

DOI: 10.13376/j.cblls/2025055

文章编号: 1004-0374(2025)05-0548-10



马正强, 南京农业大学教授、博士生导师, 国家杰出青年科学基金获得者, 入选国家重大人才工程计划, 获庄巧生小麦研究贡献奖。1983 年获得西南大学学士学位, 1989 年获得南京农业大学硕士学位, 1994 年获得美国康奈尔大学博士学位, 1994—1997 年先后在美国康奈尔大学和科罗拉多州立大学从事博士后研究, 1998 年起在南京农业大学任职。一直立足于小麦种业发展的关键需求, 开展小麦基因组学及其应用研究, 在小麦抗病性, 尤其是抗赤霉病和白粉病, 以及产量相关性状的遗传解析、基因发掘和育种应用方面具有丰富的研究经验。近五年来, 在 *Nature Genetics*、*Nature Communications*、*Theoretical and Applied Genetics* 等核心学术期刊发表多篇研究论文。以第一完成人获教育部自然科学奖一等奖 2 项、大北农科技奖一等奖 1 项。

小麦抗赤霉病的遗传基础与育种应用

李国强^{1,2}, 贾海燕^{1,2}, 孔忠新^{1,2}, 杨 阳^{1,2}, 李 娜^{1,2}, 谢 全^{1,2}, 袁 阳^{1,2}, 马正强^{1,2*}

(1 南京农业大学应用植物基因组学实验室和作物遗传与种质创新利用全国重点实验室, 南京 210095; 2 生物育种钟山实验室, 南京 210014)

摘 要: 赤霉病是全球范围的毁灭性小麦穗部病害, 严重威胁小麦生产和食品安全。选育和推广抗赤霉病品种是防治赤霉病最有效的策略。然而由于小麦赤霉病抗性的复杂性, 传统抗赤霉病育种进展无法满足小麦产业发展的需求。过去 20 多年来, 围绕小麦抗赤霉病的遗传基础解析取得了一系列重要成果, 并在利用分子育种技术改良小麦赤霉病抗性方面取得了关键突破。本文从小麦抗赤霉病种质资源发掘、抗赤霉病 QTL 的定位和克隆以及分子育种等方面综述小麦抗赤霉病研究方面的最新进展, 并探讨目前存在的问题和未来发展前景。

关键词: 小麦; 赤霉病抗性; QTL; 精细定位; 克隆; 分子育种

中图分类号: Q343.1+7; S512.1 **文献标志码:** A

Genetic basis of wheat resistance to Fusarium head blight and its breeding applications

LI Guo-Qiang^{1,2}, JIA Hai-Yan^{1,2}, KONG Zhong-Xin^{1,2}, YANG Yang^{1,2},
LI Na^{1,2}, XIE Quan^{1,2}, YUAN Yang^{1,2}, MA Zheng-Qiang^{1,2*}

(1 Laboratory of Applied Plant Genomics and National Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2 Zhongshan Biological Breeding Laboratory, Nanjing 210014, China)

Abstract: Fusarium head blight (FHB) is a devastating wheat spike disease worldwide that poses a serious threat to wheat production and food security. Employment of FHB-resistant cultivars is the most effective approach to

收稿日期: 2024-09-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(31930081, 32372127); 江苏省种业振兴揭榜挂帅项目 (JBGS2021013, JBGS2021046); 现代农业重点项目 (BE2021356); 钟山生物育种实验室项目 (ZSBBL-KY2023-02)

*通信作者: E-mail: zqm2@njau.edu.cn

control FHB. However, due to the complexity of FHB resistance in wheat, conventional breeding for FHB resistance is not able to meet the needs of wheat industry. Over the past two decades, remarkable achievements have been made in elucidating the genetic basis underlying wheat FHB resistance, which has led to critical breakthrough in FHB resistance improvement. In this review, we summarize the latest advancements in exploration of FHB-resistant germplasm resources, characterization of chromosomal loci for the resistance, and marker-based resistance breeding. Furthermore, we discuss the current challenges and future prospects in overcoming wheat FHB.

Key words: wheat; resistance to *Fusarium* head blight; QTL; fine mapping; cloning; molecular breeding

主要由兼性寄生真菌禾谷镰孢菌 (*Fusarium graminearum* species complex, FGSC) 引起的赤霉病 (*Fusarium* head blight, FHB) 是小麦生产上的一种毁灭性病害。它不仅能引起产量和籽粒品质大幅度下降, 而且其致病菌还在籽粒中分泌脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (deoxynivalenol, DON) 等真菌毒素, 危害人、畜健康, 引起严重的食品和粮食安全问题^[1]。近年来, 赤霉病在世界小麦主产国发生频率和程度不断加重, 危害十分严重^[2]。2011—2018年间, 我国小麦因赤霉病导致的产量损失约为 520 万吨, 占主要病害造成的产量总损失的 42.2%, 其中 2012 年赤霉病大流行造成全国小麦产量损失达 200 多万吨^[3]。更严重的是, 在江苏、安徽等赤霉病重发区, 96% 的小麦被 DON 污染, 超过 40% 的小麦毒素超标^[4]。为了保护消费者健康, 各国针对麦粒毒素制定了严格上限^[5]。赤霉病给全世界小麦产业带来了巨大损失^[6], 因此是当前小麦改良和病害控制研究的热点和重点之一。

近大半世纪以来, 人们从寄主、病原菌、气候、栽培等多角度广泛开展了小麦抗赤霉病相关研究。近年来, 随着分子生物学的发展和相关技术的进步, 小麦抗赤霉病遗传基础及育种应用、病原菌生长发育及致病分子机理、赤霉病流行和成灾规律以及综合防控技术等方面的研究取得了重要进展。本文将重点介绍小麦抗赤霉病机制解析与应用方面的进展。

1 小麦赤霉病抗性类型

小麦赤霉病抗性主要有五种类型: Type I 反映小麦对病原菌初侵染的抗性; Type II 反映小麦抵御赤霉菌在穗部扩展的抗性; Type III 代表低 DON 积累或降解毒素的能力; Type IV 代表低籽粒病粒率; Type V 代表耐病性即降低产量损失^[7]。五种抗性均是典型的数量性状, 受微效数量性状位点 (quantitative trait locus, QTL) 控制。针对不同的抗性类型, 已经发展出了成熟的接种和鉴定方法^[8]。任

何一种抗性类型都会影响最终的整体抗性。虽然不同抗性类型之间的内在联系仍不清楚, 但从抗病位点的分布来看, 大多数 Type I 和 Type II 抗性 QTL 是独立的, 其他三种抗性的 QTL 多与 Type I 或 Type II 抗性 QTL 定位在相同区间^[2, 9-10]。显然, Type I 和 Type II 是最关键的两种抗性类型。

2 小麦赤霉病抗源

为了挖掘赤霉病抗源, 育种家进行了大量和广泛的小麦种质抗性鉴定。在超过 7 万份小麦种质中, 发现了一些具有一定抗性的资源, 但是高抗赤霉病的不多, 更没有对赤霉病免疫的材料^[2]。高抗种质多来自于我国赤霉病重发区长江中下游麦区, 如苏麦 3 号和望水白。苏麦 3 号是江苏太湖地区农科所利用意大利引进品种 Funo 和台湾小麦杂交育成的高抗品种^[11], 也是到目前为止通过常规育种手段得到的唯一一个高抗品种。由于苏麦 3 号的产量性状表现不佳, 该品种未能得到大面积推广应用, 但是利用该品种在世界范围内选育出了一批抗赤霉病材料, 如宁 7840、CM82036、Sabin、Alsen、Saikai165 等^[2, 12]。望水白是在我国江苏溧阳发现的一个高抗赤霉病的地方品种。日本品种新中长高抗赤霉病, 由其衍生出了西风小麦、宁麦 9 号等抗病品种^[12]。其他抗性不错的材料还有海盐种、黄方柱、有芒早小麦、长芒麦、剑子麦等我国地方品种。这些抗源大多含有抗赤霉病扩展基因 *Fhb1*^[13-14]。通过表型和基因型鉴定也筛选到一些不含 *Fhb1* 等已知抗病位点的中抗或中感材料, 如扬麦 158 等改良品种, Frontana、Arina、Freedom、Truman、Catbird 系列品种, Barletta 及其衍生系等^[2, 15-21]。加强对这部分材料的遗传基础解析有利于拓展赤霉病抗源。

此外, 在超过 1 万份的小麦祖先种或近缘种中也筛选到一些抗源^[2, 22-23]。通过外源染色体易附加系、易位系的鉴定, 在大赖草 (*Leymus racemosus*) 7Lr#1 染色体、日本鹅观草 (*Elymus tsukushiense*) 1Et#1S 染色体、长穗偃麦草 (*Thinopyrum elongatum*) 7E 染

色体上分别定位了抗赤霉病基因 *Fhb3*、*Fhb6* 和 *Fhb7* [24-26]。这些抗源的挖掘丰富了抗赤霉病基因库。为了促进这些外源基因的利用，消除不利连锁，需要尽可能创制小片段易位系。

在一些感病材料中，也可能存在能提高赤霉病抗性的位点。苏麦 3 号就是由两个感病材料杂交选育得到的。刘宗镇等 [27] 在对 20 世纪 90 年代之前我国选育的 248 个抗赤霉病品种的调查中发现，82.4% 的亲本都不抗赤霉病或仅具有中等抗性。弄清楚这些材料中的抗病基因同样可以丰富赤霉病抗源。

3 抗赤霉病QTL挖掘

得益于分子标记和遗传作图，连锁分析和关联分析被广泛用于抗赤霉病位点或 QTL 的发掘。Ma 等 [2] 对 1999—2019 年的 106 篇抗赤霉病 QTL 定位研究中的 432 个 QTL 进行了整合，其中包括 40 个可重复检出的抗病相关区间。到目前为止，共定位 716 个与不同抗性相关的 QTL [2] (附表 1)。这些位

点中，除了 31 个不能定位到特定染色体位置和 9 个来源于外缘物种外，其余主要集中在 50 个染色体区间，其中 29 个有至少 10 次独立报道 (表 1)。目前已命名的抗赤霉病 QTL *Fhb1*、*Fhb2*、*Fhb4*、*Fhb5*、*Fhb8* 和 *Fhb9* 分别位于 3B-1、6B-1、4B-1、5A-1、7D-2 和 2D-2 区间。

遗传分析表明，在小麦中不仅存在抗赤霉病 QTL，还存在一些感病位点和抑制因子。据报道，中国春 3DL、4DS 和 7AS 染色体，野生二粒小麦 Israel A 的 2A 染色体以及苏麦 3 号 2DS 染色体，可能存在感病因子 [28-32]。Li 等 [33] 通过关联分析和连锁分析在 5B 和 6A 染色体上鉴定到两个抑制 *Fhb1* 抗性效应的位点 *In1* 和 *In2*。这两个位点仅在 *Fhb1* 存在时发挥作用，具有累加效应。这些感病基因和抑制因子的发掘对于阐明抗赤霉病的机制和抗病育种具有重要意义。

4 农艺性状与赤霉病抗性的关联

农艺性状如株高、开花期、花药保留度等与赤

表1 50个抗赤霉病QTL区间

QTL区段	旁侧标记	代表性抗源	报道次数	QTL区段	旁侧标记	代表性抗源	报道次数
1A-1	<i>Xwmc024-Xbarc148</i>	CJ 9306	24	4A-3	<i>AX-158533564</i>	-	1
1A-2	<i>Xwmc312-Xbarc213</i>	NK93604	9	4B-1	<i>Xgwm368-Xgwm149</i>	Wangshuibai	31
1B-1	<i>Xwmc419-Xbarc181</i>	Wangshuibai	31	4B-2	<i>Kukri_c26905_392</i>	-	1
1B-2	<i>Xbarc188-Xwmc44</i>	Arina	5	4D-1	<i>Rht-D1b</i>	Yangmai16	15
1D-1	<i>wPt-2206-IWA1386</i>	AGS2000	6	5A-1	<i>Xwmc96-Xgwm304</i>	Wangshuibai	31
1D-2	<i>Xgdm126</i>	DH181	4	5A-2	<i>Xgwm639b</i>	Renan	23
2A-1	<i>Xgwm512-Xgwm614</i>	Ning 7840	9	5A-3	<i>Xgwm291-Xglk348c</i>	Arina	15
2A-2	<i>Xzmh302-Xgwm328</i>	Wangshuibai	13	5B-1	<i>Xgwm443-Xbarc32</i>	Wangshuibai	7
2A-3	<i>Xcfa2086-Xgwm311</i>	Arina	13	5B-2	<i>Xgwm335-Xgwm371</i>	Wangshuibai	14
2B-1	<i>Xbarc200-Xgwm210</i>	Goldfield	12	5B-3	<i>Xgwm408-Xbarc140</i>	Wangshuibai	17
2B-2	<i>Xwmc474-Xgwm47</i>	Nanda2419	25	5D-1	<i>Xgwm292-Vrn-D1</i>	Yanzhan1	13
2B-3	<i>wPt-3121-wPt-9190</i>	SD97060	13	6A-1	<i>XksuH4</i>	ND2603	5
2D-1	<i>Xgwm261-Xgwm484</i>	Wangshuibai	24	6A-2	<i>Xgwm82-Xbarc107</i>	Dream	10
2D-2	<i>Xgwm539-Xwmc181</i>	Wangshuibai	24	6A-3	<i>Xgwm617-wPt-744786</i>	Frontana	6
3A-1	<i>Xcfa2134-Xgwm2</i>	Huangcandou	16	6B-1	<i>Xwmc398-Xgwm644</i>	Wangshuibai	27
3A-2	<i>Xgwm720-Xgwm1110</i>	Frontana	18	6B-2	<i>wPt-6039-Xgwm88</i>	Frontana	10
3A-3	<i>Xwmc169-Xgwm162</i>	Wangshuibai	2	6D-1	<i>Xcfd19a-Xcfd47</i>	Arina	3
3B-1	<i>Xbarc147-Xgwm493</i>	Wangshuibai	60	7A-1	<i>Xwmc168-Xwmc479</i>	Wangshuibai	17
3B-2	<i>Xwmc54-Xgwm566</i>	PI 672538	22	7A-2	<i>Xgwm276-Xgwm282</i>	Wangshuibai	23
3B-3	<i>AX-110917097</i>	Yangmai16	5	7A-3	<i>TA006231-0789</i>	DT696	3
3D-1	<i>Xbcd907c-Xgwm161</i>	Forno	4	7B-1	<i>Xgwm400-Xgwm573</i>	CJ 9306	10
3D-2	<i>Xs12m19_5-Xgwm341</i>	Frontana	5	7B-2	<i>Xgwm344</i>	Goldfield	10
3D-3	<i>TA003804-0980-Xgwm3</i>	Wangshuibai	4	7D-1	<i>wPt-0934-wPt-743601</i>	Frontana	3
4A-1	<i>GBS23031-GBS23630</i>	Zhengmai9023	8	7D-2	<i>Xwmc405-Xcfd14</i>	Wangshuibai	9
4A-2	<i>Xwmc501.2-Xwmc161</i>	Nanda2419	15	7D-3	<i>Xgwm428</i>	AQ24788-83	1

霉病抗性常常存在关联, 尤其是自然发病时或模拟自然发病接种时^[7, 9]。在通过喷雾或撒病粒方法接种进行抗赤霉病 QTL 定位的文章中, 77% 都报道了株高、开花期、抽穗期、花药保留度与赤霉病抗性的关系, 其中 40% 株高 QTL、25% 开花期 QTL、60% 花药保留度 QTL 区间与 Type I 抗性位点重叠^[9]。在一些遗传群体中, 矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*, 光周期不敏感基因 *Ppd-D1a*, 春化基因 *Vrn-A1*、*Vrn-B1* 以及驯化基因 *Q*, 显著影响赤霉病抗性^[34-37]。虽然不能排除一因多效、紧密连锁等因素, 这些关联也可能是由于开花期不同、形态特征差异等导致的避病性或被动抗性。此外, 并不是所有控制上述性状的位点都与赤霉病抗性 QTL 重叠。在抗赤霉病育种中可以综合考虑相关性状, 以实现高产、适应性抗病性的协同改良。

5 抗赤霉病位点的精细定位和克隆

在抗赤霉病研究中, 抗赤霉病位点的效应评价、精细定位和克隆, 无论是对解析抗赤霉病的机制, 还是对小麦赤霉病抗性改良, 都十分重要。

为了克隆位于染色体 3BS 抗赤霉病扩展位点 *Fhb1* 的抗病基因^[38], James A. Anderson 实验室借助中国春的 BAC 克隆将 *Fhb1* 限定在 261 kb 的物理区间, 并确定了 7 个候选基因^[39]。在此基础上, Rawat 等^[40] 将成孔毒素样基因 *PFT* (pore-forming toxin-like) 确定为 *Fhb1* 位点的抗病基因。但是, *PFT* 在苏麦 3 号、望水白等携带 *Fhb1* 的材料中表达量很低, 其表达甚至在赤霉菌诱导后呈下调趋势^[14], 这一现象不符合该研究报道的超量表达该基因能显著提高抗性的结果; 不仅如此, 在用次级 F_2 群体进行的重组体分析中发现, *PFT* 不是 *Fhb1* 位点的抗病基因^[14]。通过三个次级 F_2 群体的重组体分析和图位克隆, 一个编码富含组氨酸的钙结合蛋白 (histidine-rich calcium-binding protein, His) 基因 *His^R* 最终被确定为 *Fhb1* 位点的抗病基因^[14]。在感病品种中表达 *His^R* 能显著提高赤霉病抗性, 表明 *His^R* 属于功能获得性突变。有意思的是, 接种表达 *His^R* 的内生真菌枫香拟茎点霉 (*Phomopsis liquidambari*) 的小麦对赤霉病和呕吐毒素的抗性也得到了增强^[41]。*His^R* 5' 端存在的一段 752 bp 序列缺失引起起始密码子改变, 导致产生 N 端序列发生改变的变异蛋白, 且敲除该基因导致抗病性丧失 (未发表资料)。据最近报道^[42], *His^R* 蛋白可能通过影响核内凝聚体和剪接体形成来调控小麦对赤霉病的抗性。在另一篇

关于 *Fhb1* 克隆的报道中^[43], 虽然也发现 *His^R/HRC* 基因是 *Fhb1* 位点的抗病基因, 但作者发现在 Bobwhite 中敲除 *His^S* 导致赤霉病抗性增强。显然, *Fhb1* 抗赤霉病的机制十分复杂。*Fhb1* 位点的 His 蛋白基因在植物中非常保守, 到目前为止, 还没在除六倍体小麦以外的其他物种中发现类似的突变。通过世界范围内的小麦种质筛查发现, 目前只在源于江苏的地方品种中存在 *His^R* 这种变异类型^[14]。

在 *Fhb1* 位点, *PFT* 和 *His^R* 仅相距 50 kb。尽管 *PFT* 无法独立提供对赤霉病的抗性^[14, 43], 但无论是在遗传群体, 还是在自然群体中, 目前都没有发现不携带 *PFT* 的 *Fhb1* 位点。Shi 等^[44] 通过利用 *His^R* 转基因系创制一系列携带 *His^R* 和 *PFT* 的渗入系和一系列不携带 *PFT* 但携带 *His^R* 的渗入系, 以及通过基因敲除创制的携带 *His^R* 的 *PFT* 突变体, 再次证明 *PFT* 不影响赤霉病抗性。由于在小麦种质中存在携带 *PFT* 但不携带 *His^R* 的材料, 这一结果表明了在育种中以 *His^R* 为选择标记的重要性。

Wang 等^[45] 采用图位克隆法分离十倍体长穗偃麦草 (*Thinopyrum ponticum*) 中 *Fhb7* 位点抗病基因, 发现一个谷胱甘肽-S-转移酶 (glutathione S-transferase, GST) 基因是其候选基因。GST 能够破坏 DON 关键致毒 C12/C13 环氧基团, 从而产生对赤霉病的抗性。其他一些研究也发现, 该基因具有降解 DON 毒素的作用^[41, 46]。然而, 有研究发现具有该基因的一些易位系抗性没有得到提高, 且无论是自身启动子驱动还是 Ubiquitin 启动子驱动的该基因转基因株系都表现为感病^[47]。关于 *Fhb7* 位点的抗病基因还需要进一步澄清。

除了 *Fhb1* 和 *Fhb7* 的克隆外, 在小麦中已精确定位了 6 个抗赤霉病位点, 命名了 9 个抗赤霉病相关位点 (表 2)。Cuthbert 等^[48] 率先利用苏麦 3 号衍生系 BW278 将位于 6B-1 染色体区段的一个抗赤霉病 QTL 定位到相距 6 cM 的 *Xgwm133-Xgwm644* 区间, 并将其命名为 *Fhb2*。本实验室利用近等基因系群体将该区间进一步缩短到 2.2 cM 的 *Xwgrb682-Xmag3017* 区间^[13]。望水白和石 4185 的 2D-2 染色体区段均有一个抗赤霉病 QTL。在衍生自石 4185 的群体中, 该 QTL 被命名为 *Fhb9*^[53], 其旁侧标记相距 8.0 Mb。此外, 利用代换系衍生的次级 F_2 群体, 野生二粒小麦 Israel-A 中位于 3A-1 染色体区段的 *Qfhs.ndsu-3AS* 被精确定位到 5.2 cM 的 *Xwgc501-Xwgc510* 区间^[52]。*Fhb1*、*Fhb2*、*Fhb9* 和 *Qfhs.ndsu-3AS* 都属于抗赤霉病扩展的位点。

表2 精细定位和命名的抗赤霉病相关QTL

QTL	供体亲本	连锁标记	遗传距离 (cM)	抗性类型	参考文献
<i>Fhb2</i>	望水白、苏麦3号	<i>Xwgrb682-Xmag3017</i>	2.0	II	[13, 48]
<i>Fhb3</i>	大赖草及其渐渗系	<i>BE586744-STS</i> 、 <i>BE404728-STS</i> 、 <i>BE586111-STS</i>	-	II	[24]
<i>Fhb4</i>	望水白	<i>Xmag8990-Xmag8894</i>	0.14	I	[13, 49]
<i>Fhb5</i>	望水白	<i>Xwgrb0222-Xwgrb1621</i>	0.09	I	[13, 50]
<i>Fhb6</i>	日本鹅观草及其渐渗系	<i>tplb0017E15</i> 、 <i>tplb0029J02</i> 、 <i>AK357509</i>	-	II	[25]
<i>Qfhs.nau-2B</i>	南大2419	<i>Xwgrb1561-Xwgrb1410</i>	0.9	I、II	[51]
<i>Qfhs.ndsu-3AS</i>	LDN (DIC-3A)	<i>Xwgc501-Xwgc510</i>	5.2	II	[52]
<i>Fhb8</i>	望水白	<i>Xwgrb1500-Xwgrb1587</i>	1.0	I、II、IV	[10]
<i>Fhb9</i>	石4185	<i>KASP-12056-KASP-525</i>	-	II	[53]
<i>In1</i>	望水白	<i>Xwgrb1527-Xwgrb2171</i>	1.2	II	[33]
<i>In2</i>	望水白	<i>Xwgrb4247-Xwgrb3964</i>	1.4	II	[33]

抗侵入是小麦抗赤霉病的第一道防线，在田间自然环境下对赤霉病抗性十分重要。由于抗侵入或 Type I 抗性鉴定比较困难，目前大多数研究集中于抗赤霉病扩展或 Type II 抗性。本实验室目前已精细定位了两个比较重要的抗侵入位点，它们均来源于地方品种望水白。一个是位于 4B-1 染色体区段的 *Qfhi.njau-4B*。该 QTL 被限定在 0.14 cM 的 *Xmag8990-Xmag8894* 区间^[13, 49]，并被命名为 *Fhb4*。另一个是位于 5A-1 染色体区段的 *Qfhi.njau-5A* 或 *Fhb5*^[13, 50]。该 QTL 区间位于 5A 染色体的着丝粒附近，存在严重的重组抑制。虽然其旁侧标记间的遗传距离只有 0.09 cM，但其物理距离长达 91 Mb。Steiner 等^[54]在苏麦 3 号衍生系 CM-82036 中定位了两个位于 5A 染色体的抗赤霉病 QTL，其中 *Qfhs.ifa-5Ac* 与 *Fhb5* 的区间重叠，*Qfhs.ifa-5AS* 微效。

本实验室对位于南大 2419 2B-2 染色体区段的 *Qfhs.nau-2B* 和望水白 7D-2 染色体区段的 *Qfdk.nau-7D* 或 *Fhb8* 也进行了精确定位^[10, 51]。其中，*Qfdk.nau-7D* 是利用病粒率作为病情指标定位的一个 QTL^[55]。通过分析鉴定次级 F₂ 群体中的重组体，发现这两个区间既与抗侵染有关，也与抗扩展有关。

除上述 QTL 区段，位于 3B-2、3A-2、6A-2 和 7B-1 区段的抗赤霉病 QTL 的效应在回交后代群体或高代自交系中得到了验证^[56-60]。在精确定位和效应评价中，研究者发现 *Fhb4* 对株高和穗长有影响^[56, 61]，*Fhb5* 影响旗叶宽、籽重和蛋白含量^[56, 61-62]，6A-2 增加株高^[59]，7D-2 增加穗长^[10]；其中，*Fhb4* 和 7D-2 区间的关联可以通过遗传重组打破^[10, 63]。由于 *Fhb5* 区间存在重组抑制，*Fhb5* 的克隆将有助于澄清 *Fhb5* 区间的关联是否是由于一因多效。

6 小麦抗赤霉病改良

在赤霉病常发区，小麦抗赤霉病育种一直备受关注，但是由于缺乏优异抗病种质以及有效的鉴定和选择方法，常规育种效果差强人意。选育出的一些中抗或中感品种往往农艺性状较差，高产抗病不协同的特征明显，难以大面积推广。基因组学的兴起极大地促进了抗赤霉病 QTL 的挖掘与克隆，丰富了小麦抗赤霉病改良的手段和有效性。分子育种在抗赤霉病育种中被广泛尝试，尤其是分子标记辅助选择得到了成功应用^[2, 9]。

6.1 分子标记辅助育种

对复杂性状进行分子标记辅助选择 (marker-assisted selection, MAS)，可以缩短育种年限、减少人工、降低成本，提高育种的精准度和效率，有利于多位点、多性状优异等位变异的聚合。抗赤霉病 QTL 的定位与效应评价，尤其是精确定位和紧密连锁分子标记的开发，展现了 MAS 在抗赤霉病育种中应用的诱人前景。采用 MAS 技术，美国、阿根廷、CIMMYT 等国家和机构的科学家相继育成了抗性得到增强的种质或品种^[64-68]。同样，国内小麦育种单位通过引入已知抗赤霉病位点，也育成了一系列赤霉病抗性得到显著增强的品种，如百农 4299、徐麦 DH9、中科 166^[47, 69-77]等。*Fhb1* 效应强，且对主要农艺性状无显著影响^[60, 77-78]，功能性诊断性标记的存在更进一步推动了该位点在育种中的应用，是当前应用最成功的位点。本实验室以河南、山东、安徽、四川、江苏等地大面积推广品种或高代品系作为底盘亲本，利用 MAS 技术导入抗赤霉病 QTL *Fhb1*、*Fhb2*、*Fhb4*、*Fhb5*，进行抗赤霉病育种材料创新和新品种选育^[77]，创制出 200 多份携带 1~4

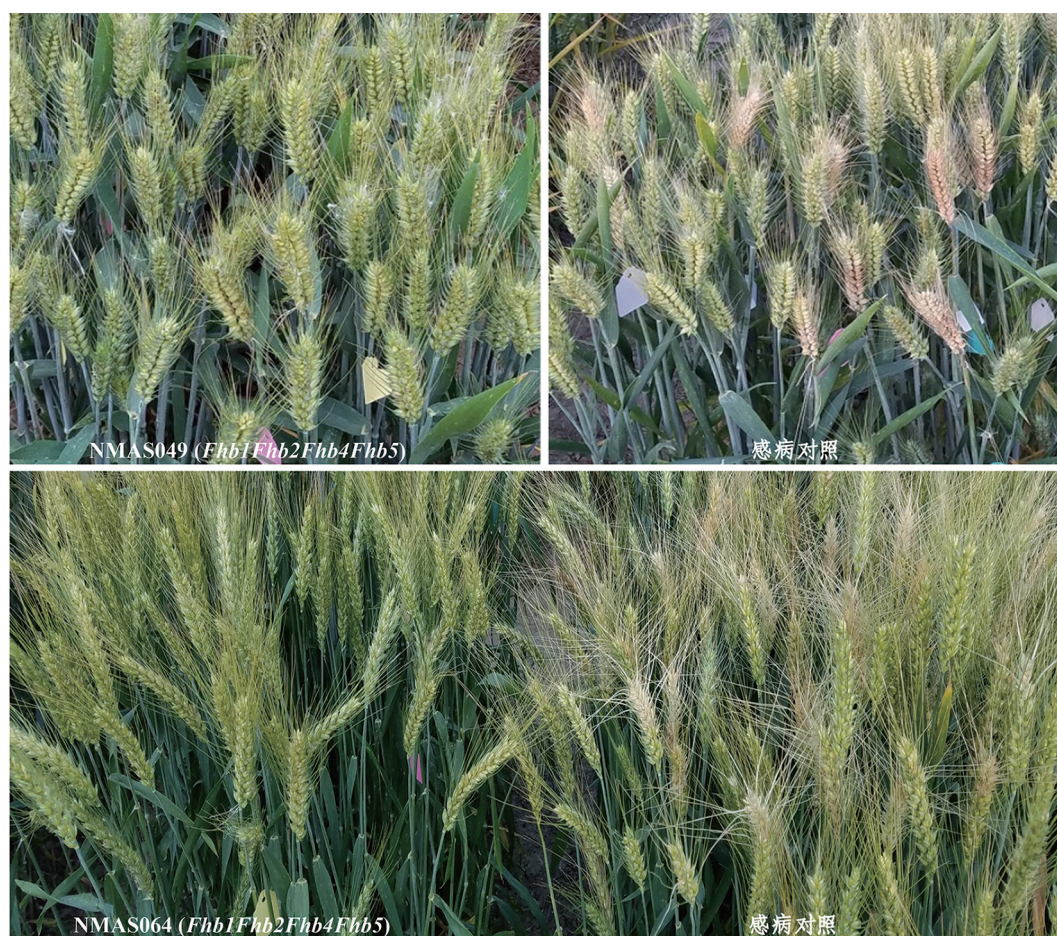
个不同抗赤霉病 QTL 组合的农艺性状优异的抗赤霉病种质, 其中大部分为适应黄淮麦区的白皮小麦品种。在单花滴注接种鉴定中, 这些材料的赤霉病抗性达到中抗以上, 聚合所有四个抗赤霉病 QTL 的材料的抗性与望水白、苏麦 3 号相当^[13] (图 1)。向育种单位发放的抗赤霉病种质如 NMAS007 和 NMAS022 等在我国小麦抗赤霉病育种中已开始发挥重要作用^[72-75]。目前本实验室与江苏徐淮地区徐州农业科学研究所合作育成的 2 个品系已通过品种审定。在河南省审定的百农 4299 携带 *Fhb1*、*Fhb4* 和 *Fhb5*^[76], 在江苏省审定的南农 999 携带 *Fhb1* 和 *Fhb4*^[77]。育种实践表明, 在抗赤霉病育种中不同抗赤霉病 QTL 的累加, 尤其抗扩展和抗侵入 QTL 的累加, 可以获得更强的抗性^[72-77, 79-81]。

许多育种家都注意到, 在一些遗传背景中 *Fhb1* 效应微小^[33, 56, 82-83], 抑制基因的存在可能是这一现象的主要原因, 因此有必要进行背景筛查并进行抑制基因的反向选择^[33]。而一些 QTL 或基因的一因

多效或与育种性状的不利连锁^[34-37, 57, 59, 61-62, 84], 凸显了抗赤霉病 QTL 克隆以及借助分子标记打破不利连锁、创制农艺性状优异的抗赤霉病育种材料的重要性。

6.2 全基因组选择

目前, MAS 技术主要用于选择效应大的位点。全基因组选择 (genomic selection, GS) 可以充分检测育种群体中的中等效应和微效位点从而提高育种效率^[85], 弥补 MAS 的不足。Rutkoski 等^[86]评估了不同 GS 模型对赤霉病性状预测的准确性。其他一些研究者也对 GS 在抗赤霉病育种中的有效性进行了探索^[2], 发现预测模型的选择效果因抗病类型、发病环境而异, 目前还没有一种显著优于表型选择的全基因组选择模型^[87]。在全基因组选择中, 赤霉病抗病类型及其遗传力, 抗病位点数目, 育种群体和训练群体的大小及其相关性、标记密度、统计模型等, 都影响 GS 的准确性^[88]。在利用 GS 时, 利用与单倍型关联的 SNP 或利用基于抗病关联性状的



NMAS049和NMAS064: 利用分子标记辅助选择育成的携带*Fhb1*、*Fhb2*、*Fhb4*和*Fhb5*四个QTL的高抗赤霉病种质。

图1 高抗赤霉病种质与感病对照的抗病性比较

多性状选择模型或有助于提高选择的准确性^[89-90]。

6.3 转基因育种

除通过正向遗传鉴定出的抗赤霉病位点外,借助于转录组、蛋白质组以及代谢组分析,目前已鉴定出一大批与赤霉病响应相关的基因^[2, 91]。这些基因涉及基础防卫反应、激素信号通路、次生代谢、解毒、活性氧平衡等,有些在抗感材料间表现出差异表达,有些在抗感材料中都受诱导。在大麦、短柄草、水稻、玉米、大豆、拟南芥等物种中也存在一些响应赤霉病的抗病相关基因^[91]。科学家一直在尝试通过超量表达这些基因来提高小麦对赤霉病的抗性,但目前还没有特别让人惊喜的结果^[2]。此外,借助寄主诱导的基因沉默抑制赤霉菌感染从而提高小麦的赤霉病抗性也是一条值得尝试的途径^[92]。虽然这些研究现在还仅停留于实验室或控制环境,但无疑丰富了小麦赤霉病抗性改良的手段。

7 展望

已定位的抗赤霉病 QTL 几乎遍布于整个小麦基因组,其中绝大多数效应较小或还没有得到验证。精确定位这些 QTL,评价其利用价值,开发与其紧密连锁的分子标记,对抗赤霉病育种十分重要。抑制基因和感病基因的发掘既能提高分子育种效率,也能为开拓抗赤霉病育种新途径提供靶标^[93]。能不能创造出对赤霉病免疫的抗赤霉病小麦种质是许多科学家感兴趣的问题。因此,有必要深入发掘不同来源的抗赤霉病位点,克隆抗赤霉病相关基因,阐明抗赤霉病的机制和调控网络以及寄主与赤霉菌的互作机制和病原菌致病因子,并将其应用于育种实践。

当前抗赤霉病研究还受限于表型鉴定耗时、耗力,主观性强,精准度不够,精准、高通量表型鉴定技术缺乏等问题。目前已有研究工作者尝试将高光谱成像、深度学习等应用于赤霉病表型性状获取^[94-95]。AI 等前沿技术可能在高通量、精准抗性鉴定中发挥重要作用。

小麦育种是一个系统工程,育种家要考虑的不仅是抗赤霉病这一个性状,如何同时进行多个复杂性状的选择仍是一个待解之题。无论是赤霉病抗性还是农艺性状,都涉及到多基因聚合。随着小麦基因组测序的完成^[96]、大量重测序数据的释放^[97]和高通量芯片技术的发展^[98],整合抗赤霉病 QTL 及控制其他育种性状的关键基因信息^[99],研发高效、低成本、高通量基因检测芯片是必然趋势。

附加材料:附表 1 为 2019—2024 年定位的抗赤霉病 QTL,相关文件详见本刊网站 (<https://lifescience.sinh.ac.cn/>) 2025 年第 5 期。

[参 考 文 献]

- [1] Parry DW, Jenkinson P, McLeod L. Fusarium ear blight (scab) in small grain cereals - a review. *Plant Pathol*, 1995, 44: 207-38
- [2] Ma ZQ, Xie Q, Li GQ, et al. Germplasms, genetics and genomics for better control of disastrous wheat Fusarium head blight. *Theor Appl Genet*, 2020, 133: 1541-68
- [3] 黄冲, 姜玉英, 李春广. 1987年-2018年我国小麦主要病虫害发生危害及演变分析. *植物保护*, 2020, 46: 186-93
- [4] Ji F, Xu J, Liu X, et al. Natural occurrence of deoxynivalenol and zearalenone in wheat from Jiangsu province, China. *Food Chem*, 2014, 157: 393-7
- [5] Wegulo SN. Factors influencing deoxynivalenol accumulation in small grain cereals. *Toxins*, 2012, 4: 1157-80
- [6] Savary S, Willocquet L, Pethybridge SJ, et al. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nat Ecol Evol*, 2019, 3: 430-9
- [7] Mesterházy A. Types and components of resistance to Fusarium head blight of wheat. *Plant Breeding*, 1995, 114: 377-86
- [8] Imathiu SM, Edwards SG, Ray RV, et al. Artificial inoculum and inoculation techniques commonly used in the investigation of Fusarium head blight in cereals. *Acta Phytopathol Entomol Hungar*, 2014, 49: 129-39
- [9] Buerstmayr M, Steiner B, Buerstmayr H. Breeding for Fusarium head blight resistance in wheat—progress and challenges. *Plant Breeding*, 2019, 139: 429-54
- [10] Wang X, Li G, Jia H, et al. Breeding evaluation and precise mapping of *Fhb8* for Fusarium head blight resistance in wheat (*Triticum aestivum*). *Plant Breeding*, 2024, 143: 26-33
- [11] 陆维忠, 程顺和, 王裕中. 小麦抗赤霉病研究[M]. 北京: 科学出版社, 2001
- [12] Zhu Z, Hao Y, Mergoum M, et al. Breeding wheat for resistance to Fusarium head blight in the Global North: China, USA, and Canada. *Crop J*, 2019, 7: 730-8
- [13] Jia HY, Zhou JY, Xue SL, et al. A journey to understand wheat Fusarium head blight resistance in the Chinese wheat Wangshuibai. *Crop J*, 2018, 6: 48-59
- [14] Li GQ, Zhou JY, Jia HY, et al. Mutation of a histidine-rich calcium-binding protein gene in wheat confers resistance to Fusarium head blight. *Nat Genet*, 2019, 51: 1106-12
- [15] Jin F, Zhang D, Bockus W, et al. Fusarium head blight resistance in U.S. winter wheat cultivars and elite breeding lines. *Crop Sci*, 2013, 53: 2006-13
- [16] 胡文静, 张春梅, 吴迪, 等. 长江中下游小麦抗赤霉病品种的筛选与部分农艺性状分析. *中国农业科学*, 2020, 53: 4313-21
- [17] 朱保磊, 李杰, 陈宏, 等. 豫南地区小麦品种(系)赤霉病抗性鉴定及 *Fhb1* 检测. *分子植物育种*, 2024, <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.s.20240117.1140.006>

- [18] 刘东军, 宋维富, 杨雪峰, 等. 东北春小麦赤霉病抗性鉴定及抗病基因*Fhb1*检测. 麦类作物学报, 2023, 43: 1149-54
- [19] 张华, 任勇, 何员江, 等. 153份四川小麦主推品种和后备品系抗病基因的分子检测. 麦类作物学报, 2022, 42: 26-35
- [20] 汪尊杰, 胡文静, 高德荣, 等. 长江中下游小麦新品系赤霉病和白粉病抗性评估与抗病基因检测. 麦类作物学报, 2025, 45: 175-87
- [21] 陈婧, 贾宝森, 丁富功, 等. 454份小麦品种(系)赤霉病抗性鉴定及优异种质筛选. 麦类作物学报, 2024, 44: 1133-42
- [22] Oliver RE, Cai X, Friesen TL, et al. Evaluation of Fusarium head blight resistance in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). Crop Sci, 2008, 48: 213-22
- [23] Cai X, Chen PD, Xu SS, et al. Utilization of alien genes to enhance Fusarium head blight resistance in wheat: a review. Euphytica, 2005, 142: 309-18
- [24] Qi LL, Pumphrey MO, Friebe B, et al. Molecular cytogenetic characterization of alien introgressions with gene *Fhb3* for resistance to Fusarium head blight disease of wheat. Theor Appl Genet, 2008, 117: 1155-66
- [25] Cainong JC, Bockus WW, Feng Y, et al. Chromosome engineering, mapping, and transferring of resistance to Fusarium head blight disease from *Elymus tsukushiensis* into wheat. Theor Appl Genet, 2015, 128: 1019-27
- [26] Guo J, Zhang X, Hou Y, 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. Theor Appl Genet, 2015, 128: 2301-16
- [27] 刘宗镇, 汪志远, 赵文俊, 等. 我国改良小麦品种抗赤霉病性的来源与抗赤霉病性改良中的问题. 中国农业科学, 1992, 25: 47-52
- [28] Garvin DF, Porter H, Blankenheim ZJ, et al. A spontaneous segmental deletion from chromosome arm 3DL enhances Fusarium head blight resistance in wheat. Genome, 2015, 58: 479-88
- [29] Hales B, Steed A, Giovannelli V, et al. Type II Fusarium head blight susceptibility conferred by a region on wheat chromosome 4D. J Exp Bot, 2020, 71: 4703-14
- [30] Chhabra B, Tiwari V, Gill BS, et al. Discovery of a susceptibility factor for Fusarium head blight on chromosome 7A of wheat. Theor Appl Genet, 2021, 134: 2273-89
- [31] Garvin DF, Stack RW, Hansen JM. Quantitative trait locus mapping of increased Fusarium head blight susceptibility associated with a wild emmer wheat chromosome. Phytopathology, 2009, 99: 447-52
- [32] Basnet BR, Glover KD, Ibrahim AMH, et al. A QTL on chromosome 2DS of 'Sumai 3' increases susceptibility to Fusarium head blight in wheat. Euphytica, 2012, 186: 91-101
- [33] Li GQ, Yuan Y, Zhou J, et al. FHB resistance conferred by *Fhb1* is under inhibitory regulation of two genetic loci in wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor Appl Genet, 2023, 136: 134
- [34] Liu S, Griffey CA, Hall MD, et al. Molecular characterization of field resistance to Fusarium head blight in two US soft red winter wheat cultivars. Theor Appl Genet, 2013, 126: 2485-98
- [35] Gervais L, Dedryver F, Morlais JY, et al. Mapping of quantitative trait loci for field resistance to Fusarium head blight in an European winter wheat. Theor Appl Genet, 2003, 106: 961-70
- [36] Petersen S, Lyerl JH, Maloney PV, et al. Mapping of Fusarium head blight resistance quantitative trait loci in winter wheat cultivar NCNeuse. Crop Sci, 2016, 56: 1473-83
- [37] Buerstmayr M, Lemmens M, Steiner B, et al. Advanced backcross QTL mapping of resistance to Fusarium head blight and plant morphological traits in a *Triticum macha* × *T. aestivum* population. Theor Appl Genet, 2011, 123: 293-306
- [38] Cuthbert PA, Somers DJ, Thomas J, et al. Fine mapping *Fhb1*, a major gene controlling Fusarium head blight resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor Appl Genet, 2006, 112: 1465-72
- [39] Liu S, Pumphrey M, Gill B, et al. Toward positional cloning of *Fhb1*, a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat. Cereal Res Commun, 2008, 36: 195-201
- [40] Rawat N, Pumphrey MO, Liu S, et al. Wheat *Fhb1* encodes a chimeric lectin with agglutinin domains and a pore-forming toxin-like domain conferring resistance to Fusarium head blight. Nat Genet, 2016, 48: 1576-80
- [41] Wang LS, Zhang Y, Zhang MQ, et al. Engineered *Phomopsis liquidambaris* with *Fhb1* and *Fhb7* enhances resistance to *Fusarium graminearum* in wheat. J Agric Food Chem, 2023, 71: 1391-404
- [42] He Y, Yang X, Xia X, et al. A phase-separated protein hub modulates resistance to Fusarium head blight in wheat. Cell Host Microbe, 2024, 32: 710-26
- [43] Su ZQ, Bernardo A, Tian B, et al. A deletion mutation in *TaHRC* confers *Fhb1* resistance to Fusarium head blight in wheat. Nat Genet, 2019, 51: 1099-105
- [44] Shi JX, Kong ZX, Zhong JK, et al. The *PFT* gene in the *Fhb1* QTL is not required for wheat Fusarium head blight resistance. Nat Genet, 2025, 57: 310-3
- [45] Wang HW, Sun SL, Ge WY, et al. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies Fusarium head blight resistance in wheat. Science, 2020, 368: eaba5435
- [46] Yang J, Liang K, Ke H, et al. Enzymatic degradation of deoxynivalenol with the engineered detoxification enzyme *Fhb7*. JACS Au, 2024, 4: 619-34
- [47] Guo XR, Shi QH, Wang M, et al. Functional analysis of the glutathione S-transferases from *Thinopyrum* and its derivatives on wheat Fusarium head blight resistance. Plant Biotechnol J, 2023, 21: 1091-3
- [48] Cuthbert PA, Somers DJ, Brule-Babel A. Mapping of *Fhb2* on chromosome 6BS: a gene controlling Fusarium head blight field resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor Appl Genet, 2007, 114: 429-37
- [49] Xue SL, Li GQ, Jia HY, et al. Fine mapping *Fhb4*, a major

- QTL conditioning resistance to *Fusarium* infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 147-56
- [50] Xue S, Xu F, Tang M, et al. Precise mapping *Fhb5*, a major QTL conditioning resistance to *Fusarium* infection in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 1055-63
- [51] Li GQ, Jia L, Zhou JY, et al. Evaluation and precise mapping of *Qfhb.nau-2B* conferring resistance against *Fusarium* infection and spread within spikes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breeding*, 2019, 39: 62
- [52] Zhu XW, Zhong SB, Chao SM, et al. Toward a better understanding of the genomic region harboring Fusarium head blight resistance QTL *Qfhs.ndsu-3AS* in durum wheat. *Theor Appl Genet*, 2016, 129: 31-43
- [53] Zhang F, Zhang H, Liu J, et al. *Fhb9*, a major QTL for Fusarium head blight resistance improvement in wheat. *J Integr Agr*, 2024, <https://doi.org/10.1016/j.jia.2024.03.045>
- [54] Steiner B, Buerstmayr M, Wagner C, et al. Fine-mapping of the Fusarium head blight resistance QTL *Qfhs.ifa-5A* identifies two resistance QTL associated with anther extrusion. *Theor Appl Genet*, 2019, 132: 2039-53
- [55] Li CJ, Zhu HL, Zhang CQ, et al. Mapping QTLs associated with *Fusarium*-damaged kernels in the Nanda 2419 × Wangshuibai population. *Euphytica*, 2008, 163: 185-91
- [56] McCartney CA, Somers DJ, Fedak G, et al. The evaluation of FHB resistance QTLs introgressed into elite Canadian spring wheat germplasm. *Mol Breeding*, 2007, 20: 209-21
- [57] Häberle J, Schmolke M, Schweizer G, et al. Effects of two major Fusarium head blight resistance QTL verified in a winter wheat backcross population. *Crop Sci*, 2007, 47: 1823-31
- [58] Wilde F, Schön CC, Korzun V, et al. Marker-based introduction of three quantitative-trait loci conferring resistance to Fusarium head blight into an independent elite winter wheat breeding population. *Theor Appl Genet*, 2008, 117: 29-35
- [59] Miedaner T, Wilde F, Korzun V, et al. Marker selection for Fusarium head blight resistance based on quantitative trait loci (QTL) from two European sources compared to phenotypic selection in winter wheat. *Euphytica*, 2009, 166: 219-27
- [60] Tamburic-Ilincic L. Effect of 3B, 5A and 3A QTL for Fusarium head blight resistance on agronomic and quality performance of Canadian winter wheat. *Plant Breed*, 2012, 131: 722-7
- [61] Xue SL, Li GQ, Jia HY, et al. Marker-assisted development and evaluation of near-isogenic lines for scab resistance QTLs of wheat. *Mol Breeding*, 2010, 25: 397-405
- [62] Kong Z, Cheng R, Yan H, et al. Fine mapping *KTI* on wheat chromosome 5A that conditions kernel dimensions and grain weight. *Theor Appl Genet*, 2022, 135: 1101-11
- [63] Ma ZQ, Xue S, Lin F, et al. Mapping and validation of scab resistance QTLs in the Nanda2419 × Wangshuibai population. *Cereal Res Commun*, 2008, 36: 245-51
- [64] Anderson JA, Wiersma JJ, Linkert GL, et al. Registration of 'Sabin' wheat. *J Plant Reg*, 2012, 6: 174-9
- [65] Bernardo A, Bai G, Yu J, et al. Registration of near-isogenic winter wheat germplasm contrasting in for Fusarium head blight resistance. *J Plant Reg*, 2014, 8: 106-8
- [66] Bai G, Su Z, Cai J. Wheat resistance to Fusarium head blight. *Can J Plant Pathol*, 2018, 40: 336-46
- [67] Bainotti CT, Lewis SM, Campos PE, et al. MS INTA 416: a new Argentinean wheat cultivar carrying *Fhb1* and *Lr47* resistance genes. *Crop Breed Appl Biotechnol*, 2017, 17: 280-6
- [68] He X, Brar GS, Bonnett D, et al. Disease resistance evaluation of elite CIMMYT wheat lines containing the coupled *Fhb1* and *Sr2* genes. *Plant Dis*, 2020, 104: 2369-76
- [69] 代旭冉, 黄义文, 李腾, 等. 利用*Fhb1*基因分子标记辅助回交育种改良黄淮冬小麦赤霉病抗性. *麦类作物学报*, 2021, 41: 1081-9
- [70] 马红勃, 刘东涛, 冯国华, 等. 黄淮麦区*Fhb1*基因的育种应用. *作物学报*, 2022, 48: 747-58
- [71] 张煜, 韩留鹏, 李正玲, 等. 黄淮南部麦区小麦品种赤霉病抗性的快速改良. *麦类作物学报*, 2023, 43: 1543-51
- [72] 刘方方, 张琪琪, 万映秀, 等. 分子标记辅助选育抗赤霉病小麦新品系. *植物遗传资源学报*, 2023, 24: 1805-15
- [73] 刘建军, 李豪圣, 陈雪燕, 等. 利用分子标记辅助选择创制抗赤霉病小麦新品系. *山东农业科学*, 2021, 53: 74-9
- [74] 陈天青, 李红艳, 王伟, 等. 分子标记辅助选择小麦赤霉病抗病基因聚合体. *种子*, 2023, 42: 114-9
- [75] 李式昭, 邓清燕, 涂洋, 等. 高效聚合抗赤霉病基因育种技术体系的研制. *四川农业科技*, 2023, 12: 45-8
- [76] 张一铎, 李国强, 孔忠新, 等. 基因聚合选育抗赤霉病小麦新品系百农4299. *作物学报*, 2022, 48: 2221-7
- [77] Zhang Y, Yang Z, Ma H, et al. Pyramiding of Fusarium head blight resistance quantitative trait loci, *Fhb1*, *Fhb4*, and *Fhb5*, in modern Chinese wheat cultivars. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 694023
- [78] Li T, Zhang H, Huang Y, et al. Effects of the *Fhb1* gene on Fusarium head blight resistance and agronomic traits of winter wheat. *Crop J*, 2019, 7: 799-808
- [79] Miedaner T, Wilde F, Steiner B, et al. Stacking quantitative trait loci (QTL) for Fusarium head blight resistance from non-adapted sources in a European elite spring wheat background and assessing their effects on deoxynivalenol (DON) content and disease severity. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 562-9
- [80] 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. *Mol Breeding*, 2011, 28: 485-94
- [81] Brar GS, Brûlé-Babel A, Ruan YF, et al. Genetic factors affecting Fusarium head blight resistance improvement from introgression of exotic Sumai 3 alleles (including *Fhb1*, *Fhb2*, and *Fhb5*) in hard red spring wheat. *BMC Plant Biology*, 2019, 19: 179
- [82] Von Der Ohe C, Ebmeyer E, Korzun V, et al. Agronomic

- and quality performance of winter wheat backcross populations carrying non-adapted Fusarium head blight resistance QTL. *Crop Sci*, 2010, 50: 2283-90
- [83] Miedaner T, Herter CP, Ebmeyer E, et al. Use of non-adapted quantitative trait loci for increasing Fusarium head blight resistance for breeding semi-dwarf wheat. *Plant Breed*, 2019, 138: 140-7
- [84] Li XF, Li D, Xuan Y, et al. Elimination of the yellow pigment gene *PSY-E2* tightly linked to the Fusarium head blight resistance gene *Fhb7* from *Thinopyrum ponticum*. *Crop J*, 2023, 11: 957-62
- [85] Heffner EL, Sorrells ME, Jannink JL. Genomic selection for crop improvement. *Crop Sci*, 2009, 49: 1-12
- [86] Rutkoski J, Benson J, Jia Y, et al. Evaluation of genomic prediction methods for Fusarium head blight resistance in wheat. *Plant Genome*, 2012, 5: 51-61
- [87] Larkin DL, Mason RE, Moon DE, et al. Predicting Fusarium head blight resistance for advanced trials in a soft red winter wheat breeding program with genomic selection. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 715314
- [88] Steiner B, Buerstmayr M, Michel S, et al. Breeding strategies and advances in line selection for Fusarium head blight resistance in wheat. *Trop Plant Pathol*, 2017, 42: 165-74
- [89] Alemu A, Batista L, Singh PK, et al. Haplotype-tagged SNPs improve genomic prediction accuracy for Fusarium head blight resistance and yield-related traits in wheat. *Theor Appl Genet*, 2023, 136: 92
- [90] Gaire R, de Arruda MP, Mohammadi M, et al. Multi-trait genomic selection can increase selection accuracy for deoxynivalenol accumulation resulting from Fusarium head blight in wheat. *Plant Genome*, 2022, 15: e20188
- [91] Ma H, Liu Y, Zhao X, et al. Exploring and applying genes to enhance the resistance to Fusarium head blight in wheat. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 1026611
- [92] Machado AK, Brown NA, Urban M, et al. RNAi as an emerging approach to control Fusarium head blight disease and mycotoxin contamination in cereals. *Pest Manag Sci*, 2018, 74: 790-9
- [93] Fabre F, Rocher F, Alouane T, et al. Searching for FHB resistances in bread wheat: susceptibility at the crossroad. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 731
- [94] Rangarajan A, Whetton R, Mouazen A. Detection of Fusarium head blight in wheat using hyperspectral data and deep learning. *Expert Syst Appl*, 2022, 208: 118240
- [95] Thapa S, Gill HS, Halder J, et al. Integrating genomics, phenomics, and deep learning improves the predictive ability for Fusarium head blight-related traits in winter wheat. *Plant Genome*, 2024, 17: e20470
- [96] IWGSC. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 2018, 361: eaar7191
- [97] He F, Pasam R, Shi F, et al. Exome sequencing highlights the role of wild-relative introgression in shaping the adaptive landscape of the wheat genome. *Nat Genet*, 2019, 51: 896-904
- [98] 徐云碧, 杨泉女, 郑洪建, 等. 靶向测序基因型检测(GBTS)技术及其应用. *中国农业科学*, 2020, 53: 2983-3004
- [99] Xiao J, Liu B, Yao Y, et al. Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China. *Sci China Life Sci*, 2022, 65: 1718-75