

# 蚕豆种质资源、抗病育种和 QTL 定位及抗逆性研究进展

王海飞, 宗绪晓

(中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081)

**摘要:**蚕豆是世界温带和亚热带地区一种重要的食用豆类作物, 在中国的栽培历史超过 2100 年。中国是世界上蚕豆栽培面积最大、总产量最多的国家, 蚕豆因其高效生物固氮、土壤改良和环境友好特性, 已成为中国现代农业种植结构调整、西部经济欠发达地区和丘陵山区农民脱贫致富的重要经济作物。目前, 多种 DNA 标记已广泛应用于大豆、菜豆、豌豆等豆类作物, 并取得了一系列重要进展, 但蚕豆分子遗传学的研究进展相对缓慢。本文对蚕豆的起源、分类、国内外蚕豆遗传多样性、遗传图谱构建, 以及生长习性、抗病育种和 QTL 定位、抗逆性研究进行了综述, 旨在为国内外蚕豆资源的深入研究和利用提供参考。

**关键词:**蚕豆; 遗传多样性; 遗传图谱; 数量性状基因位点 (QTL)

## Advances in Research of Genetic Resources, Breeding and QTL for Disease Resistance and Resistance to Abiotic Stresses on *Vicia faba* L.

WANG Hai-fei, ZONG Xu-xiao

(National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** Faba bean is one of the world important grain legume crops in the temperate and subtropic zones, and has been cultivated in China since 2100 years ago. China is the largest producer in both sowing area and production of faba bean globally. Faba bean becomes an important cash crop in western provinces and underdeveloped mountainous areas of China, due to its effective nitrogen fixation, soil improvement ability and environmental-friendly in modern cropping systems. Various kinds of DNA markers have been successfully used in other legume crops such as soybean, common bean and pea etc. However, the molecular genetic studies on faba bean is limited. Therefore, studies on origination, taxonomy, genetic diversity, genetic association mapping, breeding and QTL mappings of major traits such as growth habit, disease resistance and tolerance to abiotic stresses in faba bean have been reviewed, in order to provide essential information for future researches and utilization of faba bean genetic resources.

**Key words:** Faba bean; Genetic diversity; Genetic mapping; QTL

蚕豆属于豆科 (Leguminosae), 蝶形花亚科 (Papilionoideae), 野豌豆族 (Vicieae), 巢菜属 (*Vicia* L.), 蚕豆种 (*Vicia faba* L.), 染色体组为  $2n = 12$ 。蚕豆是一种富含氨基酸且有一定药用和保健作用的作物<sup>[1]</sup>。

我国是世界上蚕豆栽培面积最大、总产量最多的国家。据 FAO 最新统计<sup>[2]</sup>, 2001-2007 年, 全世界干蚕豆平均栽培面积为 267.36 万  $\text{hm}^2$ , 总产 445.78 万 t, 其中中国栽培面积为 114.31 万  $\text{hm}^2$ , 总产 209.26 万 t, 中国蚕豆栽培面积和总产在世界上所占比重分别为

收稿日期: 2010-07-26 修回日期: 2010-09-27

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项 (nyctx-18); 农业部作物种质资源保护项目 (NB09-2130135-2-09)

作者简介: 王海飞, 在读硕士, 研究方向为蚕豆种质资源遗传多样性及 SSR 标记开发。E-mail: whf.718@163.com

通讯作者: 宗绪晓, 博士, 研究员, 研究方向为食用豆类资源研究、改良及分子标记。E-mail: zongxx@mail.caas.net.cn

42.76%和46.94%,云南省是我国蚕豆生产面积和产量最大的省份,其产量约占中国总产的27%,除中国外产量较多的还有埃塞俄比亚(37万 $\text{hm}^2$ ;45万t)、埃及(14万 $\text{hm}^2$ ;44万t)、澳大利亚(16万 $\text{hm}^2$ ;27万t)<sup>[2]</sup>。欧洲蚕豆栽培面积和总产量分别是37万 $\text{hm}^2$ 和120万t,分别占世界蚕豆栽培面积和产量的14%和25%,其中英国67万t,法国29万t,意大利6.5万t,德国5.6万t,西班牙5.2万t<sup>[2]</sup>。我国蚕豆出口数量在20世纪90年代达到43万t,后来逐渐下降。近年来我国蚕豆出口量一直保持在2万~3万t之间,主要出口埃及、日本、意大利、也门、印尼等国,出口的蚕豆主要来自青海、河北、甘肃、云南等省的大粒蚕豆<sup>[3]</sup>。我国蚕豆生产和贸易运作成本较高,产品质量不稳定,小杂粮食品加工利用研究少等原因限制了我国蚕豆的外贸与出口。

中国蚕豆在生产上分为秋播和春播两大生态区,其中秋播蚕豆种植面积和产量在中国蚕豆生产中所占的比重分别为85.5%和78.2%,秋播蚕豆以长江流域地区为主,春播蚕豆以西北和华北北部为主,青蚕豆生产主要分布于干蚕豆主产区内的中、大城市周边地区<sup>[4]</sup>。大多数国家以栽培饲料用蚕豆为主,其次是粮用蚕豆,菜用蚕豆栽培较少。中国秋播区的菜用和粮用蚕豆以云南、江苏、浙江、四川、重庆、安徽和湖北等省栽培最多;中国春播区蚕豆主要集中在青海、宁夏、甘肃、内蒙古等省区的高寒区域以及河北省张家口坝上地区,以粮用蚕豆为主,很少菜用;其他各省栽培面积较小<sup>[5]</sup>。蚕豆适应冷凉气候和多种土地条件,有生物固氮之王的美誉,具有高蛋白含量,易消化吸收,粮、饲、菜兼用和深加工增值等特点,是种植业结构调整中重要的间套作和养地作物,也是我国北方主要的早春作物、南方主要的冬季作物。中国蚕豆在世界蚕豆生产中占有重要地位。本文回顾与综述了蚕豆种质资源的起源、分类、国内外蚕豆资源的遗传多样性、遗传图谱构建,以及生长习性、抗病育种和QTL定位、抗逆性的研究进展,旨在为蚕豆资源的深入研究和利用提供参考。

## 1 蚕豆种质资源研究进展

### 1.1 蚕豆的起源和分类

蚕豆的起源虽然有较多研究,但至今仍没有定论。Ladizinsky<sup>[6]</sup>认为中亚中心是蚕豆最初起源地,

地中海沿岸及埃塞俄比亚是大粒蚕豆的次生起源地。最近研究证明蚕豆可能起源于亚洲中部和西部,阿富汗和埃塞俄比亚为次生起源地<sup>[1]</sup>。Cubero<sup>[7]</sup>推测蚕豆起源中心在近东地区,并由此向4个方向传播:从地中海地区向北传播到欧洲,从北非沿地中海海岸传播到西班牙,从尼罗河三角洲传播到埃塞俄比亚,从美索不达米亚平原向东传播到印度,从印度传播到中国。然而,Muratova<sup>[8]</sup>认为蚕豆的起源中心在欧洲的东南部,Maxed<sup>[9]</sup>却认为亚洲的西南部是巢菜属的起源中心。在以色列考古研究中发现的蚕豆种子,说明公元前6500-6800年已有蚕豆种植<sup>[10-11]</sup>。而在叙利亚西北部的考古发现表明蚕豆的起源可以追溯到公元前10000年<sup>[12]</sup>。以上考古资料似乎表明亚洲的西南部是蚕豆的主要起源中心。

蚕豆何时传入中国没有确切的记载,但有一些历史文献记载了中国蚕豆的来源和用途,公元3世纪上半叶,三国时代张揖撰写的《广雅》中有胡豆一词。公元1507年,北宋宋祈撰《益都方物略记》中记载:“佛豆,豆粒甚大而坚”。明朝李时珍撰《本草纲目》(公元1587年)中说:“张騫使外国得胡豆种归,令蜀人呼此为蚕豆”<sup>[1,4]</sup>。也有研究认为2100年前蚕豆从中东地区经丝绸之路传入我国北部<sup>[1]</sup>;但1973年在甘肃省广河县(春播蚕豆区)的历史遗迹中出土的古陶器上有蚕豆的图绘以及浙江吴兴(秋播蚕豆区)新石器时代晚期的钱山漾文化遗址中出土的蚕豆半炭化种子,说明距今4000~5000年前我国已经栽培蚕豆了<sup>[4,13]</sup>。由此可见,蚕豆在我国的栽培历史十分悠久。我国云南丽江一带有一种拉市青皮豆,栽培历史很久,据说是当地的原产品种。Zong等<sup>[14-15]</sup>利用AFLP分别对中国春性和冬性蚕豆资源与国外蚕豆资源进行比较研究,结果表明,中国蚕豆资源明显与国外资源相分离,可以推断中国可能是蚕豆的又一个次生多样性中心。因此,蚕豆的起源、我国是否是蚕豆的次生起源地以及蚕豆在我国的栽培历史均有待进一步研究论证。

蚕豆在植物学上为巢菜属,是这个属各个种中生殖隔离最好的一个种,蚕豆与巢菜属其他种之间无杂交成功事例<sup>[16]</sup>,至今没有发现蚕豆野生种,与蚕豆种最为近似的野生种为来自阿尔及利亚的*V. pliniana*(Trabut) Murat<sup>[8]</sup>,有研究认为*paucijuga*为蚕豆种最近的野生种<sup>[17]</sup>,然而Ladizinsky<sup>[6]</sup>和Birch<sup>[18]</sup>反对把*V. narbonensis* L.和其他野生种当做

与栽培蚕豆最近的祖先种。在形态学特征上,蚕豆种与巢菜属其他种不同之处在于蚕豆没有卷须,以及种脐正好在种子长度的一端。蚕豆为常异花授粉

植物,因而种内的分类常有困难或有不同的分类,但 Muratova<sup>[8]</sup> 主要根据种子大小的分类,得到普遍认可并被广泛利用,这种分类见图 1。

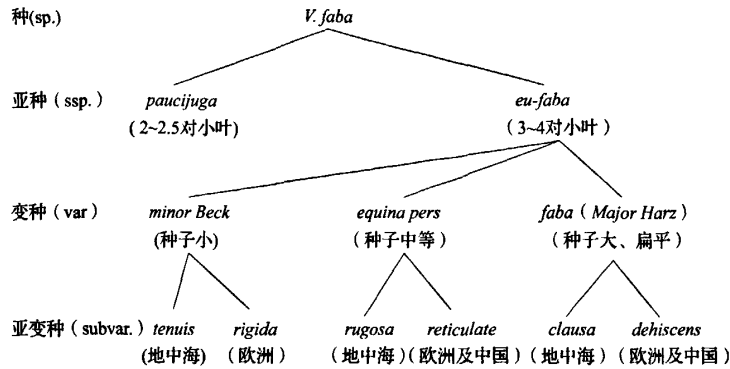


图 1 蚕豆的分类(据 1931 年, Muratova)

Fig. 1 Taxonomy of *Vicia faba* (sourced from Muratova in 1931)

在阿富汗和印度发现亚种 *paucijuga*, 其植株矮小, 每片复叶的小叶少, 每花序的花较少, 子粒小。大粒蚕豆变种 *major* 主要分布在南地中海国家和中国, 到 16 世纪扩大到墨西哥和南美。在埃塞俄比亚地区发现小粒蚕豆变种 *minor*, 之后在北欧农业中逐渐受到重视, 中粒蚕豆变种分布在中东和以埃及为主的北非国家<sup>[19]</sup>。

随后 Hanelt<sup>[20]</sup> 提出新的分类, 他认为蚕豆的 2 个亚种为: *minor* (最古老的一个) 和 *faba*。 *faba* 的 2 个变种为 *equina* 和 *faba*。 Cubero<sup>[17]</sup> 认为蚕豆有 4 个植物学变种, 即 *paucijuga*、*minor*、*equina* 和 *faba*。蚕豆大、中、小粒的划分标准不一, 中国一般将百粒重 120g 以上称为大粒变种, 70 ~ 120g 为中粒变种, 70g 以下为小粒变种; 根据用途不同, 还可分为食用、菜用、饲用和绿肥用蚕豆品种; 按播种期和冬春性不同, 分为冬蚕豆和春蚕豆; 成熟期上分为早熟型、中熟型和晚熟型; 以种皮颜色不同可分为青皮蚕豆、白皮蚕豆和红皮蚕豆等<sup>[1]</sup>。

## 1.2 蚕豆资源的收集、保存及利用

截止 2008 年, 全世界 37 个国家共收集蚕豆资源 38360 份, 目前最大的收集单位是国际干旱地区农业研究中心 (ICARDA), 保存有 9016 份蚕豆资源, 其次为中国 5229 份, 保存蚕豆资源较多的国家还有澳大利亚 2445 份、德国 1920 份、法国 1900 份、俄罗斯 1881 份、意大利 1876 份、摩洛哥 1715 份、西班牙 1622 份、波兰 1258 份, 埃塞俄比亚 1118 份, 欧洲收集的 18076 份蚕豆资源中有 50% 的来自世界其他国家, 另一半为欧洲本土资源<sup>[21]</sup>。这些种质资

源多保存于 -20 ~ -18℃ 的长期库和 5℃ 左右的中期库中。

成熟期、花期及株型等形态多样性使蚕豆能够适应多种生态和气候条件, 有些资源对生物或非生物胁迫具有较好的抗性, 因此在现有的资源中筛选出抗病、抗逆的综合农艺性状较好的优良品种是资源利用的一种环保有效的途径。ICARDA 收集的蚕豆资源中有抗褐斑病的 BPL410 (厄瓜多尔)、抗锈病的 BPL261、抗茎枯病的 BPL472、抗列当草的 F402 (埃及), 其中有些品系具有水平抗性, 如 PBL269 抗锈病、黑斑病、茎枯病和褐斑病, 还有抗蚕豆卷叶病毒和黄化花叶病毒的品系。ICARDA 通过人工接种筛选了同时抗赤斑病和锈病, 或同时抗褐斑病和赤斑病的组合。ICARDA 已筛选出抗茎秆线虫的抗源 BPL1、BPL10、BPL11、BPL12、BPL23、BPL26、BPL27、BPL40、BPL63、BPL88 和 BPL183, 目前正用于育种项目<sup>[22]</sup>。欧洲抗褐斑病的主栽品种为 29H<sup>[23]</sup>。蚕豆易受蚜虫的侵害, Holt 等<sup>[24]</sup> 鉴定并筛选出部分抗黑豆蚜资源。列当在地中海地区对蚕豆的危害尤为严重, 目前已选育出部分抗列当品种<sup>[25]</sup>。在法国和德国的蚕豆资源中已筛选出优良的耐寒品种, 最近我国也已筛选出部分耐寒资源, 这对冬性蚕豆优良品种的选育及种植面积的推广具有重要意义。

我国长期库保存的国内外蚕豆种质资源中 65% 为国内地方品种和育成品种, 35% 为引进的国外蚕豆资源<sup>[7]</sup>。种质资源研究的目的是为了利用, 从地方品种资源中筛选出抗病、高产的优良品

种,按育种目标,通过品种间有性杂交等选育出抗病性强、品质好、适宜加工的高产、稳产的新品种是蚕豆种质资源利用的有效途径。甘肃省临夏州农科所以当地植株健壮、生育期较长、丰产性较好的马牙蚕豆作母本,与引进的株高适中、适期成熟、适应性强、子粒较薄的英175作父本进行杂交,育成具有丰产、稳产、抗逆性强、适应性广、商品性好的临夏大蚕豆,曾经是省20世纪80年代初大面积的主栽品种<sup>[26]</sup>。2003-2006年中澳合作项目《在中国和澳大利亚雨养型农业系统中增加冷季豆类生产研究》(CS1/2000/035)中,充分利用春、秋两播区的播种季节反差对蚕豆资源进行穿梭育种,这样可缩短选择周期,提高资源的利用率。随着小宗粮豆事业的发展,全国蚕豆联合区域试验于2003年开始实施,临蚕2号是第一个通过国家鉴定的蚕豆品种<sup>[27]</sup>。过去的20年中,我国对现存的全部蚕豆种质资源进行了农艺性状鉴定,并对其中部分资源进行了抗病性、抗逆性和品质性状鉴定,从中初步筛选出了部分优异种质用于品种改良和直接推广利用,取得了显著的社会和经济效益。

### 1.3 形态多样性研究

由于蚕豆无野生种,且种间杂交尚无成功事例<sup>[16]</sup>,转基因株系的获得更为困难,所以其变异仅来源于自然变异或突变引起的变异,但对我国收集的蚕豆资源研究表明,蚕豆的株高、子粒大小、种皮颜色、粒重等类型十分丰富,形态多样性和基因多样性研究对蚕豆资源利用和育种具有重要意义。早期蚕豆资源的研究主要集中在形态性状方面。不同来源的蚕豆资源有不同的形态特征,研究发现尼罗河流域和埃塞俄比亚地区的资源茎秆颜色较浅,北欧的资源小叶较多,尼罗河的资源小叶较少,埃塞俄比亚地区的资源严重倒伏,而北欧资源倒伏较轻,印度次大陆的豆荚直立而南欧的豆荚下垂,埃塞俄比亚的资源豆荚为黑色<sup>[28]</sup>。Polignano等<sup>[29]</sup>对来自于39个国家的1565份蚕豆种质资源进行了表型特征研究,结果表明:多样性指数与地理位置有着密切的联系,通过判别分析和聚类分析找出了一些对蚕豆资源收集和保存有用的表型特征。

利用形态性状对蚕豆资源的遗传多样性进行研究,来自于不同地区的材料拥有类似的遗传背景,可能是由于不同地区的材料来自于相同的祖先种。但是,来自相同地区的材料并不总是聚在相同类群,因此,地理位置的差异并不能作为亲本选择时的遗传多样性指标,亲本的选择应该以特定群体遗

传多样性的系统分析为基础<sup>[30]</sup>。Polignano等<sup>[31]</sup>对埃塞俄比亚和阿富汗地区蚕豆资源的农艺性状进行调查,结果发现:不同来源材料的株高和产量有明显差异,不同来源的蚕豆种质资源在株高和种子特性上明显不同。对我国青海蚕豆种质资源的形态多样性进行鉴定,结果表明青海蚕豆种质资源具有丰富的形态多样性<sup>[32]</sup>。因此,不同的形态性状与地理来源密切相关,为了适应赖以生存的环境条件,丰富多样的生态环境和地理条件可能造就了某些资源的对生物或非生物胁迫的抗性或耐性。

利用形态和农艺性状对蚕豆群体进行分类研究有助于蚕豆资源在育种中的有效利用及其高效的保存和管理,但由于某些性状受环境因素和生长期的影响,所以仅用形态和农艺性状划分的基因库是不精确的,不能准确反映不同资源的遗传差别和亲缘关系。分子标记技术不受环境和生长期的影响<sup>[33]</sup>,现代分子标记技术从DNA水平上揭示遗传变异,反映遗传背景差异,因此能够有效、真实地反映种质资源的遗传变异和亲缘关系。近年来分子标记技术的应用给蚕豆资源遗传多样性的评价提供了新的研究方法<sup>[33-34]</sup>。

### 1.4 蛋白和DNA分子标记遗传多样性研究

蚕豆是一种适应多种气候条件和地带的古老的驯化作物,富含蛋白、粮、饲兼用,是农业种植结构调整的重要经济作物。蚕豆种质资源的评价和遗传背景的研究对资源的利用及品种改良有重要的作用。Kaser等<sup>[35]</sup>利用蛋白质和同工酶标记对来自世界各地的22个栽培品种和49个农家种进行分析,聚类结果显示:除了17个德国种外,其他均分类不清晰。Polignano等<sup>[36]</sup>利用草酰乙酸转氨酶(GOD)、过氧化物歧化酶(SOD)和苹果酸酶(ME)对33份蚕豆资源进行多样性研究,分析表明:33份蚕豆资源可以清楚地划分为5个组群。

方宣钧等<sup>[37]</sup>提到1980年Botstein等首次提出DNA限制性片段长度多态性至今,已经发展了10多种基于DNA多态性的分子标记技术并广泛应用于多种作物的遗传多样性研究。目前应用于蚕豆的主要有RAPD<sup>[38]</sup>、AFLP<sup>[14-15]</sup>和ISSR<sup>[33]</sup>标记。利用RAPD标记对3个蚕豆自交系群体进行研究,结果表明地中海种和欧洲小粒种为截然不同的两组,欧洲大粒种介于两者之间<sup>[38]</sup>。Mahmoud等<sup>[34]</sup>利用AFLP标记对来自亚洲、欧洲和北非的蚕豆资源的遗传多样性进行分析,结果显示中东地区的

蚕豆资源遗传多样性丰富,他认为蚕豆资源通过北非向欧洲的中部和西北方向传播,北非和欧洲的蚕豆资源亲缘关系较近,其分子标记数据与系谱数据基本相符。随后他又利用 AFLP 标记对欧洲蚕豆资源的杂种表现及杂种优势进行研究,结果发现:AFLP 标记对预测  $F_1$  代杂种表现和杂种优势没有明显帮助<sup>[39]</sup>。Terzopoulos 等<sup>[33]</sup>将 ISSR 标记应用于希腊地方蚕豆群体遗传结构的分析,并将分子标记结果与形态和农艺性状数据进行了比较研究。

中国农业科学院作物科学研究所食用豆课题组,对蚕豆 DNA 的提取方法进行了优化<sup>[40]</sup>,并对蚕豆 AFLP 技术体系进行了优化研究<sup>[41]</sup>。在此基础上,Zong 等<sup>[14]</sup>利用 10 对 AFLP 引物对 204 份国内冬性蚕豆地方资源和 39 份国外冬性蚕豆资源进行了遗传多样性分析,通过聚类分析和主成分分析将中国蚕豆资源同国外蚕豆资源明显分开,云南蚕豆资源明显不同于其他中国冬性蚕豆资源。随后又对 39 份国内春性蚕豆地方品种和 136 份国外春性蚕豆资源进行 AFLP 标记分析,发现春性蚕豆资源的遗传多样性与其来源地生态环境相关联。聚类分析将其分为 4 个基因库,中国春性蚕豆地方品种明显不同于国外资源,中国和日本春性蚕豆资源同中东地区的蚕豆资源关系密切,印证了蚕豆从中东地区经丝绸之路传入我国这一说法<sup>[15]</sup>,但由于参试材料较少,还需对其进行深入的研究。

上述研究肯定了分子标记技术在蚕豆资源遗传多样性研究中的优越性,但是均缺少对广泛地理来源、大量具代表性蚕豆资源样本的系统分析。目前国内蚕豆资源多样性研究中,仅采用了 AFLP 分子标记,且涉及的材料有限,未将春性和冬性蚕豆结合在一起分析。中国蚕豆的种植地域十分广阔,且不同地理环境的气候各异,纬度、海拔,降水等的地区差异性十分悬殊,且国内外蚕豆等小宗作物的研究人员较少,引种不太频繁,因此,不同地理来源的蚕豆资源可能在长期的隔离条件下形成了相对独立的具有特殊遗传背景的资源群体,国内蚕豆资源系统详细的比较研究有待进一步推进。早期主要在形态性状方面的研究未能确定蚕豆的起源,分子标记可能更为有效地反映资源间的亲缘关系和群体间的遗传多样性,从而为研究蚕豆的起源和传播提供有效的参考。

鉴于 RAPD 标记不稳定,AFLP 和 RFLP 成本

较高且步骤繁琐,不利于其广泛应用,SSR 标记以其稳定性好,成本低等优点已被公认为最好的分子标记之一。由于蚕豆在豆类作物中基因组最大,约为 13000Mb<sup>[42]</sup>,给其测序工作带来很大的困难,导致蚕豆基因组 DNA 序列信息缺乏,限制了蚕豆 SSR 标记的开发与应用。SSR 的侧翼序列相对保守,物种的 SSR 引物的扩增位点与该物种相关<sup>[43]</sup>;虽然禾谷类物种间 SSR 引物的通用性较好<sup>[44]</sup>,但豆科作物间 SSR 引物的通用性较差,其他豆类作物的 SSR 引物在蚕豆中通用性更差。Peakall 等<sup>[45]</sup>研究了不同豆类间 SSR 引物的通用性,结果发现 31 对大豆 SSR 引物在其他豆类(包括蚕豆)中的通用性很差,为 3%~13%。通过 EST 开发的 209 个 SSR 标记和基于 BAC 文库开发的 33 个蒺藜苜蓿 SSR 标记中,40% 能在参试的蚕豆材料(Vf6、Vf136、Vf27 和 29H)中扩增出条带,但均没有多态性<sup>[46]</sup>。2002 年 Pozarkova 等<sup>[47]</sup>首次开发出 25 对蚕豆 SSR 引物,但这些引物为 1 号染色体上所特有的引物,从而限制了其应用范围。直到 2009 年 Zild 等<sup>[48]</sup>利用 FIASCO 磁珠富集法在蚕豆栽培品种(抗锯齿列当 Giza402)自交系基因组中开发出 73 对含 AG 重复序列的 SSR 引物,其中 54 对在参试的 10 个蚕豆材料中具有多态性。蚕豆分子标记技术研究落后于其他作物,且发达国家蚕豆种植面积小,国内外研究蚕豆的人员有限,从而限制了蚕豆 SSR 标记的开发与应用。中国作为蚕豆第一生产大国,有必要加强蚕豆分子遗传学研究,因此,利用 EST 序列、BAC 文库、磁珠富集法等开发出更多的 SSR 引物用于饱和图谱的构建及基因定位的工作势在必行。目前,本实验室利用蚕豆 EST 序列和 ISSR 开发 SSR 标记的工作已逐步展开。

## 2 蚕豆遗传连锁图谱的构建

分子遗传连锁图谱构建及目标基因的定位将极大提高分子标记辅助育种的效率,并为精细定位、图位克隆等研究奠定基础。目前,几乎所有重要农作物的分子遗传图谱均已建成,但蚕豆遗传连锁图谱构建尚处于研究初期。蚕豆遗传图谱大致分为 3 代:第 1 代是以农艺性状和同工酶标记为基础构建的遗传连锁图谱;第 2 代是以 RAPD、同工酶标记为基础的分子连锁图谱;第 3 代是将各种标记整合在一起的高密度连锁图谱。

Vande 等<sup>[49]</sup>在 RFLP、RAPD、形态学和同工酶

标记的基础上初步构建了一张蚕豆遗传连锁图谱,该图谱包括17个标记分别位于7个连锁群上。随后 Torres 等<sup>[50]</sup>通过 Vf35 和 Vf173 与 Vf6 杂交得到2个 F<sub>2</sub> 群体,利用同工酶、RFLP 和 RAPD 标记构建了一张包含11个连锁群的遗传图谱,其中有一个连锁群位于中着丝粒染色体的核仁组织区。最初蚕豆的三体植株是以 Vf6 为母本分别与 Vf2, Vf33, Vf76, Vf108, Vf159, Vf166(均来自西班牙的哥多华市)杂交,形成第3、4、5、6染色体的三体, Torres 等<sup>[51-52]</sup>在减数分裂中期鉴定了这些三体植株。Satovic 等<sup>[53]</sup>以 Vf6 为母本与这些三体植株杂交获得的7个 F<sub>2</sub> 家系构建了一张连锁图谱,该图谱包括157个标记,48个连锁群,其中6个分布在特定的染色体上,覆盖蚕豆基因组约850cM。Vaz 等<sup>[54]</sup>利用 Vf6 与 Vf27 杂交获得的 F<sub>2</sub> 群体通过形态性状、RAPD、子粒蛋白基因分析构建了一张蚕豆遗传图谱,该图谱包括13个连锁群,总长度为1200cM,其中7个连锁群明显关联到6条染色体上,并利用该图谱首次定位了与蚕豆粒重有关的 QTL。

Roman 等<sup>[56]</sup>利用 Vf6(感) × Vf136(抗) 杂交获得的139个 F<sub>2</sub> 植株通过 RAPD、SSR、子粒蛋白基因和同工酶标记定位了控制蚕豆抗粒当的数量性状基因位点,121个标记(包括117个 RAPD、2个同工酶和2个子粒蛋白基因)分为16个连锁群,每个连锁群上有2~26个标记,覆盖了蚕豆基因组的1445.5cM,标记间平均遗传距离为13.77cM,其中9个连锁群位于特定的染色体上。接着又利用该图谱定位了与蚕豆抗褐斑病相关的 QTL<sup>[56]</sup>。随后 Roman 等<sup>[57]</sup>又在形态标记、同工酶、RAPD、SSR 和子粒蛋白基因标记的基础上将11个 F<sub>2</sub> 家系的654个单株(都以 Vf6 为共同的母本)的数据进行整合,形成了一张高密度的连锁图谱,该图谱有192个标记(包括2个形态标记、6个同工酶、4个子粒蛋白基因、176个 RAPD 和4个 SSR 标记),这些标记分为14个主要连锁群,其中5个位于特定的染色体上,总长度为1559cM,是当时所公布的最全面的蚕豆遗传连锁图谱。Avila 等<sup>[58]</sup>利用 29H × Vf136 杂交获得的 F<sub>2</sub> 群体构建的连锁图谱包括103个标记(4个同工酶、2个子粒蛋白基因、3个 SSR 和94个 RAPD),共分为18个连锁群,总长度为1308cM,其中6个连锁群位于特定染色体上。

Arbaoui 等<sup>[59]</sup>以2个耐霜冻品系杂交获得的101

个重组自交系对蚕豆耐霜冻和叶片脂肪酸含量进行 QTL 分析,所建图谱中的131个 RAPD 和1个形态标记(种皮颜色)共分为21个连锁群,覆盖蚕豆基因组1635.39cM,标记间平均距离为14.73cM。Roman 等<sup>[60]</sup>利用 Vf6(感) × Vf136(抗)获得的165个 F<sub>6</sub> RIL 单株所构建的图谱中包括277个标记(238个 RAPD、5EST、1个 SCAR、6个 SSR、2个 STS、4个同工酶和21个跨内含子标记),共分为21个连锁群,其中9个位于特定的染色体上,总长度2856.7cM,是目前所公布的蚕豆最饱和的遗传图谱。

分子标记的发展和高密度遗传图谱的建立可缩短性状选择的时间,并能对重要的农艺性状进行定位。目前蚕豆连锁图谱主要以 F<sub>2</sub> 群体在形态标记、同工酶和 RAPD 标记的基础上构建的,对部分数量性状定位的精确性、稳定性还不十分理想。这是由于 F<sub>2</sub> 群体田间试验无法设置重复,性状表型值存在误差, RAPD 标记绘制的分子图谱稳定性差等原因造成,还需利用 RIL 群体在 SSR、SCAR 标记的基础上继续饱和图谱,为精细定位、图位克隆等奠定基础。

### 3 蚕豆抗病育种及 QTL 定位研究

#### 3.1 蚕豆锈病

蚕豆锈病是由担子菌蚕豆单孢锈菌 [*Uromyces viciae-fabae* (pers.) Schroet] 引起的一种重要的蚕豆病害,该病主要发生在中东和北非地区。在我国的春、秋蚕豆产区及夏播反季蚕豆产区经常发生,对秋蚕豆尤其是西南种植区的蚕豆生产危害严重。在一般年份蚕豆锈病可引起减产30%~40%,大流行年减产70%~80%,甚至毁产<sup>[61]</sup>。鉴于蚕豆锈病的危害性,世界各主要蚕豆生产国均把选育抗病品种和筛选抗锈基因作为防治蚕豆锈病的有效途径。目前防治锈病的方法主要有栽培技术防治、化学药剂和生物防治,栽培中如控制播种密度,降低田间湿度和不同作物间的混作都能显著减少锈病对蚕豆的侵染<sup>[62]</sup>。成本低且环保的化学防治以及生物防治至今还没有取得较好的进展<sup>[63]</sup>。Sillero 等<sup>[64]</sup>对 ICARDA 收集的648份蚕豆种质进行抗锈资源筛选,结果仅有6份资源(V-300、V-1271、V-1272、V-1273、V-313 和 V-1335)具有抗性。我国也选育出一些抗锈蚕豆资源,如引自 ICARDA 的85-213、85-246 等表现抗性,中抗的有江苏泰县青皮(H3174)、启豆4号(H4059)、湖北的小粒茶蚕豆(H3869)和云南的绿豆豆

(H0186)等。过去 20 多年世界各国虽然选育出了一些抗锈资源<sup>[62]</sup>,但这些资源的抗性大多为小种专化抗性,随着更多生理小种的出现,这些资源的抗性随即丧失。因此,单独的抗锈病基因不可能得到持久的抗性,增加蚕豆抗锈品种持久性的一个方法就是把不同的抗锈病基因整合到综合农艺性状优良的品种中,这个过程即为基因聚合<sup>[65]</sup>,利用基因聚合方法培育新品种在植物育种中已经发挥重要作用。

随着现代分子生物学的发展和分子标记技术的成熟,已经可以构建作物的分子标记连锁图谱,基于分子标记连锁图谱可以估算数量性状的基因位点数目、位置和遗传效应。Avila 等<sup>[66]</sup>通过蚕豆高抗锈品种 2N52 与易感品种 VF-176 杂交获得的 F<sub>2</sub> 群体,利用混合分组分析法发现了 5 个与蚕豆抗锈病基因 *Uvf-1* 连锁较紧密的 RAPD 标记,分别为 OPD13<sub>736</sub>、OPL18<sub>1032</sub>、OPI20<sub>900</sub>、OPP02<sub>1172</sub> 和 OPR07<sub>930</sub>。其中 OPI20<sub>900</sub> 与蚕豆抗锈病基因 *Uvf-1* 之间没有重组,OPD13<sub>736</sub> 和 OPL18<sub>1032</sub> 距抗锈病基因 *Uvf-1* 仅 7.1cM,OPP02<sub>1172</sub> 和 OPR07<sub>930</sub> 与 *Uvf-1* 间的距离分别 9.9 和 11.5cM。蚕豆抗锈遗传基础比较薄弱,Conner 等<sup>[67]</sup>报道了 3 个与锈孢大小有关的小种专化基因,最近研究表明蚕豆的抗锈性由主效基因控制<sup>[64,66]</sup>。

### 3.2 蚕豆寄生杂草

列当 (*Orobancha crenata*) 为一年生根寄生草本植物,其危害在地中海地区和北非尤为严重,中度和高度侵染能使蚕豆减产 50%~80%<sup>[68]</sup>。这种寄生杂草很难防治,因为其根系与寄主根系紧密相连,虽然已有许多防治措施,如人工除草、利用草甘膦进行化学控制、晚播、与不易感染的作物轮作等,但都没有取得良好的效果<sup>[69]</sup>。所以,选育抗列当品种被广泛认为是一种有效的防治手段。在大田试验中筛选的抗列当品种抗性水平有所不同,如埃及选育的 F402 及在埃及南部地区广泛种植的 Giza402 在温室和大田条件下都具有较好的抗性,而当 Giza402 的抗性丧失时,在西班牙南部的安达鲁西亚从 Giza402 的自交系中选育的 VF1071 仍保持其抗性。还有摩洛哥的 BPL2830、希腊的 ChiaroTL 等都具有较好的抗性<sup>[70-71]</sup>。但至今仍未有找到高抗的蚕豆品种或资源<sup>[72]</sup>。蚕豆对列当的抗性由具有强加性效应的数量遗传性状控制,其显性效应较弱,由于遗传互补作用,两个易感品系间的杂交可能会形成

具有一定抗性的新品种<sup>[71]</sup>。

Roman 等<sup>[53]</sup>利用 Vf6(感) × Vf136(抗)杂交获得的 139 个 F<sub>2</sub> 植株首次定位出 3 个控制蚕豆抗列当的数量性状基因位点,分别为 *Oc1*、*Oc2* 和 *Oc3*,联合表型变异率为 74%。*Oc1* 为主效 QTL,位于 RAPD 标记 OPJ13<sub>686</sub> 和 OPAC02<sub>730</sub> 之间,解释表型变异 37.3%,*Oc2* 和 *Oc3* 分别解释表型变异 11.2% 和 25.2%。表明蚕豆对列当的抗性是由一些独立的基因控制的多基因性状。随后 Roman 等<sup>[60]</sup>又利用该杂交组合获得的 165 个 F<sub>6</sub>RIL 单株对前述 Roman 等<sup>[55]</sup>定位的蚕豆抗列当 QTL 在不同环境中的稳定性和准确性进行验证,通过复合区间作图定位出 4 个 QTL,分别为 *Oc2*~*Oc5*,*Oc1* 是 Roman 等<sup>[55]</sup>在 F<sub>2</sub> 群体中定位出的主效 QTL,解释的表型变异率最大,但在 RIL 群体中定位失败,而 *Oc2* 和 *Oc3* 却分别成功定位于第 6 和第 2 号染色体上,解释的表型变异分别为 11% 和 25%,这与 Roman 等<sup>[55]</sup>在 F<sub>2</sub> 群体中的定位结果完全相符。RIL 群体中新增的 2 个 QTL 为 *Oc4* 和 *Oc5*,解释的表型变异分别为 17% 和 9%。这些 QTL 在不同环境中的稳定性和其准确性还需进一步鉴定。目前,蚕豆遗传图谱的标记饱和度还远远不够,QTL 定位的稳定性和其准确性还不够理想,通过增加标记、饱和图谱和降低日标区域中标记间平均距离以及将 RAPD 转化为 SCAR 标记等都都将有效提高 QTL 定位的精确性和稳定性。

### 3.3 蚕豆褐斑病

蚕豆褐斑病 (*Ascochyta Blight*) 是全世界广泛传播的蚕豆病害,一般能使蚕豆减产 35%~40%,能使高感品种减产 90%<sup>[56]</sup>。轮作、选用健康无病种子和药剂处理等防治效果都不够理想<sup>[23,63]</sup>。对褐斑病表现高度抗病的品种尚未见报道,一般仅为中度抗病,如法国选育的 Line 29H、英格兰的 Quasar、波兰的 Fioletowy 等对褐斑病都具有较好的抗性,这些抗性品种的种植地域有限,不同类型的抗性品种只能在特定的地区表现抗性,然而 ICAR-DA 选育的 BPL471、BPL460、BPL74 和 BPL2485 在多个国家都表现出较好的抗性<sup>[70]</sup>。我国也鉴定出一些中抗蚕豆品种或资源,主要来自长江中下游的蚕豆种植区,如小粒豆 (H1491)、青皮豆 (H0151)、青皮大脚板 (H0152)、小粒蚕豆 (H3209) 和胡豆 (H3312) 等。蚕豆褐斑病抗性遗传基础比较复杂,既有多基因遗传的相关报道,也有研究认为是主效基因遗传。Rashid 等<sup>[73]</sup>研究发

现7个主效基因控制5个不同壳二孢属分离菌的抗性。Kohpina等<sup>[74]</sup>鉴定出一个控制抗褐斑病的主效基因和一些微效基因。最近研究表明,主效单基因控制叶片的抗性,而隐性基因控制茎秆的抗性<sup>[75]</sup>,类似的研究也说明茎秆和叶片对褐斑病的抗性是独立的遗传控制机制<sup>[58,73]</sup>。

Roman等<sup>[56]</sup>利用Vf6(感)×Vf136(抗)杂交获得的F<sub>2</sub>群体对蚕豆褐斑病QTL分析发现,控制蚕豆褐斑病的QTL有2个(Af1和Af2),分别定位到第3和第2号染色体上,解释的表型变异率分别为25.2%和21%,联合表型变异率46%。随后Avila等<sup>[58]</sup>利用29H(抗)×Vf136(感)杂交获得的F<sub>2</sub>群体研究了茎秆和叶片对2个不同壳二孢属分离菌的抗性,结果定位出6个QTL,分别为Af3~Af8、Af3和Roman等<sup>[56]</sup>定位的Af1均被定位到第3号染色体上,说明这2个QTL可能位于同一区间,可将其紧密连锁的标记转化为SCAR标记进一步检测定位的稳定性和准确性。

### 3.4 蚕豆赤斑病

蚕豆赤斑病(*Botrytis fabae*)是蚕豆产量的又一限制因子,当气候条件较湿润时,病害严重发生,该病害广泛发生在马格里布、中国长江流域、埃及、英国和法国,并造成严重减产<sup>[76]</sup>。Stoddard等<sup>[63]</sup>介绍了防治蚕豆赤斑病的不同方法。蚕豆品种对赤斑病存在明显的抗性差异,利用抗病品种是最有效的防治措施,已筛选出的一些抗性资源有ICARDA收集的来自厄瓜多尔的BPL710和BPL1179,尼罗河三角洲的ILB938和Giza 461,埃塞俄比亚的BPL1763、BPL1821,西班牙的BPL1196等<sup>[70]</sup>。我国筛选的抗性品种或资源主要来自长江中下游地区,如绿小粒种小青豆、皂荚种、白皮419和通研1号等。但这些材料都是一些中抗(发病轻)的蚕豆品种或资源,目前还未见突出抗赤斑病品种或资源的相关报道。目前,蚕豆与巢菜属的其他种之间的杂交都没有获得成功<sup>[77]</sup>。Tivoli等<sup>[78]</sup>利用多种措施筛选抗赤斑病品种或资源,但都没有筛选出理想的高抗品种。迄今为止,分子标记还没有应用于蚕豆赤斑病和病毒病研究。

### 3.5 蚕豆病毒病

蚕豆受多种病毒病害的侵染,如蚕豆花叶病毒病(BYMV)、萎蔫病毒病(BBWW)、黄化卷叶病毒病(BLRV)、黄化病毒病(BWYV)等。在可控条件下筛选抗病植株的效果比在大田筛选的效果好,因为自花授粉能够增强抗病植株的抗性<sup>[79]</sup>。过去几十

年各国都相继筛选出一些抗病毒病品种或资源,如加拿大的从自交系中选育的抗花叶病毒病的2N23、2N65、2N85、2N101、2N138、2N295和2N425,其中2N138具有高抗性<sup>[80]</sup>。ICARDA筛选的BPL756、BPL757、BPL758、BPL769和BPL5278抗黄化卷叶病毒病,还有抗黄化病毒病的BPL1351、BPL1363、BPL1366和BPL1371等<sup>[70,81]</sup>。蚕豆矮缩病毒病*Milk vetch dwarf virus*(MVDV)能使蚕豆植株黄化矮缩,叶片卷曲,严重影响蚕豆生产,以往只在日本有报道,但近年来我国云南的蚕豆上发现类似该病毒引起的病毒病,国际干旱地区农业研究中心(ICARDA)对我国云南蚕豆矮缩病毒分离物中的DNA序列克隆,测序后与矮缩病毒中的其他成员比较发现,来自云南病毒分离物的核苷酸序列中95%~98%与日本蚕豆矮缩病毒(MVDV)分离物的核苷酸序列相同。首次确认了蚕豆矮缩病毒(MVDV)侵染我国蚕豆<sup>[82]</sup>。我国对蚕豆抗病病毒的研究较为匮乏,筛选或选育的抗病毒资源或品种也相对较少,已见报道的仅有来自云南的抗花叶病毒的云豆315和97-1867。

中国蚕豆抗病育种和分子标记辅助育种刚刚起步,短期内可能很难有长足发展,离育成抗病、优质蚕豆品种还有很长一段距离。虽然目前的研究已经做了一些相关性状的QTL定位工作,但其准确性和稳定性还需进一步验证,并且标记间的距离较远,利用更多标记进行精细定位的工作亟待解决。由于目前应用的这些分子标记重复性较差,成本较高且操作较为繁琐,不适用于大规模标记分析。因此寻找共分离且操作较简单、成本较低的分子标记(如SSR标记),对开展蚕豆分子标记辅助育种具有重要意义。

## 4 蚕豆生长习性及抗逆性研究

### 4.1 蚕豆生长习性及抗冷性研究

植物的生长习性由基因决定,Bradley等<sup>[83]</sup>首次在金鱼草中发现了与生长习性相关的同源基因CEN,接着他又在拟南芥中找到TFL1,随后发现番茄中的SELF PRUNING(SP)<sup>[84]</sup>,烟草中的(CET)<sup>[85]</sup>,豌豆中的(*PsTFL1-a*)<sup>[86]</sup>都与其生长习性相关,之后这类基因被认为是CEN/TFL1的同源基因<sup>[87]</sup>。Carmen等<sup>[88]</sup>利用候选基因法获得了第一个与蚕豆生长习性相关的分子标记,然而此标记在不同的资源和群体中应用时却与其表现型不相符,故不能被广泛应用。接着,Avila等<sup>[89]</sup>又通过对不同蚕豆材料



Ti 基因序列的比较研究发现,以前的 CAPS 标记以非编码区的单核苷酸多态(SNP)位点为基础,在 SNP 的基础上开发出 dCAPS 标记,这种标记广泛应用于确定欧洲种植的所有栽培蚕豆品种的生长习性,并且有 100% 的准确率,这对于分子选择育种有着重要的指导意义。

冬性蚕豆至少有 200 年的历史,由于其早在秋天就开始播种,所以开花和成熟期均较春性蚕豆早,冬性蚕豆具有 2 个或 2 个以上的分蘖,高于春性蚕豆,并在蛋白含量和产量上均优于春性蚕豆<sup>[90]</sup>。蚕豆耐寒性资源相对较少,筛选耐寒蚕豆品种不但能为获得高产、优质的蚕豆新品种奠定基础,而且能够为蚕豆开辟新市场,扩大其种植面积。欧洲的冬性蚕豆品种 CotedOr 和 Hiverna 能够耐 -16 ~ -15℃ 的低温<sup>[91]</sup>。Picard 等<sup>[92]</sup> 研究发现 CotedOr 品种中 61% 的单株能在 -25℃ 的无雪环境中存活。Arbaoui 等<sup>[56]</sup> 以 2 个耐霜冻品种 CotedOr 1 (来源于法国地方耐寒品种) 和 BPL4628 (来自 ICARDA 收集的中国绿皮种) 杂交获得的 101 个重组自交系对蚕豆耐霜冻和叶片脂肪酸含量进行 QTL 分析, 结果发现 5 个与耐霜冻相关的 QTL, 与脂肪酸含量有关的 QTL 共有 3 个, 联合表型变异率 62.9% (交叉验证后为 40.6%), 其脂肪酸含量与耐霜冻密切相关。2009 年 10 月 18 日中国农业科学院作物科学研究所食用豆课题组将来自国内外的 4100 多份蚕豆资源和 3700 余份豌豆资源冬播种植于青岛市农科院裸露大田(最低温度 -13℃), 并越冬做耐寒鉴定, 筛选出部分耐寒资源, 准备进一步对其进行分子遗传学研究, 以挖掘潜在的优异基因, 为新品种的选育做好铺垫。

## 4.2 蚕豆抗旱性研究

蚕豆是最不耐旱的豆类作物之一, 开花、结荚期的干旱胁迫会导致蚕豆严重的减产<sup>[93-94]</sup>。因此, 选育抗旱品种对提高和稳定蚕豆产量至关重要。然而, 干旱胁迫随季节和年份而异, 以及缺乏有效的筛选技术等原因导致蚕豆耐旱品种的选育进程相对迟缓<sup>[95]</sup>。由于蚕豆耐旱种质资源相对贫乏, 国内外有关耐旱育种的报道相对较少。

植物的耐旱性可能与其渗透调节相关, 通过渗透调节维持细胞的膨压是植物在干旱胁迫下减小不利影响的重要生理适应过程<sup>[96]</sup>。Morgan 等<sup>[97]</sup> 研究鹰嘴豆的耐旱性发现由于干旱诱导的渗透调节物积累的越多, 植株的抗旱能力就越强。Worku 等<sup>[98]</sup> 研究发现来自不同农业生态区的小麦在干旱胁迫下, 其

产量与渗透调节成正相关。类似的相关性在高粱和小米中也有报道<sup>[99]</sup>。但 Katerji 等<sup>[100]</sup> 报道在缺水的情况下蚕豆品种 Superaquadulce 并没有有效的渗透调节响应。Amede 等<sup>[101]</sup> 也认为渗透调节与蚕豆的耐旱性不相关。他们研究了不同来源的蚕豆资源在干旱胁迫下的耐旱性, 发现来自干旱地区的蚕豆资源株型较小, 单株荚数和子粒较多, 且其耐旱性较好, 干旱胁迫对高产品种的产量影响明显大于产量较低的品种。特殊的蚕豆株型能够降低干旱胁迫, 并与植株的耐旱性相关, 属于大陆性气候的东欧包括奥地利适宜种植高大、晚熟的品种, 如 Gobo、Erfano 和 Frinebo, 西欧广泛种植的则是矮小、早熟的品种类型。然而将东欧的品种植于土壤肥沃且多雨的西欧时却出现严重的落花、落荚。在平常湿润的地区降雨减少时会严重影响蚕豆的产量<sup>[70]</sup>。Khan 等<sup>[102]</sup> 认为气孔导度、叶片温度和碳同位素分馏作用与蚕豆耐旱性有关。特殊的根系结构也能提高植物的抗旱能力, 在表层水分消耗殆尽时较长的根系可以汲取深层土壤水分维持其正常的生命活动。蚕豆的根系相对较短, 最长的根系有 50 ~ 90cm<sup>[103]</sup>。在豆类作物中强大的根系和较小的叶面积能够有效的增强植株汲取水分的能力, 并能明显降低水分的流失<sup>[104]</sup>。Grzesiak 等<sup>[105]</sup> 研究发现抗旱蚕豆品种 Gobo 的侧根长度、根群总数明显大于不耐旱品种 Victor。最近研究表明豆科模式植物截型苜蓿在中度缺水条件下能够自动调节以避免叶片脱水, 在严重缺水时能够维持较高的净 CO<sub>2</sub> 固定率, 中度缺水对其生物产量影响不大<sup>[106]</sup>。

随着全球气候的改变, 干旱面积和极端气候会逐渐增多, 所以研究植物对不同逆境胁迫的反应对提高和稳定产量十分重要, 而这项艰巨的任务只能将传统育种与生物技术方法相结合才能实现<sup>[107]</sup>。我国蚕豆分布区域广、生态差异较大, 年际间降水不均, 总产量在不同年际、不同地区间的差异比较大, 因此, 有必要将传统育种技术与现代育种技术相结合, 在抗病虫、抗逆育种中应用分子标记辅助选择技术(MAS)选育出抗病、抗逆性强, 对环境适应性好的高产、优质品种, 以提高和稳定我国蚕豆产量水平。

## 5 问题与展望

我国作为世界第一蚕豆生产大国, 具有丰富的遗传资源, 但目前国内对蚕豆资源的研究水平远远落后于其他豆类作物, 仅局限在农艺性状的鉴定和

评估,资源的遗传背景以及亲缘关系不太清楚,资源利用的盲目性较大。我国收集的蚕豆资源中有很多是异质杂合体,尤其是地方品种资源,在更新过程中应加强资源的纯化,对纯合系资源进行深入研究,为科学选用亲本提供理论依据。目前国内蚕豆资源多样性研究中,仅采用了 AFLP 分子标记,而且资源的利用率还相当低,一些潜在的优异资源还没有被发掘出来。加强蚕豆分子遗传学研究,不但可以挖掘新的基因资源,同时通过对目标基因的精细定位、基因克隆、转基因等手段可以有效提高选择效率,缩短育种周期。

遗传连锁图谱的构建和 QTL 定位及遗传效应分析是分子标记辅助育种应用研究的理论依据和基础,但目前蚕豆遗传图谱的标记饱和度还远远不够,许多蚕豆连锁图谱都是利用非永久性作图群体  $F_2$  群体构建的,对部分数量性状定位的精确性、稳定性还不够理想,还需继续饱和图谱,蚕豆 SSR 标记的开发尚属于起步阶段,有必要进一步开发利用。

中国蚕豆分布范围广、生态差异大,也不乏有高抗病性蚕豆资源的分布,应该加强这些资源的搜集与鉴定,从中筛选抗病性好、综合农艺性状优良的品种,不仅经济有效,节省投资,而且也有利于生态环境保护。因此,加强蚕豆抗病新品种的选育和提高品种本身抗病性及其合理利用的研究对夺取蚕豆优质、高产、稳产有着十分重要的作用。

目前,蚕豆基于 QTL 的分子标记育种进展缓慢,还有很多重要农艺性状的基因定位工作要做,对已定位 QTL 的准确性和稳定性还需在不同的群体和环境进一步验证。随着分子生物学技术和分子遗传学的进一步发展,蚕豆遗传图谱将会不断地被补充和更新,基于高密度分子连锁图谱和主要 QTL 定位的分子标记辅助育种技术及比较基因组学和分子遗传学在蚕豆育种中的应用,必将有益于提高蚕豆育种效率,加快育种进程,并在蚕豆高产、优质、多抗育种中发挥重要的作用。

#### 参考文献

[1] 郑卓杰. 中国食用豆类学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997  
 [2] FAOSTAT [EB/OL]. [2010-09-11]. <http://www.faostat.fao.org>. Statistical Database(2009)  
 [3] 柴岩, 万富世. 中国小杂粮产业发展报告[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2007  
 [4] 叶茵. 中国蚕豆学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003  
 [5] 李清泉. 旱地蚕豆种植与应用初探[J]. 安徽农学通报, 2008, 14(7): 221-222  
 [6] Ladizinsky G. On the origin of the broad bean *Vicia faba* L. [J]. Israel J Bot, 1975, 24: 80-88

[7] Cubero J I. On the evolution of *Vicia faba* L. [J]. Theor Appl Genet, 1974, 45: 47-51  
 [8] Muratova V S. Common beans (*Vicia faba* L.) [J]. Bull Appl Bot Genet Pl Breed Suppl, 1931, 50: 1-298  
 [9] Maxted N. A phenetic investigation of *Vicia* L. subgenus *Vicia* (Leguminosae Vicieae) [J]. Bot J Linn Soc, 1993, 111: 155-182  
 [10] Kislev M E. Early neolithic horsebean from Yiftahel, Israel [J]. Science, 1985, 228: 319-320  
 [11] Garfinkel Y. Yiftahel: a neolithic village from the seventh millennium BC in Lower Galilee, Israel [J]. J Field Archaeol, 1987, 14: 199-212  
 [14] Zong X X, Liu X J, Guan J P, et al. Molecular variation among Chinese and global winter faba bean germplasm [J]. Theor Appl Genet, 2009, 118: 971-97  
 [15] Zong X X, Ren J, Guan J, et al. Molecular variation among Chinese and global germplasm in spring faba bean areas [J]. Plant Breed, 2010, 129(5): 508-513  
 [16] Rowland G, Duc G, Picard J. Fertility components in a faba bean line near isogenic for male sterility [J]. Can J Plant Sci, 1986, 66: 235-239  
 [17] Cubero J I, Suso M. Primitive and modern forms of *Vicia faba* [J]. Genet Res Crop Evol, 1981, 29(1): 137-145  
 [18] Birch A N E, Tithecott M T, Bisby F A. *Vicia johannis* and wild relatives of the faba bean: a taxonomic study [J]. Econ Bot, 1985, 39: 177-190  
 [19] Duc G. Faba bean (*Vicia faba* L.) [J]. Field Crops Res, 1997, 53: 99-109  
 [20] Hanelt P. Die infraspezifische Variabilität von *Vicia faba* L. und ihre Gliederung [J]. Genet Res Crop Evol, 1972, 20: 75-128  
 [21] Duc G, Bao S Y, Zong X X, et al. Diversity maintenance and use of *Vicia faba* L. genetic resources [J]. Field Crops Res, 2010, 115: 270-278  
 [22] 吴春芳, 唐益其, 姜水平, 等. 蚕豆育种研究进展: II [J]. 上海农业学报, 2007, 23(3): 113-116  
 [23] Sililero J C, Avila C M, Moreno, M T. Identification of resistance to *Ascochyta fabae* in *Vicia faba* germplasm [J]. Plant Breed, 2001, 120: 529-531  
 [24] Holt J, Wratten S D. Components of resistance to *Aphis fabae* in faba bean [J]. Entom Exp Appl, 1986, 40: 35-40  
 [25] Rubiales D, Perezde L A, Fernandez A M, et al. Screening techniques and sources of resistance against parasitic weeds in grain legumes [J]. Euphytica, 2006, 147: 187-199  
 [26] 赵群. 论甘肃省春蚕豆品种改良 [J]. 中国种业, 2000(3): 31-32  
 [27] 郭兴莲, 刘玉皎. 蚕豆育种研究进展及展望 [J]. 北方园艺, 2008(11): 61-63  
 [28] Robertson L D, El-Sherbeeney M. Distribution of discretely scored descriptors in a pure line faba bean (*Vicia faba* L.) germplasm collection [J]. Euphytica, 1991, 57: 83-92  
 [29] Polignano G B, Alba E, Ugenti P, et al. Geographical patterns of variation in Bari faba bean germplasm collection [J]. Genet Res Crop Evol, 1999, 46: 183-192  
 [30] Gemechu K, Mussa J, Tezera W, et al. Extent and pattern of genetic diversity for morpho-agronomic traits in Ethiopian highland pulse landraces II. Faba Bean (*Vicia faba* L.) [J]. Genet Res Crop Evol, 2005, 52(5): 551-561  
 [31] Polignano G B, Ugenti P, Scippa G. The pattern of genetic diversity in faba bean collections from Ethiopia and Afghanistan [J]. Genet Res Crop Evol, 1993, 40(2): 71-75  
 [32] 刘玉皎, 宗绪晓. 青海蚕豆种质资源形态多样性分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(1): 79-83  
 [33] Terzopoulos P J, Bebeli P J. Genetic diversity analysis of Mediterranean faba bean (*Vicia faba* L.) with ISSR markers [J]. Field Crops Res, 2008, 108: 39-44  
 [34] Mahmoud Z, Chris C S, Wolfgang L. Genetic diversity in recent

- elite faba bean lines using AFLP markers[J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107:1304-1314
- [35] Kaser H R, Steiner A M. Subspecific classification of faba bean (*Vicia faba* L.) by protein and isozyme patterns[J]. *Fabis Newsletter*, 1983, 7:19-20
- [36] Polignano G B, Quintano G, Bisignano V, et al. Enzyme polymorphism in faba bean (*Vicia faba* L. *minor*) accessions. Genetic interpretation and value for classification[J]. *Euphytica*, 1998, 102(2):169-176
- [37] 方宜钧, 吴为人, 唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2000
- [38] Link W, Dixkens C, Singh M, et al. Genetic diversity in European and Mediterranean faba bean germplasm revealed by RAPD markers[J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 90(1):27-32
- [39] Mahmoud Z, Chris C S, Wolfgang L. Hybrid performance and AFLP-based genetic similarity in faba bean[J]. *Euphytica*, 2004, 139:207-216
- [40] 刘玉皎, 杨菁, 崔志松. 适于 AFLP 分析的蚕豆 DNA 提取方法的改良[J]. *分子植物育种*, 2007, 5(5):747-750
- [41] 刘秀菊, 任俊云, 宗绪晓, 等. 蚕豆 AFLP 技术体系的建立与优化[J]. *植物遗传资源学报*, 2007, 8(2):153-158
- [42] Johnston J S, Bennett M D, Lane R A, et al. Reference standards for determination of DNA content of plant nuclei[J]. *Am J Bot*, 1999, 86:609-613
- [43] Roder M S, Plaschke J, König S U, et al. Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat[J]. *Mol Gen Genet*, 1995, 246:327-333
- [44] Kuleung C, Baenziger P S, Dweikat I. Transferability of SSR markers among wheat, rye, and triticale[J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 108:1147-1150
- [45] Peakall R, Gilmore S, Keys W, et al. Cross-species amplification of soybean (*Glycine max*) simple sequence repeats (SSRs) within the genus and other legume genera: implications for the transferability of SSRs in plants[J]. *Mol Biol Evol*, 1998, 15:1275-1287
- [46] Gutierrez M V, Vaz P M, Huguet T, et al. Cross-species amplification of *Medicago truncatula* microsatellites across three major pulse crops[J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 110:1210-1217
- [47] Pozarkova D, Koblizkova A, Roman B, et al. Development and characterization of microsatellite markers from chromosome 1-specific DNA libraries of *Vicia faba*[J]. *Biol Plant*, 2002, 45:337-345
- [48] Zeid M, Mitchell S, Link W, et al. Simple sequence repeats (SSRs) in faba bean: new loci from *Orobanche*-resistant cultivar Giza 402[J]. *Plant Breed*, 2009, 128:149-155
- [49] Vande V W, Waugh R, Duncan N, et al. Development of a genetic linkage map in *Vicia faba* using molecular and biochemical techniques[J]. *Aspects Appl Biol*, 1991, 27:49-54
- [50] Torres A M, Weeden N F, Martin A. Linkage among isozyme, RFLP and RAPD markers in *Vicia faba*[J]. *Theor Appl Genet*, 1993, 85:937-945
- [51] Torres A M, Avila C M, Gutierrez N, et al. Marker-assisted selection in faba bean (*Vicia faba* L.)[J]. *Field Crops Res*, 2010, 115:243-252
- [52] Torres A M, Roman B, Avila C M, et al. Faba bean breeding for resistance against biotic stresses: Towards application of marker technology[J]. *Euphytica*, 2006, 147:67-80
- [53] Satovic Z, Torres A M, Cubero J I. Genetic mapping of new morphological, isozyme and RAPD markers in *Vicia faba* L. using trisomics[J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 93:1130-1138
- [54] Vaz P M C, Torres A M, Koblizkova A, et al. Development of a genetic composite map of *Vicia faba* using F<sub>2</sub> populations derived from trisomic plants[J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98:736-743
- [55] Roman B, Torres A M, Rubiales D, et al. Mapping of quantitative trait loci controlling broomrape (*Orobanche crenata* forsk) resistance in faba bean (*Vicia faba* L.)[J]. *Genome*, 2002, 45:1057-1063
- [56] Roman B, Satovic Z, Avila C M, et al. Locating genes associated with *Ascochyta fabae* resistance in *Vicia faba* L. [J]. *Aust J Agric Res*, 2003, 54(1):85-90
- [57] Roman B, Satovic Z, Pozarkova D, et al. Development of a composite map in *Vicia faba*, breeding applications and future prospects[J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 108(6):1079-1088
- [58] Avila C M, Satovic Z, Sillero J C, et al. Isolate and organ-specific QTLs for *ascochyta* blight resistance in faba bean[J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 108:1071-1078
- [59] Arbaoui M, Link W, Satovic S, et al. Quantitative trait loci of frost tolerance and physiologically related trait in faba bean (*Vicia faba* L.)[J]. *Euphytica*, 2008, 164(1):93-104
- [60] Ramon D R, Torres A M, Satovic Z, et al. Validation of QTLs for *Orobanche crenata* resistance in faba bean (*Vicia faba* L.) across environments and generations[J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 120(5):909-919
- [61] 李月秋, 彭宏梅, 梁仙, 等. 我国蚕豆品种资源对蚕豆锈病的抗性鉴定[J]. *植物遗传资源学报*, 2002, 3(1):45-48
- [62] Josefina C S, Angel M V, Jane T, et al. Faba bean breeding for disease resistance[J]. *Field Crops Res*, 2010, 115:297-307
- [63] Stoddard F L, Nicholas A H, Rubiales D, et al. Integrated pest management in faba bean [J]. *Field Crops Res*, 2010, 115:308-318
- [64] Sillero J C, Moreno M T, Rubiales D. Characterization of new sources of resistance to *Uromyces viciae-fabae* in a germplasm collection of *Vicia faba*[J]. *Plant Pathol*, 2000, 49:389-395
- [65] Duveck D N. Plant breeding, an evolutionary concept[J]. *Crop Sci*, 1996, 36:539-548
- [66] Avila C M, Sillero J C, Rubiales D, et al. Identification of RAPD markers linked to *Uvf-1* gene conferring hypersensitive resistance against rust (*Uromyces viciae-fabae*) in *Vicia faba* L. [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107:353-358
- [67] Conner R L, Bernier C C. Host range of *Uromyces viciae-fabae* [J]. *Phytopathology*, 1982, 72:687-689
- [68] Gressel J, Hanafi A, Head C, et al. Major heretofore intractable biotic constraints to African food security that may be amenable to novel biotechnological solutions [J]. *Crop Protect*, 2004, 23:661-689
- [69] Parker C. Protection of crops against parasitic weeds[J]. *Crop Protect*, 1991, 10:6-22
- [70] Bond D A, Jellis G J, Rowland G G, et al. Present status and future strategy in breeding faba beans (*Vicia faba* L.) for resistance to biotic and abiotic stresses[J]. *Euphytica*, 1994, 73:151-166
- [71] Cubero J I, Hernandez L. Breeding faba bean (*Vicia faba* L.) for resistance to *Orobanche crenata* Forsk [J]. *Options Méditerranéennes-Serie Séminaires*, 1991, 10:51-57
- [72] Ter Borg S J, Willemsen A, Khalil S A, et al. Field study of the interaction between *Orobanche crenata* Forsk. and some lines of *Vicia faba*[J]. *Crop Protect*, 1994, 13:611-616
- [73] Rashid K Y, Bernier C C, Conner R L. Genetics of resistance in faba bean inbred lines to five isolates of *Ascochyta fabae*[J]. *Can J Plant Pathol*, 1991, 13:218-225
- [74] Kohpina S, Knight R, Stoddard F L. Evaluating faba beans for resistance to *ascochyta* blight using detached organs[J]. *Aust J Exp Agric*, 2000, 40, 707-713
- [75] Kharrat M, Cuen J L, Tivoli B. Genetics of resistance to 3 isolates of *Ascochyta fabae* on faba bean (*Vicia faba* L.) in controlled conditions[J]. *Euphytica*, 2006, 151:49-61
- [76] Bouhassan A, Sadiki M, Tivoli B. Evaluation of a collection of faba bean (*Vicia faba* L.) genotypes originating from the Maghreb for resistance to chocolate spot (*Botrytis fabae*) by assessment in the field and laboratory[J]. *Euphytica*, 2004, 135:55-62
- [77] Harrison J G. The biology of *Botrytis* spp. on *Vicia* beans and chocolate spot disease—a review [J]. *Plant Pathol*, 1988, 37:168-201

- [78] Tivoli B, Baranger A, Avila C M, et al. Screening techniques and sources of resistance to foliar diseases caused by major necrotrophic fungi in grain legumes[J]. *Euphytica*, 2006, 147: 223-253
- [79] Makkouk K M, Kumari S G, Van L J. Screening and selection of faba bean (*Vicia faba* L.) germplasm resistant to bean leafroll virus[J]. *Aust J Agric Res*, 2002, 53: 1077-1082
- [80] Gadh I P S, Bernier C C. Resistance in faba bean (*Vicia faba*) to bean yellow mosaic virus[J]. *Plant Dis*, 1984, 68: 109-111
- [81] Kumari S G, Makkouk K M. Differentiation among bean leaf roll virus susceptible and resistant lentil and faba bean genotypes on the basis of virus movement and multiplication[J]. *J Phytopathol*, 2003, 151: 19-25
- [82] Kumari S G, Rodoni B, Veteen H J, et al. Detection and partial characterization of *Milk vetch dwarf virus* isolates from faba bean (*Vicia faba* L.) in Yunnan Province, China[J]. *J Phytopathol*, 2010, 158: 35-39
- [83] Bradley D, Carpenter R, Copsey L, et al. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*[J]. *Nature*, 1996, 379: 791-797
- [84] Pnueli L, Carmel G L, Hareven D, et al. The *SELF-PRUNING* gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*[J]. *Development*, 1998, 125: 1979-1989
- [85] Amaya I, Ratcliffe O J, Bradley D J. Expression of *CENTRO RADIALIS* (*CEN*) and *CEN*-like genes in tobacco reveals a conserved mechanism controlling phase change in diverse species[J]. *Plant Cell*, 1999, 11: 1405-1417
- [86] Foucher F, Morin J, Courtiade J, et al. *DETERMINATE* and *LATE FLOWERING* are two *TERMINAL FLOWER 1/CENTRO RADIALIS* homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea[J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 2742-2754
- [87] Bradley D, Ratcliffe O, Vincent C, et al. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis*[J]. *Science*, 1997, 275: 80-83
- [88] Carmen M A, Salvador N, Teresa M M, et al. Development of a simple PCR-based marker for the determination of growth habit in *Vicia faba* L. using a candidate gene approach[J]. *Mol Breed*, 2006, 17: 185-190
- [89] Avila C M, Atienza S G, Moreno M T, et al. Development of a new diagnostic marker for growth habit selection in faba bean (*Vicia faba* L.) breeding[J]. *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 1075-1082
- [90] Link W, Balko C, Stoddard F L. Winter hardiness in faba bean: Physiology and breeding[J]. *Field Crops Res*, 2010, 115: 287-296
- [91] Herzog H. A quantitative method to assess freezing resistance in faba beans[J]. *J Agron Crop Sci*, 1987, 158: 195-204
- [92] Picard J, Duc G, Peletier R. CotedOr, a highly frost resistant population of *Vicia faba* L. [J]. *FABIS Newlett*, 1985, 13: 11-12
- [93] Xia M Z. Effects of soil drought during the generative development phase of faba bean (*Vicia faba*) on photosynthetic characters and biomass production[J]. *J Agric Sci*, 1994, 122: 67-72
- [94] Pliez B E, Kong T, Schubert S, et al. Effect of water stress of plant growth, nitrogenase activity and nitrogen economy of four different cultivars of *Vicia faba* L. [J]. *Eur J Agron*, 1995, 4: 167-173
- [95] Stoddard F L, Balko C, Erskine W, et al. Screening techniques and sources of resistance to abiotic stresses in cool-season food legumes[J]. *Euphytica*, 2006, 147: 167-186
- [96] Morgan J M. Osmoregulation and water stress in higher plants[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1984, 35: 299-319
- [97] Morgan J M, Rodriguez M B, Knights E J. Adaptation to water deficit in chickpea breeding lines by osmo regulation: relationship to grain yields in the field[J]. *Field Crops Res*, 1991, 27: 61-70
- [98] Worku T, Tenasch L. Water potential as a selection criterion for drought tolerance by different durum wheat genotypes[J]. *Genet Asp Plant Min Nutrit*, 1990, 331-337
- [99] Blum A, Sullivan C Y. The comparative drought resistance of land races of sorghum and millet from dry and humid regions[J]. *Ann Bot*, 1986, 57: 835-846
- [100] Katerji N, Mastrorilli M, Hamdy A, et al. Water status and osmotic adjustment of broad bean (*Vicia faba* L.) in response to soil fertility[J]. *Acta Hort*, 2002, 573: 305-310
- [101] Amede T, Kitlitz E V, Schubert S. Differential drought responses of faba bean (*Vicia faba* L.) inbred lines[J]. *J Agron Crop Sci*, 1999, 183: 35-45
- [102] Khan H R, Link W, Hocking T J, et al. Evaluation of physiological traits for improving drought tolerance in faba bean (*Vicia faba* L.) [J]. *Plant Soil*, 2007, 292: 205-217
- [103] Manschadi A M, Sauerborn J, Stutzel H, et al. Simulation of faba bean (*Vicia faba* L.) root system development under Mediterranean conditions[J]. *Eur J Agron*, 1998, 9: 259-272
- [104] Benjamin J G, Nielsen D C. Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea[J]. *Field Crops Res*, 2006, 97: 248-253
- [105] Grzesiak S, Iijima M, Kono Y, et al. Differences in drought tolerance between cultivars of field bean and field pea. A comparison of drought-resistant and drought-sensitive cultivars[J]. *Acta Physiol Plant*, 1997, 19: 349-357
- [106] Nunes C, Araujo S D, Silva J M, et al. Physiological responses of the legume model *Medicago truncatula* cv. Jemalong to water deficit[J]. *Environ Exp Bot*, 2008, 63: 289-296
- [107] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought: from genes to the whole plant[J]. *Funct Plant Biol*, 2003, 30: 239-264

(上接第 258 页)

- [6] Jones H D, Shewry P R. Transgenic wheat, barley and oats: production and characterization protocols [M]. New York: Humana Press, 2008: 3-20
- [7] Guadagnuolo R, Savova-Bianchi D, Felber F. Gene flow from wheat (*Triticum aestivum* L.) to jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica* Host.), as revealed by RAPD and microsatellite markers[J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 103(1): 1-8
- [8] 孔令让, 董玉琛. 粗山羊草 (*Aegilops tauschii*) 有效利用研究进展[J]. *山东农业大学学报*, 1998, 29(4): 543-546
- [9] 潘建刚, 张改生, 牛娜, 等. 山羊草属不同细胞质对小麦籽粒戊聚糖含量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2008, 28(5): 33-36
- [10] 樊路, 韩敬花, 潘淑婷. 利用 *ph1b* (*ph1*) 基因从山羊草属直接遗传转移有益基因到普通小麦中的可能性[J]. *中国农业科学*, 1988, 21(3): 94-95
- [11] Loureiro I, Escorial M C, Garcia-Baudin J M et al. Evidence of natural hybridization between *Aegilops geniculata* and wheat under field conditions in Central Spain[J]. *Env Bio Res*, 2006, 5(2): 105-109
- [12] Gill B S. Endosperm abortion and the production of viable *Aegilops squarrosa* × *Triticum boeoticum* hybrids by embryo culture[J]. *Plant Sci Lett*, 1981, 23(2): 181-187
- [13] Sharma H C, Gill B S. The use of *pb1* gene in direct genetic transfer and search for *pblike* gene in polyploidy *Aegilops* species[J]. *Z Pflanzenzüchtg*, 1986, 96: 1-7
- [14] 董玉琛. 小麦远缘杂交育种[C]//21世纪小麦遗传育种展望: 小麦遗传育种国际学术讨论会文集. 北京: 中国农业出版社, 2001
- [15] Loureiro I, Escorial M C, Garcia-Baudin J M, et al. Hybridization between wheat (*Triticum aestivum* L.) and the wild species *Aegilops geniculata* and *A. biuncialis* under field conditions[J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2006, 10: 15

# 蚕豆种质资源、抗病育种和QTL定位及抗逆性研究进展

作者: [王海飞](#), [宗绪晓](#), [WANG Hai-fei](#), [ZONG Xu-xiao](#)  
作者单位: [中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程](#), 北京, 100081  
刊名: [植物遗传资源学报](#)   
英文刊名: [JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES](#)  
年, 卷(期): 2011, 12(2)

## 参考文献(105条)

1. [Manschadi A M;Sauerborn J;Stutzel H](#) [Simulation of faba bean\(Vicia faba L.\) root system development under Mediterranean conditions](#) 1998
2. [Khan H R;Link W;Hocking T J](#) [Evaluation of physiological traits for improving drought tolerance in faba bean \(Vicia faba L.\)](#)[外文期刊] 2007
3. [Amede T;Kittlitz E V;Schubert S](#) [Differential drought responses of faba bean\(Vicia faba L.\)inbred lines](#)[外文期刊] 1999(1)
4. [Katerji N;Mastrorilli M;Hamdy A](#) [Water status and osmotic adjustment of broad bean\(Vicia faba L.\)in response to soil fertility](#) 2002
5. [Blum A;Sullivan C Y](#) [The comparative drought resistance of land races of sorghum and millet from dry and humid regions](#) 1986
6. [Worku T;Tenasch L](#) [Water potential as a selection criterion for drought tolerance by different durum wheat genotypes](#) 1990
7. [Xia M Z](#) [Effects of soil drought during the generative development phase of faba bean\(Vicia faba\)on photosynthetic characters and biomass production](#) 1994
8. [Picard J;Duc G;Peletier R](#) [Coted'Or, a highly frost resistant population of Vicia faba L](#) 1985
9. [Herzog H](#) [A quantitative method to assess freezing resistance in faba beans](#)[外文期刊] 1987
10. [Link W;Balko C;Stoddard F L](#) [Winter hardiness in faba bean:Physiology and breeding](#)[外文期刊] 2010
11. [Chaves M M;Maroco J P;Pereira J S](#) [Understanding plant responses to drought:from genes to the whole plant](#)[外文期刊] 2003(3)
12. [Nunes C;Araujo S D;Silva J M](#) [Physiological responses of the legume model Medicago truncatula cv. Jemalong to water deficit](#)[外文期刊] 2008(1/3)
13. [Grzesiak S;Iijima M;Kono Y](#) [Differences in drought tolerance between cultivars of field bean and field pea.A comparison of drought-resistant and drought-sensitive cultivars](#) 1997
14. [Benjamin J G;Nielsen D C](#) [Water deficit effects on root distribution of soybean,field pea and chickpea](#)[外文期刊] 2006(2/3)
15. [Avila C M;Atienza S G;Moreno M T](#) [Development of a new diagnostic marker for growth habit selection in faba bean \(Vicia faba L.\) breeding](#)[外文期刊] 2007(8)
16. [Carmen M A;Salvador N;Teresa M M](#) [Development of a simple PCR-based marker for the determination of growth habit in Vicia faba L. using a candidate gene approach](#) 2006
17. [Bradley D;Ratcliffe O;Vincent C](#) [Inflorescence commitment and architecture in Arabidopsis](#)[外文期刊] 1997(5296)

18. [Morgan J M;Rodriguez M B;Knights E J Adaptation to water deficit in chickpea breeding lines by osmo regulation:relationship to grain yields in the field\[外文期刊\] 1991](#)
19. [Morgan J M Osmoregulation and water stress in higher plants\[外文期刊\] 1984](#)
20. [Stoddard F L;Balko C;Erskine W Screening techniques and sources of resistance to abiotic stresses in cool-season food legumes\[外文期刊\] 2006\(1/2\)](#)
21. [Pliez B E;Kong T;Schubert S Effect of water stress of plant growth,nitrogenase activity and nitrogen economy of four different cultivars of Vicia faba L 1995](#)
22. [Gadh I P S;Bernier C C Resistance in faba bean \(Vicia faba\)to bean yellow mosaic virus 1984](#)
23. [Makkouk K M;Kumari S G;Van L J Screening and selection of faba bean\(Vicia faba L.\)germplasm resistant to bean leafroll virus\[外文期刊\] 2002](#)
24. [Tivoli B;Baranger A;Avila C M Screening techniques and sources of resistance to foliar diseases caused by major necrotrophic fungi in grain legumes\[外文期刊\] 2006\(1/2\)](#)
25. [Harrison J G The biology of Botrytis spp on Vicia beans and chocolate spot disease-a review\[外文期刊\] 1988](#)
26. [Bouhassan A;Sadiki M;Tivoli B Evaluation of a collection of faba bean\(Vicia faba L.\)genotypes originating from the Maghreb for resistance to chocolate spot \(Botrytis fabae\) by assessment in the field and laboratory\[外文期刊\] 2004\(1\)](#)
27. [Kharrat M;Guen J L;Tivoli B Genetics of resistance to 3 isolates of Ascochyta fabae on faba bean \(Vicia faba L.\)in controlled conditions 2006\(49-61\)](#)
28. [Kohpina S;Knight R;Stoddard F L Evaluating faba beans for resistance to ascochyta blight using detached organs 2000](#)
29. [Rashid K Y;Bernier C C;Conner R L Genetics of resistance in faba bean inbred lines to five isolates of Ascochyta fabae 1991](#)
30. [Foucher F;Morin J;Courtiade J DETERMINATE and LATE FLOWERING are two TERMINAL FLOWER\]/CENTRO RADIALIS homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea\[外文期刊\] 2003\(11\)](#)
31. [Amaya I;Ratcliffe O J;Bradley D J Expression of CENTRO RADIALIS\(CEN\) and CEN-like genes in tobacco reveals a conserved mechanism controlling phase change in diverse species\[外文期刊\] 1999](#)
32. [Pnueli L;Carmel G L;Hareven D The SELF-PRUNING gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of CEN and TFL1 1998](#)
33. [Bradley D;Carpenter R;Copsey L Control of inflorescence architecture in Antirrhinum\[外文期刊\] 1996](#)
34. [Kumari S G;Rodoni B;Veteen H J Detection and partial characterization of Milk vetch dwarf virus isolates from faba bean \(Viciafaba L.\)in Yunnan Province,China 2010](#)
35. [Kumari S G;Makkouk K M Differentiation among bean leaf roll virus susceptible and resistant lentil and faba bean genotypes on the basis of virus movement and multiplication 2003](#)
36. [Ter Borg S J;Willemsen A;Khalil S A Field study of the interaction between Orobanche crenata Forsk. and some lines of Vicia faba 1994](#)

37. [Cubero J I;Hernandez L Breeding faba bean\(Vicia faba L.\)for resistance to Orobanche crenata Forsk 1991](#)
38. [Parker C Protection of crops against parasitic weeds\[外文期刊\] 1991](#)
39. [Gressel J;Hanafi A;Head G Major heretofore intractable biotic constraints to African food security that may be amenable to novel biotechnological solutions\[外文期刊\] 2004](#)
40. [Conner R L;Bernier C C Host range of Uromyces viciae-fabae 1982](#)
41. [Avila C M;Sillero J C;Rubiales D Identification of RAPD markers linked to Uvf-1 gene conferring hypersensitive resistance against rust\(Uromyces viciae-fabae\) in Vicia faba L\[外文期刊\] 2003\(2\)](#)
42. [Duvick D N Plant breeding, an evolutionary concept\[外文期刊\] 1996\(3\)](#)
43. [Sillero J C;Moreno M T;Rubiales D Characterization of new sources of resistance to Uromyces viciae-fabae in a germplasm collection of Vicia faba\[外文期刊\] 2000\(3\)](#)
44. [Stoddard F L;Nicholas A H;Rubiales D Integrated pest management in faba bean\[外文期刊\] 2010](#)
45. [Bond D A;Jellis G J;Rowland G G Present status and future strategy in breeding faba beans\(Vicia Faba L.\) forresistance to biotic and abiotic stresses\[外文期刊\] 1994](#)
46. [Roman B;Torres A M;R ubiales D Mapping of quantitative trait loci controlling broomrape \(Orobanche crenata forsk\) resistance in faba bean \(Vicia faba L.\) 2002](#)
47. [Vaz P M C;Torres A M;Koblizkova A Development of a genetic composite map of Vicia faba using F2 populations derived from trisomic plants 1999](#)
48. [Satovic Z;Torres A M;Cubero J l Genetic mapping of new morphological, isozyme and RAPD markers in Vicia faba L.using trisomics\[外文期刊\] 1996\(7\)](#)
49. [Torres A M;Roman B;Avila C M Faba bean breeding for resistance against biotic stresses:Towards application of marker technology\[外文期刊\] 2006\(1/2\)](#)
50. [Roman B;Satovic Z;Avila C M Locating genes associated with Ascochyta fabae resistance in Vicia faba L\[外文期刊\] 2003\(01\)](#)
51. [Peakall R;Gilmore S;Keys W Cross-species amplification of soybean \(Glycine max\) simple sequence repeats \(SSRs\) within the genus and other legume genera:implications for the transferability of SSRs in plants 1998](#)
52. [Kuleung C;Baenziger P S;Dweikat I Transferability of SSR markers among wheat, rye, and triticale 2004](#)
53. [Roder M S;Plaschke J;Konig S U Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat\[外文期刊\] 1995\(3\)](#)
54. [Johnston J S;Bennett M D;Lane R A Reference standards for determination of DNA content of plant nuclei\[外文期刊\] 1999\(5\)](#)
55. [刘秀菊;任俊云;宗绪晓 蚕豆AFLP技术体系的建立与优化\[期刊论文\]-植物遗传资源学报 2007\(02\)](#)
56. [刘玉皎;杨菁;崔志松 适于AFLP分析的蚕豆DNA提取方法的改良\[期刊论文\]-分子植物育种 2007\(05\)](#)
57. [Josefina C S;Angel M V Jane T Faba bean breeding for disease resistance 2010](#)
58. [李月秋;彭宏梅;梁仙 我国蚕豆品种资源对蚕豆锈病的抗性鉴定\[期刊论文\]-植物遗传资源学报 2002\(01\)](#)
59. [Ramon D R;Torres A M;Satovic Z Validation of QTLs for Orobanche crenata resistance in faba](#)

bean(Vicia faba L.) across environments and generations 2009(05)

60. Arbaoui M;Link W;Satovic S Quantitative trait loci of frost tolerance and physiologically related trait in faba bean(Vicia faba L.) [外文期刊] 2008(01)

61. Avila C M;Satovic Z;Sillero J C Isolate and organ-specific QTLs for ascochyta blight resistance in faba bean [外文期刊] 2004(6)

62. Roman B;Satovic Z;Pozarkova D Development of a composite map in Vicia faba, breeding applications and future prospects [外文期刊] 2004(06)

63. Mahmoud Z;Chris C S;Wolfgang L Hybrid performance and AFLPbased genetic similarity in faba bean 2004

64. Link W;Dixkens C;Singh M Genetic diversity in European and Mediterranean faba bean germplasm revealed by RAPD markers [外文期刊] 1995(01)

65. Sililero J C;Avila C M;Moreno M T Identification of resistance to Ascochyta fabae in Vicia faba germplasm 2001

66. 方宣钧;吴为人;唐纪良 作物DNA标记辅助育种 2000

67. Polignano G B;Quintano G;Bisignano V Enzyme polymorphism in faba bean (Vicia faba L. minor) accessions. Genetic interpretation and value for classification [外文期刊] 1998(02)

68. Kaser H R;Steiner A M Subspecific classification of faba bean (Vicia faba L.) by protein and isozyme patterns 1983

69. Mahmoud Z;Chris C S;Wolfgang L Genetic diversity in recent elite faba bean lines using AFLP markers 2003

70. Terzopoulos P J;Bebeli P J Genetic diversity analysis of Mediterranean faba bean (Vicia faba L.) with ISSR markers [外文期刊] 2008(1)

71. 刘玉皎;宗绪晓 青海蚕豆种质资源形态多样性分析 [期刊论文]-植物遗传资源学报 2008(01)

72. Torres A M;Avila C M;Gutierrez N Marker-assisted selection in faba bean (Vicia faba L.) [外文期刊] 2010

73. Torres A M;Weeden N F;Martin A Linkage among isozyme, RFLP and RAPD markers in Vicia faba [外文期刊] 1993

74. Vande V W;Waugh R;Duncan N Development of a genetic linkage map in Vicia faba using molecular and biochemical techniques 1991

75. Zeid M;Mitchell S;Link W Simple sequence repeats(SSRs) in faba bean: new loci from Orobanche-resistant cultivar Giza 402 [外文期刊] 2009(2)

76. Pozarkova D;Koblizkova A;Roman B Development and characterization of microsatellite markers from chromosome 1-specific DNA libraries of Vicia faba [外文期刊] 2002(3)

77. Gutierrez M V;Vaz P M;Huguet T Cross-species amplification of Medicago truncatula microsatellites across three major pulse crops 2005

78. Polignano G B;Ugenti P;Scippa G The pattern of genetic diversity in faba bean collections from Ethiopia and Afghanistan [外文期刊] 1993(02)

79. Gemechu K;Mussa J;Tezera W Extent and pattern of genetic diversity for morpho-agronomic traits in



Ethiopian highland pulse landraces II. Faba Bean (Vicia faba L.) 2005(05)

80. Polignano G B;Alba E;Ugenti P Geographical patterns of variation in Bari faba bean germplasm collection[外文期刊] 1999(2)
81. Robertson L D;El-Sherbeeney M Distribution of discreetly scored descriptors in a pure line faba bean (Vicia faba L.) germplasm collection 1991
82. 郭兴莲;刘玉皎 蚕豆育种研究进展及展望[期刊论文]-北方园艺 2008(11)
83. Rubiales D;Perezde L A;Fernandez A M Screening techniques and sources of resistance against parasitic weeds in grain legumes[外文期刊] 2006(1/2)
84. Holt J;Wratten S D Components of resistance to Aphis fabae in faba bean[外文期刊] 1986
85. Kislev M E Early neolithic horsebean from Yiftahel, Israel[外文期刊] 1985
86. Maxted N A phenetic investigation of Vicia L. subgenus Vicia (Leguminosae Vicieae) 1993
87. Muratova V S Common beans(Vicia faba L.) 1931
88. Cubero J I On the evolution of Vicia faba L[外文期刊] 1974
89. Ladizinsky G On the origin of the broad bean Vicia faba L 1975
90. 李清泉 旱地蚕豆种植与应用初探[期刊论文]-安徽农学通报 2008(07)
91. 吴春芳;唐益其;姜永平 蚕豆育种研究进展: II[期刊论文]-上海农业学报 2007(03)
92. Duc G;Bao S Y;Zong X X Diversity maintenance and use of Vicia faba L. genetic resources[外文期刊] 2010
93. Hanelt P Die infraspezifische variabilitat Von Vicia faba L.und ihre Gliederung 1972
94. Duc G Faba bean (Vicia faba L.) 1997
95. Birch A N E;Tithecott M T;Bisby F A Vicia johannis and wild relatives of the faba bean:a taxonomic study[外文期刊] 1985
96. Cubero J I;Suso M Primitive and modern forms of Vicia faba 1981(01)
97. Rowland G;Duc G;Picard J Fertility components in a faba bean line near isogenic for male sterility 1986
98. Zong X X;Ren J;Guan J Molecular variation among Chinese and global germplasm in spring faba bean areas 2010(05)
99. Zong X X;Liu X J;Guan J P Molecular variation among Chinese and global winter faba bean germplasm 2009
100. 赵群 论甘肃省春蚕豆品种改良[期刊论文]-中国种业 2000(03)
101. Garfinkel Y Y iftahel:a neolithic village from the seventh millennium BC in Lower Galilee, Israel 1987
102. 叶茵 中国蚕豆学 2003
103. 柴岩;万富世 中国小杂粮产业发展报告 2007
104. FAOSTAT 2010
105. 郑卓杰 中国食用豆类学 1997

本文链接: [http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical\\_zwyczyxb201102015.aspx](http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201102015.aspx)