

小麦赤霉病:从表型鉴定到抗性改良

李韬, 李媛媛, 李磊

扬州大学江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点/粮食作物现代产业技术协同创新中心, 教育部植物功能基因组学重点实验室, 扬州大学小麦研究中心, 扬州 225009

摘要 赤霉病已成为影响中国小麦安全生产的最重要病害之一。表型鉴定体系对赤霉病抗性准确评价和抗性改良至关重要。本文分析了赤霉病的危害和改良的迫切性、中国抗赤育种的现状、QTL的定位和利用进展等, 讨论了赤霉病接种鉴定和评价方法、赤霉病抗源利用和抗赤分子标记辅助育种策略, 提出赤霉病改良的思路和建议。

关键词 小麦赤霉病; 表型鉴定; 育种现状; 抗性资源; 标记辅助遗传改良

赤霉病是由禾谷类镰刀菌(*Gibberella zeae* (Schw.) Petch)引起的世界性小麦主要病害之一^[1]。长江中下游麦区、东北春麦区东部以及华南麦区是中国小麦赤霉病的主要流行区, 在大流行年份, 产量损失可达10%~80%。2000年以来, 有9年赤霉病发生面积超333万hm², 其中2012年发病面积约0.1~0.13亿hm², 江苏、安徽、山东、河南整体偏重, 重病区域发病率超过50%~70%, 重病田甚至绝收。赤霉病的另一大危害是侵染麦穗后籽粒中积累脱氧雪腐镰刀菌烯醇(DON)和瓜萎镰菌醇(NIV)及二者的衍生物(3A DON、15A DON和4A NIV)等毒素^[2-3], 均是世界公认的致癌物质。只要感染赤霉病, 籽粒中就会积累DON等毒素。因此, 不同国家对食物中的DON含量有严格规定, 最高容忍度为1.0 mg/kg。赤霉病流行年份, 中抗至高感赤霉病的品种籽粒中DON严重超标, 不宜作为动物饲料和食品进入食物链。根据李韬等研究, 即便高抗赤霉病品种宁7840, 其受感染籽粒DON含量可达到1.2 mg/kg, 而感病品种Clark可高达20.4 mg/kg。可见, 赤霉病的流行不仅影响粮食安全, 而且严重影响食品安全。抗病品种可以延缓病菌在穗部的扩展并降低毒素积累, 而对感病品种而言, 目前基本上是可防不可治, 一旦发病, 霉菌通过小穗轴的微管束迅速传至整个穗部, 因此赤霉病被喻为小麦的“癌症之王”。由于赤霉菌是半腐生菌, 不存在对其免疫的小麦品种, 因此目前没有行之有效的单一赤霉病防治方法。培育抗病品种并辅之以药剂预防是最为理想和可靠的防控策略。

1 中国小麦赤霉病育种现状

中国自20世纪40年代初开始小麦赤霉病抗性改良, 通过杂交选育, 苏州市农业科学研究所1968年从阿夫/台湾小麦的杂种后代中育成苏麦3号, 被认为是国内外最好的抗源。虽育出一批抗性好的品种(系), 如宁7840等, 但由于综合丰产性差而未能得到大面积应用。通过系统选育, 从中感赤霉病品种南大2419中选育出万年2号, 赤霉病抗性达到中等抗性水平(MR)。程顺和等在不同来源的种质中选用综合丰产性好、赤霉病轻的亲本间配组, 后代注重综合丰产性, 兼顾以抗赤霉病为主的抗病和抗逆性选择, 获得一批中抗赤霉病的大面积丰产小麦品种, 其中扬麦4号、扬麦5号, 尤其扬麦158是大面积丰产且中抗赤霉病结合较好的典型事例。此后育成的扬麦11、扬麦14、扬麦17、宁麦9号、宁麦16、湘麦2号、荆州1号、荆州47号等在保持丰产性的基础上抗性也达到中抗水平^[4]。这些成果曾经对保障中国粮食安全和食品安全做出了巨大贡献。

中国小麦大面积生产中, 仅扬麦、宁麦和鄂麦系列的少数品种对赤霉病有较好抗性, 这与自然选择尤其是人工强化选择紧密关联。但目前推广的品种绝大部分为中感-高感赤霉病, 仅有极少数达到中抗水平, 达到高抗水平的寥寥无几, 赤霉病流行严重年份, 仍然会造成较大的产量损失和籽粒中积累超标的毒素, 尤其是后者危害更大。因此现有品种的抗性水平和常规育种方法远远不能满足政府和民众对粮食安

收稿日期: 2016-08-29; 修回日期: 2016-10-30

基金项目: 国家科技重大专项子课题(2012ZX08009003-004); 扬州市重点研发计划(现代农业)项目(YZ2016035); 国家自然科学基金项目(31171537);

江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD)

作者简介: 李韬, 副教授, 研究方向为小麦遗传育种, 电子邮箱: taoli@yzu.edu.cn

引用格式: 李韬, 李媛媛, 李磊. 小麦赤霉病: 从表型鉴定到抗性改良[J]. 科技导报, 2016, 34(22): 75-80; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2016.22.010

全和食品安全的较高层次的需求。由于赤霉病表型鉴定的不稳定性、环境敏感性,赤霉病抗性遗传的复杂性,再加上常规育种的经验性和成果的不可重演性,因此仅靠常规育种难以解决高抗赤霉病和大规模丰产性相结合的难题,其中赤霉病表型鉴定方法和可靠性则至关重要。

2 赤霉病表型鉴定和评价体系

赤霉病抗感表型的准确鉴定对资源的抗性评价、基因的精确定位和克隆、解析抗性机制及培育抗病品种非常关键。表型评价的复杂性和不稳定性是阻碍赤霉病研究进展的最重要因素之一,成为赤霉病抗性研究的瓶颈。根据笔者的理解,评价赤霉病抗性鉴定方法优劣的主要指标有:1)是否受气候因素(主要是温湿度)影响大;2)发病的普遍率。赤霉菌是半腐生菌,不存在对其免疫的小麦品种,只要接种方法得当且温湿度适宜,理论或期望发病普遍率应达100%;3)评价结果的稳定性和一致性。即评价结果在重复间、环境间和同一基因型个体间的重演性;4)抗感表型差异最大化,适宜普通技术人员判别;5)是否环境友好,比如塑料袋可能造成白色污染问题;6)接种方法的易操作性、效率和成本;7)可接种时期是否有弹性。

目前国内外报道的赤霉病抗性评价主要方法有5种。

1) 自然鉴定法。完全依靠自然发病,不进行人工接种,有条件的单位在田间安装迷雾设施,进行间断性迷雾创造高湿环境,以利于发病。该法鉴定结果的一致性、稳定性较差,精确的表型鉴定非常困难,不适合做遗传分析和基因定位。

2) 孢子迷雾鉴定法^[5]。在小麦抽穗扬花期将赤霉菌孢子液喷雾接种,该法较自然鉴定法略好,但同时也存在表型鉴定难以精确和个体间发病率差异较大的问题。喷雾接种时小麦所处的发育时期、喷雾接种次数、孢子浓度以及温湿度等因素都是影响迷雾鉴定可靠性的重要因素。此外,由于赤霉菌是半腐生菌,不存在对其免疫的小麦品种,如果孢子浓度偏高且温湿度适宜,理论上花期遇到孢子的小穗均会发病,因此即便苏麦3号、宁7840和望水白等高抗赤霉病品种,也有可能表现为整穗发病,这种高感染率不是由病菌在穗部的扩展造成,因此不能反映品种本身的抗性。如果孢子浓度过稀,造成发病极不一致的情形,即便感病的品种,也会有发病率极轻甚至不发病,出现所谓的假抗性品种或“假免疫”类型品种,因此该法适合育种材料的大规模初步筛选,不适合做表型的精确评价、遗传定位和精细作图。

3) 土表接种法^[6-9]。一般在抽穗扬花期在田块表面撒已感染赤霉菌的玉米粒、燕麦粒或粉碎的秸秆,配合喷雾设施,进行接种鉴定。该法模拟自然侵染法,但较自然侵染法略好,适合抗病材料的大规模初步筛选和鉴定,不宜做精确鉴定和遗传分析。

4) 组织叶片离体鉴定法^[10-13]。利用病菌侵染离体的叶片组织,根据病斑的大小鉴定抗感。由于赤霉病主要发生在穗

部而非叶片,因此该法有多大程度反应品种本身的抗性(尤其是扩展抗性),有待商榷。

5) 单花滴注法^[14-16]。小麦扬花期对赤霉病最敏感,所以单花滴注主要在扬花期进行,如果在灌浆期接种,则感染率会大大降低。通常在小麦扬花期对穗中部的一个小花注射孢子液,标记接种时间,在接种后18~21 d,统计发病率(病小穗数占总小穗数的比例)进行抗病性评价。该法相对前4种方法较稳定,也是目前鉴定赤霉病抗性,尤其是扩展抗性最常用的方法,但通常需配套保湿措施。常见的保湿措施有聚乙烯塑料袋和迷雾保湿。塑料袋接种效率低(需要密封和拆封步骤),此外还存在若接种期遇高温天气,导致袋内高温烧死接种麦穗(同时烧死病原菌,导致接种失败);塑料袋中由于蒸腾作用造成水分积聚,穗头承重增加,导致在大风天气很容易折断接种穗;塑料袋本身对环境存在白色污染等缺点。单花滴注结合迷雾保湿措施效果较好,但保湿需要配备迷雾设施,增加成本。

李韬等^[17]发展了一种新的接种鉴定方法,穗基部茎秆注射法,目前已对该法作了进一步优化和改良。优化后的方法是在小麦抽穗后,将赤霉菌孢子液注射到穗基部节间内部,根据第1病小穗出现的时间以及接种后第22~25天的病小穗率,综合评价小麦的赤霉病扩展抗性。该法接种的成功率高达90%~100%,较单花滴注法成功率50%~80%高,而且鉴定过程相对单花滴注法简易。该方法最大的优点是不论在大田或温室环境,接种后均无需采取保湿措施,发病的湿度条件由植株自身体内水分来保证,解决了传统单花滴注法鉴定需要套袋或喷雾、喷水等保湿的问题。同时,单花滴注一般只在扬花期进行,需要接种的时间比较集中,劳动强度大;而穗轴注射法在小麦抽穗后-扬花期-灌浆早期(扬花后10 d内)均可进行,且不会改变评价结果,因此可接种时间弹性大,可有效缓解劳动力紧张等因素。与传统单花滴注法相比,穗轴注射法接种效率更高但成本更低,提高了发病普遍率,并使品种抗、感表型差异最大化,更有利于普通技术人员判断小麦品种的赤霉病扩展抗性。但穗轴注射法不能完全替代单花滴注,其与单花滴注法有很好的互补性,2种方法同时接种可以大大增加表型鉴定的可靠性,从而提高基因/QTL定位效率并使目标基因/QTL抗性效应估计更准确。

总之,在上述表型鉴定方法中,单花滴注+迷雾保湿措施,或者单花滴注+穗轴接种法效果优于其他方法,可以作为育种材料抗性比较准确的评价方法,也可用作基因的精细作图。喷雾鉴定、自然鉴定或者地表籽粒接种法适合用作育种材料的大规模初步筛选和评价。

3 QTL定位和利用进展

截至目前,通过连锁分析以及关联分析,不同实验室已经从普通小麦品种或近缘种定位了累计超过100个与抗侵染(type I)、抗扩展(type II)、抗DON积累(type III)和籽粒抗性

(type IV)有关的QTL,这些QTL在小麦的21条染色体上都有分布^[18-20]。2009年之前赤霉病的QTL定位结果,可参看 Buerstmayr 等^[18]的综述文章和 Liu 等^[19] meta-analysis 分析的结果。目前已命名的抗赤 QTL 有来自苏麦 3 号 3BS 染色体上的 *Fhb1*^[21-22],来自普通小麦 6BS 上的 *Fhb2*^[23],大赖草 7Lr#1S 染色体上的 *Fhb3*^[24],位于普通小麦 4B 染色体上抗侵染 QTL *Fhb4*^[25]和 5A 染色体上 *Fhb5*^[26],来自披碱草属 1E(ts)#1S 的 *Fhb6*^[27],以及来自偃麦草 7E 染色体上的 *Fhb7*^[28]。

在目前已定位的 100 多个 QTL 中,绝大多数 QTL 位点效应较小或者效应不稳定,在染色体上的相对位置及其关联的标记因不同实验而异,尤其与 type I 抗性关联的 QTL 由于受接种和鉴定方法以及环境条件的影响,重现性更低,目前尚没有真正用于育种实践的成功事例。只有少数与扩展抗性关联的 QTL,如 *Fhb1*、*Fhb2*、*Fhb7* 以及来自 7A 染色体的 *Qfhb.hfz_7AL* 等极少数主效 QTL 做到了比较精细的定位并用于抗病育种。其中来自苏麦 3 号及其衍生系的 *Fhb1* 在不同环境和不同遗传背景中较为稳定,因此应用最为广泛^[28-32]。*Fhb2* 位点在欧洲小麦品种中的频率较高,在中国地方品种和育成品种中频率很低。该位点效应也因品种背景而异,例如在小麦地方品种海盐种中也鉴定到该位点,但效应很小^[20]。由于赤霉病受多基因控制,是典型的复杂数量性状,而 *Fhb1* 单个 QTL 表型贡献率介于 15%~30%,因此只依赖一个或极少数抗性基因,在赤霉病严重流行年份不足以有效降低危害。通过标记辅助将多个效应较大且稳定的 QTL 聚合到丰产性较好的品种(系)是改良小麦赤霉病抗性的有效途径。

4 小麦赤霉病抗源

抗源单一或者抗源遗传基础狭窄是育种家担忧的问题之一。Yu 等和笔者的研究表明,亚洲的小麦品种,尤其中国和日本的地方品种具有优异的抗性,并且携带更多的有利等位变异^[15,33-34]。较著名的抗源有中国的苏麦 3 号、望水白,日本的 NyuBai,欧美的 Arina,巴西的 Frontana^[18-19]。此外小麦近缘种属(大赖草、偃麦草、纤毛鹅观草、鹅观草属等)创制的一些易位系也有一定的抗性,如南京农业大学创制的大赖草 7Lr 染色体易位系,长穗偃麦草中可能含有较好的抗赤基因,但大部分抗源因晚熟、高秆、倒伏、农艺和产量性状较差,尚未得到普遍应用^[35]。最新研究表明,小麦-黑麦易位系 T1BL.1RS 也与赤霉病抗性关联,推断黑麦 1RS 染色体上也携带抗赤霉病基因^[36]。

虽然 NyuBai^[22]、望水白^[37-39]、宁 7840^[40]、白三月黄^[41]、黄方柱^[16]等也有很好的赤霉病抗性,但已有作图结果和单倍型分析表明,这些材料中效应最大的抗性位点很可能与苏麦 3 号携带的 *Fhb1* 位点相同,这引发了赤霉病抗源比较单一,一旦该基因抗性被病原菌克服,或引发赤霉病大面积爆发造成粮食安全和食品安全问题的担忧。虽然赤霉菌没有生理小种分化,但存在致病力差异。目前所有的证据表明小麦-赤霉

菌互作不同于小麦-白粉菌(或锈菌)互作中的基因对基因机制问题,苏麦 3 号、望水白等抗源对所有已知赤霉菌株都有抗性。再者,如前所述,小麦 21 条染色体上均有 QTL 分布,其中部分位点可以重现,因此不存在抗源单一的问题。此外,李稻等^[34]研究发现,感病品种也携带抗病有利等位变异,只是效应较小,同样许多抗病品种也携带感病位点,如苏麦 3 号的 2DS 上携带感赤霉病位点^[34, 42]。因此从这个角度,育种家可利用的抗源更加广泛,只要善于利用已有的 QTL 定位、标记和等位变异信息,从 2 个中感亲本的后代中仍可选育出抗病的材料,极大拓宽抗源的范围。育种家可选用综合农艺性状较好的中感材料作亲本,而不必受限于赤霉病高抗但农艺性状较差的望水白、NyuBai、苏麦 3 号等材料。综上所述,育种家缺的不是赤霉病抗源,而是缺少综合性状较好的优异抗源(中感亲本也可作为抗源),或者育种实践中没有真正利用已有抗源的抗性组成信息(如染色体位置、关联标记、有效等位变异等信息),再加上赤霉病表型鉴定的困难性、不稳定性 and 环境敏感性,导致无法高效率 and 策略性利用这些抗源。

5 抗赤霉病分子育种

目前推广的品种,绝大多数在病害流行较轻并辅之以大量药剂防治的情况下有很好的丰产性,但由于常规育种的经验和一定的盲目性,加上赤霉病鉴定的难度和复杂性,因此仅靠常规育种没有解决,也不可能根本解决高抗赤霉病与大面积丰产性相结合的难题。虽然从事常规育种的育种家对分子育种的观念并不陌生,但大部分育种家对抗源背景信息和抗性组成了解有限,再加上赤霉病抗性表型鉴定的复杂性,因此在育种实际操作中很少系统性运用该技术。而专门从事抗赤霉病遗传和 QTL 作图的研究人员与常规育种结合不够紧密,大多只关注个别 QTL 在特定遗传背景下的效应分析,这种特定遗传背景的材料综合农艺性状和丰产性往往较差,不能满足实际生产需要,造成赤霉病分子育种和常规育种两张皮,理论和生产需求基本脱节的情况。虽然小麦赤霉病标记辅助选择和分子设计育种很早就提出,但实际上小麦赤霉病分子标记辅助选择育种的思路体系一直未能被有效建立,抗赤霉病分子育种仍处于起步阶段。究其原因,主要在于小麦对于赤霉病的抗性为典型数量性状,单个基因所能提供的抗性效应有限。不同基因间的累加有利于提高抗性水平,但是,数量基因间可能的互作方式也会影响到聚合效果(包括赤霉病抗性、毒素积累、生育期、农艺和产量性状),增加了抗病育种的难度。

目前 QTL 定位绝大部分在双亲本衍生的作图群体中进行,在感兴趣位点上最多涉及 2 个等位变异,但是育种家在育种过程中往往涉及多个亲本,而且选择的抗源亲本并不一定是具有作图结果的亲本,这种情况下双亲本的作图结果和目标片段信息并不能给育种家提供有价值的信息,因为用于做图的抗病亲本的目标片段(标记或基因的有利等位变异)无

法在育种群体中重现。对来自中国的育成品种和地方品种,来自日本、美国等国家或国际组织的品种共计 195 个,分别在温室和大田环境下进行了赤霉病鉴定,分析了品种的 QTL 组成情况、有利和不利等位变异及其在品种中的分布^[15,34]。发现不论温室条件还是大田环境下,中国地方品种和日本品种在大多数可重复的标记上拥有更多的有利等位变异。进一步分析发现,个体中有利变异个数越多,品种的抗性越好,即随着有利等位变异数目的增加,赤霉病抗性逐渐增强,说明大部分 QTL 的效应是可以累加的。这些研究对赤霉病分子育种提供了重要的抗源信息,包括品种的抗性、抗性关联 QTL/标记、以及标记在育种或自然群体中的等位变异等情况。进一步通过对育种群体中与赤霉病抗性相关的 QTL/标记位点的所有等位变异的效应解析,将这些变异分为有效和无效(中性)等位变异,将有效等位变异进一步分解为有利(抗)和不利(感)等位变异,绝大部分 QTL/标记位点存在 2 个或 2 个以上的有利或不利等位变异,因此育种家在抗赤育种过程中可直接借助这些有效等位变异,选择导入或保留有利等位变异的同时剔除不利等位变异,极大提高抗赤育种和标记辅助选择效率,而不必受限于特定作图结果的特定片段(变异)。

综合目前赤霉病抗性基因定位和抗赤改良现状,本研究认为抗赤分子育种有几个重要的前提和条件:1) 选择精确可靠的表型评价方法;2) 具有高通量基因型分析平台;3) 利用效应稳定可靠的多个 QTL 及其载体品种,发掘紧密关联的标记并分析关联标记在育种群体或骨干亲本中的等位变异和效应,最终确定可能用于标记辅助选择的优异等位变异及其综合性状比较优异的供体亲本;4) 选择有改造潜力的受体品种,设计合理的多 QTL 转育方案;5) 明确转育 QTL 及其组合的抗性效应(扩展抗性、抗毒素积累、籽粒抗性),目标 QTL 及其不同组配方式对生育期、株高、产量等方面的效应;6) 筛选具丰产潜力且高抗赤霉病的优异品系进行至少 2 年多点的评价。总之抗赤分子育种最关键突破口是如何真正利用效应较大且稳定可靠的多个 QTL,通过优异等位变异辅助选择与不同杂交技术(单交、回交,复交和聚合交等)以及可靠的表型鉴定体系有效的结合,将多个抗性 QTL 转移到综合丰产性好的背景中去,才有可能实现大面积丰产与高抗赤霉病的有效结合,而且这种结合具有一定的重演性。

6 结论

中国目前推广的绝大部分小麦品种高感至中感赤霉病,并不是因为育种家缺乏抗源,而是因为赤霉病抗性受多基因控制加上表型鉴定的难度和复杂性,仅靠传统育种难以高效将抗源携带的优异抗性基因/QTL 聚合到目标品种中。通过准确的表型鉴定和高通量基因型分析,结合杂交手段及其优异等位变异辅助的精确选择,将优异抗性 QTL/基因转育到丰产性和适应性较好的推广品种,有望实现高抗赤霉病和大面

积丰产性有效结合。

参考文献(References)

- [1] Bai G, Shaner G. Management and resistance in wheat and barley to fusarium head blight[J]. Annual Review of Phytopathology, 2004, 42: 135-161.
- [2] Stepien L, Chelkowski J. Fusarium head blight of wheat: pathogenic species and their mycotoxins[J]. World Mycotoxin Journal, 2010, 3(2): 107-119.
- [3] Pieczul K, Horoszkiewicz-Janka J, Perek A, et al. The risk of production of mycotoxins in cereal grains by the chemotypes of *Fusarium* Spp. [J]. Fresenius Environmental Bulletin, 2015, 24(8): 2527-2533.
- [4] 程顺和, 张勇, 别同德, 等. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗传改良[J]. 江苏农业学报, 2012, 28(5): 938-942.
Cheng Shunhe, Zhang Yong, Bie Tongde, et al. Damage of wheat Fusarium head blight (FHB) epidemics and genetic improvement of wheat for scab resistance in China[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Science, 2012, 28(5): 938-942.
- [5] Mesterházy A, Lehoczki-Krsjak S, Varga M, et al. Breeding for FHB resistance via Fusarium damaged kernels and deoxynivalenol accumulation as well as inoculation methods in winter wheat[J]. Agricultural Sciences, 2015, 6: 970-1002.
- [6] Geddes J, Eudes F, Tucker J R, et al. Evaluation of inoculation methods on infection and deoxynivalenol production by *Fusarium graminearum* on barley[J]. Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie, 2008, 30(1): 66-73.
- [7] Mesfin A, Smith K P, Dill-Macky R, et al. Quantitative trait loci for fusarium head blight resistance in barley detected in a two-rowed by six-rowed population[J]. Crop Science, 2003, 43(1): 307-318.
- [8] He X, Skinnies H, Oliver R E, et al. Linkage mapping and identification of QTL affecting deoxynivalenol (DON) content (*Fusarium resistance*) in oats (*Avena sativa* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(10): 2655-2670.
- [9] Lu Q, Lillemo M, Skinnies H, et al. Anther extrusion and plant height are associated with Type I resistance to Fusarium head blight in bread wheat line 'Shanghai-3/Catbird'[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(2): 317-334.
- [10] Browne R A, Cooke B M. Development and evaluation of an *in vitro* detached leaf assay for pre-screening resistance to Fusarium head blight in wheat[J]. European Journal of Plant Pathology, 2004, 110(1): 91-102.
- [11] Browne R A, Cooke B M. A comparative assessment of potential components of partial disease resistance to Fusarium head blight using a detached leaf assay of wheat, barley and oats[J]. European Journal of Plant Pathology, 2005, 112(3): 247-258.
- [12] Browne R A, Murphy J P, Cooke B M, et al. Evaluation of components of Fusarium head blight resistance in soft red winter wheat germ plasm using a detached leaf assay[J]. Plant Disease, 2005, 89(4): 404-411.
- [13] Kumar K, Xi K, Turkington T K, et al. Evaluation of a detached leaf assay to measure fusarium head blight resistance components in barley [J]. Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie, 2011, 33(3): 364-374.
- [14] Bai G, Kolb F L, Shaner G, et al. Amplified fragment length polymorphism markers linked to a major quantitative trait locus controlling

- scab resistance in wheat[J]. *Phytopathology*, 1999, 89(4): 343-348.
- [15] Li T, Zhang D D, Zhou X L, et al. Fusarium head blight resistance loci in a stratified population of wheat landraces and varieties[J]. *Euphytica*, 2016, 207(3): 551-561.
- [16] Li T, Bai G H, Wu S Y, et al. Quantitative trait loci for resistance to Fusarium head blight in the Chinese wheat landrace Huangfangzhu[J]. *Euphytica*, 2012, 185(1): 93-102.
- [17] 李韬, 李磊, 郑飞, 等. 一种鉴定和评价小麦赤霉病扩展抗性的方法: 201410654050.1[P]. 2016-03-09.
Li Tao, Li Lei, Zheng Fei, et al. A method for phenotyping type 2 resistance to wheat Fusarium head blight: 201410654050.1[P]. 2016-03-09.
- [18] Buerstmayr H, Ban T, Anderson J A. QTL mapping and marker-assisted selection for Fusarium head blight resistance in wheat: A review[J]. *Plant Breeding*, 2009, 128(1): 1-26.
- [19] Liu S Y, Hall M D, Griffey C A, et al. Meta-analysis of QTL associated with Fusarium head blight resistance in wheat[J]. *Crop Science*, 2009, 49 (6): 1955-1968.
- [20] Li T, Bai G, Wu S, et al. Quantitative trait loci for resistance to Fusarium head blight in a Chinese wheat landrace Haiyanzhong[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(8): 1497-1502.
- [21] Liu S X, Pumphrey M O, Gill B S, et al. Toward positional cloning of Fhb1, a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat[J]. *Cereal Research Communications*, 2008, 36: 195-201.
- [22] Cuthbert P A, Somers D J, Thomas J, et al. Fine mapping Fhb1, a major gene controlling fusarium head blight resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112 (8): 1465-1472.
- [23] Cuthbert P A, Somers D J, Brule-Babel A. Mapping of Fhb2 on chromosome 6BS: A gene controlling Fusarium head blight field resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114(3): 429-437.
- [24] Qi L L, Pumphrey M O, Friebe B, et al. Molecular cytogenetic characterization of alien introgressions with gene Fhb3 for resistance to Fusarium head blight disease of wheat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117(7): 1155-1166.
- [25] Xue S, Li G, Jia H, et al. Fine mapping Fhb4, a major QTL conditioning resistance to Fusarium infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(1): 147-156.
- [26] Xue S L, Xu F, Tang M Z, et al. Precise mapping Fhb5, a major QTL conditioning resistance to Fusarium infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123(6): 1055-1063.
- [27] Cainong J C, Bockus W W, Feng Y G, et al. Chromosome engineering, mapping, and transferring of resistance to Fusarium head blight disease from *Elymus tsukushiensis* into wheat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(6): 1019-1027.
- [28] Guo J, Zhang X L, Hou Y L, et al. High-density mapping of the major FHB resistance gene Fhb7 derived from *Thinopyrum ponticum* and its pyramiding with Fhb1 by marker-assisted selection[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(11): 2301-2316.
- [29] Salameh A, Buerstmayr M, Steiner B, et al. Effects of introgression of two QTL for fusarium head blight resistance from Asian spring wheat by marker-assisted backcrossing into European winter wheat on fusarium head blight resistance, yield and quality traits[J]. *Molecular Breeding*, 2011, 28(4): 485-494.
- [30] Eckard J T, Glover K D, Mergoum M, et al. Multiple Fusarium head blight resistance loci mapped and pyramided onto elite spring wheat Fhb1 backgrounds using an IBD-based linkage approach[J]. *Euphytica*, 2015, 204(1): 63-79.
- [31] Mergoum M, Froberg R C, Stack R W, et al. Registration of 'Faller' spring wheat[J]. *Journal of Plant Registrations*, 2008, 2(3): 224-229.
- [32] Anderson J A, Wiersma J J, Linkert G L, et al. Registration of 'Rollag' spring wheat[J]. *Journal of Plant Registrations*, 2015, 9(2): 201-207.
- [33] Yu J B, Bai G H, Cai S B, et al. Marker-assisted characterization of Asian wheat lines for resistance to Fusarium head blight[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(2): 308-320.
- [34] Li T, Luo M, Zhang D, et al. Effective marker alleles associated with type 2 resistance of wheat to Fusarium head blight infection in fields [J]. *Breeding Science*, 2016, 66(3): 350-357.
- [35] 陆维忠, 程顺和, 王裕中. 小麦赤霉病研究[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
Lu Weizhong, Cheng Shunhe, Wang Yuzhong. Research on wheat Fusarium head blight[M]. Beijing: Science Press, 2001.
- [36] 李韬, 郑飞, 秦胜男, 等. 小麦-黑麦易位系 T1BL.1RS 在小麦品种中的分布及其与小麦赤霉病抗性的关联[J]. *作物学报*, 2016, 42(3): 320-329.
Li Tao, Zheng Fei, Qin Shengnan, et al. Distribution of wheat-rye translocation T1BL.1RS in wheat and its association with Fusarium head blight resistance[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(3): 320-329.
- [37] Jia G, Chen P D, Qin G J, et al. QTLs for Fusarium head blight response in a wheat DH population of Wangshuibai/Alondra's[J]. *Euphytica*, 2005, 146(3): 183-191.
- [38] Lin F, Xue S L, Zhang Z Z, et al. Mapping QTL associated with resistance to Fusarium head blight in the Nanda2419×Wangshuibai population. II: Type I resistance[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(3): 528-535.
- [39] Yu J B, Bai G H, Zhou W C, et al. Quantitative trait loci for Fusarium head blight resistance in a recombinant inbred population of Wangshuibai/Wheaton[J]. *Phytopathology*, 2008, 98(1): 87-94.
- [40] Bai G H, Guo P G, Kolb F L. Genetic relationships among head blight resistant cultivars of wheat assessed on the basis of molecular markers [J]. *Crop Science*, 2003, 43(2): 498-507.
- [41] Zhang X H, Pan H Y, Bai G H. Quantitative trait loci responsible for Fusarium head blight resistance in Chinese landrace Baishanyuehuang [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125(3): 495-502.
- [42] Basnet B R, Glover K D, Ibrahim A M H, et al. A QTL on chromosome 2DS of 'Sumai 3' increases susceptibility to Fusarium head blight in wheat[J]. *Euphytica*, 2012, 186(1): 91-101.

Fusarium head blight in wheat: From phenotyping to resistance improvement

LI Tao, LI Aiai, LI Lei

Jiangsu Provincial Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops; Key Laboratory of Plant Functional Genomics of Ministry of Education; Wheat Research Center, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China.

Abstract Fusarium head blight (FHB) is one of the most important diseases in wheat, which threatens both food security due to huge yield losses and food safety due to the toxin accumulation. A comparison between different phenotypic evaluation methods is critically important for fine mapping and for improving FHB resistance. This paper reviews the issues including the urgency of FHB improvement, the status quo of wheat breeding for FHB resistance, and the progresses in QTL mapping for FHB and their utilization. The current phenotypic evaluation systems of FHB responses of wheat, the availability of resistance QTL donors, and the strategies of applying marker-assisted breeding approaches for improving FHB resistance are highlighted.

Keywords wheat Fusarium head blight; phenotypic evaluation; status quo of wheat breeding for FHB resistance; resistant sources; marker-assisted genetic improvement

(责任编辑 王媛媛)