ames, USA: Blackwell Publishing Ltd. Press, 2006: 176-180
- [6] Bennett J, Kilch M. Mycotoxins. *Clinical Microbiology Reviews*, 2003, 16: 497-516
- [7] Etienne D, Monica M, Murakmi U J, Lewis J, Ban T. Global *Fusarium* networking. *Cereal Research Communication*, 2008, 36: 11-19
- [8] Thornsberry J, Goodman M, Doebley J, Kresovich S, Nielsen D, Buckler E. Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nature Genetics*, 2001, 28: 286-289
- [9] Matthew W, Amanda J, Anjali S, Brad C, Stephen K, Susan R. High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the *xa5* locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 62-73
- [10] Breseghello F, Sorrells M. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Genetics*, 2006, 172: 1165-1177
- [11] Flint-Garcia, Thornsberry J, Buckler E. Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54: 357-374
- [12] Koller S, Rodemann B, Ling J, Korzun V, Ebmeyer E, Argillier O, Hinz M, Plieske J, Kulosa D, Ganai M, Röder M. Whole genome association mapping of *Fusarium* head blight resistance in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS One*, 2013, 8: e57500
- [13] Hao C, Wang Y, Hou J, Feuillet C, Balfourier F, Zhang X. Association mapping and haplotype analysis of a 3.1-Mb genomic region involved in *Fusarium* head blight resistance on wheat chromosome 3BS. *PLoS One*, 2012, 7: e46444
- [14] Arruda M, Brown P, Brown-Guedira G, Krill A, Thurber C, Merrill

- K, Foresman B, Kolb F. Genome-Wide Association Mapping of Fusarium Head Blight Resistance in Wheat using Genotyping-by-Sequencing. *Plant Genome*, 2016, 9:1-16
- [15] Wang R, Chen J, Anderson J, Zhang J, Zhao W, Wheeler J, Klassen N, See D, Dong Y. Genome-Wide Association Mapping of Fusarium Head Blight Resistance in Spring Wheat Lines Developed in the Pacific Northwest and CIMMYT. *Phytopathology*, 2017: PHYTO02170073R
- [16] Buerstmayr H, Ban T, Anderson J. QTL mapping and marker-assisted selection for Fusarium head blight resistance in wheat: a review. *Plant Breeding*, 2009, 128:1-26
- [17] Bai G, Kolb F, Shaner G, Domier L. Amplified fragment length polymorphism markers linked to a major quantitative trait locus controlling scab resistance in wheat. *Phytopathology*, 1999, 89:343-348
- [18] Jiang G, Dong Y, Shi J, Ward R. QTL analysis of resistance to Fusarium head blight in the novel wheat germplasm CJ 9306. II. Resistance to deoxynivalenol accumulation and grain yield loss. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115:1043-1052
- [19] McCartney C, Somers D, Fedak G, DePauw R, Thomas J, Fox S, Humphreys D, Lukow O, Savard M, McCallum B. The evaluation of FHB resistance QTLs introgressed into elite Canadian spring wheat germplasm. *Molecular Breeding*, 2007, 20:209-221
- [20] Somers D, Fedak G, Savard M. Molecular mapping of novel genes controlling Fusarium head blight resistance and deoxynivalenol accumulation in spring wheat. *Genome*, 2003, 46:555-564
- [21] Zhou W, Kolb F, Bai G, Domier L, Boze L, Smith N. Validation of a major QTL for scab resistance with SSR markers and use of marker-assisted selection in wheat. *Plant Breeding*, 2003, 122:40-46
- [22] 陆维忠, 程顺和, 王裕中. 小麦赤霉病研究. 北京: 科学出版社, 2001:24-34
- [23] Somers D, Isaac P, Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109:1105-1114
- [24] Ma Z Q, Sorrells M E, Tanksley S D. RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes *Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, and *Pm4* in wheat. *Genome*, 1994, 37:871-875
- [25] 文自翔, 赵团结, 郑永战, 刘顺湖, 王春娥, 王芳, 盖钧镒. 中国栽培和野生大豆农艺品质性状与 SSR 标记的关联分析 I. 群体结构及关联标记. *作物学报*, 2008, 34(7):1169-1178
- [26] Pritchard J, Stephens M, Rosenberg N. Association mapping in structured populations. *American Journal of Human Genetics*, 2000, 67:170-181
- [27] Anderson J, Stack R, Liu S, Waldron B, Fjeld A, Coyne C, Moreno-Sevilla B, Mitchell F, Song Q, Cregan P, Froberg R. DNA markers for *Fusarium* head blight resistance QTLs in two wheat populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102:1164-1168
- [28] Buerstmayr H, Lemmens H, Hartl L, Doldi L, Steiner B, Stierschneider, 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
- [29] Zhou W, Kolb F, Bai G, Shane G, Domier L. Genetic analysis of scab resistance QTL in wheat microsatellite and AFLP markers. *Genome*, 2002, 45:719-727
- [30] Del Blanco I A, Froberg R C, Stack R W, Berzonsky W A, Kianian S F. Detection of QTL linked to *Fusarium* head blight resistance in Sumai 3-derived North Dakota bread wheat lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106:1027-1031
- [31] Lin F, Kong Z, Zhu H, Xue S, Wu J, Tian D, Wei J, Zhang C, Ma Z. Mapping QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in the Nanda2419 × Wangshuibai population. I. Type II resistance. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109:1504-1511
- [32] Lemmens M, Scholz U, Berthiller F, Dall'Asta C, Koutnik A, Schuhmacher R, Adam G, Buerstmayr H, Mesterházy Á, Krska R, Ruckebauer P. The ability to detoxify the mycotoxin deoxynivalenol colocalizes with a major quantitative trait locus for *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2005, 18:1318-1324
- [33] Mardi M, Buerstmayr H, Ghareyazie B, Lemmens M, Mohammadi S A, Nolz R, Ruckebauer P. QTL analysis of resistance to *Fusarium* head blight in wheat using a Wangshuibai-derived population. *Plant Breeding*, 2005, 124:329-333
- [34] Chen J, Griffey C, Saghai Maroof M, Stromberg E, Biyashev R, Zhao W, Chappell M, Pridgen T, Dong Y, Zeng Z. Validation of two major quantitative trait loci for *Fusarium* head blight resistance in Chinese wheat line W14. *Plant Breeding*, 2006, 125:99-101
- [35] Liu S, Zhang X, Pumphrey M O, Stack R W, Gill B S, Anderson J A. Complex microcolinearity among wheat, rice, and barley revealed by fine mapping of the genomic region harboring a major QTL for resistance to *Fusarium* head blight in wheat. *Functional & Integrative Genomics*, 2006, 6:83-89
- [36] Yu J, Bai G, Zhou W, Dong Y, Kolb F. Quantitative trait loci for *Fusarium* head blight resistance in a recombinant inbred population of Wangshuibai/Wheaton. *Phytopathology*, 2008, 98:87-94
- [37] Zhang M, Zhang R, Yang J, Luo P. Identification of a new QTL for *Fusarium* head blight resistance in the wheat genotype "Wangshuibai". *Molecular Biology Reports*, 2010, 37:1031-1035
- [38] Lin F, Xue S, Zhang Z, Zhang C, Kong Z, Yao G, Tian D, Zhu H, Li C, Cao Y, Wei J, Luo Q, Ma Z. Mapping QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in the Nanda2419 × Wangshuibai population. II: type I resistance. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112:528-535
- [39] Xue S, Xu F, Tang M, Zhou Y, Li G, An X, Lin F, Xu H, Jia H, Zhang L, Kong Z, Ma Z. Precise mapping *Fhb5*, a major QTL conditioning resistance to *Fusarium* infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123:1055-1063
- [40] Shen X, Zhou M, Lu W, Ohm H. Detection of *Fusarium* head blight resistance QTL in a wheat population using bulked segregant analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106:1041-1047
- [41] Gervais L, Dedryver F, Morlais J Y, Bodusseau V, Negre S, Bilous M, Groos C, Trotet M. Mapping of quantitative trait loci for field resistance to *Fusarium* head blight in an European winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106:961-970
- [42] Ward R W, Canty S M, Lewis J, Siler L. National *Fusarium* Head Blight Forum Proceedings//Xu D, Juan H, Nohda M, Ban T. QTL mapping of FLD and SFI resistance to FHB in wheat. Okemos, USA: Kinkos Press, 2001:40-42
- [43] Zanke C D, Ling J, Plieske J, Kollers S, Ebmeyer E, Korzun V, Argillier O, Stiewe G, Hinze M, Neumann F, Eichhorn A, Polley A, Jaenecke C, Ganai M W, Röder M S. Analysis of main effect QTL for thousand grain weight in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by genome-wide association mapping. *Frontier in Plant Science*, 2015, 6:644
- [44] Kollers S, Rodemann B, Ling J, Korzun V, Ebmeyer E, Argillier O, Hinze M, Plieske P, Kulosa D, Ganai M W, Röder M S. Whole genome association mapping of *Fusarium* head blight resistance in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS One*, 2013, 8:e57500
- [45] Liu S, Anderson J. Marker assisted evaluation of *Fusarium* head blight resistant wheat germplasm. *Crop Science*, 2003, 43:760-766
- [46] Bai G, Guo P, Kolb F L. Genetic relationships among scab-resistant cultivars of wheat based on molecular markers. *Crop Science*, 2003, 43:498-507
- [47] McCartney C A, Somers D J, Fedak G, Cao W. Haplotype diversity at *Fusarium* head blight resistance QTLs in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109:261-271
- [48] Yu J, Bai G, Cai S, Ban T. Marker-assisted characterization of Asian wheat lines for resistance to *Fusarium* head blight. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113:308-320