

小麦抗赤霉病的遗传改良进展

马庆 (安徽省宿州市农业科学院, 安徽宿州 234000)

摘要 小麦赤霉病是一种流行性的毁灭性病害, 近年来在我国逐渐由长江中下游地区向黄淮麦区蔓延, 给我国的小麦生产和粮食安全带来严重威胁。系统阐述了我国小麦抗赤霉病的遗传机制、外缘抗源的利用及抗赤霉病品种的选育等方面的遗传改良研究进展。分析了小麦抗赤霉病育种的2种技术路线, 提出在加强小麦抗赤霉病优秀种质资源搜集的同时, 结合分子育种技术与常规育种手段, 加快小麦赤霉病抗性改良研究进程。

关键词 小麦; 赤霉病; 遗传改良; 育种

中图分类号 S512.1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)36-0023-03

Review on Improvement of Fusarium Head Blight Resistance in Wheat

MA Qing (Suzhou Academy of Agricultural Sciences, Suzhou, Anhui 234000)

Abstract Fusarium head blight is an epidemic destructive disease, which has been gradually spread from the middle and lower reaches of Yangtze River to the Huang-Huai wheat area in recent years. It has posed a serious damage to the wheat production and food security of China. This research expounded systematically the research progresses in genetic mechanism, the utilization of peripheral antigens and the breeding of resistance to fusarium head blight. Then, the two strategies to improve fusarium head blight resistance were analyzed. Finally, it was proposed that we should strengthen the collection of excellent germplasm resources, combine molecular breeding techniques with conventional breeding methods, and accelerate the improvement research on resistance to fusarium head blight.

Key words Wheat; Fusarium head blight; Genetic improvement; Breeding

小麦赤霉病(FHB)是由多种镰刀菌(*Fusarium graminearum* Schw.)侵染小麦而引起的一种世界性流行性病害。该病一直是淮河以南及长江中下游麦区发生严重的病害之一。近年来由于玉米秸秆还田、扩大灌溉、气候变暖以及降雨带北移等原因, 小麦赤霉病已逐渐向黄淮麦区、东北春麦区扩展且有逐年加重趋势。据统计, 自1950年开始, 赤霉病大发生的年份有12年, 中度流行的年份17年; 近30年, 平均发生面积为407.8万 hm^2 。小麦赤霉病一般流行年份可引起5%~10%的产量损失, 重病田可导致绝收。

在2012年赤霉病大流行中, 山东、河南、安徽和江苏等小麦主产区发病严重, 部分地区产量损失高达301.5~1877.3 kg/hm^2 ^[1]。小麦受赤霉病危害后, 不仅产量锐减, 而且镰刀菌在侵染小麦过程中产生的毒素给食品安全造成很大隐患^[2]。自20世纪50年代开始, 我国学者针对小麦赤霉病原菌的致病菌种、致病性及抗性鉴定技术、抗源筛选和抗赤霉病性遗传、育种等方面做了大量研究。鉴于此, 笔者从抗赤霉病的遗传机制、外源抗源的挖掘和利用及抗赤霉病品种选育等方面概述了我国小麦抗赤霉病的遗传改良研究进展, 并对其发展前景进行展望。

1 抗赤霉病的遗传机制

1.1 小麦抗赤霉病的遗传特点 小麦赤霉病的发生虽然受环境因素影响较多, 但目前普遍认为小麦对赤霉病抗性是一种由细胞核控制的、呈连续性变异的复杂数量性状。顾佳清^[3]认为, 小麦对赤霉病抗性由几对具有部分显性基因所控制, F_1 病情指数介于双亲之间并偏向抗病亲本, F_2 病情指数呈连续性偏态分布, 频率多集中于1个高峰附近, 后代表现

趋向抗病亲本。蒋国梁等^[4]、王雅平等^[5]、廖玉才等^[6]、Bai等^[7]通过不同方法和材料研究表明, 小麦赤霉病遗传受加性效应控制, 显性效应也有显著作用, 符合加性-显性模型, 抗病对感病为部分显性, 遗传力均较高。育种中在早代选择较为有效。

1.2 抗性 QTL 定位 通过大量的遗传学研究, 目前大多数学者认为小麦赤霉病抗性为多基因控制的数量遗传。Buerstmayr等^[8]通过分析近期发表于较为权威期刊上的52份赤霉病抗性QTL定位研究表明, 除7D染色体外, 其余染色体上均发现赤霉病抗性QTL。

目前众多赤霉病抗性QTL定位研究中, 苏麦3号3BS、6BS上的*Fhb1*和*Fhb2*成为研究的重点, 尤其*Fhb1*兼具抗扩展和抗侵染性, 是目前报道的对赤霉病抗性效应较大的基因之一, 在国内外抗赤性MAS育种实践较多。苏麦3号是苏州地方农科所以台湾地方品种和意大利感病品种阿夫杂交育成, 抗性稳定。Waldron等^[9]用RFLP标记对苏麦3号/Stoa(中感)的RIL群体进行QTL定位, 在3BS上发现1个QTL位点, 与*Xcdo981*紧密连锁, 能解释15.4%的表型变异。Anderson等^[10]对苏麦3号/Stoa群体进一步研究表明, 3BS区域标记*Xgwm493*、*Xgwm533*之间的染色体片段能解释41.6%的表型变异, 并且该标记能够应用于MAS育种。Liu等^[11]利用382个重组体并开发出新的STS标记(*Xsts3B189*, *Xsts3B206*), 将该基因定位于1.2cM区间, 并将该基因命名为*Fhb1*。6B染色体上的抗性QTL研究同样也取得长足进展, Yang等^[12]以DH遗传群体为材料研究发现6BS上存在抗赤霉病主效QTL, 可以显著降低赤霉病的发生严重度。Cuthbert等^[13]利用苏麦3号衍生品系BW278(AC Domain*2/Sumai3)重组自交系群体将该QTL位点定位于GWM133和GWM644之间, 并将该基因命名为*Fhb2*, 该基因距离GWM644 2.0cM。Lin等^[14]以望水白/南大2419重组自交系

基金项目 安徽省现代农业产业技术体系建设专项基金。

作者简介 马庆(1982-), 男, 安徽肥西人, 助理研究员, 硕士, 从事小麦育种及栽培研究。

收稿日期 2016-11-18

群体中定位到了4B和5A的2个抗侵染QTL,分别可以解释17.5%和27.0%的表型变异。此后Xue等^[15-16]将位于4BL染色体上的位点定位在一个1.7 cM的范围并命名为*Fhb4*,将位于5AS位点精细定位到了一个0.3 cM的范围内并命名为*Fhb5*。

2 外源抗源的挖掘和利用

在小麦近缘种属如大赖草属、偃麦草属、纤毛鹅观草属、鹅观草属中也存在一些抗赤霉病种质,利用远缘杂交途径,国内外已创制了一批具有潜在抗赤霉病利用价值的小麦-异源易位系、添加系和代换系,如Chen等^[17]育成一批抗赤霉病小麦-大赖草易位系,并将赤霉病抗性基因分别定位于5Lr染色体长臂、7Lr染色体短臂和Lr.7染色体。此外,Qi等^[18]报道了一个小麦-大赖草易位系T01,将来自于大赖草7Lr1短臂末端染色体上携带的抗赤基因命名为*Fhb3*。王林生等^[19]、崔承齐等^[20]用辐射技术处理单体附加系获得一个普通小麦-大赖草端二体代换系7Lr#1S(7A),并进一步验证了易位体中的大赖草7Lr#1S染色体片段具有赤霉病抗性基因。马鸿翔等^[21]以鹅观草和华山新麦草为供体,以中国春为受体,利用组织培养技术获得一批种间杂交后代并与中国春回交以赤霉病小穗率为鉴定指标,最终得到抗性较中国春明显提高的5个中鹅系和4个中华系的稳定品系。刘登才等^[22]研究表明,在长穗偃麦草1E上存在赤霉病抗性的主效基因,并且在3E、4E及6E染色体上可能存在微效抗性基因。但总体来说,外源种质由于尚未得到农艺改良,晚熟、高秆、倒伏、部分不育性等缺陷使其直接用于育种实践存在较大难度。

3 抗赤霉病品种的选育

3.1 系统选育

赤霉病抗性品种及资源相对较为缺乏,抗病种质主要存在于赤霉病流行地区,我国长江中下游地区及浙江、福建是赤霉病流行频繁的地方之一,其抗病资源最为丰富。由于自然选择压的存在,通过小麦品种长期对病害的适应性,筛选出不少抗病的地方品种,主要有望水白、温州红和尚、平湖剑子麦、翻山小麦等。这些农家品种的抗性强烈且持久,但农艺性状较差,对育成品种的产量影响较大。以后,通过系统选育从推广感病品种中选育出一些较抗(耐)病品种,如从中感品种南大2419中选育出中抗品种万年2号和望麦15,从感病品种阿夫中选育出抗性得到提高的中感品种扬麦1号和武麦1号等。

3.2 杂交育种

通过杂交育种,江苏太湖地区农业科学研究所1968年从阿夫/台湾小麦的后代中育成抗病品种苏麦3号,被认为是国内外较好的小麦赤霉病抗源之一。据不完全统计,以苏麦3号为亲本已育成超过120个中抗以上的品种(系),其中鄂恩1号(洛夫林10号/761//苏麦3号)为1980—1990年长江中下游地区种植面积较大的当家品种之一,鄂恩2号(洛夫林10号/761//苏麦3号/3/1091)、湘麦10号(友谊麦/苏麦3号)已在生产上大面积推广应用^[23]。

赤霉病抗病育种工作主要集中在长江中下游地区的少数几个单位,育成品种以扬麦系、宁麦系最为著名。程顺和

等^[24]在不同来源(冬、春性,欧、美)的种质中选用综合丰产性好、赤霉病轻的亲本进行配组,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,如扬麦4号、扬麦5号、扬麦158等,尤其扬麦158是大面积丰产抗赤育种的成功典型。此后育成的扬麦11、扬麦14、扬麦17^[25]、扬麦18和扬麦21在保持丰产性的基础上抗性进一步提高。江苏省农业科学院的育种者以苏麦3号为赤霉病抗源亲本先后育成宁7840、宁8017、宁8026等品系,不仅抗赤性较强,而且农艺性状较优良,兼抗锈病和白粉病^[26-27]。宁麦9号是江苏省农业科学院粮食作物研究所育成的优质高产中抗赤霉病的小麦品种,并以该品种为亲本,育种工作者先后通过不同的育种方法育成了宁麦13、宁麦14、宁麦16、生选4号、生选6号、扬麦18、扬辐麦4号、镇麦5号、镇麦8号、南农0686共10个小麦新品种,这些衍生品种都保持了高产稳产、中抗到高抗赤霉病等优良特性^[28]。这些品种的选育为长江中下游小麦抗赤霉病的育种工作做出了巨大贡献。

3.3 抗赤霉病分子标记辅助育种

小麦赤霉病是由多基因控制的数量性状,抗性鉴定结果易受环境因素的影响,导致小麦赤霉病鉴定结果年度间和地区间存在差异,从而不利于抗病后代的筛选。利用与抗病基因紧密连锁的分子标记进行辅助选择育种,能在DNA水平对育种材料进行早期世代选择,提高选择效率,缩短育种年限,具有一定的优越性^[29]。抗赤霉病QTL几乎遍布小麦全部染色体,但其中效应可靠的主要为3BS上的*Fhb1*和6BS上*Fhb2*两个抗扩展QTL,以*Fhb1*对赤霉病抗性的贡献较大^[30]。Zhou等^[31]通过在回交后代中检测*Fhb1*基因连锁的6个分子标记,将苏麦3号衍生系宁7840的*Fhb1*导入到轮回亲本IL8-7978中,在F_{6,7}代筛选出了抗赤霉病的近等基因系。陈维忠^[32]以不同的小麦赤霉病抗源为材料进行抗赤霉病分析,得出所有抗病材料所携带的主效QTL均在3BS上,且在Xgwm533与Xgwm493之间。程顺和等利用位于3BS上的Xgwm533和Xgwm493标记将苏麦3号和望水白的抗赤霉病主效QTL转入感病品种扬麦13,获得了抗赤霉病性提高的*Fhb1*近等基因系^[33]。

目前,能够用于分子标记辅助选择育种的仍以*Fhb1*为主,一些研究者还开展了抗赤霉病QTL的聚合育种工作。许峰等^[34]采用分子标记辅助选择的方法,将来自望水白的4个抗赤霉病主效QTL 3B-QTL、4B-QTL、5A-QTL和6B-QTL分别导入至黄淮海麦区的6个大面积推广半冬性或冬性品种中麦895、郑麦7698、矮抗58、济麦22、烟农19和豫麦49的感病背景中,在后代BC₁F₃和BC₁F₄株系中评价它们的抗病效应和农艺性状恢复情况。结果表明,导入4个抗病QTL株系的平均病小穗率和病粒率分别为12.2%和6.3%,而受体亲本则分别达到59.1%和44.2%,抗病性显著提高。陆成彬等^[33]通过分子标记辅助选择和回交育种技术相结合,以含*Fhb1*和*Fhb2*抗性基因的苏麦3号为供体亲本,以感病品种扬麦13为轮回亲本对其赤霉病抗性进行改

良,获得了农艺性状优异、完全可以替代扬麦 13 的抗赤霉病小麦品系。因此,通过导入抗病主效 QTL 可以显著改善感病材料的抗性,为进一步选育高产抗病品种提供基础。

目前利用分子标记辅助选择,转入了 *Fhb1* 位点的一些美国软质小麦品种包括先锋公司的 25R18、25R42 和 25R51,已通过品种审定并进入商业化种植^[35]。小麦赤霉病抗性属于典型的数量性状,受环境影响较大,表型鉴定困难,且抗源遗传基础比较狭窄,因此利用分子标记辅助选择技术改良小麦赤霉病抗性势在必行。将分子标记辅助选择和田间表型选择相结合,可以得到农艺性状好且赤霉病抗性强的后代。因此,分子标记辅助育种与传统育种相结合的育种手段,在未来小麦育种中将起到越来越重要的作用^[36]。

4 展望

就目前小麦赤霉病的育种策略而言,主要采用 2 条技术路线:一是选用赤霉病抗性强但农艺性状较差的亲本与丰产性较好但抗赤霉病差的亲本配组,后代侧重抗病性兼顾丰产性的选择,这一方法虽能选育出一批抗病性较好的材料,但往往因农艺性状较差而不能在生产上大面积应用,如宁 7840、扬 89-110 等虽抗赤霉病较好但由于综合丰产性差而未能得到大面积应用;二是选用综合性状丰产性较好且赤霉病较轻的亲本间进行配组,后代注重抗病性和丰产性等综合性状的选育,利用超亲优势的原理,育成了一批中抗赤霉病且丰产性较好的品种,如宁麦 23、扬麦 20、轮选 22 等就是应用这条技术路线选育而成^[32,36-40]。应用第 2 条技术路线选育的品种在生产上已经发挥了较大的作用,但选育的品种一般适于长江中下游麦区种植,由于春性较强生产上很难应用到黄淮麦区,且抗源单一基本都来自于苏麦 3 号,随着赤霉病向黄淮麦区扩展,赤霉病育种工作仍然面临着较为严峻的挑战。

抗病基因的定位和分子标记技术的日渐成熟使分子标记辅助育种成为可能。笔者认为在今后的选育工作中首先要积极搜集国内外的优秀抗赤霉病种质资源作为供体亲本,应用小麦分子标记辅助选择结合聚合杂交、回交转育等常规育种手段把抗赤霉病基因转育到一些综合丰产性较好且非高感的受体亲本,同时,在后代注重表型鉴定等田间选择,从而有可能选育出抗赤霉病性结合综合丰产性好的品种,从而有力推进小麦赤霉病抗性改良进程。

参考文献

[1] 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.

[2] BAI G H, PLATTNER R, DESJARDINS A, et al. Resistance to fusarium head blight and deoxynivalenol accumulation in wheat [J]. Plant breeding, 2001, 120(1):1-6.

[3] 顾佳清.小麦赤霉病抗性遗传的研究[J].中国农业科学,1983,16(6):61-64.

[4] 蒋国梁,吴兆苏.小麦矮秆早×苏麦3号杂交组合对赤霉病的抗扩展性遗传和几个农艺性状相关的分析[J].南京农业大学学报,1989,12(4):122-123.

[5] 王雅平,王进先,刘伊强.小麦品种对赤霉病抗扩展性的遗传研究[J].作物学报,1992,18(5):373-379.

[6] 廖玉才,余毓君.七个小麦品种抗赤霉病性的双列杂交分析[J].华中农学院学报,1985(3):3-12.

[7] BAI G H, SHANER G, OHM H. Inheritance of resistance to fusarium gra-

minearum in wheat [J]. Theor Appl Genet, 2000, 100(1):1-8.

[8] 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.

[9] WALDRON B L, MORENO-SEVILLA B, ANDEERSON J A, et al. RFLP mapping of QTL for fusarium head blight resistance in wheat [J]. Crop science, 1999, 39:805-811.

[10] ANDERSON J A, STACK R W, LIU S, et al. DNA markers for fusarium head blight resistance QTL in two wheat populations [J]. Theor Appl Genet, 2001, 102(8):1164-1168.

[11] LIU S X, ZHANG X L, PUMPHREY M O, et al. Complex microcolinearity among wheat, rice, and barley revealed by fine mapping of the genomic region harboring a major QTL for resistance to fusarium head blight in wheat [J]. Functional & integrative genomics, 2006, 6(2):83-89.

[12] YANG Z P, GILBERT J, SOMERS D J, et al. Marker assisted selection of fusarium head blight resistance genes in two doubled haploid populations of wheat [J]. Mol Breed, 2003, 12:309-317.

[13] CUTHBERT P A, SOMERS D J, BRULÉ-BABEL A. Mapping of *Fhb2* on chromosome 6BS: A gene controlling fusarium head blight field resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2007, 114(3):429-437.

[14] LIN F, XUE S L, ZHANG Z Z, et al. Mapping QTL associated with resistance to fusarium head blight in the Nanda 2419 × Wangshuibai population. II: Type I resistance [J]. Theoretical and applied genetics, 2006, 112(3):528-535.

[15] XUE S L, LI G Q, JIA H Y, 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.

[16] 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.

[17] CHEN P D, LIU W X, YUAN J H, et al. Development and characterization of wheat-*Leymus racemosus* translocation lines with resistance to fusarium head blight [J]. Theor Appl Genet, 2005, 111(5):941-948.

[18] 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]. Theor Appl Genet, 2008, 117(7):1155-1166.

[19] 王林生,陈佩度.抗赤霉病普通小麦-大赖草二体代换系 7Lr#1S (7A) 的选育及减数分裂行为分析[J].科学通报,2008,53(20):2493-2499.

[20] 崔承齐,王林生,陈佩度.普通小麦-大赖草易位系 T7BS·7Lr#1S 和 T2AS·2AL-7Lr#1S 的分子细胞遗传学鉴定[J].作物学报,2013,39(2):191-197.

[21] 马鸿翔,陆维忠.小麦赤霉病抗性改良研究进展[J].江苏农业学报,2010,26(1):197-203.

[22] 刘登才,郑有良,王志容,等.影响小麦赤霉病抗性的 *Lophopyrum elongatum* 染色体定位[J].四川农业大学学报(农业与生命科学版),2001,19(3):200-205.

[23] 姚金保,陆维忠.中国小麦抗赤霉病育种研究进展[J].江苏农业学报,2000,16(4):242-248.

[24] 程顺和,张勇,张伯桥,等.小麦抗赤霉病育种 2 条技术路线的探讨[J].扬州大学学报(农业与生命科学版),2003,24(1):59-62.

[25] 张勇,程顺和,张伯桥,等.小麦扬麦 14 抗赤霉病性鉴定及应用评价[J].江苏农业科学,2005(3):64-65.

[26] 周朝飞,夏穗生,钱存鸣,等.关于小麦抗赤霉病育种问题的探讨[J].中国农业科学,1987,20(2):19-25.

[27] 王裕中,杨新宁,肖庆璞.小麦赤霉病抗性鉴定技术的改进及其抗源的开拓[J].中国农业科学,1982,15(5):67-77.

[28] 姚金保,马鸿翔,张平平,等.小麦优良亲本宁麦 9 号的研究与利用[J].核农学报,2012,26(1):17-21.

[29] 余桂红,任丽娟,马鸿翔,等.分子标记在小麦抗赤霉病辅助育种中的应用[J].江苏农业学报,2006,22(3):189-191.

[30] 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.

[31] ZHOU W C, KOLB F L, BAI G H, et al. Validation of a major QTL for scab resistance with SSR markers and use of marker-assisted selection in wheat [J]. Plant Breeding, 2003, 122(1):40-46.

均发根力为 344.87 cm。1 号川谷优 399、11 号德优 4983、33 号蓉优 1808 和 17 号旌优 127 的发根力较强,其发根力均大于 440.00 cm,其中 1 号川谷优 399 的发根力最强,高于均值 57.98%;5 号川优 8377 和 28 号 Q 优 5 号的发根力表现较弱,其值均小于 240.00 cm,其中 28 号 Q 优 5 号的发根力最弱,低于均值 37.43%。

表 2 参试品种发根力相关性状差异性

Table 2 The difference of rooting ability related traits of tested varieties

参数 Parameter	单株发根数 Rooting number per plant//条	平均发根长 Average rooting length//cm	单株发根干重 Rooting dry weight per plant//g	发根力 Rooting ability//cm
均值 Mean	54.6	6.34	0.147	344.87
标准差 Standard deviation	9.4	0.85	0.035	70.41
变异系数 Variance//%	17.48	13.39	24.13	20.58

3 讨论与结论

根系是水稻的“源”器官,是多种激素、有机酸和氨基酸合成的重要场所,秧苗移栽后根系发育为后期根系对营养物质、养分的吸收以及产量形成打下了基础^[6-8]。发根力表征稻株发新根的潜能,是根系及地上部植株生理生化代谢强弱的外在表现,也是衡量植株健壮与否的重要标志之一。发根力不仅能影响群体的颖花量,还与灌浆结实、穗部性状、产量形成以及抗旱性密切相关^[4,9-10]。与发根力相关的单株根系性状,如根数、根长和根干重,都与产量呈极显著正相关^[11]。而水稻品种不同,根系性状差异较大,其发根力也会有所差异^[12]。该研究直接在大田中进行,在保证根系完整性的同时,不改变秧苗的生长环境,能够更真实地反映秧苗的发根情况。研究表明,在稀播早育条件下,不同品种杂交稻长龄秧的发根力存在很大差异,其中川谷优 399、德优 4983、蓉优 1808 和旌优 127 的发根力较强,而川优 8377 和 Q 优 5 号的发根力较弱。水稻根系的发生和生长受肥料施用量、施用种类以及土壤水分含量的影响^[13]。在稀播早育长龄秧条件下,应根据各杂交稻品种发根力的差异,制订合理的水肥管理及栽培措施。

参试品种发根力相关性状的变异情况见表 2。不同性状在长龄秧中表现出的变异系数不同。各性状的差异都很大,其变异系数均大于 10.00%。各性状变异系数从大到小依次为单株发根干重、发根力、单株发根数、平均发根长,其中单株发根干重的变异系数最大,其值为 24.13%。

参考文献

- [1] 李玉嵩,张根,陶诗顺. 两熟制杂交中稻超稀早育秧迟栽产量及节水效应研究[J]. 灌溉排水学报,2008,27(5):94-96.
- [2] 肖作炳,陈永军,陶诗顺,等. 早育秧密度对杂交水稻秧苗素质的影响[J]. 安徽农业科学,2009,37(27):12989-12991.
- [3] 刘岩. 播种密度对水稻秧苗素质及对本田产量和品质的影响[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2010:42.
- [4] 徐邦坤,王家仁,姜兆全. 杂交稻秧苗性状与产量的灰色关联分析[J]. 杂交水稻,1997,12(1):30-32.
- [5] 任万军,王丽,卢庭启,等. 不同育秧方式下水稻秧苗内源激素特征及其与植株发根力关系[J]. 核农学报,2009,23(6):1070-1074.
- [6] 彭廷,陈浩,陆云,等. 水稻伤流强度与根系形态和生理指标的关系研究[J]. 河南农业大学学报,2016,50(3):299-303.
- [7] 张耗,黄钻华,王静超,等. 江苏中籼水稻品种演进过程中根系形态生理性状的变化及其与产量的关系[J]. 作物学报,2011,37(6):1020-1030.
- [8] 李洪亮,孙玉友,曲金玲,等. 施氮量对东北粳稻根系形态生理特征的影响[J]. 中国水稻科学,2012,26(6):723-730.
- [9] 任万军,杨文钰,樊高琼,等. 不同种植方式对水稻植株发根力的影响[J]. 核农学报,2007,21(3):287-290.
- [10] 何强,邓华凤,舒服,等. 杂交水稻苗期发根性状与生育后期根系活力及穗部性状的关系[J]. 杂交水稻,2006,21(3):75-77.
- [11] 梁永书,周军杰,南文斌,等. 水稻根系研究进展[J]. 植物学报,2016,51(1):98-106.
- [12] 董桂春,罗刚,张家星,等. 不同产量水平粳稻品种的根系特征及其对产量构成因素的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2016,37(1):51-57.
- [13] 褚光,杨凯鹏,王静超,等. 水稻根系形态与生理研究进展[J]. 安徽农业科学,2012,40(9):5097-5101,5104.
- [14] 刘易科,佟汉文,朱展望,等. 小麦赤霉病抗性改良研究进展[J]. 麦类作物学报,2016,36(1):51-57.
- [15] 姚金保,任丽娟,张平,等. 小麦赤霉病的抗性遗传分析[J]. 麦类作物学报,2011,31(2):370-375.
- [16] 甘斌杰,黄晓荣,夏孝群. 抗赤霉病小麦新品种轮选 22 的选育及性状表现[J]. 安徽农业科学,2012,40(36):17512-17514.
- [17] 姚国才,马鸿翔,张鹏,等. 国审小麦新品种‘宁麦 23’的选育及综合特性和利用前景分析[J]. 农学学报,2014,4(12):16-20.
- [18] 陆成彬,范金平,印娟,等. 国审小麦新品种扬麦 20 的选育与高产栽培技术[J]. 江苏农业科学,2013,41(10):90-91,187.

(上接第 25 页)

- [32] 陈维忠. 小麦赤霉病抗性分子标记的筛选及其利用[J]. 江苏农业学报,2011,27(2):243-249.
- [33] 陆成彬,程顺和,吴荣林,等. 扬麦 13 抗赤霉病品种系的分子标记辅助育种[J]. 麦类作物学报,2010,30(6):1058-1064.
- [34] 许峰,闫素辉,张从宇,等. 基于 MAS 的小麦抗赤霉病育种材料抗性评价[J]. 植物遗传资源学报,2016,17(1):132-139.
- [35] BROWN-GUEDIRA G, GRIFFEY C, KOLB F, et al. Breeding FHB-resistant soft winter wheat: Progress and prospects[J]. Cereal research communications, 2008, 36(S6):31-35.