

玉米抗南方锈病基因的 QTL 定位

陈文娟^{1,2}, 路璐¹, 李万昌², 张小杰¹, 孙素丽¹, 朱振东¹, 王晓鸣¹, 段灿星¹

(¹中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081;

²河南师范大学生命科学学院, 新乡 453007)

摘要:为发掘新的抗南方锈病基因资源,本研究以感病自交系黄早四为母本、抗病自交系 W456 为父本,构建 F₂ 群体并开展抗病基因定位研究。采用人工接种鉴定的方法对两个亲本、F₁、F₂ 群体及对照材料进行表型鉴定和遗传分析。利用均匀覆盖 10 条染色体的 200 个 SSR 标记,分析 240 个 F₂ 单株的基因型并构建含有 200 个 SSR 位点的遗传连锁图,连锁图总长度 3331 cM,标记间平均距离 16.6 cM。使用 QTL IciMapping V4.1 软件中的完备区间作图法对抗病 QTL 进行分析,共检测到 6 个控制南方锈病的 QTL: qSCR3、qSCR7、qSCR8-1、qSCR8-2、qSCR9 和 qSCR10,邻近标记分别为 umc2105 和 umc1729、umc1066 和 bnlg2271、umc1904 和 umc1984、umc1984 和 bnlg1651、umc1957 和 bnlg1401、umc2034 和 umc1291,分别位于 3、7、8、9 和 10 号染色体上,其中 8 号染色体上有两个位点,标记区间长度在 5~19 cM 之间。单个 QTL 的表型贡献率在 2.61%~24.19% 之间,可以解释表型总变异的 62.3%,其中 3 个 QTL 贡献率大于 10%,位于 10 号染色体上的 qSCR10 贡献率最大,可解释表型变异的 24.19%。通过对目标区间标记加密,将该位点的定位区间进一步缩小到 2.51 cM 内,与两侧标记的距离分别是 2.15 cM 和 0.36 cM。初步定位得到 10 号染色体上存在抗南方锈病的主效 QTL,可为抗病品种的培育提供参考。

关键词: 玉米; 南方锈病; 抗性; SSR 标记; QTL 定位

QTL Mapping for Resistance to Southern Corn Rust in Maize

CHEN Wen-juan^{1,2}, LU Lu¹, LI Wan-chang², ZHANG Xiao-jie¹, SUN Su-li¹,
ZHU Zhen-dong¹, WANG Xiao-ming¹, DUAN Can-xing¹

(¹Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081; ²College of Life Science, Henan Normal University, Xinxiang 453007)

Abstract: Southern corn rust has become an economically important disease that affects maize yield in China. To explore new genetic resources for resistance to southern rust, we developed F₁ hybrids and F₂ population by a cross between a highly resistant inbred line W456 and susceptible Huangzaosi. These genetic materials were subjected for genetic analysis and QTL mapping of resistance genes. A framework of linkage map comprising 200 SSR markers was constructed which expands 3331 cM of the maize genome with an average marker interval of 16.6 cM. QTL mapping for resistance was conducted using software IciMapping V4.1 package for inclusive composite interval mapping. As a result, six QTLs including qSCR3, qSCR7, qSCR8-1, qSCR8-2, qSCR9 and qSCR10, were detected on chromosomes 3, 7, 8, 9 and 10, which were flanked by markers umc2105 and umc1729, umc1066 and bnlg2271, umc1904 and umc1984, umc1984 and bnlg1651, umc1957 and bnlg1401, and umc2034 and umc1291, respectively. The phenotypic variance explained (PVE) ranged from 2.61% to 24.19%, explaining

收稿日期: 2018-08-31 修回日期: 2018-10-01 网络出版日期: 2018-11-13

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.s.20181112.1136.006.html>

第一作者研究方向为玉米抗病鉴定与抗性基因发掘, E-mail: 1273298205@qq.com; 路璐为共同第一作者

通信作者: 段灿星, 主要从事玉米种质资源抗病研究, E-mail: duancanxing@caas.cn

基金项目: 作物种质资源保护子项(2018NWB036-12); 中国农业科学院科技创新工程; 科技部、财政部国家科技基础条件平台(NICGR2016-008)

Foundation project: The Program of Protection of Crop Germplasm Resources (2018NWB036-12), the Scientific Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences, the National Infrastructure for Crop Germplasm Resources (NICGR2016-008)

62.3% of the total phenotypic variation. Notably, qSCR10 on chromosome 10 accounted for 24.19% of the phenotypic variation, thus being a major QTL responsible for resistance to southern rust in maize. Moreover, this resistance locus was further delimited by new flanking markers to a 2.51 cM genetic interval. Thus, this work accomplished the preliminary mapping of resistance loci, which might be valuable in breeding for resistant varieties against Southern corn rust.

Key words: maize; southern corn rust; resistance; SSR marker; QTL mapping

玉米南方锈病是世界范围内危害玉米安全生产的重要病害之一,该病害是由多堆柄锈菌(*Puccinia polysora* Underw.)引起的气流性传播病害,可造成田间玉米的极大减产。1949年,在西非首次报道此病害,约造成当地玉米50%的减产^[1-2]。玉米南方锈病菌属于专性寄生菌,只侵染玉米、蔗茅属和摩擦禾属植物。自1955年以来在玉米上曾有许多多堆柄锈菌小种的研究报道^[3-4],但由于以往采用的鉴别寄主中2份材料的丢失,目前的小种鉴定与研究遇到困难。巴西采用50个玉米杂交种对采自4个地区的60个单孢子堆菌株进行鉴定,获得了17个毒力型^[5]。

1972年,在我国海南省首次发现该病害为害^[6]。随后,该病害在我国夏玉米种植区蔓延,并向北扩展,成为主要玉米种植区的常见病害。由于种植材料和气候等原因,近年来在玉米种植区,南方锈病在个别年份流行爆发,个别年份发病较轻。据统计,我国玉米种植面积在2012年已达到3494.9万hm²,总产达到20812万t,均超过水稻生产,成为我国第一大粮食作物^[7],2015年种植面积达到3811.9万hm²,总产达到22463.2万t,总产量位于世界第2位(<http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/>)。且玉米用途广泛,饲料、工业消费和食用是其主要的三大用途,在国民经济生产中占据重要地位,因此病害一旦爆发,可造成极大的产量损失。2004年,南方锈病在我国主要玉米种植区爆发流行,造成玉米严重减产,其中山东省莱州的病田率高达80%,河南省发病面积约66.7万hm²,占全省玉米面积的27.8%,病田率最高达90%^[8-9]。南方锈病易爆发流行是因大多数品种为感病或高度感病^[10-11],育种所用亲本材料普遍缺乏对南方锈病的抗性^[12]。因此,近年来人们利用遗传学和现代生物技术的发展,对具有优良抗性或性状的材料进行基因定位及克隆,为作物育种提供更科学的参考。

近年来的研究表明,由于受到环境等因素的影响,大多数抗病基因表现为数量性状的遗传特征^[13]。然而,玉米对南方锈病的抗性包括典型

的质量性状和数量性状。Chen等^[14]通过SSR标记将显性单基因*RppQ*定位到玉米第10号染色体短臂上bin 10.02区段,;刘章雄等^[15]利用SSR分子标记技术,将自交系P25中的抗南方锈病显性单基因*RppP25*定位于10号染色体上bin 10.00~10.01之间;Zhang等^[16]从抗病自交系W2D中鉴定到与另外两个抗南方锈病基因*RppQ*和*RppP25*之间紧密连锁的又一个抗南方锈病显性单基因*RppD*,将其定位于第10号染色体上bin 10.01区域。姚国旗等^[17]将来自玉米自交系CML470中抗南方锈病的显性基因*RppC*定位到10号染色体短臂上bin 10.00~10.01之间;2015年,Wu等^[18]定位到来自自交系SCML205的抗南方锈病显性单基因*RppS*,位于10号染色体短臂末端。对P25、W2D、齐319等3个抗性材料相互杂交的F₂分离群体抗性研究表明,3个基因并非等位基因,但存在紧密连锁关系^[16]。遗传成分分析表明*RppS*和*RppQ*、*RppP25*、*RppD*并非等位基因。但是尚未明确*RppC*与*RppQ*、*RppP25*、*RppD*是否相同,以及他们之间的等位关系还需进一步研究^[17]。Brewbaker等^[19]将对南方锈病有部分抗性的QTL定位到6号染色体上,Holland等^[20]的研究表明抗病QTL位点位于第3和第4号染色体上,Jines等^[21]的研究表明第4、8、9和10号染色体上存在抗病QTL位点,Jiang等^[22]和Brunelli等^[23]研究分别表明抗病QTL位于3、4和9号染色体以及9号染色体,Wisser等^[24]对这些QTL做了共定位研究,但未得到一致的QTL。

本研究选用多年鉴定为抗南方锈病的材料W456和感病的材料黄早四,构建F₂群体,采用人工接种鉴定方法,用SSR分子标记技术构建遗传连锁图谱,检测抗病QTL,为玉米育种提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用实验室多年接种鉴定均为高抗南方锈

病的自交系 W456 作为父本、高感南方锈病的自交系黄早四作为母本,用二者构建 F₂ 作图群体。2015 年在北京昌平配制黄早四 × W456, 获得 F₁ 种子, 2016 在北京昌平种植 F₁, 收获 F₂ 种子, 2017 年对获得的 243 株 F₂ 群体进行表型鉴定。

1.2 田间接种

菌种来源: 接种鉴定所用病原菌为多堆柄锈菌 (*Puccinia polysora* Underw.), 接种当天采集当年春玉米南方锈病典型病叶, 人工搓洗, 过滤, 获得夏孢子悬浮液, 备用。

田间接种: 在玉米生长至 8~9 叶期时进行人工接种鉴定。接种采用人工喷雾法, 将获得的夏孢子悬浮液配成浓度为 6×10^4 个/mL 孢子的悬浮液, 加入 0.02% 的吐温 (v/v), 充分搅匀, 用背负式喷雾器在傍晚时分喷雾接种。每株玉米材料接种量为 7~8 mL 菌液, 保证田间湿度条件满足病菌的入侵和植株发病需求。

1.3 表型鉴定

2017 年, 在海南三亚南滨 (北京联创种业股份有限公司南繁基地) 种植 W456、黄早四、F₁ 和 F₂, 播种行长 5.0 m, 行距 0.7 m, 每行留苗 20~25 株, 分别以自交系齐 319 和掖 478 为高抗和高感对照, 常规大田管理。

在玉米乳熟期至蜡熟期进行调查。调查时目测每株材料的发病状况。重点调查部位为玉米果穗的上下部位的 3 叶, 根据病害症状描述, 按照顺序进行调查并记载病情级别^[25]。再根据病情级别进行抗病性综合评价, 病情级别划分标准见表 1。利用 Excel 软件进行方差分析, 广义遗传力根据王建康^[26]的方法进行计算。

表 1 玉米对南方锈病的抗性级别划分

Table 1 Disease scores for phenotyping southern corn rust

病情级别 Scale	症状描述 Symptom	抗性 Resistance
1	叶片上无病斑或仅有无孢子堆的过敏性反应	高抗
3	叶片上有少量孢子堆, 占叶面积少于 25%	抗
5	叶片上有中量孢子堆, 占叶面积 26%~50%	中抗
7	叶片上有大量孢子堆, 占叶面积 51%~75%	感
9	叶片上有大量孢子堆, 占叶面积 76%~100%, 叶片枯死	高感

1.4 SSR 分析

从 Maize GDB 上查找 920 对 SSR 引物, 所有引物均由上海生工生物工程股份有限公司合成, 在黄早四和 W456 间进行多态性筛选, 将得到的多态性引物对群体进行基因型分析。采用 CTAB 法^[27]提取亲本及群体的 DNA, PCR 扩增产物用 8% PAGE 凝胶电泳, 银染统计带型。带型统计时, 与 W456 带型一致的记作 A, 与黄早四带型一致的记作 B, 同时出现两亲本带型的记作 “H”, 缺失记作 “-”。

1.5 遗传连锁图谱构建及 QTL 定位分析

黄早四和 W456 间筛选到多态性的标记有 340 对, 可以在群体间清晰扩增的有 218 对。利用 MapMaker V3.0 软件构建遗传图谱, 采用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传距离单位 “cM”, 将 LOD 值设为 3.0, 进行连锁分析和连锁群划分, 最终有 200 个标记被划分到 10 个连锁群中^[28]。运用 QTL IciMapping V4.1 软件的完备区间作图法进行 QTL 分析。抽样 1000, 逐步迭代 (显著水平小于 0.05), 匹配 2 cM 的基因组扫描速度, 对 F₂ 群体的性状进行 QTL 定位^[29]。根据孙子淇等^[30]对 LOD 值估算的方法, 将 LOD 阈值设定为 3.5 来确定 QTL 在染色体上的位置及数目。QTL 的命名参照 McCouch 等^[31]的方法: q+ 性状英文名称缩写 + 染色体编号 + 同一条染色体上的 QTL (存在 2 个或 2 个以上) 编号。

2 结果与分析

2.1 抗南方锈病表型鉴定结果

本研究选择在海南三亚对玉米南方锈病进行抗性鉴定。其特殊的环境和气候条件使得历年来南方锈病在此地流行, 确保田间病害发生的全面性及充分性, 并可得到较为可靠的抗南方锈病表型鉴定结果。南方锈病抗性鉴定所选的高抗和高感对照材料分别是齐 319 和掖 478。经过抗病鉴定得到齐 319 表现为高抗南方锈病, 掖 478 表现为高感南方锈病, 表明接种成功, 鉴定结果可信度高。在环境与基因型互作的条件下, F₂ 群体及其亲本的抗南方锈病表型鉴定结果统计分析见表 2 和表 3。W456 表型鉴定为高抗或抗南方锈病 (图 1a), 黄早四表型鉴定为高感南方锈病 (图 1b)。在 243 株 (因样品缺失 3 个, 在基因型鉴定时样品为 240 株) F₂ 群体抗病表型鉴定中, 有 152 株为高感, 还有 60 株为感, 卡方检验结果是 0.0118, 表型数据分析得到 W456 中的抗病基因对南方锈病抗性的遗传力是 46.5%。以上数据表明, F₂ 群体在抗性分离上显著偏向于感病亲本黄早四。

表2 黄早四 × W456 F₂ 群体表型统计分析Table 2 Phenotypic analysis of Huangzaosi × W456 F₂ population

试验材料 Materials	总株数 Total number	各抗级株数 Number of single scale				$\chi^2(1:3)$	P 值 P value
		3	5	7	9		
黄早四 × W456 F ₂ Huangzaosi × W456 F ₂	243	24	7	60	152	6.34	0.0118

表3 亲本及 F₂ 群体的抗性表现Table 3 Resistance performance of parents and F₂ population

性状 Trait	均值 Mean		F ₂ 群体 F ₂ population			
	黄早四 Huangzaosi	W456	均值 ± 标准差 Mean ± SE	变幅 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
南方锈病抗性 Resistance	9	3.2	7.79 ± 1.79	6	-1.78	2.3

a: W456, b: 黄早四
a: W456, b: Huangzaosi

图1 亲本对玉米南方锈病的抗性表现

Fig.1 The phenotype of diseased and resistant parental lines in the field

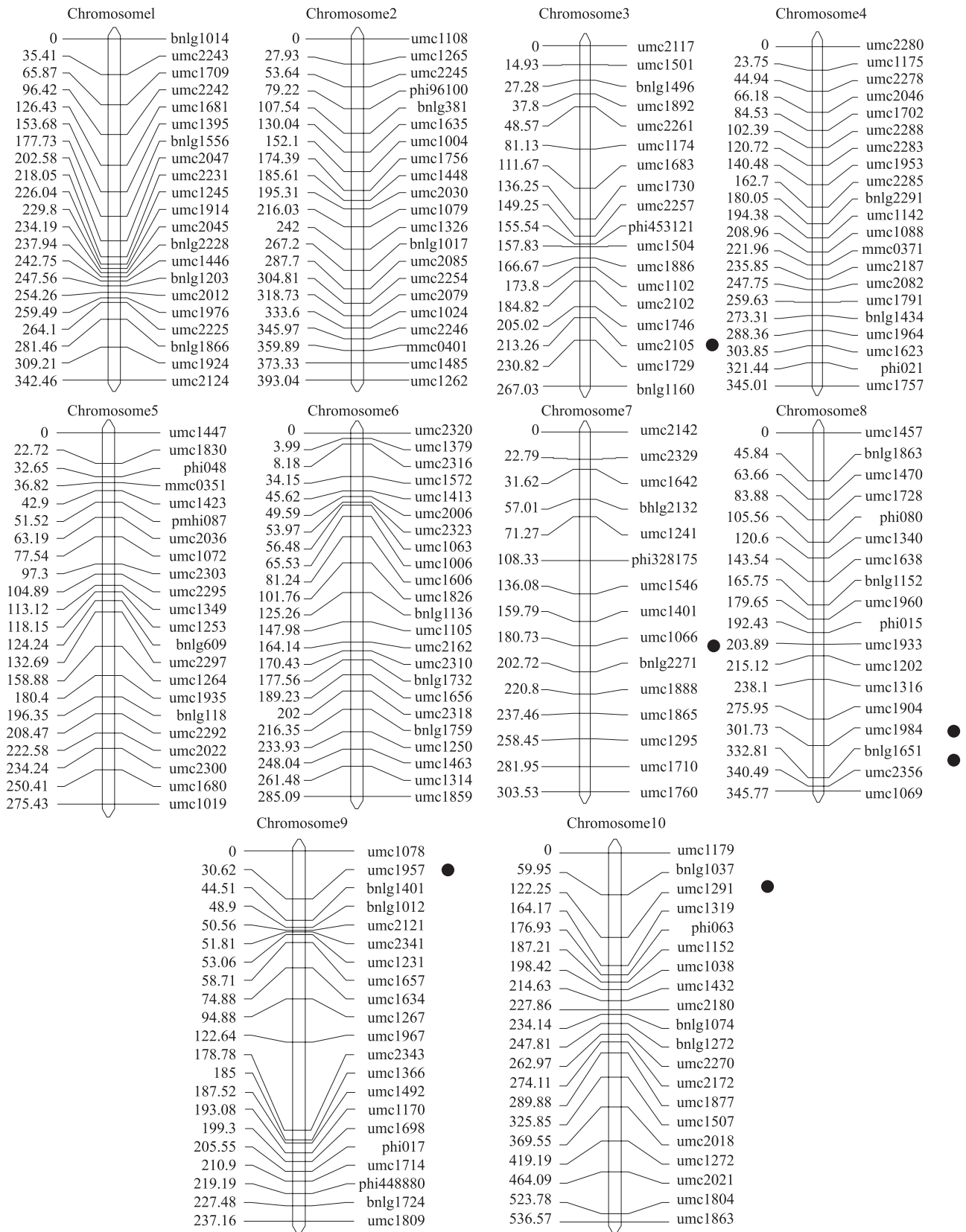
2.2 SSR 标记连锁图谱的构建

本次构建连锁图谱共选用 920 对 SSR 标记,在两亲本黄早四和 W456 间进行筛选,呈现多态性的标记有 340 对,多态率为 36.9%。选择带型清晰、杂带少且在基因组中分布均匀的 200 对标记,建立遗传连锁图谱(图 2)。7 号连锁群上有 15 对,6 号连锁群上有 23 对,其余连锁群上的标记分布较均匀。图谱覆盖 10 条染色体,连锁图总长度 3331 cM,标记间平均距离 16.6 cM,其中,9 号连锁群距离最短是 237.16 cM,10 号连锁群最长是 536.57 cM。位于 9 号连锁群上的标记 umc2121 和 umc2341 之间与标记 umc2341 和 umc1231 之间的距离为 1.25 cM,是整个连锁图谱中距离最短的,位于 10 号连锁群上的标记 bnlg1037 和 umc1291 之间的距离最大是 62.30 cM。

2.3 抗病性 QTL 定位分析

利用构建的遗传连锁图谱,采用完备区间作图法对 F₂ 群体进行抗南方锈病 QTL 检测和基因效应分析。共检测到 6 个 QTL: qSCR3、qSCR7、qSCR8-1、qSCR8-2、qSCR9 和 qSCR10,分别位于第 3、7、8、9 和 10 连锁群上,如图 2 和表 4 所示。邻近标记分别为 umc2105 和 umc1729、umc1066 和 bnlg2271、umc1904 和 umc1984、umc1984 和 bnlg1651、umc1957 和 bnlg1401、bnlg1037 和 umc1291,标记区间长度在 5~19 cM 之间。单个 QTL 的表型贡献率为 2.61%~24.19%,共解释表型变异的 62.3%,其中来自 7、8 和 10 号染色体上的 3 个 QTL 贡献率大于 10%,分别为 10.65%、16.41% 和 24.19%。基因作用方式以加性效应为主,其中加性效应有正有负,说明 2 个亲本中同时存在微效抗病基因,其中 2 个 QTL 来自黄早四的等位基因。

为将 qSCR10 定位区间进一步缩小,对其邻近标记 bnlg1037 和 umc1291 位点附近并在亲本间具有多态性的 SSR 标记,利用 F₂ 群体进行连锁分析,重新构建 10 号染色体的连锁图(图 3),结果将 qSCR10 的定位区间缩小到 2.51 cM 内,位于 SSR 标记 umc2034 和 umc1291 之间,与这两个标记的距离分别是 2.15 cM 与 0.36 cM,其 LOD 值为 22.85,贡献率是 27.93%,加性效应为 -0.94。



染色体左侧为遗传距离, 右侧为标记名称

The left side of the chromosome is the genetic distance and the right side is the mark name

● Represent qSCR3, qSCR7, qSCR8-1, qSCR8-2, qSCR9, qSCR10

图2 黄早四 × W456 F₂ 群体的遗传图谱

Fig.2 Genetic map of the Huangzaosi × W456 F₂ population

表4 完备区间作图法检测到的抗南方锈病 QTL 位点

Table 4 QTLs associated with southern corn rust resistance detected by inclusive composite interval mapping method

染色体 Chromosome	QTL	区间标记 Flanking marker	区间 (cM) Interval	LOD	位置 (cM) Position	贡献率 (%) Variance	加性效应 Additive effect
3	qSCR3	umc2105~umc1729	212.5~217.5	4.92	214	3.39	-0.27
7	qSCR7	umc1066~bnlg2271	185.5~194.5	9.39	190	10.65	0.36
8	qSCR8-1	umc1904~umc1984	287.5~299.5	16.26	294	16.41	0.32
8	qSCR8-2	umc1984~bnlg1651	326.5~332.5	4.05	332	2.61	-0.37
9	qSCR9	umc1957~bnlg1401	22.5~35.5	5.87	32	5.05	-0.56
10	qSCR10	bnlg1037~umc1291	102.5~121.5	26.51	112	24.19	-1.22

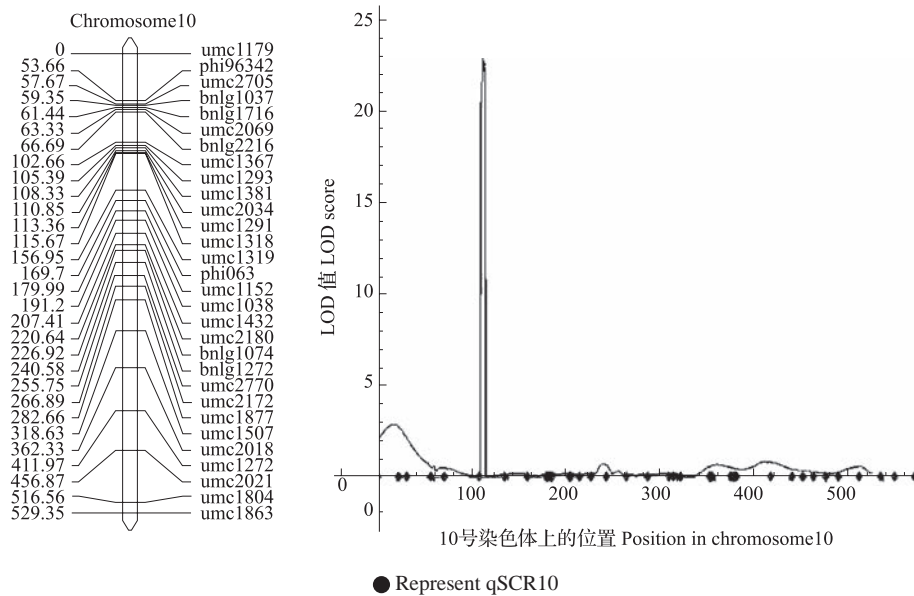


图3 玉米 10 号染色体上控制南方锈病的 QTL 位点

Fig.3 QTL conferring resistance to southern corn rust and its position on maize chromosome 10

3 讨论

对多堆柄锈菌引起的玉米南方锈病的 QTL 定位研究,目前国内相关报道较少,且国内对该病害基因定位的研究起步较晚,国外研究则普遍认为控制南方锈病抗性的是数量性状位点^[32]。前人研究将南方锈病有部分抗性的 QTL 定位到 3、4、6、9 号染色体上^[19-20, 22-23],并对其进行了共定位研究,但未获得一致的 QTL^[24]。Jines 等^[21]利用 113 对 SSR 引物对 RI 材料与抗性材料的杂交分离群体进行抗南方锈病 QTL 作图,并将抗性 QTL 位点定位到 4、8、9 和 10 染色体上,这 4 个 QTL 对平均病情等级变异的解释率达到 88%,且位于 10 染色体短臂上的 QTL 位点可解释表型变异的 83%,其研究认为抗性对成熟期有一定的影响,但作用较小,并且在 QTL 鉴定过程中,由于未使用全基因组扫描或试验所用标记数目较少等原因,可能会造成与性状相关的一

些 QTL 位点未被发现。一般而言,染色体连锁框架图要求标记间的平均距离不大于 20 cM^[33]; Hvne 等^[34]研究表明,标记间隔为 5 cM 和 21 cM 时,对估计 QTL 的位置和效应结果并没有显著差异;但也有研究认为,标记密度过高反而不利于数量性状的 QTL 检测^[35]。所以要根据研究作物的种类、群体的大小等进行综合分析,选择适合研究群体作图的分子标记数目。本研究利用黄早四 × W456 F₂ 群体构建含有 200 个 SSR 标记的遗传图谱,图谱覆盖玉米 10 条染色体,连锁群总长度 3331 cM,标记间平均距离 16.6 cM,标记密度符合 QTL 定位的要求^[36]。在玉米的 5 条染色体上共检测到 6 个抗性 QTL,LOD 值为 4.05~26.51,贡献率为 2.61%~24.19%,其中位于 10 号染色体上的位点 qSCR10 贡献率最大,通过标记加密的方式将所在区间进一步缩小到 2.51 cM,与标记 umc1291 的遗传距离为 0.36 cM。

目前,国内定位的抗南方锈病的显性单基因,且均位于 10 号染色体的短臂上。如 Zhou 等^[37]对自交系齐 319 中的抗南方锈病单显性基因 *RppQ* 进行了精细定位,定位在 2.17 cM 之间,位于 SCAR 标记 MA7 和 AFLP 标记之间,距离两端标记的距离为 0.46 cM 和 1.71 cM。Zhao 等^[38]参照 B73 物理图谱对高抗玉米南方锈病的自交系 P25 中的抗病单显性基因 *RppP25* 进行了精细定位,*RppP25* 位于 bin10.01 上,在物理距离大约为 40 kb 的标记 P091 和 M271 之间,并预测 GRMZM2G060884 为该抗病基因的候选基因。在 2009 年,Zhang 等^[16]从抗病自交系 W2D 中鉴定到与另外 2 个抗南方锈病基因 *RppQ* 和 *RppP25* 之间紧密连锁的又一个抗南方锈病显性单基因 *RppD*,该基因定位在 10 号染色体短臂上的 SSR 标记 umc1291 和 CAPS858 间,距两端标记分别为 2.9 cM 和 0.8 cM,物理距离约 2 Mb。Wu 等^[18]定位到自交系 SCML205 的抗南方锈病显性单基因 *RppS*,位于 10 号染色体短臂末端,上述抗病基因紧密连锁。Jines 等^[21]研究了在 4 个不同环境下 143 份重组自交系对南方锈病的抗性,并定位到 1 个位于 10 号染色体上的抗玉米南方锈病的主效 QTL,在 SSR 标记 umc1380 和 bnlg1451 之间,能够解释 83% 的表型变异。*RppQ*、*RppP25*、*RppD* 及 *RppS* 都位于 10 号染色体末端,且彼此之间紧密连锁,推断它们很可能位于同一个抗病基因簇,可对其进行更深入的定位研究。本研究定位于 10 号染色体上的 QTL 贡献率最大是 24.19%,位于标记 umc2034 和 umc1291 之间,接种物为海南三亚南滨南繁试验地的菌株,与 Jines 等^[21]研究中得到的 QTL 位于不同位置,可能是材料不同或者是病害鉴定环境以及接种用的南方锈病的生理小种不一致等因素造成的。SSR 标记 umc1291 与 *RppD* 基因和 qSCR10 均连锁,推断 qSCR10 与 *RppD* 可能紧密连锁,但二者的等位性关系需要进行验证。综上所述,W456 的 10 号染色体上确实存在南方锈病抗性基因,且与其他已定位基因位于一个基因簇内。本研究中定位得到的位于 7 号染色体上 185.5~194.5 cM 区间的 qSCR7 位点,在前人研究中还未有相关报道,认为是一个新的位点,该位点的加性效应为正,能够解释表型变异的 10.65%,此位点可能是由于材料间的差异而确实存在的,可为以后的精细定位等提供一定的参考。

在本研究中定位到的 QTL,如 qSCR3、qSCR8-2、qSCR9 和 qSCR10 表现出负的加性效应,qSCR7

和 qSCR8-1 表现为正值,说明感病亲本黄早四同样含有微效抗病基因。张帆等^[39]对 R15 和掖 478 的杂交分离群体进行的玉米抗穗粒腐病 QTL 定位中也检测到效应为负的 QTL 位点,原因可能是出现超亲遗传,因为在数量抗病性位点检测中常有超亲遗传现象出现。利用超亲遗传的存在,对两个高感品种进行抗病基因的定位,也可选育出抗病品种。因此在进行抗性基因定位研究中,可以尝试在感南方锈病种质中发掘抗病基因。

通常,抗病性或其他性状的研究都会考虑到与环境互作,即环境对病害的发生与病害发生严重程度是否会有影响以及抗性 QTL 与环境之间的互作关系。Bubeck 等^[40]报道了灰斑病抗性 QTL 的检测在不同的试验地点和不同的季节中会发生变化。郝燕冉等^[41]以小麦感虫品系 6218 与抗虫品种冀麦 24 产生的重组近交系(RIL)群体为材料,在不同年份不同地点进行麦红吸浆虫抗性鉴定;所构建的遗传连锁图谱包含 112 个 SSR 位点,形成 26 个连锁群,图谱全长 835.7 cM,标记间平均距离为 7.5 cM,并在 4A 染色体上检测到 1 个加性效应位点,该位点在不同环境的贡献率不同。黄清华等^[42]在 4 种单一环境条件下及基因型与环境互作情况下利用普通小麦加倍单倍体群体(早选 10 号 × 鲁麦 14)为材料,进行了白粉病成株抗性 QTL 定位;在 4 种单一环境条件下共检测到 15 个控制白粉病成株抗性的加性效应 QTL,基因型与环境互作的情况下检测到 9 个加性 QTL,而在基因型与 4 种环境互作情况下检测到的 QTL 中,分别有 9 个加性 QTL 和 7 个上位性 QTL 与单一环境下的 QTL 位于相同的标记区间。白春明等^[43]利用白粒低单宁的 BTx623 与浅粉高单宁 Rio 两个品种为亲本,构建重组自交系,进行 2 年的数据测定,对高粱籽粒单宁和粒色基因进行了定位研究,共检测到 3 个与单宁含量相关和 6 个粒色相关的 QTL 位点。

目前,有关玉米南方锈病进行抗性 QTL 定位时,较少考虑到环境因素,而南方锈病却是一种受环境影响较大的病害。Holland 等^[20]研究了在不同的环境作用下试验材料对南方锈病的抗性,发现基因型与环境互作效应之间存在差异且达到显著水平,但有关南方锈病抗性 QTL 与环境之间互作的影响尚未见报道。了解 QTL 与环境之间的互作有利于评估 QTL 在不同环境下效应值的一致性,可准确估计 QTL 对表型变异的效应值,避免高估其效应^[21,32]。本试验暂未进行不同环境下以及 QTL 与环境之间

的互作研究,因此,未来我们将开展上述研究工作,使检测到的抗性 QTL 位点更具有精确性和可靠性,为抗南方锈病优良品种的培育奠定基础。

参考文献

- [1] Rhind D, Waterston J M, Deighton F C. Occurrence of *Puccinia polysora* Underw. in West Africa. *Nature*, 1952, 171: 169-631
- [2] Stanton W R, Cammack R H. Resistance to the maize rust, *Puccinia polysora* Underw. *Nature*, 1953, 172: 505-506
- [3] Ryland A K, Storey H H. Physiological races of *Puccinia polysora* Underw. *Nature*, 1955, 176: 655-656
- [4] Hooker A J. Corn and sorghum rusts//Roelfs A P, Bushnel W R. The Cereal Rusts. Vol. II. Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control. New York: Academic Press, Inc., 1985: 207-236
- [5] Casela C R, Ferreira A S. Variability in isolates of *Puccinia polysora* in Brazil. *Fitopatologia Brasileira*, 2002, 27(4): 414-416
- [6] Duan D R, He H Z. Description of a rust *Puccinia polysora* on corn in Hainan Island. *Acta Mycologica Sinica*, 1984, 3(2): 125-126
- [7] 国家统计局. 2012 全国粮食生产再获丰收. 中国信息报, 2012-11-30
National Bureau of Statistics. The country have a good harvest in 2012. *China Information News*, 2012-11-30
- [8] 郭云燕,陈茂功,孙素丽,武小菲,江凯,朱振东,李洪杰,何月秋,王晓鸣. 中国玉米南方锈病菌原菌遗传多样性. 中国农业科学, 2013, 46(21): 4523-4533
Guo Y Y, Chen M G, Sun S L, Wu X F, Jiang K, Zhu Z D, Li H J, He Y Q, Wang X M. Genetic diversity of *Puccinia polysora* Underw. in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(21): 4523-4533
- [9] 任转滩. 玉米抗锈病种质资源的筛选及应用研究. 玉米科学, 2006, 14(4): 155-157
Ren Z T. Study on selecting and utilizing rust-resistant maize germplasm in cross breeding. *Journal of Maize Sciences*, 2006, 14(4): 155-157
- [10] 江凯,杜青,秦子惠,陈茂功,李石初,孙素丽,武小菲,郭云燕,石云素,林小虎,王晓鸣. 玉米种质资源抗南方锈病鉴定. 植物遗传资源学报, 2013, 14(4): 711-714
Jiang K, Du Q, Qin Z H, Chen M G, Li S C, Sun S L, Wu X F, Guo Y Y, Shi Y S, Lin X H, Wang X M. Identification of resistance to southern corn rust (*Puccinia polysora* Underw.) in maize germplasm. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14(4): 711-714
- [11] 陈文娟,李万昌,杨知还,孙素丽,王晓鸣,朱振东,段灿星. 玉米抗南方锈病种质资源初步鉴定及遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2018, 19(2): 225-231, 242
Chen W J, Li W C, Yang Z H, Sun S L, Wang X M, Zhu Z D, Duan C X. Preliminary identification and genetic diversity analysis of maize germplasm resources for resistance to southern corn rust. *Journal of Plant Genetic Resources*. 2018, 19(2): 225-231, 242
- [12] 王晓鸣,晋齐鸣,石洁,王作英,李晓. 玉米病害发生现状与推广品种抗性对未来病害发展的影响. 植物病理学报, 2006, 36(1): 1-11
Wang X M, Jin Q M, Shi J, Wang Z Y, Li X. The status of maize diseases and the possible effect of variety resistance on disease occurrence in the future. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2006, 36(1): 1-11
- [13] 徐凌,左为亮,刘永杰,刘青青,陶永富,徐明良,叶建荣. 玉米主要病害抗性遗传研究进展. 中国农业科技导报, 2013, 15(3): 18-29
Xu L, Zuo W L, Liu Y J, Liu Q Q, Tao Y F, Xu M L, Ye J R. Progress on major gene /QTL for disease resistance in maize. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2013, 15(3): 18-29
- [14] Chen C X, Wang Z L, Yang D E, Ye C J, Zhao Y B, Jin D M, Weng M L, Wang B. Molecular tagging and genetic mapping of the disease resistance gene *RppQ* to southern corn rust. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108(5): 945-950
- [15] 刘章雄,王守才,戴景瑞,黄烈健,曹海河. 玉米 P25 自交系抗锈病基因的遗传分析及 SSR 分子标记定位. 遗传学报, 2003, 30(8): 706-710
Liu Z X, Wang S C, Dai J R, Huang L J, Cao H H. Studies of genetic analysis and SSR linked marker location of gene resistance to southern rust in inbred line P25 of maize. *Journal of Genetics and Genomics*, 2003, 30(8): 706-710
- [16] Zhang Y, Xu L, Zhang D F, Dai J R, Wang S C. Mapping of southern corn rust-resistant genes in the W2D inbred line of maize (*Zea mays* L.). *Molecular Breeding*, 2010, 25(3): 433-439
- [17] 姚国旗,单娟,曹冰,崔良国,都森烈,韩志景,刘铁山,李翠兰,汪黎明. 玉米自交系 CML470 抗南方锈病基因的定位. 植物遗传资源学报, 2013, 14(3): 518-522
Yao G Q, Shan J, Cao B, Cun L G, Du S L, Han Z J, Liu T S, Li C L, Wang L M. Mapping the maize southern rust resistance gene of inbred line CML470. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14(3): 518-522
- [18] Wu X J, Li N, Zhao P F, He Y, Wang S C. Geographic and genetic identification of *RppS*, a novel locus conferring broad resistance to southern corn rust disease in China. *Euphytica*, 2015, 205(1): 17-23
- [19] Brewbaker J L, Kim S K, So Y S. Partial resistance in maize to southern rust (*Puccinia polysora* Underw.). *Crop Science*, 2011, 51(4): 1393-1409
- [20] Holland J B, Uhr D V, Jeffers D, Goodman M M. Inheritance of resistance to southern corn rust in tropical-by-corn-belt maize populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96(2): 232-241
- [21] Jines M P, Balint-Kurti P, Robertson-Hoyt L A, Molnar T, Holland J B, Goodman M M. Mapping resistance to southern rust in a tropical by temperate maize recombinant inbred topcross population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114(4): 659-667
- [22] Jiang C, Edmeades J O, Armstead I, Lafitte H R, Hayward M D, Hoisington D. Genetic analysis of adaptation differences between highland and lowland tropical maize using molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 99(7): 1106-1119
- [23] Brunelli K R, Silva H P, Aranha-Camargo L E. Mapeamento de genes de resistencia quantitativa a *Puccinia polysora* em Milho. *Fitopatologia Brasileira*, 2002, 27(2): 134-140
- [24] Wissner R J, Balint-Kurti P J, Nelson R J. The genetic architecture

- of disease resistance in maize: a synthesis of published studies. *Phytopathology*, 2006, 96: 120-129
- [25] 王晓鸣. 玉米抗病虫性鉴定与调查技术. 作物杂志, 2005 (6): 53-55
Wang X M. Corn resistance to diseases and pests identification and survey technology. *Crops*, 2005 (6): 53-55
- [26] 王建康. 数量遗传学. 一版. 北京: 科学出版社, 2017: 3
Wang J K. Quantitative genetics. 1st edn. Beijing: Science Press, 2017: 3
- [27] Maroof M A S, Biyashev R M, Yang G P, Zhang Q, Allard R W. Extraordinarily polymorphic microsatellite DNA in barley: species diversity, chromosomal locations, and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1994, 91 (12): 5466-5470
- [28] Lincoln S E, Daly M J, Lander E S. Mapping genes controlling quantitative traits with MAPMAKER/QTL1.1: a tutorial and reference manual, 2nd edn. Cambridge Mass: Whitehead Institute Technical Report, Cambridge, 1993
- [29] Li H H, Ribaut J M, Li Z L, Wang J K. Inclusive composite interval mapping (ICIM) for digenic epistasis of quantitative traits in biparental populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 243-260
- [30] 孙子淇, 李慧慧, 张鲁燕, 王建康. QTL 作图中零假设检验统计量分布特征及 LOD 临界值估计方法. 作物学报, 2013, 39 (1): 1-11
Sun Z Q, Li H H, Zhang L Y, Wang J K. Properties of the test statistic under null hypothesis and the calculation of LOD threshold in quantitative trait loci (QTL) mapping. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39 (1): 1-11
- [31] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genetics Newsletter*, 1997 (14): 11-13
- [32] 穆春华, 鲁守平, 付晋, 张发军, 李文才, 孙琦, 张秀清, 孟昭东. 玉米南方锈病的研究进展. 福建农业学报, 2013, 28 (5): 509-512
Mu C H, Lu S P, Fu J, Zhang F J, Li W C, Sun Q, Zhang X Q, Meng Z D. Research progress on southern corn rust. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2013, 28 (5): 509-512
- [33] 方宣钧, 吴为人. 分子选择. 分子植物育种, 2003, 1 (1): 1-5
Fang X J, Wu W R. Molecular selection. *Molecular Plant Breeding*, 2003, 1 (1): 1-5
- [34] Hvne V, Kearsley M J, Pike D J, Snape J W. QTL analysis: unreliability and bias in estimation procedures. *Molecular Breeding*, 1995, 1: 273-282
- [35] Hospital F, Moreau L, Lacoudre F, Charcosset A, Gallais A. More on the efficiency of marker-assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95 (8): 1181-1189
- [36] 李慧慧, 张鲁燕, 王建康. 数量性状基因定位研究中若干常见问题的分析与解答. 作物学报, 2010, 36 (6): 918-931
Li H H, Zhang L Y, Wang J K. Analysis and answers to frequently asked questions in quantitative trait locus mapping. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36 (6): 918-931
- [37] Zhou C J, Chen C X, Cao P X, Wu S W, Sun J W, Jin D M, Wang B. Characterization and fine mapping of *RppQ*, a resistance gene to southern corn rust in maize. *Molecular Genetics and Genomics*, 2007, 278 (6): 723-728
- [38] Zhao P F, Zhang G B, Wu X J, Li N, Shi D Y, Zhang D F, Ji C F, Xu M L, Wang S C. Fine mapping of *RppP25*, a southern rust resistance gene in maize. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55 (5): 462-472
- [39] 张帆, 万学琴, 潘光堂. 玉米抗穗粒腐病 QTL 定位. 作物学报, 2007, 33 (3): 491-496
Zhang F, Wan X Q, Pan G T. Molecular mapping of QTL for resistance to maize ear rot caused by *Fusarium moniliforme*. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33 (3): 491-496
- [40] Bubeck D M, Goodman M M, Beavis W D, Grant, D. Quantitative trait loci controlling resistance to gray leaf spot in maize. *Crop Science*, 1993, 33: 838-847
- [41] 郝燕冉, 温树敏, 王睿辉, 安雪娇, 刘桂茹. 小麦品种冀麦 24 抗麦红吸浆虫 QTL 分析. 植物遗传资源学报, 2017, 18 (5): 933-938
Hao Y R, Wen S M, Wang R H, An X J, Liu G R. QTL analysis for midge resistance in wheat cultivar Jimai 24. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 (5): 933-938
- [42] 黄清华, 景蕊莲, 吴新元, 曹连蕾, 昌小平, 张新忠, 黄天荣. 普通小麦白粉病成株抗性的 QTL 分析. 中国农业科学, 2008, 41 (8): 2528-2536
Hung Q H, Jing R L, Wu X Y, Cao L P, Chang X P, Zhang X Z, Huang T R. QTL mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in bread wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41 (8): 2528-2536
- [43] 白春明, 王春语, 王平, 朱振兴, 陆晓春. 高粱子粒单宁含量和颜色 QTL 分析. 植物遗传资源学报, 2017, 18 (5): 860-866
Bai C M, Wang C Y, Wang P, Zhu Z X, Lu X C. QTLs analysis of tannin content and color of grain in sorghum. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 (5): 860-866