

玉米穗腐病籽粒抗性与穗轴抗性的相互影响

李云梦¹, 喻倩², 王昭¹, 栾一凡¹, 董朝沛¹, 赵众欢², 高景阳¹, 许静¹,
宋云霞¹, 周子健², 陈甲法², 吴建宇¹

(¹河南农业大学农学院, 郑州 450002; ²河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002)

摘要: 玉米穗腐病是世界上普遍发生、危害严重、防治困难的真菌病害, 目前已成为玉米生产上亟待解决的主要问题之一。本研究分别以 233 份家系组成的 RIL 群体和 452 份骨干自交系组成的关联群体为材料, 穗轴与籽粒接种拟轮枝镰孢后分别观察其籽粒抗性与穗轴抗性。通过对比穗轴与籽粒接种观察到的籽粒抗性, 发现 RIL 群体中 114 份家系与关联群体中 230 份自交系经穗轴接种观察到的籽粒抗性与经籽粒接种观察到的籽粒抗性不一致; 而通过对比籽粒与穗轴接种分别观察到的穗轴抗性, 发现 RIL 群体中 138 份家系与关联群体中 247 份自交系经籽粒接种观察到的穗轴抗性与经穗轴接种观察到的穗轴抗性不一致。籽粒抗性与穗轴抗性的相互影响可能涉及了新的抗病机制, 这为玉米穗腐病复杂的抗性机制的研究提供了新的理论依据。

关键词: 玉米穗腐病; 拟轮枝镰孢; 籽粒抗性; 穗轴抗性

Interaction of the Resistance between Kernel and Cob to Fusarium Ear Rot in Maize

LI Yun-meng¹, YU Qian², WANG Zhao¹, LUAN Yi-fan¹, DONG Chao-pei¹, ZHAO Zhong-huan²,
GAO Jing-yang¹, XU Jing¹, SONG Yun-xia¹, ZHOU Zi-jian², CHEN Jia-fa², WU Jian-yu¹

(¹College of Agronomy, Henan Agriculture University, Zhengzhou 450002;

²College of Life Science, Henan Agriculture University, Zhengzhou 450002)

Abstract: Maize ear rot is a worldwide serious fungal disease, and at present has become one of the main problems in maize growing areas. However, the measure against this disease remains difficult. In this study, a RIL population comprising 233 lines and a natural population comprising 452 backbone inbred lines were used for evaluating ear rot resistance. The kernel resistance and cob resistance were observed respectively after the cobs and kernels were inoculated with *Fusarium verticillioides*. By comparing the kernel resistance observed by inoculating cob and kernel resistance observed by inoculating kernel, it was found that the kernel resistance observed by inoculating cobs of 114 lines in RIL population and 230 inbred lines in associated population was not consistent with their kernel resistance observed by inoculating kernel. By comparing cob resistance observed by inoculating kernel with cob resistance observed by inoculating cob, it was found that the cob resistance observed by inoculating kernel of 138 families in RIL population and 247 inbred lines in associated population was not consistent with their cob resistance observed by inoculating cob. Collectively, the interaction between kernel resistance and cob resistance may involve a new disease resistance mechanism, the results provided a new theoretical basis for the study of complex resistance mechanism of maize ear rot.

Key words: maize ear rot; *Fusarium verticillioides*; kernel resistance; cob resistance

收稿日期: 2021-04-12 修回日期: 2021-07-02 网络出版日期: 2021-07-06

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210412003>

第一作者研究方向为玉米遗传育种, E-mail: 3224900168@qq.com

通信作者: 吴建宇, 研究方向为玉米遗传育种, E-mail: wujianyu40@126.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31671281, 31761143009)

Foundation project: The National Natural Science Foundation of China (31671281, 31761143009)

玉米穗腐病是世界上普遍发生、危害严重、防治困难的一类真菌性病害^[1-3],其致病菌多达60多种^[4],自Ullstrup^[5]首次报道引起玉米灰色穗腐病的病原菌*Botryosphaeria zeae*后,世界各地相继报道了玉米穗腐病的致病菌及其组成。Eckard等^[6]在瑞士青贮玉米中发现拟轮枝镰孢(*Fusarium verticillioides*)和禾谷镰孢(*F. graminearum*)为常见病原菌。Stumpf等^[7]对巴西的玉米样品进行病原菌的分离鉴定,发现拟轮枝镰孢为优势病原菌。裴冬丽等^[1]在穗腐病发生严重的玉米穗轴和籽粒上分离出2个镰孢菌株,其中1个为拟轮枝镰孢。郭成等^[8]对分离得到的271株镰孢菌株进一步分析后发现拟轮枝镰孢和黄色镰孢为优势菌种。综上所述,禾谷镰孢和拟轮枝镰孢是引起玉米穗腐病最常见的致病菌。

黄淮海玉米穗腐病主要致病菌为拟轮枝镰孢^[9-11],研究证明,拟轮枝镰孢不仅会引起玉米果穗腐烂而导致直接减产,其产生的主要真菌毒素如伏马毒素也给食品与饲料行业带来了重大安全隐患,进而严重威胁人类和动物的健康和生命安全^[11-12]。同时它还是根腐病、茎腐病的重要致病菌,随着玉米秸秆还田措施的推广,导致病原菌在田间土壤中大量积累,加重了玉米穗腐病的发生与流行。当前生产中推广的玉米穗腐病防治措施虽然取得了一定成效^[13-14],但发掘优异抗源、解析抗病机制、进而培育优良抗病品种是防治该病基本有效的途径。

国内外学者在玉米抗穗腐病优异种质资源的鉴定和抗性遗传机制等方面进行了较为系统的研究。美国北卡罗莱那州立大学鉴定的GE440、NC300以及加拿大农业部筛选出的抗病自交系CO387、CO388、CO441等材料已用于培育新的抗病自交系和杂交种^[15]。陈甲法^[16]对900多份热带种质在多种环境下进行抗性鉴定,检测出63份多环境稳定的高抗自交系。徐婧等^[17]对由拟轮枝镰孢和禾谷镰孢引起的玉米穗腐病进行抗性鉴定,从国外引进的177份玉米种质资源中鉴定出2份高抗拟轮枝镰孢的种质,12份兼抗两种镰孢菌的种质。此外,抗病遗传研究也取得了显著进展。Robertson-Hoyt等^[18]利用2份优异抗源GE440和NC300,与感病亲本FR1064和B104构建了2个作图群体,分别鉴定出7个和5个籽粒抗性QTL,分别解释了4.4%~5.8%的遗传变异。张帆等^[19]利用R15与掖478配制的F₂群体鉴定出10个抗病QTL,解释了18.7%~26.4%的表型变异。Chen等^[20]利用GWAS

的方法对818份热带玉米自交系在多个环境下的穗腐病抗性进行分析,鉴定出45个显著抗性SNP位点,分别解释1%~4%的表型变异。Yao等^[21]利用309份自交系组成的关联群体进行分析,鉴定出34个与抗性显著关联的SNP位点以及69个与抗性相关的候选基因。

国内前期对玉米对穗腐病的抗病遗传研究多集中于籽粒抗性,近年来出于对玉米机械化收获的需要,越来越多的研究者注意到病原菌除直接侵染籽粒以外,穗轴也是一条病原菌侵染玉米果穗的重要途径^[2, 22-23]。本课题组经过研究发现玉米穗腐病抗性存在组织特异性,因而对籽粒抗性与穗轴抗性进行了剖析,通过遗传学研究证实了玉米穗轴抗性机制有别于籽粒抗性^[24]。玉米穗轴是源端物质进入库端的主要通道,也是籽粒生长发育的重要载体。籽粒的营养由穗轴纵向维管束的分支即小穗柄维管束直接供给,而穗柄-穗轴-籽粒的维管联络在双小穗期穗分化结束时已完善成熟^[25-26],穗轴与籽粒间存在的维管束通道使病原菌能够在穗轴与籽粒间循环侵染,在生产上常常观察到病原菌经玉米花丝侵染穗轴再侵染籽粒以及病原菌侵染籽粒后再侵染穗轴的现象。那么,穗腐病的籽粒抗性与穗轴抗性是否会相互影响?即病原菌由穗轴侵染到籽粒引起的籽粒抗性与病原菌侵染籽粒引起的籽粒抗性是否一致?病原菌由籽粒侵染穗轴引起的穗轴抗性与病原菌侵染穗轴引起的穗轴抗性是否一致?其中是否又涉及到新的抗病机制?

基于玉米穗腐病发生与抗性表现的复杂性,以抗、感自交系衍生的233份重组近交系(RIL)群体与452份国内外骨干自交系组成的关联群体为材料,进行穗轴接种拟轮枝镰孢观察籽粒抗性(穗轴→籽粒抗性)与籽粒接种拟轮枝镰孢观察籽粒抗性(籽粒-籽粒抗性)的比较研究,以及籽粒接种拟轮枝镰孢观察穗轴抗性(籽粒→穗轴抗性)与穗轴接种拟轮枝镰孢观察穗轴抗性(穗轴-穗轴抗性)的比较研究,探索籽粒抗性与穗轴抗性如何相互作用,从新的视角观察玉米穗腐病抗性并解析玉米穗腐病抗性机制,为玉米抗病遗传改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

玉米试验材料为2个群体:RIL群体共包括233个家系,来源于高抗穗腐病玉米自交系BT-1和

高感自交系西 502,该群体利用单粒传法自交 10 代繁育而成。骨干自交系关联群体由 452 份优良玉米自交系构成,包括 Reid、Lancaster、塘四平头、旅大红骨、P 群和 CIMMYT 的骨干自交系。病原菌采用拟轮枝镰孢。

2020 年 5 月底,分别在郑州、许昌进行田间试验,采用随机区组试验设计,RIL 群体和关联群体每个地点 2 个重复,每个重复每个材料种植 1 行,每行种植 12 穴,每穴 2 粒。行长 2 m,行距 0.67 m,株距 0.17 m,3~5 叶期间苗、定苗,进行统一的田间管理。

1.2 接种体系

1.2.1 接种时期 在玉米授粉后 15 d 进行接种(此时雌穗的花丝呈暗棕色或褐色,而籽粒内部充满浆汁)。根据每个自交系的生育期,分 2~3 批接种。

1.2.2 接种方法 配制浓度为 5×10^6 spores/mL 的孢子悬浮液,接种时在孢子悬浮液中加入吐温 80,浓度约为 2 μ L/mL。同一行的材料一半用于籽粒接种、一半用于穗轴接种。籽粒接种点选在果穗的中下部,触摸到籽粒并用连动注射器进行接种,若遇到结实性略差的果穗,一般选择在籽粒集中的部位接种,接种的菌液量为 1 mL;穗轴接种点选在果穗的中下部,用电钻以斜向下角度钻孔至穗轴中部,再将 1 mL 菌液用连动注射器对穗轴进行接种。注射完后,用纸胶带封堵接种点,防止菌液外流和玉米螟钻入。需要注意的是,对穗轴进行接种时,接种针尖应剪去并保留适当长度。

1.3 抗性调查与鉴定

接种后的果穗需要调查发病等级。接种 30 d 后收获果穗,充分晾晒 2~3 d,对果穗籽粒进行抗性鉴定。采用 5 级抗性鉴定标准,发病率为 0~1% 的为 1 级,2%~10% 的为 3 级,11%~25% 的为 5 级,26%~50% 的为 7 级,51%~100% 的为 9 级,其中发病率等于发病面积占果穗总面积的百分比。

鉴定籽粒表型后,用无尘电锯将玉米穗轴从中间纵向锯开,受病原菌侵染的穗轴髓部呈棕褐色,用最小单位为毫米的标尺测量病原真菌沿籽粒基部侵染的纵向长度,即穗轴发病长度。采用 5 级鉴定标准,发病长度为 0~1.5 cm 的为 1 级,大于 1.5~3.5 cm 的为 3 级,大于 3.5~5.5 cm 的为 5 级,大于 5.5~7.5 cm 的为 7 级,大于 7.5 cm 的为 9 级。

使用 Microsoft Office Excel 2016 进行表型数据统计和图表的绘制,QTL IciMapping 进行表型数据联合分析。

1.4 玉米穗腐病抗性评价

计算 2 个环境下籽粒与穗轴发病等级的最佳线性无偏估计值(BLUE),将籽粒对拟轮枝镰孢的抗性分为高抗(HR),抗(R),中抗(MR),感(S),高感(HS),具体标准见表 1;利用参考品种法^[27]将穗轴对拟轮枝镰孢的抗性分为高抗(HR),抗(R),中抗(MR),感(S),高感(HS),具体标准见表 2, a 为 20 个极抗材料指标的平均值, b 为 20 个极感材料指标的平均值, $d = (b - a) / 8$ 。

表 1 玉米籽粒抗性评价标准

Table 1 The evaluation standard of the kernel resistance of maize

抗性评价 Evaluation of resistance	指标 Index
高抗 HR	BLUE 值 < 1.5
抗 R	$1.5 \leq \text{BLUE 值} < 3.5$
中抗 MR	$3.5 \leq \text{BLUE 值} < 5.5$
感 S	$5.5 \leq \text{BLUE 值} < 7.5$
高感 HS	BLUE 值 ≥ 7.5

HR: High resistance, R: Resistance, MR: Medium resistance, S: Susceptibility, HS: high susceptibility, the same as below

表 2 玉米穗轴抗性评价标准

Table 2 The evaluation standard of the cob resistance of maize

抗性评价 Evaluation of resistance	指标 Index
高抗 HR	BLUE 值 < a+d
抗 R	$a+d \leq \text{BLUE 值} < a+3d$
中抗 MR	$a+3d \leq \text{BLUE 值} < a+5d$
感 S	$a+5d \leq \text{BLUE 值} < a+7d$
高感 HS	BLUE 值 $\geq a+7d$

2 结果与分析

2.1 穗轴→籽粒抗性分析

2.1.1 基于 RIL 群体的穗轴→籽粒抗性分析 鉴定 RIL 群体 233 份自交系的穗轴→籽粒抗性,其中高抗(HR)、抗(R)、中抗(MR)、感(S)和高感(HS)自交系分别为 1、75、101、42 和 14 份,分别占 0.4%、32.2%、43.3%、18.1% 和 6.0%。与籽粒-籽粒抗性相比,群体中 119 份自交系的籽粒抗性在两种接种条件下一致,另有 114 份自交系籽粒表现出不一致的抗性(表 3)。

表 3 两种接种条件下 RIL 群体籽粒抗性的比较

Table 3 Comparison of the kernel resistance to inoculation with cobs with that to inoculation with kernels from the RIL population

每种抗性变化趋势的材料数 No. of materials for each resistance change trend	每种抗性类型变化 情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance type	每种抗性评价变化 情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance evaluation	穗轴→籽粒抗性 Cob→kernel resistance	籽粒 - 籽粒抗性 Kernel-Kernel resistance
65	40	1	高抗 HR	抗 R
		32	抗 R	中抗 MR
		7	感 S	高感 HS
		3	抗 R	感 S
		20	中抗 MR	感 S
		2	中抗 MR	高感 HS
		49	32	23
49	17	9	高感 HS	感 S
		1	感 S	高抗 HR
		5	感 S	抗 R
		10	感 S	中抗 MR
		1	高感 HS	中抗 MR
		119	119	40
119	119	56	中抗 MR	中抗 MR
		19	感 S	感 S
		4	高感 HS	高感 HS

与籽粒 - 籽粒抗性相比,穗轴接种条件下,65 份自交系的籽粒抗性增强了 1 或多个等级,其中有 25 份自交系的籽粒在籽粒接种后表现感病,在穗轴接种后表现抗病;另有 49 份自交系的籽粒抗性减弱了 1 或多个等级,其中 17 份自交系的籽粒在籽粒接种后表现抗病,在穗轴接种后表现感病。由此说明拟轮枝镰孢先侵染穗轴,再由穗轴侵染到籽粒引起的籽粒抗性,与拟轮枝镰孢直接侵染籽粒引起的籽粒抗性,两者并不完全一致。

2.1.2 基于关联群体的穗轴→籽粒抗性分析 鉴定关联群体 452 份骨干自交系的穗轴→籽粒抗性,其中高抗(HR)、抗(R)、中抗(MR)、感(S)和高感(HS)自交系分别为 2、136、196、82 和 36 份,分别占 0.4%、30.1%、43.4%、18.1% 和 8.0%。230 份自交系的穗轴→籽粒抗性与籽粒 - 籽粒抗性不一致(表 4),其中 86 份自交系的穗轴→籽粒抗性比籽粒 - 籽粒抗性增强了 1 或多个等级,39 份自交系在籽粒接种后籽粒表现感病,穗轴接种后籽粒表现抗病,144 份自交系的穗轴→籽粒抗性比籽粒 - 籽粒抗性减弱了 1 或多个等级,60 份自交系在籽粒接种背景下籽粒表现为抗病,而在穗轴接种背景下籽粒表现为感病。

关联群体遗传基础丰富,差异大,在两种接种条件下,籽粒发病情况存在较大差异,但呈现出的变化

趋势与 RIL 群体一致,再次说明了穗轴接种背景下与籽粒接种背景下,籽粒对拟轮枝镰孢的抗性是不一致的。

RIL 群体和关联群体中都有大量自交系的穗轴→籽粒抗性与籽粒 - 籽粒抗性不一致,在病原菌由穗轴向籽粒侵染过程中,穗轴抗性对籽粒抗性产生了影响,病原菌从穗轴侵染籽粒引起的抗病机制可能不同于单纯的籽粒抗病机制,是一种新的抗病机制。

2.2 籽粒→穗轴抗性分析

2.2.1 基于 RIL 群体的籽粒→穗轴抗性分析 鉴定 RIL 群体 233 份自交系的籽粒→穗轴抗性,其中高抗(HR)、抗(R)、中抗(MR)、感(S)和高感(HS)自交系分别为 23、94、67、34 和 15 份,分别占 9.9%、40.3%、28.8%、14.6% 和 6.4%。对各个自交系在两种接种条件下的穗轴抗性进行比较,发现 138 份自交系的籽粒→穗轴抗性与穗轴 - 穗轴抗性不一致,其中 79 份自交系的籽粒→穗轴抗性比穗轴 - 穗轴抗性增强了 1 或多个等级,59 份自交系的籽粒→穗轴抗性比穗轴 - 穗轴抗性减弱了 1 或多个等级;95 份自交系在两种接种条件下其穗轴抗性一致(表 5)。由此说明了拟轮枝镰孢先侵染籽粒,再由籽粒侵染到穗轴引起的穗轴抗性不同于拟轮枝镰孢直接侵染穗轴引起的穗轴抗性。

表 4 两种接种条件下关联群体籽粒抗性的比较

Table 4 Comparison of the kernel resistance to inoculation with cobs with that to inoculation with kernels from the association population

每种抗性变化趋势的材料数 No. of materials for each resistance change trend	每种抗性类型变化情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance type	每种抗性评价变化情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance evaluation	穗轴→籽粒抗性 Cob → kernel resistance	籽粒 - 籽粒抗性 Kernel-Kernel resistance
86	47	1	高抗 HR	抗 R
		41	抗 R	中抗 MR
		5	感 S	高感 HS
		7	抗 R	感 S
		2	抗 R	高感 HS
	39	24	中抗 MR	感 S
		6	中抗 MR	高感 HS
		4	抗 R	高抗 HR
		3	中抗 MR	高抗 HR
		63	中抗 MR	抗 R
144	84	14	高感 HS	感 S
		1	感 S	高抗 HR
		11	感 S	抗 R
		36	感 S	中抗 MR
		5	高感 HS	抗 R
	60	7	高感 HS	中抗 MR
		1	高抗 HR	高抗 HR
		82	抗 R	抗 R
		100	中抗 MR	中抗 MR
		29	感 S	感 S
222	222	10	高感 HS	高感 HS

表 5 两种接种条件下 RIL 群体穗轴抗性的比较

Table 5 Comparison of the cob resistance to inoculation with kernels with that to inoculation with cobs from the RIL population

每种抗性变化趋势的材料数 No. of materials for each resistance change trend	每种抗性类型变化情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance type	每种抗性评价变化情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance evaluation	籽粒→穗轴抗性 Kernel → cob resistance	穗轴 - 穗轴抗性 Cob-Cob resistance
79	51	12	高抗 HR	抗 R
		7	高抗 HR	中抗 MR
		28	抗 R	中抗 MR
		4	感 S	高感 HS
		1	高抗 HR	感 S
	28	8	抗 R	感 S
		2	抗 R	高感 HS
		13	中抗 MR	感 S
		4	中抗 MR	高感 HS
		12	抗 R	高抗 HR
59	37	1	中抗 MR	高抗 HR
		18	中抗 MR	抗 R
		6	高感 (HS	感 S
		2	感 S	抗 R
		1	高感 HS	抗 R
	22	16	感 S	中抗 MR
		3	高感 HS	中抗 MR
		3	高抗 HR	高抗 HR
		44	抗 R	抗 R
		31	中抗 MR	中抗 MR
95	95	12	感 S	感 S
		5	高感 HS	高感 HS

2.2.2 基于关联群体的籽粒→穗轴抗性分析 鉴定关联群体 452 份自交系的籽粒→穗轴抗性,其中高抗(HR)、抗(R)、中抗(MR)、感(S)和高感(HS)自交系分别为 37、247、127、36 和 5 份,分别占 8.2%、54.6%、28.1%、8.0% 和 1.1%。经过对比分析发现 247 份自交系的籽粒→穗轴抗性与穗轴-穗轴

抗性不一致,其中 188 份自交系的籽粒→穗轴抗性比穗轴-穗轴抗性增强了 1 或多个等级,59 份自交系的籽粒→穗轴抗性比穗轴-穗轴抗性减弱了 1 或多个等级;205 份自交系的籽粒→穗轴抗性与穗轴-穗轴抗性一致(表 6)。

表 6 两种接种条件下关联群体穗轴抗性的比较

Table 6 Comparison of the cob resistance to inoculation with kernels with that to inoculation with cobs from the association population

每种抗性变化趋势的材料数 No. of materials for each resistance change trend	每种抗性类型变化情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance type	每种抗性评价变化情况的材料数 No. of materials for each changing situation of resistance evaluation	籽粒→穗轴抗性 Kernel → cob resistance	穗轴-穗轴抗性 Cob-Cob resistance		
188	133	19	高抗 HR	抗 R		
		13	高抗 HR	中抗 MR		
		96	抗 R	中抗 MR		
		5	感 S	高感 HS		
		55	3	高抗 HR	感 S	
			23	抗 R	感 S	
			2	抗 R	高感 HS	
			5	中抗 MR	高感 HS	
			22	中抗 MR	感 S	
		59	39	14	抗 R	高抗 HR
				1	中抗 MR	高抗 HR
				22	中抗 MR	抗 R
				2	高感 HS	感 S
20	3			感 S	抗 R	
	16			感 S	中抗 MR	
	1			高感 HS	中抗 MR	
205	205			2	高抗 HR	高抗 HR
		112	抗 R	抗 R		
		77	中抗 MR	中抗 MR		
		12	感 S	感 S		
		2	高感 HS	高感 HS		

RIL 群体与关联群体中都有大量自交系的籽粒→穗轴抗性与穗轴-穗轴抗性不一致,病原菌由籽粒向穗轴侵染过程中,籽粒抗性影响了穗轴抗性,病原菌由籽粒向穗轴侵染过程中所涉及到的抗病机制可能是一种有别于过去研究的穗轴抗性的新的机制。

2.3 4 种接种条件下优异抗病种质筛选

通过籽粒-籽粒、籽粒→穗轴、穗轴-穗轴、穗轴→籽粒 4 种抗性鉴定,筛选出多背景下籽粒和穗轴均抗的优异自交系 10 份(表 7),仅占鉴定总数的 1.46%,不同组织以及组织抗性互作下均抗的优异种质,既是下一阶段抗性遗传研究、探索抗性机制的重点,也是挖掘抗病基因进行抗病育种的重要材料。

表 7 4 种接种条件下鉴定出的优异抗病种质

Table 7 The elite resistance germplasm identified by four inoculation methods

材料名 Name of the elite inbred lines	籽粒 - 籽粒抗性 Kernel-Kernel resistance	籽粒→穗轴抗性 Kernel → cob resistance	穗轴 - 穗轴抗性 Cob-Cob resistance	穗轴→籽粒抗性 Cob → kernel resistance
CML304	高抗 HR	抗 R	抗 R	抗 R
HNL-41	高抗 HR	抗 R	抗 R	抗 R
CNW101	抗 R	高抗 HR	抗 R	抗 R
PHR30	抗 R	高抗 HR	抗 R	抗 R
09J468	抗 R	高抗 HR	高抗 HR	抗 R
CNW047	抗 R	高抗 HR	抗 R	抗 R
CML31	抗 R	抗 R	抗 R	高抗 HR
CML469	抗 R	抗 R	高抗 HR	抗 R
CML236	抗 R	高抗 HR	抗 R	抗 R
CNW104	抗 R	高抗 HR	抗 R	抗 R

3 讨论

玉米穗腐病成因复杂,不仅致病菌种类繁多,病原菌还可从多种途径侵染玉米,常见的农业和化学防治措施难以从根本上防治玉米穗腐病。因此,鉴定优异抗源,开展抗病遗传研究,进而培育出优良抗病新品种对于防治玉米穗腐病具有重要意义。玉米穗腐病抗性是由多个微效基因控制的数量性状^[28],易受环境等多种因素影响。国内外学者对玉米穗腐病的抗性研究大多集中于籽粒抗性,且已鉴定出的 QTL 多是微效位点,目前仍没有穗腐病的抗病基因被克隆的报道。因此,在前期研究基础上需要进一步扩大研究规模、从多角度探索以加深对玉米穗腐病抗性的认识,逐步积累抗病遗传研究成果,以实现最后从根本上解决这一生产难题。

玉米果穗包括籽粒和穗轴,致病菌不仅会侵染籽粒,也会侵染穗轴,玉米穗腐病发病后腐烂酥软的穗轴对玉米的机械化收获造成很大阻碍,因此项目组在进行玉米穗腐病籽粒抗性遗传研究的同时对穗轴抗性开展研究,发现玉米穗腐病抗性存在组织特异性,将穗腐病抗性剖分为籽粒抗性和穗轴抗性,并分别进行了遗传研究。关联分析结合连锁分析,鉴定出了特异性的 QTL 和候选基因,并通过功能分析与调控网络机制的研究,验证了穗轴抗性是有别于籽粒抗性的又一种新的抗性机制^[24, 29]。但玉米穗轴与籽粒间的密切联系又使病原菌能够在穗轴与籽粒间循环侵染,玉米生产上存在病原菌侵染籽粒后再侵染穗轴以及病原菌侵染穗轴后接着侵染籽粒的现象,在此基础上开展了籽粒与穗轴不同组织抗性

相互影响的研究,探索病原菌从穗轴侵染到籽粒以及病原菌从籽粒侵染到穗轴的过程中涉及到的新的抗病机制。

为此设计了这样一组试验,同一行的材料一半用于籽粒接种、一半用于穗轴接种,利用穗轴接种观察籽粒抗性,与籽粒接种观察籽粒抗性作为对照,进行比较研究;同时利用籽粒接种观察穗轴抗性,同时与穗轴接种观察穗轴的抗性作为对照,进行比较研究。以 233 份抗感自交系衍生的 RIL 群体与 452 份自交系组成的关联群体进行 2 个不同环境条件下的抗性鉴定,初步证实了穗轴→籽粒抗性与籽粒-籽粒抗性不一致,而籽粒→穗轴抗性与穗轴-穗轴抗性不一致,进一步的连锁分析结合关联分析结果表明,穗轴→籽粒与籽粒-籽粒只具有少数相同的抗性 QTL 和显著 SNP 位点,大部分结果不一致,籽粒→穗轴与穗轴-穗轴的对比结果同样如此。目前初步获得了穗轴→籽粒与籽粒→穗轴特异的抗病 QTL 与候选基因,更深入的机制需要建立在多年多环境、更大规模抗性鉴定基础上,计划通过图位克隆特异抗病基因并进行功能验证以及调控机制研究,探索籽粒与穗轴不同组织抗性的相互影响,从不同角度加深对玉米穗腐病抗性的认识。利用功能标记选择加强对主效抗病 QTL 的选择,利用全基因组选择实现微效抗病 QTL 的聚合,结合配合力以及综合农艺性状的选择,实现抗病种质资源的创新与突破,促进优良抗病品种的选育与推广,这当然需要多学科交叉融合以及多个研究与育种团队的紧密合作。

参考文献

- [1] 裴冬丽,刘春元,吴建宇.河南省玉米穗粒腐病原串珠镰刀菌鉴定.玉米科学,2011,19(1):136-138,142
Pei D L, Liu C Y, Wu J Y. The identification of pathogen *Fusarium verticillioides* causing maize ear rot in Henan. Journal of Maize Science, 2011, 19(1): 136-138, 142
- [2] 孙小东.玉米穗粒腐病穗轴及籽粒抗性遗传研究.郑州:河南农业大学,2009
Sun X D. Inheritance of resistance to *Fusarium moniliforme* kernel and cob rot in maize. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2009
- [3] 王丽娟,徐秀德,刘志恒,董怀玉,姜钰,张明会.玉米抗镰刀菌穗腐病接种方法及抗病资源筛选研究.植物遗传资源学报,2007,8(2):145-148
Wang L J, Xu X D, Liu Z H, Dong H Y, Jiang Y, Zhang M H. Inoculation technique and screening maize germplasm resistance to *Fusarium* ear rot. Journal of Plant Genetic Resources, 2007, 8(2): 145-148
- [4] 王晓鸣,段灿星.玉米病害和病原名称整理及其汉译名称规范化探讨.中国农业科学,2020,53(2):288-316
Wang X M, Duan C X. Reorganization of maize disease and causal agent names and discussion on their standardized translation of Chinese names. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(2): 288-316
- [5] Ullstrup A J. An undescribed ear rot of corn caused by *Physalospora zeae*. Phytopathology, 1946(36):201-212
- [6] Eckard S, Wettstein F E, Forrer H R, Vogelgsang S. Incidence of *Fusarium* species and mycotoxins in silage maize. Toxins, 2011, 3(8):949-967
- [7] Stumpf R, Dos S J, Gomes L B, Silva C N, Tessmann D J, Ferreira F D, Machinski M, Del Ponte E M. *Fusarium* species and Fumonisin associated with maize kernels produced in Rio Grande do Sul State for the 2008/09 and 2009/10 growing seasons. Brazilian Journal of Microbiology, 2013, 44(1):89-95
- [8] 郭成,魏宏玉,郭满库,何苏琴,金社林,陈红梅,王晓鸣,郭建国.甘肃玉米穗腐病样品中拟轮枝镰孢菌的分离鉴定及生物学特性.植物病理学报,2014,44(1):17-25
Guo C, Wei H Y, Guo M K, He S Q, Jin S L, Chen H M, Wang X M, Guo J G. Isolation, identification and biological characteristics of *Fusarium verticillium* from maize ear rot samples in Gansu province. Acta Phytopathologica Sinica, 2014, 44(1): 17-25
- [9] 谭登峰,潘光堂,杨克诚,荣廷昭.玉米穗粒腐病研究进展及分子育种策略.种子,2008,27(4):34-39
Tan D F, Pan G T, Yang K C, Rong T Z. Advances on research of maize ear rot and strategies for molecular breeding. Seed, 2008, 27(4): 34-39
- [10] Duan C X, Qin Z H, Yang Z H, Li W X, Sun S L, Zhu Z D, Wang X M. Identification of pathogenic *Fusarium* spp. causing maize ear rot and potential mycotoxin production in China. Toxins, 2016, 8(6):186
- [11] 李人杰,魏铁松,郭聪聪,庞民好,刘颖超,董金皋.棉铃虫为害与拟轮枝镰孢侵染对玉米穗腐病发生及玉米籽粒中伏马毒素污染水平的影响.植物保护,2015,41(4):68-72
Li R J, Wei T S, Guo C C, Pang M H, Liu Y C, Dong J G. Effects of infestation by *Helicoverpa armigera* together with *Fusarium verticillioides* on the severity of maize ear rot and the contamination level of Fumonisin in kernels. Plant Protection, 2015, 41(4): 68-72
- [12] 王宝宝,毕四刚,肖明纲,张冬英,闫强,张彦彦,杨树龙,朱振东,段灿星.黑龙江省玉米穗腐病致病镰孢菌分离鉴定及产毒基因型分析.草业学报,2020,29(1):163-174
Wang B B, Bi S G, Xiao M G, Zhang D Y, Yan Q, Zhang Y Y, Yang S L, Zhu Z D, Duan C X. Isolation and identification of pathogenic *Fusarium* spp. causing maize ear rot and analysis of their toxin-producing genotype in Heilongjiang province. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(1): 163-174
- [13] 邢小萍,汪敏,刘春元,袁虹霞,孙炳剑,李洪连.玉米穗粒腐病的发生和防治.杂粮作物,2009,29(4):279-282
Xing X P, Wang M, Liu C Y, Yuan H X, Sun B J, Li H L. Occurrence and control of maize ear rot. Rain Fed Crops, 2009, 29(4): 279-282
- [14] 肖淑萍,李国福,路媛媛,马昌广,薛春生,陈捷.玉米镰孢穗腐病发生条件及化学防治效果研究.玉米科学,2017,25(3):144-147
Xiao S Q, Li G F, Lu Y Y, Ma C G, Xue C S, Chen J. Occurrence condition and chemical forward control on maize *Fusarium* ear rot. Journal of Maize Science, 2017, 25(3): 144-147
- [15] Santiago R, Reid L M, Zhu X, Butron A, Malvar R A. Gibberella stalk rot (*Fusarium graminearum*) resistance of maize inbreds and their F₁ hybrids and their potential for use in resistance breeding programs. Plant Breeding, 2010, 129(4):454-456
- [16] 陈甲法.关联分析结合连锁分析鉴定玉米穗腐病的抗性QTL.郑州:河南农业大学,2012
Chen J F. Combine association and linkage mapping method to identify the resistance for *Fusarium* ear rot. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2012
- [17] 徐婧,姜钰,秦培文,刘可杰,胡兰,孙会杰,徐秀德.外引玉米种质对两种穗腐病原镰孢菌抗性鉴定.植物遗传资源学报,2019,20(1):20-25
Xu J, Jiang Y, Qin P W, Liu K J, Hu L, Sun H J, Xu X D. Test for ear rot resistance against *Fusarium verticillioides* and *Fusarium graminearum* in imported maize germplasm. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(1): 20-25
- [18] Robertson-Hoyt L A, Jines M P, Balint-Kurti P J. QTL mapping for *Fusarium* ear rot and Fumonisin contamination resistance in two maize populations. Crop Science, 2006, 46(4):1734-1743
- [19] 张帆,万雪琴,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
- [20] Chen J, Shrestha R, Ding J, Zheng H, Mu C, Wu J, Mahuku G. Genome-wide association study and QTL mapping reveal genomic loci associated with *Fusarium* ear rot resistance in tropical maize germplasm. Genes, Genomes, Genetics, 2016, 6(12):3803-3815
- [21] Yao L S, Li Y M, Ma C Y, Tong L X, Du F L, Xu M L. Combined genome-wide association study and transcriptome analysis reveal candidate genes for resistance to *Fusarium* ear

- rot in maize. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62 (10): 1535-1551
- [22] 宋伟彬,董华芳,陈威,代小冬,刘春元,李晶晶,吴建宇. 玉米穗粒腐病研究进展. *河南农业大学学报*, 2005, 39(4): 368-376
Song W B, Dong H F, Chen W, Dai X D, Liu C Y, Li J J, Wu J Y. Progress on maize ear rot. *Journal of Henan Agricultural University*, 2005, 39(4): 368-376
- [23] 焦铸锦. 玉米穗腐病致病层出镰刀菌侵染寄主的细胞、生化与分子基础研究. 南宁: 广西大学, 2015
Jiao Z J. Studies on cytological, biochemical and molecular basis for infection of *Fusarium proliferatum* on maize. Nanning: Guangxi University, 2015
- [24] Mu C, Gao J, Zhou Z, Wang Z, Sun X, Zhang X, Dong H, Han Y, Li X, Wu Y. Genetic analysis of cob resistance to *F. verticillioides*; another step towards the protection of maize from ear rot. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(4): 1049-1059
- [25] 何启平,董树亭,高荣岐. 玉米果穗维管束系统的发育及其与穗粒库容的关系. *作物学报*, 2005, 31(8): 995-1000
He Q P, Dong S T, Gao R Q. Relationship between development of spike vascular bundle and sink capacity of ear and kernel in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(8): 995-1000
- [26] 张凤路,崔彦宏,王志敏,赵明,王树安,赵久然,郭景伦. 玉米籽粒小穗柄维管束发育状况与籽粒败育关系研究. *河北农业大学学报*, 1999, 22(1): 16-19
Zhang F L, Cui Y H, Wang Z M, Zhao M, Wang S A, Zhao J R, Guo J L. Studies on the relation between pedicel vascular development and maize kernel abortion. *Journal Publishing Department of Agricultural University of Hebei*, 1999, 22(1): 16-19
- [27] 吴建宇,盖钧镒. 玉米矮花叶病毒抗性资源的鉴定. *作物杂志*, 1998(S1): 109-113
Wu J Y, Gai J Y. Identification of resistance resources of maize dwarf mosaic virus. *Crops*, 1998(S1): 109-113
- [28] 李辉,向葵,张志明,袁广胜,潘光堂. 玉米穗腐病抗性机制及抗病育种研究进展. *玉米科学*, 2019, 27(4): 167-174
Li H, Xiang K, Zhang Z M, Yuan G S, Pan G T. Research progress on ear rot resistant mechanism and resistant breeding in maize. *Journal of Maize Science*, 2019, 27(4): 167-174
- [29] 王昭,穆聪,李云梦,高景阳,宋云霞,董朝沛,马培培,赫可伟,许静,董华芳,孙小东,韩亚楠,周子健,陈甲法,吴建宇. 玉米穗轴对穗腐病抗性鉴定体系与优异抗源的研究. *玉米科学*, 2020, 142(6): 166-171
Wang Z, Mu C, Li Y M, Gao J Y, Song Y X, Dong C P, Ma P P, He K W, Xu J, Dong H F, Sun X D, Han Y N, Zhou Z J, Chen J F, Wu J Y. Study on identification system and excellent resistance sources of maize cob to ear rot. *Journal of Maize Science*, 2020, 142(6): 166-171