

研究报告

A Letter

啤酒大麦品种的抗赤霉病基因的分子标记多样性

张旭¹, 乔淑利¹, 陈和², 余桂红¹, 孙晓波¹, 沈会权², 马鸿翔¹

1.江苏省农业生物学重点实验室, 江苏省农业科学院, 南京, 210014

2.江苏省农业科学院沿海地区农业科学研究所, 盐城, 224002

✉ 通讯作者: hxma@jaas.ac.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2012 年, 第 10 卷, 第 65 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0065

收稿日期: 2012 年 07 月 06 日

接受日期: 2012 年 08 月 01 日

发表日期: 2012 年 12 月 17 日

本文首次发表在《分子植物育种》(2012 年第 10 卷第 6 期 675-682 页)上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权, 再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

张旭等, 2012, 啤酒大麦品种的抗赤霉病基因的分子标记多样性, 分子植物育种(online) Vol.10 No.65 pp.1479-1486 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0065)

引用格式(英文):

Zhang et al., 2012, Molecular Marker Diversity of Resistance Genes Controlling Fusarium Head Blight in Malt Barley Varieties, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.65 pp.1479-1486 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0065)

摘要 赤霉病是由镰刀菌(*Fusarium spp.*)引起的世界性病害, 大麦感染赤霉病后, 不仅减产严重, 而且病菌产生的毒素污染籽粒后会使啤酒酿造品质变劣, 还会对人畜健康产生危害。遗传改良是控制赤霉病的最有效措施。为了明确长江中下游地区啤酒大麦品种的赤霉病抗性及其与国外主要抗源赤霉病抗性基因的遗传关系, 选择了 12 个啤酒大麦栽培品种或育种品系、5 个国外引进的赤霉病抗源, 以 2 个感病品种为对照, 进行赤霉病抗性鉴定, 以均匀覆盖基因组的分子标记对品种型基因型分析数据为基础探讨品种间的遗传关系, 依据已报道的大麦赤霉病抗性 QTL 的连锁标记, 比较抗性品种的抗性基因的遗传多样性。结果表明, 供试的啤酒大麦品种具有良好的赤霉病抗性, 优于国外引进的抗源; 以平均遗传相似系数 0.51 为阈值, 19 个大麦品种可以分为国外引进品种与国内品种 2 大类群, 表明国内大麦品种与引自于其他国家的大麦品种存在较明显的遗传差异, 本地区的抗感品种可归于不同亚类群。11 个抗病品种携带 1~3 个与已知抗性 QTL 一致的位点, 检测到的 QTL 位点多少与赤霉病抗性无明显相关性, 说明本地区抗赤霉病品种可能存在多个新的抗病基因, 是啤酒大麦抗赤霉病育种的优异材料。

关键词 啤酒大麦; 赤霉病; QTL; 分子标记多样性

Molecular Marker Diversity of Resistance Genes Controlling *Fusarium* Head Blight in Malt Barley Varieties

Zhang Xu¹, Qiao Shuli¹, Chen He², Yu Guihong¹, Sun Xiaobo¹, Shen Huiquan², Ma Hongxiang¹

1. Provincial Key Laborator of Agrobiolgy, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing, 210014, P.R. China

2. Institut e of Agricultural Sciences in the Coastal Area in Jiangsu, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Yancheng, 224002, P.R. China

✉ Corresponding author, hxma@jaas.ac.cn; ✉ Authors

Abstract *Fusarium* head blight (FHB) is one of the worldwide destructive diseases of barley. FHB not only causes significant losses in yield, but also induces toxin to contaminated seeds, which is harmful to the malting quality and the health of human and livestock. Genetically improvement on barley resistance is the most effective option for controlling the disease. To identify the resistance to FHB in barley varieties in the middle to low valleys of Yangtze River and the genetic relationship with resistance sources from abroad, twelve barley varieties in 2008 Jiangsu provincial trial test, five FHB resistance varieties from oversea areas, and two susceptible varieties as control were evaluated for FHB resistance. The genetic relationship among selected varieties were analysed by means of molecular marker covering the whole genome of barley. The genetic diversity of resistance gene controlling FHB was performed based on the marker linked to major QTLs in previous reports associated with FHB resistance. The results showed that barley varieties tested in the present study kept higher resistance to FHB than resistance varieties from abroad. At 0.51 of similarity coefficient, the dendrogram constructed with molecular marker data revealed that all 19 barley varieties could be classified in to 2 groups, suggesting high degree of genetic diversity between domestic and overseas barley varieties. The domestic varieties were classified into 2 subgroups, which separating resistant and susceptible barley varieties. Eleven varieties possess 1 to 3 previously reported QTLs. However, their FHB resistance was not associated with numbers of QTLs they had, which suggested that domestic barley varieties could have more novel genes resistant to FHB and could be used as new source in malt barley breeding for the genetic improvement of the resistance to FHB.

Keywords Barley, *Fusarium* head blight, QTL, Molecular marker diversity

研究背景

由禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum* Schwabe)为主要致病菌引起的赤霉病是世界温暖潮湿和半潮湿地区严重降低小麦与大麦产量和质量的主要病害之一(McMullen et al., 1997), 我国南方冬麦区发生严重, 一般流行年份可造成大麦减产5%~10%, 暴发性流行时减产可达20%~30% (汪军妹等, 2005)。近年来, 赤霉病已不断向长江中上游麦区和西北麦区扩展(Ma et al., 2009)。大麦籽粒被真菌污染后会产生以DON (脱氧雪腐镰刀菌烯醇)为主的次生代谢产物, 这类毒素严重危害人畜安全(Bai and Shaner, 2004)。当病麦粒用于酿造时, 毒素会引起啤酒喷涌(Schwarz et al., 1996), 当DON毒素超过最高限量, 麦芽生产公司和啤酒酿造公司将拒收(Urrea et al., 2002)。

培育抗赤霉病品种, 利用品种的抗病性是控制赤霉病的最经济有效的手段。1990年以来, 北美研究者鉴定和评价了大量的大麦种质资源赤霉病抗性, 筛选出了可利用的潜在抗性资源, 如CIho4196、Gobernadora、Fredrickson、Chevron和PI566203等(Steffenson, 1998; Buerstmayr et al., 2004; Pena et al., 1999; Zhu et al., 1999)。国外还利用Cheveron, CIho4196, Fre-derickson等大麦抗源配置杂交组合建立重组自交系遗传群体, 进行分子作图和抗赤霉病QTL定位, 发现大麦赤霉病的主效抗性基因(QTL)主要定位于2H、3H和6H染色体上(Yu et al., 2010; Jia et al., 2011; Canci et al., 2004; Mesfin et al., 2003; Horsley et al., 2006)。大麦赤霉病抗源的筛选和抗性QTL定位为抗病分子标记辅助育种提供了科学依据, 但由于不同地区的生态条件、栽培方式和市场需要不同, 仍有必要自当地现有栽培品种或育种材料中筛选抗源并发掘抗性基因, 这将有利于将研究成果应用于当地的育种实践。因此, 近年来江苏省农科院和浙江省农科院等研究单位对本地品种资源进行田间赤霉病抗性鉴定与评价, 自现有品种或育种材料中筛选到一批大麦赤霉病抗源(戈和静等, 2006; 2007; 陆琼娴等, 2008; 贾巧君等, 2007; 吴佳祺等, 2011), 但这些抗源与国外已报道的抗源间的遗传关系及抗性基因的异同尚不清楚。通过分子标记对不同品种进行基因型鉴定可明晰品种间的遗传关系, 分析抗性基因(QTL)连锁的分子标记等位位点的多样性有助于了解不同抗源的抗病基因的遗传多样性(Wingbermuehle et al., 2004)。

本研究以近年来长江中下游啤酒大麦生产上应用品种或育种品系为试材, 利用单花滴注和喷雾接种方法进行赤霉病抗性鉴定和评价, 以分布于全基因组的分子标记进行基因型分析, 并与国外明确的抗源进行比较, 对已报道的大麦赤霉病抗源QTL的连锁标记进行等位位点检测, 试图明确抗性基因的遗传多样性, 为育种材料的进一步利用、新的抗赤霉病基因发掘以及大麦抗赤霉病育种提供参考依据。

1 结果与分析

1.1 大麦品种的赤霉病抗性

以单花滴注和喷雾接种2促接种方式对大麦赤霉病抗性进行评价, 结果见表1。单花滴注条件下, 2010年和2011年不同大麦品系的病小穗率分别为2.78%~26.32%和7.64%~36.43%, 均低于感病对照品种甘啤2号的病小穗率(35.82%和45.83%)。方差分析显示品种间及年份间差异达极显著水平, 可以很好地区分抗感品种。年度间品种病小穗率的直线相关系数为0.854 1, 达极显著水平, 说明品种间的差异真实可靠。根据两年平均病小穗率鉴定结果, 中感对照品种单二和感病对照品种甘啤2号病小穗率分别为20.02%和40.83%, 分别达到中感和感水平, 而12个供试大麦品种中有8个品种抗性评价等级为R级(病小穗率<10%), 其余4个品系抗性达到MR级(10%~20%)。国外的对照品种, Morrison抗扩展性也达到R级, CIho4196和Cheveron在单花滴注表现为中抗水平, Fredrickson在单花滴注条件下, 两年平均病小穗率为31.38%, 在本地区表现为中感赤霉病。孢子喷雾条件下, 14 d调查侵染小穗数, 平均病小穗数在1.10~6.90之间, 与单花滴注21 d的病小穗率的2年平均值呈极显著正相关, 相关系数为0.829 5。说明以孢子喷雾和单花滴注方式都可以较好地表示大麦赤霉病的严重程度, 大麦赤霉病的抗性鉴定较稳定。对孢子喷雾接种后14 d的病穗率的调查, 供试品种加对照品种共19个材料中, 病穗率大于90%已有12个, 说明在孢子喷雾接种后14 d进行赤霉病调查难以区分品种的抗感差异。

1.2 大麦品种的遗传多样性

应用PopGene分析了遗传多样性相关指数, 结果表明: 有效等位基因数 N_e 为1.00~2.00, 平均值为1.65; Nei's基因多样性指数 h 为0.11~0.50, 群体平均值为0.37; Shannon信息指数(I)为0.21~0.69, 平均值为0.55, 上述结果说明品种间有较为丰富的遗传多样性。

表1 大麦品种赤霉病抗性评价

Table 1 Evaluation of the resistance to fusarium head blight on barley varieties

品种名称 Name of cultivar	单花滴注病小穗率(%) Proportion of scabbed spikelet (%)			孢子喷雾 Spore spread		抗性等级 Level of resistance
	2011	2010	平均 Average	侵染小穗数 No. infected spikelet	病穗率(%) Proportion of scabbed spike (%)	
苏花2号 Suhua 2	2.78	7.64	5.21	1.85	59.09	抗 R
新宇03~3 Xinyu03~3	3.05	9.28	6.17	2.30	83.33	抗 R
5E003	5.22	8.89	7.06	2.63	100.00	抗 R
苏B0608 Su B0608	5.63	8.93	7.28	1.11	37.50	抗 R
扬农啤5号 Yangnongpi5	4.64	12.14	8.39	2.64	53.85	抗 R
苏啤3号 Supi3	4.38	12.95	8.67	2.59	100.00	抗 R
Morrison	5.00	14.11	9.56	1.10	72.72	抗 R
苏啤4号 Supi4	5.74	13.56	9.65	2.54	100.00	抗 R
盐99175 Yan99175	5.92	13.38	9.65	2.00	93.33	中抗 MR
申河085 Shenhe085	10.17	12.94	11.56	2.81	95.45	中抗 MR
扬辐6008 Yangfu6008	12.50	12.30	12.40	2.68	100.00	中抗 MR
如东5218 Rudong5218	12.81	16.18	14.50	2.00	77.78	中抗 MR
连9723 Lian9723	12.28	18.89	15.59	1.57	100.00	中抗 MR
Cheveron	7.54	26.96	17.25	2.11	100.00	中抗 MR
Vivar	9.86	26.48	18.17	2.80	100.00	中抗 MR
CIho4196	9.02	28.31	18.67	3.60	100.00	中抗 MR
单二 Daner	13.28	26.76	20.02	1.89	56.25	中感 MS
Frederickson	26.32	36.43	31.38	5.10	100.00	中感 MS
甘啤2号 Ganpi2	35.82	45.83	40.83	6.90	100.00	感 S

基于基因组SSR标记的供试品种遗传多样性分析结果表明, 19个品种间遗传相似系数(Gs)值变化范围为0.51~0.79, 其中扬农啤5号与苏花2号Gs值最大(0.79), 遗传距离最小, 亲缘关系最近; 盐99175与瑞士品种Cheveron尽管都为抗赤霉病大麦品种,

但遗传相似系数值最小(0.51), 遗传距离最大, 亲缘关系最远。

由品种间遗传相似系数矩阵的聚类分析绘制出的树状聚类图见图1, 以平均遗传相似系数0.51为阈值, 19个大麦品种可以分为2个类群, 这2个类

群可明确区分国外引进的品种与国内品种, 表明品种间的亲缘关系较远, 受地理分布影响较大, 国内啤酒大麦品种与国外抗赤霉病大麦品种的种质渗透较少。以相似系数0.61为阈值, 来源于国内品种的第一类群可以分为3个亚类群。第一亚类群和第三亚类群分别为抗扩展性较好大麦品种或育种材料; 第二类群包括连9723、单二和甘啤2号, 为赤霉病抗性较差的3个中国大麦品种。第二大类群中, 六棱大麦和二棱大麦分别位于两个亚类群中。

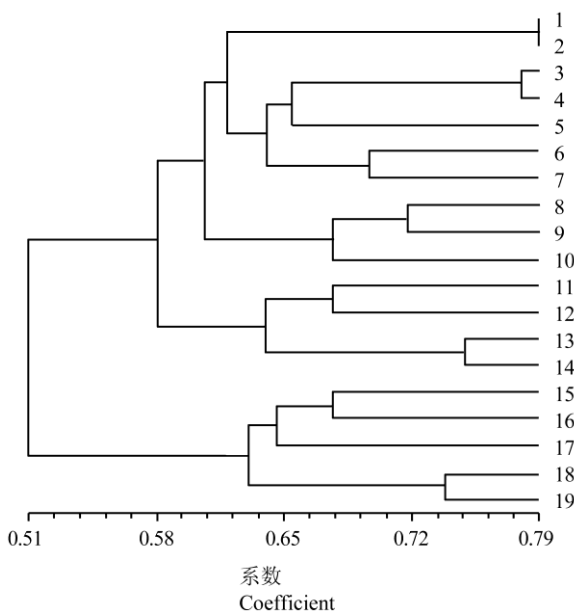


图1 大麦品种基于SSR标记树状聚类图

注: 1: 扬农啤5号; 2: 苏花2号; 3: 新宇03~3; 4: 苏B0608; 5: 申河085; 6: 扬辐6008; 7: 如东5218; 8: 连9723; 9: 单二; 10: 甘啤2号; 11: 苏啤4号; 12: 苏啤3号; 13: 5E003; 14: 盐99~175; 15: Cheveron; 16: Morrison; 17: Vivar; 18: Clho4196; 19: Frederickson

Figure 1 The dendrogram constructed based on polymorphic SSR data in 19 barley varieties

Note: 1: Yangnongpi5; 2: Suhua2; 3: Xinyu03~3; 4: SuB0608; 5: Shenhe085; 6: Yangfu6008; 7: Rudong5218; 8: Lian9723 9: Daner; 10: Ganpi2; 11: Supi4; 12: Supi3; 13: 5E003; 14: Yan99~175; 15: Cheveron; 16: Morrison; 17: Vivar; 18: Clho4196; 19: Frederickson

1.3 大麦品种赤霉病抗性基因的等位位点变异

据前人报道, 在2H染色体上存在QTL1、QTL2、QTL3等3个赤霉病抗性QTL, 在3H染色体上存在抗赤霉病QTL4, 在6H染色体上存在抗赤霉病QTL5。以供试品种的抗性QTL紧密连锁的分子标记的多态性位点差异来分析抗性基因可能的异同, 由表2

可见, 在供试的抗赤霉病啤酒大麦品种中, 新宇03-3与连9723可能携带QTL1、QTL2和QTL3等3个QTL位点, 苏花2号可能携带QTL2和QTL3, 苏B0608可能携带QTL1和QTL2, 扬农啤5号可能携带QTL2和QTL3, 苏啤3号可能携带QTL1和QTL3, 5E003、苏啤4号和如东5218可能携带QTL3, 申河085和扬辐6008可能携带QTL2。盐99175虽然具有较好的抗性, 但并未检测到已报道的QTL, 而中感品种单二和感病品种甘啤2号却检测到可能携带有QTL1和QTL2。上述结果提示这些已报道的抗性基因间并非简单的加性效应, 品种的抗病表现与已报道的抗性位点难以构成直接的相关关系, 可能在抗病品种中仍然存在其他抗病基因。感病品种中携带与抗病QTL连锁标记一致的等位位点, 说明抗病基因与感病基因可能同一品种中是同时存在的。

2 讨论

前人研究已经明确, 小麦赤霉病抗性存在抗初侵染和抗扩展2种抗病类型(Schroeder and Christensen, 1963)。但有关大麦赤霉病抗性, 对这2类抗性的则看法不一, 早期研究认为大麦仅存在抗侵染, 不存在抗扩展, 病症不会由发病小穗向邻近小穗扩展(Steffenson, 2003; Bai and Shaner, 2004)。但Bushnell等(2003)的研究证实大麦存在抗扩展性, 试验以单花滴注方式评价了大麦品种的抗扩展性, 发现供试品种间存在明显的抗扩展性差异, 并在大麦2H染色体上检测出1个抗扩展性QTL。国内的研究也证实, 大麦赤霉病菌侵染寄主后存在明显的扩展过程, 不同大麦品种的赤霉病对赤霉病菌的扩展抗性存在显著差异(戈和静等, 2006; 吴佳祺等, 2011)。采用单花滴注方式接种并对接种后赤霉病小穗数或病小穗率是进行鉴定可明确区分赤霉病抗扩展性, 利用孢子喷雾接种方式并统计接种后的病小穗率或病小穗数可作为抗初侵染的鉴定方法(Bai and Shaner, 2004)。本试验采用了上述两种方法进行接种, 试图区别抗扩展和抗侵染2种抗性类型, 但从单花滴注接种后21 d的病小穗率与孢子喷雾接种后14 d的病小穗数的相关性看, 品种间未表现出明显的抗性差异, 无法区分抗侵染和抗扩展, 主要原因可能由于在接种后14 d进行调查, 病小穗数的差异受到了抗扩展能力的影响。从育种实际出发, 单一研究抗侵染的意义并不重要, 在病原菌侵染后其产生的菌丝总是在不断扩展的, 最终的病小穗数才真正反应出品种的抗病性。试验还调查了孢子喷雾接种

表2 供试大麦品种5个抗赤霉病QTL的连锁标记位点差异

Table 2 The allele variation of markers linked to the five QTLs associated with the resistance to Fusarium head blight in barley

品种 Cultivar	QTL1		QTL2	QTL3	QTL4	QTL5	
	Bmac0093	HVBKASI	Bmag0125	Ebmac0415	Bmac0067	HVM65	Bmag0807
苏花2号 Suhua 2	-	+	+	+	-	-	-
新宇03~3 Xinyu03~3	+	+	+	+	-	-	-
5E003	+	-	-	+	-	-	+
苏B0608 Su B0608	+	+	+	-	-	-	-
扬农啤5号 Yangnongpi5	-	+	+	+	-	-	-
苏啤3号 Supi3	+	+	-	+	-	-	+
苏啤4号 Supi4	+	-	-	+	-	-	+
盐99175 Yan99175	+	-	-	-	-	-	+
申河085 Shenhe085	-	-	+	-	-	-	+
扬辐6008 Yangfu6008	-	+	+	-	-	-	-
如东5218 Rudong5218	-	+	-	+	-	-	-
连9723 Lian9723	+	+	+	+	-	-	-
单二 Daner	+	+	+	-	-	-	+
甘啤2号 Ganpi2	+	+	+	-	-	+	-

后的病穗率，在一程度上也能反应品种的抗侵染能力，但由于多数品种接近或达到100%，无法很好地区分品种间的抗性，因此以单花滴注或孢子喷雾接种后14 d或21 d的病小穗数或病小穗率作为品种的综合抗赤霉病指标能客观反应品种的抗病性。

利用均匀分布于基因组上的分子标记对品种进行基因型鉴定，可较好地揭示品种间的遗传关系，亲缘关系较近的品种间遗传相似性较高，反之则较低。Wingbermuehle等(2004)对多个中抗赤霉病大麦品种进行聚类，发现多个中抗品种与先前报道了抗病品种遗传关系较远。同样本试验中选用的栽培品种或育种材料与自国外引进的抗源进行比较，尽管在自国外引进品种中有来源于中国的CIho4169大麦品种(Urrea et al., 2002)，基于基因型的遗传关系分析表明，其与国外其他抗赤霉病品种

聚为一类，而与本地目前的栽培品种或育种材料的遗传关系较远，可能这一种质在目前本地育种材料中的应用极少有关，本地品种中抗赤霉病的与感赤霉病的品种在试验中也能区分开，说明可能抗赤霉病品种间的遗传关系较近。

近年来对大麦赤霉病抗性的遗传作图与QTL定位研究表明，Cheveron、CIho4196和Frederickson等抗源的抗性基因QTL定位于2H、3H和6H染色体上(Yu et al., 2010; Jia et al., 2011; Canci et al., 2004; Mesfin et al., 2003; Horsley et al., 2006)。利用抗性QTL的紧密连锁的分子标记的等位位点差异，可以比较不同抗源的抗性QTL位点异同，从而找出与已知抗源抗性基因不同的新抗源(Wingbermuehle et al., 2004)。本试验表明，12个抗病品种，有11个可能分别携带有1~3个已知的抗病QTL位点，抗性较好的

盐99175品种不携带任何已知的QTL位点。结果显示,并非携带多个抗病QTL位点的品种抗性即强,携带较少抗病QTL位点的品种抗性即弱。究其原因,目前定位的抗性QTL位点来自于抗源Fredrickson和Cheveron,这两品种的抗性在本试验中的抗性分别为中感和中抗水平,抗性远不及本地供试品种。说明本地区的大麦品种可能存在更多新的赤霉病抗性基因,从而导致抗性鉴定结果与抗性QTL分子检测结果无显著相关性。因此利用目前本地大麦栽培品种或育种材料作为抗源,发掘其中的抗病基因有可能对大麦抗赤霉病育种起到更好的作用。此外,在中感品种单二和感病品种甘啤2号中同样检测到与抗病QTL连锁分子标记一致的等位点,可能与同一品种中往往同时存在赤霉病抗病基因与感病基因有关(Ma et al., 2006),因此大麦赤霉病育种的另一途径可以通过抑制感病基因的表达来提高感病品种的赤霉病抗性。

3材料与方法

3.1植物材料

选择长江中下游地区二棱大麦的生产用品种或育种品系12份为供试材料,包括扬农啤5号、苏啤3号、苏啤4号、苏花2号、扬辐6008、申河085、苏B0608、如东5218、连9723、新宇03-3、盐99175、5E003。以中感品种单2和感病品种甘啤2号作为对照,与国外明确的抗赤霉病六棱大麦品种Vivar、Morrison、Cheveron以及二棱大麦品种Clho4196和Frederickson一起种植。

3.2赤霉病抗性鉴定

实验分别于2010年及2011年在江苏省农科院试验基地进行。每个小麦品种接种20穗,3次重复,

随机区组设计。

赤霉病接种鉴定采用单花滴注方法和喷雾方式。病原菌为大麦赤霉病强致病力菌株HG-1,由湖北省农业科学院植保土肥研究所喻大昭研究员惠赠。单花滴注时,取当天开花的麦穗,在顶部第5朵小穗注入5 μL孢子液(200个分生孢子/μL)。接种麦穗经塑料袋保湿3 d后,继续在自然条件下生长发病,期间每天弥雾保湿3~5次。以接种后21 d的病小穗率作为大麦品种抗扩展性评价标准,病小穗率=(病小穗数/总小穗数)×100%。喷雾方式则是取当天开花的麦穗,在麦穗两侧均匀喷洒孢子液(100个分生孢子/μL),接种麦穗以上述同样方法弥雾保湿。以接种后14 d的病穗侵染点和病穗率,作为大麦品种抗侵染性评价标准,病穗率=(病穗数/总穗数)×100%。

3.3大麦品种分子标记检测

大麦基因组DNA以改良CTAB方法提取(Zhang et al., 2004)。

大麦品种赤霉病抗性连锁标记检测,选择98个均匀分布于大麦染色体上的SSR标记对供试品种和对照品种进行基因型分析,获得各标记的等位点基因型数据。以SSR检测结果分析遗传多样性,根据凝胶电泳结果构建标记数据库。

根据已有抗大麦赤霉病QTL定位结果(Yu et al., 2010; Jia et al., 2011; Canci et al., 2004; Mesfin et al., 2003; Horsley et al., 2006),选择表达较为稳定的位于2H、3H和6H染色体的5个QTL相连锁的7个分子标记,进行位点差异性分析(表3)。

PCR反应程序参照相应的参考文献,PCR产物在12%的非变性聚丙烯酰胺凝胶中分离,银染显色

表3 大麦品种的赤霉病抗性QTL连锁标记

Table 3 Markers associated with five quantitative trait loci (QTLs) for FHB resistance previously identified in barley

QTL编号	标记名称	染色体	BIN*	作图群体	参考文献
QTL no.	Marker name	Chromosome	Mapping population	Reference	
TL1	Bmac0093	2H	8	Fredrickson/Stander, Stander/MNS93	Mesfin et al., 2003; Canci et al., 2004
	HVBKASI	2H	8	Fredrickson/Stander, Stander/MNS93	Mesfin et al., 2003; Canci et al., 2004
QTL2	Bmag0125	2H	10	Fredrickson/Stander, M92-299/M81	Mesfin et al., 2003; Canci et al., 2004
QTL3	Ebmac0415	2H	13	Fredrickson/Stander	Mesfin et al., 2003
QTL4	Bmac0067	3H	6	Fredrickson/Stander	Mesfin et al., 2003
QTL5	HVM65	6H	6	Cheveron/M69, Stander/MNS93	Pena et al., 1999; Canci et al., 2004
	Bmag0807	6H	6	Cheveron/M69, M92-299/M81	Pena et al., 1999; Canci et al., 2004

注: *: BIN代表染色体上物理位置(<http://barleygenomics.wsu.edu>)

Note: *: BIN means the physical location on barley chromosome (<http://barleygenomics.wsu.edu>)

观察。品种得到的SSR标记与赤霉病抗性亲本标记位点一致的, 记为“+”。

3.4 数据统计

对赤霉病表型鉴定数据以SAS9.0进行统计分析。有效等位基因数(Ne)、Shannon信息指数(I)和Nei'S基因多样性指数(h)等遗传多样性相关参数以PopGene 1.32进行分析; 遗传相似系数(Gs)和品种树状聚类图以NTSYS-pc version 2.0软件计算和制作。

作者贡献

张旭是本研究的实验设计和实验研究的执行人, 并完成数据分析、论文初稿的写作; 马鸿翔是项目的构思者及负责人, 指导实验设计、数据分析、论文写作与修改, 是本文的责任作者(通信作者); 乔淑利、余桂红和孙晓波参与实验执行; 陈和与沈会权提供试验材料和进行田间管理。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由国家自然科学基金(30971877)和国家大麦产业技术体系(CARS-05)项目共同资助, 感谢江苏省农业生物学重点实验室的相关人员的支持和帮助。

参考文献

- Bai G., and Shaner G.E., 2004, Management and resistance in wheat and barley to Fusarium head blight, *Annu. Rev. Phytopathol.*, 42: 135-161 <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.040803.140340> PMID:15283663
- Buerstmayr H., Legzdina L., Steiner B., and Lemmens M., 2004, Variation for resistance to Fusarium head blight in spring barley, *Euphytica*, 137(3): 279-290 <http://dx.doi.org/10.1023/B:EUPH.0000040440.99352.b9>
- Bushnell W.R., Hazen B.E., and Pritsch C., 2003, Histology and physiology of Fusarium head blight, In: Leonard K.J., and Bushnell W.R. (eds.), *Fusarium head blight of wheat and barley*, APS Press, St Paul, pp.44-83
- Canci P.C., Nduulu L.M., Muehlbauer G.J., Dill-Macky R., Rasmusson D.C., and Smith K.P., 2004, Validation of quantitative trait loci for Fusarium head blight and kernel discoloration in barley, *Molecular Breeding*, 14(2): 91-104 <http://dx.doi.org/10.1023/B:MOLB.0000037998.27661.58>
- Ge H.J., Lu W.Z., Zhang X., Chen H., Chen J.M. and Ma H.X., 2007, Selection and evaluation of the resistance barley to Fusarium head blight, *Mailei Zuowu Xuebao (Journal of Triticale Crops)*, 27(1): 153-157 (戈和静, 陆维忠, 张旭, 陈和, 陈建民, 马鸿翔, 2007, 大麦赤霉病抗源的发掘与评价, 麦类作物学报, 27(1): 153-157)
- Ge H.J., Ma H.X., Lu W.Z., Chen H., and Chen J.M., 2006,

- Evaluating for the spread resistance to Fusarium head blight in barley, *Zhiwu Yichuan Ziyuan Xuebao (Journal of Plant Genetic Resources)*, 7(4): 409-414 (戈和静, 马鸿翔, 陆维忠, 陈和, 陈建民, 2006, 大麦赤霉病抗扩展性鉴定与评价, 植物遗传资源学报, 7(4): 409-414)
- Horsley R.D., Schmierer D., Maier C., Kudrna D., Urrea C.A., Steffenson B.J., Schwarz P.B., Franckowiak J.D., Green M.J., and Zhang B., 2006, Identification of QTLs associated with Fusarium head blight resistance in barley accession CIho 4196, *Crop Sci.*, 46(1): 145-156 <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2005.0247>
- Jia H., Millett B.P., Cho S., Bilgic H., Xu W.W., Smith K.P., and Muehlbauer G.J., 2011, Quantitative trait loci conferring resistance to Fusarium head blight in barley respond differentially to Fusarium graminearum infection, *Funct. Integr. Genomics*, 11(1): 95-102 <http://dx.doi.org/10.1007/s10142-010-0192-1> PMID:20865292
- Jia Q.J., Yang J.M., Zhu J.H., and Wang J.M., 2007, Identification of different original barley lines for Fusarium head blight resistance and deoxynivalenol accumulation, *Zhejiang Nongye Xuebao (Acta Agriculturae Zhejiangensis)*, 19(5): 339-342 (贾巧君, 杨建明, 朱靖环, 汪军妹, 2007, 不同类型大麦品种赤霉病抗性与DON毒素积累, 浙江农业学报, 19(5): 339-342)
- Lu J.X., Yang H.Y., Xu J.H., Shi J.R., and Wei Y.F., 2008, Evaluation of the resistance to FHB in barley, *Jiangsu Nongye Xuebao (Jiangsu Journal of Agricultural Sciences)*, 24(4): 533-535 (陆琼娟, 杨慧勇, 徐剑宏, 史建荣, 魏亚凤, 2008, 大麦品种赤霉病抗性鉴定, 江苏农业学报, 24(4): 533-535)
- Ma H.X., Bai G.H., Gill B.S., and Patrich Hart L., 2006, Deletion of a chromosome arm altered wheat resistance to Fusarium head blight and deoxynivalenol accumulation in Chinese spring, *Plant Dis.*, 90(12): 1545-1549 <http://dx.doi.org/10.1094/PD-90-1545>
- Ma H.X., Ge H.J., Zhang X., Lu W.Z., Yu D.Z., Chen H., and Chen J.M., 2009, Resistance to Fusarium head blight and deoxynivalenol accumulation in Chinese barley, *J. Phytopathol.*, 157: 166-171 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0434.2008.01454.x>
- McMullen M., Jones R., and Gallenberg D., 1997, Scab of wheat and barley: a re-emerging disease of devastating impact, *Plant Dis.*, 81(12): 1340-1348 <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS.1997.81.12.1340>
- Mesfin A., Smith K.P., Dill-Macky R., Evans C.K., Waugh R., Gustus C.D., and Muehlbauer G.J., 2003, Quantitative trait loci for Fusarium head blight resistance in barley detected in a two-rowed by six-rowed population, *Crop Sci.*, 43(1):

- 307-318 <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2003.0307>
- Pena de la R.C., Smith K.P., Capettini F., Muehlbauer G.J., Gallo- Meagher M., Dill-Macky R., Somers D.A., and Rasmuson D.C., 1999, Quantitative trait loci associated with resistance to Fusarium head blight and kernel discoloration in barley, *Theor. Appl. Genet.*, 99(3-4): 561-569 <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051269> PMID:22665190
- Schroeder H.W., and Christensen J.J., 1963, Factors affecting resistance of wheat to scab caused by *Gibberella zeae*, *Phytopathology*, 53: 831-838
- Schwarz P.B., Beattie S., and Casper H.W., 1996, Relationship between Fusarium infestation and the gushing potential of malt, *J. I. Brewing*, 102: 93-96
- Steffenson B.J., 1998, Fusarium head blight of barley: epidemics, impact, and breeding for resistance, *Technical Quarterly*, 35(4): 177-184
- Steffenson B.J., 2003, Fusarium head blight of barley: impact, epidemics, management, and strategies for identifying and utilizing genetic resistance, In: Leonard K.J., and Bushnell W.R. (eds.), *Fusarium head blight of wheat and barley*, APS Press, St Paul, pp.241-295
- Urrea C.A., Horsley R.D., Steffenson B.J., and Schwarz P.B., 2002, Heritability of Fusarium head blight resistance and deoxynivalenol accumulation from barley accession CIho 4196, *Crop Sci.*, 42(5): 1404-1408 <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2002.1404>
- Wang J.M., Shen Q.Q., Yang J.M., Tao Y.Z., and Zhu J.H., 2005, Advance in study on Fusarium head blight resistance in barley, *Damai Kexue (Barley science)*, (2): 1-4 (汪军妹, 沈秋泉, 杨建明, 陶跃之, 朱靖环, 2005, 大麦赤霉病抗性研究进展, *大麦科学*, (2): 1-4)
- Wingermuehle W.J., Gustus C., and Smith K.P., 2004, Exploiting selective genotyping to study genetic diversity of resistance to Fusarium head blight in barley, *Theor. Appl. Genet.*, 109(6): 1160-1168 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-004-1733-6> PMID:15257434
- Wu J.Q., Zhu J.H., Wang J.M., Jia Q.J., Lin F., and Yang J.M., 2011, Evaluation of resistance to spread of Fusarium head blight in barley and its correlation to agronomic characteristics, *Zhejiang Nongye Xuebao (Acta Agriculturae Zhejian-gensis)*, 23(2): 215-220 (吴佳祺, 朱靖环, 汪军妹, 贾巧君, 林峰, 杨建明, 2011, 大麦赤霉病抗扩展性及其与农艺性状相关性评价, *浙江农业学报*, 23(2): 215-220)
- Yu G.T., Franckowiak J.D., Neate S.M., Zhang B., and Horsley R.D., 2010, A native QTL for Fusarium head blight resistance in North American barley (*Hordeum vulgare* L.) independent of height, maturity, and spike type loci, *Genome*, 53(2): 111-118 <http://dx.doi.org/10.1139/G09-091> PMID:20140029
- Zhang X., Zhou M.P., Ren L.J., Bai G.H., Ma H.X., Scholten O.E., Guo P.G., and Lu W.Z., 2004, Molecular characterization of Fusarium head blight resistance from wheat variety wangshuibai, *Euphytica*, 139(1): 59-64 <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-004-2298-9>
- Zhu H., Gilchrist L., Hayes P., Kleinhofs A., Kudrna D., Liu Z., Prom L., Steffenson B., Toojinda T., and Vivar H., 1999, Does function follow form principal QTLs for fusarium head blight FHB resistance are coincident with QTLs for inflorescence traits and plant height in a doubled-haploid population of barley, *Theor. Appl. Genet.*, 99: 1221-1232 <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051328>