

大麦遗传育种技术研究进展

乔海龙, 陈健, 沈会权, 陶红, 臧慧, 栾海业, 陈和* (江苏沿海地区农业科学研究所, 江苏盐城 224002)

摘要 大麦是主要的栽培作物之一, 有着悠久的栽培历史。在大麦栽培过程中, 大麦遗传育种工作是影响其栽培面积和栽培方式的关键因素之一。相对于大麦的栽培历史, 国内外的大麦遗传育种工作起步较晚, 从常规育种方法到花药培养技术, 再到分子标记辅助选择, 大麦遗传育种技术的发展, 使大麦产量和品质都得到了很大的提升。大麦遗传育种技术在大麦产业的发展中起到了举足轻重的作用, 结合大麦育种实际对大麦遗传育种技术进行了分析和阐述。

关键词 大麦; 遗传; 育种; 技术

中图分类号 S512.3 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)10-04302-04

Research Progress in Genetics and Breeding Technologies of Barley

QIAO Hai-long et al (Institute of Agricultural Sciences in the Coastal Area in Jiangsu, Yancheng, Jiangsu 224002)

Abstract Barley is one of the main crops, with a long history of cultivation. In the process of barley cultivation, barley breeding is one of the key factors influencing the cultivation area and cultivation methods. Compared with the history of cultivation of barley, domestic and foreign genetic breeding work of barley started late, from conventional breeding methods to anther culture technique, then to the molecular marker assisted selection. The quality and yield of barley obtained very big promotion, which with the development of genetic breeding technology. Genetic breeding technologies which play a decisive role in the development of barley industry, combined with the actual genetic breeding of barley breeding in barley were analyzed.

Key words Barley; Genetic; Breeding; Technology

大麦系禾本科大麦属的1年生草本植物, 有30多个种, 只有普通大麦(*Hordeum vulgare* L.)一个种具有栽培价值, 包括二棱、多棱和中间型大麦3个亚种。大麦栽培历史悠久, 远在新石器时代中期就已经是黄河上游的栽培作物。经历了几千年的自然进化和人工改良, 现今, 大麦已经是位居水稻、小麦、玉米之后的第4大栽培作物, 以其适应性广、抗逆性强、用途广泛而在全世界种植。现有的各种作物, 都是从野生植物演变而来, 这种演变发展的过程称为进化过程。所有生物, 包括植物和动物的进化决定于3个基本因素: 变异、遗传和选择^[1]。作物遗传育种实际上就是作物的人工改良进化, 是适当利用自然进化的人工改良进化, 其进程比自然进化要快, 同时, 也是粮食增产中效益最显著的一项技术措施。大麦遗传育种发展到今天, 技术方法已经更加成熟先进。为此, 笔者就大麦遗传育种及其方法手段进行阐述。

1 大麦常规育种

我国大麦育种工作起步较晚, 在过去几十年的育种改良过程中, 育种目标从提高产量到提升品质, 有了很大的改变。大麦常规育种是指原生质体、细胞、组织、器官、个体等水平上的育种。常规育种方法主要包括引种、选择育种、有性杂交育种、杂种优势育种、物理及化学诱变育种、离体组织培养育种。

1.1 引种 引种是将外地或国外的品种(系), 经简单的试验证明适合当地栽培后, 直接引入并在生产上推广应用。从20世纪50年代开始, 我国就陆续从国外引进不同特性的大

麦种质资源。许多品种曾经在我国部分地方广泛种植。20世纪60~70年代从日本引进的六棱皮大麦尺八大麦, 为江苏省的主栽品种, 西引2号80年代曾在全国较大范围种植; 而日本的二棱大麦关东二条3号、早熟5号、早熟7号等在全国都有种植, 其中的早熟7号在全国种植面积高达近1万hm²。20世纪80年代, 从美国引进的六棱皮大麦 Manker, 以及从加拿大引进的六棱皮大麦 Conquest, 曾在我国的东北、西北和内蒙等地有广泛的种植^[2]。近年来, 黑龙江农垦利用引进的美国大麦品种 2B86-5583、Stander 作杂交亲本育出的品系已进入示范推广阶段^[3]。甘肃金昌从美国布什农业资源公司引进的二棱啤麦 B4947、B4311、B1202 等在甘肃种植综合性状表现良好, 产量与当地品种相当^[4]。大麦种质资源的引进, 可以扩大遗传亲缘关系, 提高杂交优势的利用, 已成为大麦育种中重要的基础工作。

1.2 选择育种 选择育种是利用现有品种在繁殖过程中产生变异或与原来性状表现出显著区别的现象, 经过选择鉴定而成为新的品种。大麦育种中, 选择育种是最基本、简易而有效的育种途径。大麦是自花授粉作物, 其异交率低, 当生长环境条件发生变化或其他因素影响时, 会发生变异。这种自然变异, 特别是在适应本地区环境的综合表现良好的品种及一些地方品种中, 隐藏着许多有利的变异, 在育种上有很高的利用价值。例如, 2008年笔者在江苏省推广种植面积较大的苏啤3号啤酒大麦品种的群体中, 发现了抽穗期颖壳白化的植株, 其抽穗期颖壳白色, 成熟后籽粒较原品种色泽淡, 皮壳薄, 其他的品质性状还在进一步的检测试验中。目前, 经笔者允许这个突变体在浙江省农业科学院进行分子标记分析研究, 希望这样的自然变异对该品种的改良有着重大的作用。在常规选择育种中, 认真仔细的观察是取得育种成效的关键。

1.3 杂交育种 杂交育种是通过人工杂交的方法, 把分散

基金项目 国家大麦青稞产业技术体系(CARS-05); 江苏省农业自主创新资金[CX(12)3067]; 江苏沿海地区农业科学研究所基金项目(YHS201208)。

作者简介 乔海龙(1980-), 男, 陕西铜川人, 助理研究员, 硕士, 从事大麦遗传育种及生理生态工作, E-mail: hlqiao80@163.com。
* 通讯作者, 研究员, 从事大麦栽培与育种研究。

收稿日期 2013-03-16

在不同亲本上的优良性状组合到杂种中。杂交育种是一个长期、系统的育种过程,杂交、选择、鉴定是其关键环节,然而要想达到具体的育种目的,还必须拟定育种计划,包括育种目标、亲本选配、后代处理等。

目前,国内大部分地区种植的大麦是二棱啤酒大麦,随着啤酒工业的发展,大麦育种目标也发生了较大的变化^[5-7]。从过去的提高产量到现在的优质啤酒麦育种,啤酒大麦的品质要求上升到了一个新的高度。几年前,啤酒工业要求啤酒大麦籽粒蛋白质控制在 11% 以下,而现今啤酒大麦籽粒蛋白质含量即使达到 12%,也已经不是限制啤酒大麦品质的关键因素。所以,大麦杂交育种应该根据市场的需求,对不同用途大麦制定不同的育种目标,而且要紧密关注市场动态,适时对育种目标做出调整。

我国大麦生产主要分布在西北、云南、江苏、内蒙和东北一带,不同区域自然环境差异较大。因此,不同地区在杂交育种过程中,亲本的选配首推当地品种,这类杂种后代的环境适应性才会更强。当然,其也有缺点,但通过与其他品种的杂交选育,保留优点,克服缺点,育成优良品种的几率才更高。同时,也要注意品种之间优缺点的互补,以及地理远源杂交。关于杂交组合的组合数目上,许多专家学者之间存在很大的分歧。吴海明等认为,组合不能太多、群体稍大,每年杂交组合数为 100~250 个,其中单交和复交各半,或后者稍多些^[8-9]。赵瑜等则认为,杂交组合不能少,而应依据育种目标和所掌握的亲本材料,多做组合,多中选优^[10]。在育种中,笔者也认为应多做组合,由于生物生长发育和遗传变异的复杂性,不可能在育种中所做的每一个组合都符合育种目标的要求。

常规育种中,对杂种后代的选育用的较多的是“系谱法”。对不同性状进行逐代选择,如成熟期、株高、抗病性等遗传力较高的性状在 F_2 就可以选择;穗型、籽粒外观等,在 F_3 代即可选择淘汰;籽粒品质性状的选择,在试验条件允许的情况下,可在早代进行测定筛选淘汰。这样就可以降低工作量,减少新品系选育进程,同时在一个新品系进入生产和鉴定前对品质性状进行测定,避免了时间精力的浪费。

1.4 杂种优势育种 大麦杂种优势育种,利用的是两个遗传背景不同的亲本杂交的 F_1 代,其在产量、品质和抗性方面优于亲本。大麦杂种优势利用始于 20 世纪 40 年代,至 80 年代“三系”已经培育成功。许如根等研究认为,通常所用的离中亲优势 H_m 作杂种优势指标,实际降低了“优势”的标准,用超优亲优势 H_b 则更为合适,杂交类型上,在二棱×二棱和六棱×六棱的组合中比在二棱×六棱和六棱×二棱的组合中更容易获得强优势杂种^[11]。然而,大麦杂种优势尚未在生产上大面积应用。其原因:优势组合少,不稳产;亲本农艺性状和育性都有分离,需进一步改良;制种产量低,成本高^[12-14]。

1.5 诱变育种 我国诱变育种工作已进行了 40 多年,在水稻、小麦、玉米、大豆和花生等作物上做了大量的研究,但有关大麦的诱发突变的研究报道很少。至 1993 年,我国已在

37 种植物上育成突变品种 408 个,其中水稻为 107 个,小麦为 79 个,育成的品种数和种植面积均居世界首位^[15]。诱变育种是利用理化因素诱发,再通过选择育成新品种的方法。大麦是二倍体自花授粉作物,诱变可以打破性状连锁,促进基因重组等优点^[1]。诱变育种技术包括物理诱变、化学诱变和空间诱变。辐射诱变是物理诱变的主要方法,通过辐射育成的大麦突变品种有盐辐矮早 3、7938、鲁啤大麦 1 号、辐选 48、黔鲁 1 号和江海大麦等。其中著名的矮早 3 是江苏沿海地区农业科学研究所用 25kR ⁶⁰Co- γ 射线辐照早熟 3 号,诱变育成的矮秆、早熟的大麦突变品种。该品种 1984 年种植面积约 2 713 万 hm^2 ,占江苏大麦种植面积的 40.8%,1980~1985 年累计种植面积达 55 126 hm^2 ,累计增产 211 亿 kg。目前,这方面的工作仍在进行。

2 大麦单倍体育种

2.1 花药离体培养技术 花药培养主要程序是:亲本以常规杂交方法配制组合,取 F_1 及早代品系花粉发育处于单核中、晚期的麦穗。低温预处理,取花药在诱导培养基上进行培养获胚状体,胚状体在再生培养基上培养获再生苗,再生植株染色体加倍得加倍单倍体植株^[16]。利用大麦花药离体培养产生单倍体植株最早成功于 1973 年^[17],国内外科研工作者利用花药培养方法,相继获得了一批高产、抗病、耐盐的种质材料。Foroughiwehr 等通过抗 BaYMV 六棱品种与感病二棱品种杂交 F_1 的花药培养,获得了二棱抗 BaYMV 的重组体,也获得了一批较好的株系材料^[18-19]。1996 年,Dietzmann 和 Foroughiwehr 通过花药培养和轮和选择,加速了抗 BaYMV 和 *Rhynchosporium secalis* 两种病害的大麦株系培育^[20]。1993 年,江苏沿海地区农业科学研究所与中国科学院遗传与发育生物学研究所合作,利用花药培养技术,培育出的优质、高产的啤酒大麦品种“单二”,是我国第一个用花药技术选育的大麦新品种,推广面积达 50 万 hm^2 ,由于其优良的麦芽酿造品质,至今还有大面积的种植,受到各大麦芽公司的青睐和好评。还有上海农业科学院与浙江嘉兴农业科学研究所,利用花药培养选育的“花 30”大麦品种,在生产上也表现出较强的优势^[21-22]。影响大麦花药培养成败的诸多因素,如基因型供体植株的生理状态、花粉粒的发育时期、低温预处理、培养基成分以及培养条件等^[23-27],这些因素都限制了花药培养技术在大麦育种工作中的应用。

2.2 小孢子离体培养技术 大麦小孢子离体培养研究也有较好的进展,Rirtala 等以二棱大麦 Kymppi 为供体,培养其小孢子,每穗平均最高产生 300 株绿苗^[28]。陆瑞菊等利用大麦小孢子离体培养技术,育成了优良大麦新品系“花 98-11”^[29]。同时,研究也发现,在提取液和预处理液中添加适量秋水仙碱可明显提高大田种植供体材料的游离小孢子存活率和胚状体的成苗潜力^[30]。基于大麦花药培养、小孢子培养等研究的深入,大麦加倍单倍体在遗传育种中的潜力也被进一步发掘。由于 DH 群体本身具有完全纯合、无遗传变异的特性,因此 DH 群体在大麦遗传育种研究中具有许多明显的优势^[16]。加倍单倍体育种其纯合过程只需要一代,比

传统育种(亲本选择、杂交、 F_2 、 F_3 代繁殖筛选)节省了几个世代,可明显加快育种进程。当前,结合转基因、分子标记等手段,使得数量性状和质量性状的选择效率大大提高。

3 分子标记辅助选择育种

分子标记,作为作物品种改良过程使用的辅助选择手段,利用与目标基因紧密连锁或表现共分离关系的分子标记对选择个体进行目标区域以及全基因组筛选,从而减少连锁累赘,获得期望的个体,达到提高育种效率的目的^[31-32]。

3.1 分子遗传图谱的构建 大麦的第一张分子标记遗传连锁图是于 1991 年发表的,所用的作图群体为由 Proctor × Nudinka 杂交 F_1 花药培养获得的含 113 个株系的 DH 群体,包括了 157 个标记^[33]。之后,Graner 等用 Igrix Franka 的 73 个 DH 系制作了含 369 个标记的 RFLP 连锁图^[34]。在 1991 年,北美大麦基因图谱合作课题组以 Steptoe × Morex 和 Harrington × TR306 各 150 个 DH 系制成了分别含 423 和 190 个标记的 RFLP 图谱。在 1996 年,Qi 等还利用 JOINMAP 软件将上述 4 张图进行了整合,获得的整合图由 898 个标记组成^[35]。随着分子标记的发展,也产生了包括 RAPD、AFLP、SSR 等分子标记的遗传图谱。Liu 等用 4 个 DH 群体将 45 个 SSR 标记作图到含 160 个 RFLP 标记的 7 染色体上^[36]。Ramsay 等用 2 个 DH 群体构建的遗传图谱中分布于 7 个连锁群上共有 325 个 SSR 标记^[37]。而 Costa 等构建的分子图谱含 723 个标记,其中 568 个为 AFLP 标记,SSR 标记只有 33 个,12 个形态标记,87 个 RFLP,5 个 RAPD 及 1 个 IFLP 覆盖了 1 387 cM,平均图距 119 cM^[38]。遗传图谱是进行基因克隆、数量性状定位、分子标记辅助选择育种等遗传研究的基础。在遗传图谱的构建过程中,亲本类型、分离群体的分类与分子标记的多态性等起着重要的作用。

3.2 遗传多样性研究及种质资源鉴定 近年来,分子生物学技术的发展为大麦育种改良提供了一种基于 DNA 变异的新型遗传标记——DNA 分子标记。分子标记是继形态学标记、生化标记之后被广泛应用的一种新的遗传标记方法,是 DNA 水平上的遗传多态性的直接反映。目前,常用的分子标记有两种:①基于 Southern 杂交的分子标记,如 RFLP,是最早发展起来的分子标记;②基于 PCR 反应的分子标记,如 AFLP、RAPD、SSR、ISSR、SCAR、VNTR 等,与前者相比,其需要的 DNA 量较少,不需要同位素,安全性好,较便宜,快速易行,易于自动化^[39-40]。通过对随机分布于整个基因组的分子标记的多态性进行比较,可全面评估研究对象的多样性,并揭示其遗传本质。Struss 等用 15 个 SSR 标记研究了 163 份大麦材料的遗传多样性,聚类结果与材料地理起源较一致^[41]。Turuspekov 等研究表明,来自同一栽培地区的品种可聚为 1 个类群^[42]。Ivandic 等用已知图谱位置的 33 个 SSR 标记对来自以色列、土耳其和伊朗的 39 份野生大麦基因型的遗传多样性研究表明,大多数野生大麦能按其起源的国家归类^[43]。施永泰等对 67 个江、浙地区栽培大麦遗传资源的 RAPD 研究发现,裸麦的表型多样性高于皮麦的表型多样性,二棱皮麦表型多样性最低,六棱裸麦表型多样性最高。

同时也发现,大麦品种根据其品种特性,表现出一定的聚集趋势,而抗逆性(抗黄花叶病和耐湿性)却表现出一定的分散性^[44]。张大乐等对国内 38 个啤酒大麦品种 RAPD 标记表明,品种遗传变异较小,遗传基础比较狭窄^[45]。

3.3 重要性状的基因定位 植物重要性状包括数量性状和质量性状。质量性状是指同一种性状的不同表现型之间不存在连续性的数量变化,而呈现质的中断性变化的那些性状。它由少数起决定作用的遗传基因所支配,如大麦芒的有无、叶耳颜色、颖壳颜色等,这类性状在表面上都显示质的差别。质量性状的差别可以比较容易地由分离定律和连锁定律来分析。数量性状是另一类性状差异,这些性状的差异呈连续状态,界限不清楚,不易分类,如大麦的产量、成熟期、抗病性等。数量性状的遗传在本质上与孟德尔式的遗传一样,可以用多基因理论来解释。

Graner 等在 3HL 上找到了与抗大麦温型黄花叶病毒(BaMMV)基因 *ym4* 连锁的 RFLP 标记 *MW G10*,该标记与 *ym4* 之间的遗传距离只有 112 cM^[46]。Bauer 等在 4HS 上为新的抗 BaMMV 基因 *ym8*、*ym9* 和 *ym11* 找到了 RFLP 标记^[47]。Saeki 等通过 RFLP 分析,在 5HS 上基因 *rym3* (对大麦黄花叶病毒的所有毒系都具有抗性)的两侧,找到了 2 个标记 *MW G28* 和 *AB G705A*,与 *rym3* 的遗传距离分别为 712 和 1 117 cM;*ym5* 基因位于 4H 染色体上,与酯酶同工酶基因位点 *Est-1*、*Est-2* 和 *Est-4* 连锁,既抗大麦黄化叶病毒(BaYMV-1,2),又抗大麦温型黄化叶病毒^[48]。张京将大麦矮秆基因 *uz* 定位在 3H 染色体的 *HVM22* 和 *HVM60* 之间,遗传距离大约只有 3.4 和 10.6 cM^[49]。

经典数量遗传学建立在多基因假说基础之上把控制数量性状的基因作为一个整体,重点研究各种遗传效应与遗传方差的分解和估计,不区分个别基因在表型效应上的差异^[50-52]。分子标记连锁图谱的大量出现和应用,使可以像研究质量性状基因一样研究数量性状基因,也可以把单个数量性状基因 QTL 定位在染色体上,并估计其遗传效应^[53]。QTL 作图是基因精细定位和克隆的基础,目前已成为数量性状遗传研究的常用方法。QTL 定位结果可以帮助育种家获得目标性状的遗传信息,借助与 QTL 连锁的分子标记在育种群体中跟踪和选择有利等位基因,提高选择的准确性和预见性。

4 讨论

从国内外大麦育种的成就和现状来分析,尽管一些先进的生物工程已取得了突破性进展。常规育种始终处在大麦育种的主导地位,包括引种这些最基本也是最简单的方法,也一直在使用。系统选择育种、杂交育种等常规方法,一直在大麦新品种选育中起着无法期待的作用。对于我国大多数基础研究条件并不十分优越的育种单位来说,如何合理地运用常规育种手段具有举足轻重的作用。随着现代分子生物学的发展,大麦育种改良也多了一种基于 DNA 变异的新型遗传标记——DNA 分子标记。DNA 分子标记在大麦遗传多样性起到了至关重要的作用。在大麦一些重要性状的基因定位中,通过分子标记的手段,如 RFLP、AFLP、RAPD、

SSR、ISSR 等标记,将一些控制大麦质量及数量性状的基因进行定位标记,在育种过程中,可以不断回交,后通过分子标记选择,选育符合既定育种目标的品种,利用分子标记辅助选择的技术在大麦遗传育种中使得育种者的育种目标更加明确,选育时间缩短。

在常规育种过程中,采用花药培养技术,在特殊的培养基上进行选择,例如耐盐性、耐寒、抗病性等性状的筛选上,花药培养技术有着独特的优势,可以大大缩短育种进程,目前应用的较为广泛。在大麦育种过程中,不论是花药培养技术、小孢子培养技术,还是分子标记技术,都是以培育新的优良大麦品种为目的。根据不同育种目标要求,选择相应合理简便的育种方法,是育种者在大麦育种过程中要把握的原则和方法。

参考文献

- [1] 潘家驹. 作物育种学总论[M]. 北京:中国农业出版社,2001:2-5.
- [2] 孙立军. 国外大麦品种类型及其利用[J]. 作物品种资源,1986(3):12-14.
- [3] 李洁,李作安,许文芝,等. 美国大麦品种的引进鉴定与利用[J]. 中国种业,2004(6):42.
- [4] 杨璞,强一平,国外啤酒大麦引种试验初报[J]. 甘肃农业科技,2004(5):10-13.
- [5] 龚来庭,大麦育种的回顾与展望[J]. 大麦科学,2004(2):5-8.
- [6] 梁长东,徐大勇,李荣花. 江苏大麦育种工作的回顾与建议[J]. 大麦科学,2005(3):1-3.
- [7] 谢志新,丁守仁. 大麦品质育种研究与进展[J]. 大麦科学,1996(1):1-6.
- [8] 明海月,孙军利,张波,等. 对黑龙江垦区啤酒大麦常规育种选择的探讨[J]. 大麦科学,2002(3):13-17.
- [9] 赵献林,宋宏超,康明辉,等. 从郑麦 8998 的选育思路谈小麦常规育种策略[J]. 华北农学报,2002,17(3):144-145.
- [10] 赵瑜,师格宁,刘江梅. 小麦常规育种中几个问题探讨[J]. 陕西农业科学,2003(1):28-31.
- [11] 许如根,吕超,祝雨,等. 大麦杂种优势利用研究 I. F₁ 杂种的离中亲优势和超优亲优势[J]. 作物学报,2004(7):668-674.
- [12] 愈志隆,黄培忠. 大麦遗传与改良[M]. 上海:上海科学出版社,1994:503-506.
- [13] 李承道,黄培忠. 大麦杂交利用进展[J]. 中国农学通报,1992(3):21-23.
- [14] 卢良恕. 中国大麦学[M]. 北京:中国农业出版社,1996:214-223.
- [15] 徐冠仁. 植物诱变育种学[M]. 北京:中国农业出版社,1996:458-465.
- [16] 汪军妹,沈秋泉,杨建明,等. 大麦加倍单倍体(DH 群体)的建立及其在遗传育种中的应用[J]. 大麦科学,2002(1):10-13.
- [17] CLAPHAM D. Haploid hordeum plants from anthers in vitro[J]. Z Pflanzenzucht,1973,69:142-155.
- [18] FOROUGH-WEHR B, FRIEDT W. Rapid production of recombinant barley yellow mosaic virus resistant *Hordeum vulgare* lines by anther culture[J]. Theor Appl Genet,1984,67:377-382.
- [19] FOROUGH-WEHR B, WENZEL G. Recurrent selection alternating with haploid steps a rapid breeding procedure for combining agronomic traits in inbreeders[J]. Theor Appl Genet,1990,80:564-568.
- [20] DIETZMANN E, FOROUGH-WEHR B. Combination of resistances to barley yellow mosaic virus and *Rhynchosporium secalis* by recurrent selection with repeated haploid steps[J]. Plant Breeding,1996,115:179-182.
- [21] 黄剑华,陆瑞菊,孙月芳,等. 早熟高产优质大麦“花30”的选育[J]. 中国农学通报,2000,16(1):41-42.
- [22] 姜立勋,张宝玉,李惠琪,等. 大麦新品种“花30”特征特性及高产栽培技术[J]. 大麦科学,2001(1):23-24.
- [23] POWELL W. The influence of genotype and temperature treatment on anther culture response in barley[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 1988,12:291-297.
- [24] SCOTT P, LYNE T L. The effect of different carbohydrate sources upon the initiation of embryogenesis from barley microspores[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture,1994,36:129-133.
- [25] LUCKKETT D J, SMITHARD R A. Doubled haploid production by anther culture for Australian barley breeding[J]. Australia Journal of Agriculture Research,1992,43:67-68.
- [26] 黄剑华,陆瑞菊,王亦菲,等. 大麦细胞工程育种技术体系的建立及应用[J]. 上海农业科技,2003(4):19.
- [27] 黄剑华. 大麦细胞工程育种研究的一些进展[J]. 上海农业学报,1998,14(4):92-96.
- [28] RITALA A, MANNONEN L, OKSMAN-CALDENTY K M. Factors affecting the regeneration capacity of isolated barley microspores[J]. Plant Cell Rep,2001,20:403-407.
- [29] 陆瑞菊,黄剑华,何南杨,等. 应用小孢子离体培养技术培育大麦新品系[J]. 麦类作物学报,2002,22(4):88-90.
- [30] 陆瑞菊,黄剑华,孙月芳,等. 秋水仙碱对大麦离体培养小孢子存活与成苗的影响[J]. 植物生理学学报,2001(2):135-140.
- [31] DUDLEY J W. Molecular markers in plant improvement: Manipulation of genes affecting quantitative traits[J]. Crop Sci,1993,33:660-668.
- [32] LEE M. DNA makers in plant breeding programs [J]. Adv Agron,1995,55:265-344.
- [33] HEUN M, KENNEDY A E, ANDERSON J A. Construction of a restriction fragment length polymorphism map for barley (*Hordeum vulgare*) [J]. Genome,1991,34(3):437-447.
- [34] GRANER A, JAHOOOR A, SEHONDELMAIER J. Construction of an RFLP map of barley[J]. Theor Appl Genet,1991,83:250-256.
- [35] QI X, STAM P, LINDHOUT P. Comparison and integration of four barley genetic maps[J]. Genome,1996,39:379-394.
- [36] LIU Z W, BIYASHEV R M, AGHAI MAROOF M A S. Development of simple sequence repeat DNA markers and their integration into a barley linkage map[J]. Theor Appl Genet,1996,93:869-876.
- [37] RAMSAY L, MACAULAY M, EGLI IVANISSEVICH S D. A simple sequence repeat-based linkage map of barley[J]. Genetics,2000,156:1997-2005.
- [38] COSTA J M, COREY A, HAYES P M. Molecular mapping of the Oregon Wolfe Barleys: A phenotypically polymorphic doubled-haploid population [J]. Theor Appl Genet,2001,103:415-424.
- [39] 闫华超,高岚,李桂兰. 分子标记技术的发展和其应用[J]. 生物学通讯,2006,41(2):17-19.
- [40] 黎裕,贾继增. 分子标记的种类及其发展[J]. 生物技术通报,1999(4):19-23.
- [41] STRUSS D, PLIESKE J. The use of microsatellite markers for detection of genetic diversity in barley populations[J]. Theor Appl Genet,1998,97:308-315.
- [42] TURUSPEKOV Y, NAKAMURA K, WAUGH R, et al. Application of SSR markers for genetic diversity assessment in barley (*H. vulgare* L.). Barley Genetics VIII[J]. Australia, Adelaide,2000,2:66-68.
- [43] IVANDIC V, HACKETT C A, NEVO E. Analysis of simple sequence repeats (SSRs) in wild barley from the Fertile Crescent: Associations with ecology, geography and flowering time[J]. Plant Molecular Biology, 2002,48(3):5-6.
- [44] 施永泰,边红武,韩凝,等. 中国江、浙地区栽培大麦遗传资源的 RAPD 研究[J]. 作物学报,2004,30(3):258-265.
- [45] 张大乐,高红云,李锁平. 利用 SSR 标记技术分析中国啤酒大麦品种的遗传多样性[J]. 西北农业学报,2007,16(3):72-76.
- [46] GRANER A, BAUER E. RFLP mapping of the ym4 virus resistance gene in barley[J]. TAG Theoretical and Applied Genetics,1993,86(6):689-693.
- [47] BAUER M, LUCCHIARI-HARTZ M, MAIER R, et al. Structural constraints of HIV-1 Nef may curtail escape from HLA-B7-restricted CTL recognition[J]. Immunol Lett,1997,55:119-122.
- [48] SAEKI K, MIYAZAKI C, HIROAT N, et al. Ito K1 RFLP mapping of BaYMV resistance gene rym3 in barley (*Hordeum vulgare*) [J]. Theor Appl Genet,1999,99:727-732.
- [49] 张京. 大麦矮秆基因 *uz* 的 SSR 标记[J]. 作物学报,2003,29(4):637-640.
- [50] LYNCH M, WALSH B. Genetic analysis of quantitative traits[M]. Sunderland, MA: Sinauer Associates,1998.
- [51] DOERGE R W. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experiment populations[J]. Nat Rev Genet,2002,3:43-52.
- [52] 翟虎渠,王建康. 应用数量遗传[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2007:153-156.
- [53] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法[J]. 作物学报,2009,35(2):239-245.