



侯萌,王巍,赵韦,等.玉米穗腐病的抗性鉴定与抗性基因定位研究进展[J].黑龙江农业科学,2024(7):97-107.

玉米穗腐病的抗性鉴定与抗性基因定位研究进展

侯 萌,王 巍,赵 韦,陈 钰

(黑龙江省农业科学院 玉米研究所,黑龙江 哈尔滨,150086)

摘要:玉米是我国第一大粮食作物,其生长过程中易受多种病害影响,其中穗腐病是常见病害之一,会造成玉米产量损失和品质下降。该病害致病菌种类繁多、致病机理复杂。从经济、安全、有效的角度,抗病育种无疑是最佳选择。因此,围绕玉米种质资源对穗腐病的鉴定评价和抗病位点发掘进行总结,对加快抗病育种具有一定的促进作用。本文从玉米穗腐病的危害和防治、国内外穗腐病优势致病菌、我国各区域优势致病菌、国内外已鉴定的抗穗腐病资源,以及通过连锁分析和全基因组关联分析方法定位出的抗病位点进行了综述,并对玉米穗腐病的抗性育种进行展望,为今后开展玉米穗腐病相关研究提供参考。

关键词:玉米;穗腐病;抗性鉴定;抗性定位

玉米是世界三大主粮之一,更是我国第一大粮食作物,其产量占全国谷物总产量三分之一左右,除了用于粮食和饲料外,也有少部分用于发酵、纺织、造纸等,在国民生活中发挥不可替代的作用。近5年我国玉米播种面积在4 200万 hm^2 左右,约占粮食作物总面积的36%。单位面积产量稳定在6 300 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 左右(<https://data.stats.gov.cn>),相比美国玉米单产的11 000 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 具有一定差距^[1]。为提高玉米单位面积的产出效率,玉米育种和栽培工作者进行了大量工作。穗腐病是影响玉米产量和品质的重要障碍因子。近年来随着全球气候变暖,秸秆还田以及玉米机械化收获的普及,导致玉米穗腐病有加重趋势^[2]。

玉米穗腐病在世界范围内普遍发生,是由多种真菌感染导致果穗及籽粒发霉、腐烂的病害,被感染的果穗籽粒会出现粉红色、蓝绿色、黑灰色、暗褐色或黄褐色霉菌层。病粒无光泽,不饱满,质脆,内部空虚,常被交织的菌丝所充塞,果穗病部苞叶常被密集的菌丝贯穿,黏结在一起并贴于果穗上不易剥离^[3]。玉米穗腐病发病率一般在5%~10%,有些感病品种发病率高达50%以上,造成玉米产量大幅度下降^[4],另外,穗腐果穗上的致病菌会产生多种毒素,给粮食和饲料带来重大的安全隐患,威胁人畜健康。控制穗腐病的危害具有重要意义,穗腐病的致病菌种类繁多,侵染途径多样,并且受气候条件影响较大,使传统的田间防治手段难度增大,不能达到理想的防治效果,而选育

并推广应用抗病品种是目前最有效的手段,国内外研究者高度重视玉米穗腐病品种的选育,在病原菌鉴定、抗性种质资源筛选和抗性基因定位等方面进行了大量研究,并取得一定进展。

1 玉米穗腐病的危害、传播及防治

穗腐病严重影响玉米产量,中国、美国、南非、印度、法国、新西兰等世界各地因穗腐病引起的减产甚至绝产事件时有发生^[5-6]。更为严重的是,穗腐病原菌会产生有毒次生代谢产物严重威胁人畜健康,如伏马毒素可破坏动物的肝、肾、肺等器官^[7],脱氧雪腐镰刀菌烯醇被人或动物误食后会导致呕吐腹泻^[8],玉米赤霉烯酮可破坏生殖系统和神经系统^[9]。此外,T2毒素、黄曲霉产生的黄曲霉毒素,赭曲霉产生的赭曲霉毒素等都会对人和动物产生不良影响^[10-11]。更要值得注意的是有些发病症状不明显的玉米,籽粒中也可检测到大量真菌毒素^[12]。

穗腐病致病菌主要以孢子形式传播,孢子传播途径一般有3种,其中空气传播是最主要途径,孢子由花丝进入,通过花丝侵染玉米籽粒。其次玉米螟等蛀穗害虫啃食造成的伤口,也会加大致病菌的侵染机率,这种途径也是引起穗腐病的重要因素^[5,13]。另外,土壤或种子中携带的致病菌也可通过玉米输导组织由根和茎向上传导至果穗,严重时可导致植株矮小,甚至种子播后不能发芽^[14]。

收稿日期:2024-01-29

基金项目:黑龙江省农业科技创新跨越工程(CX23ZD05)。

第一作者:侯萌(1990—),女,硕士,研究实习员,从事玉米育种研究。E-mail:houlm2013@126.com。

通信作者:王巍(1977—),男,学士,副研究员,从事玉米育种研究。E-mail:wangweihrb2000@126.com。

玉米穗腐病的防治方法主要有 3 种,农业防治主要是种植抗病品种并配合相应的耕作栽培措施,适时早播、深翻、清除病残体、收获后及时晾晒都可降低穗腐病的发生,而连茬、重茬^[15]、种植过密^[16]、氮肥过量施用^[17]等会加重穗腐病的发生。化学防治主要是对种子包衣和植株药剂喷洒。研究发现 35 g·L⁻¹咯菌精甲霜和 11%精甲咯啉菌为种衣剂^[5],玉米灌浆期施用丙环唑和吡唑醚菌酯混剂^[18],抽雄期喷施氯氟醚菌唑^[19]都可有效抑制穗腐病的发生。也可间接施用杀虫剂来防治玉米穗腐病^[20]。生物防治研究中,已发现荧光假单孢菌^[21]、木霉菌^[22]、蜡样芽孢杆菌 B25^[23]、赤眼蜂^[24]等都可抑制玉米穗腐病。上述防治方法中化学防治是最直接的防治手段,但由于致病菌的多样性和气候条件的影响有时难以达到理想效果,随着化学试剂的使用,种植成本的增加和环境污染问题也随之出现。生物防治具有良好的应用前景,但目前还没大范围的应用。农业防治是安全可行的防治手段,合理的耕作栽培措施可有效降低玉米穗腐病的发病率,但需要耗费大量的人力物力。综上所述,抗病品种的培育和应用是控制玉米穗腐病最经济、安全、有效的途径。

2 玉米穗腐病的各地优势致病菌

玉米穗腐病的病原菌组成复杂,可由一个或多个复合病原菌侵染发病,迄今为止已报道的穗腐病致病菌 70 余种,包括镰孢菌(*Fusarium* spp.)、曲霉(*Aspergillus* spp.)、青霉(*Penicillium* spp.)、木霉(*Trichoderma* spp.)等^[25]。针对众多致病菌,鉴定和明确不同生态区域优势种,对不同区域抗病品种的选择和利用具有重要指导意义。

2.1 国外玉米穗腐病优势致病菌的鉴定进展

1946 年,美国 Ullstrup 发现了可引起玉米黑穗病的玉米座腔菌(*Botryosphaeria zae*)^[26],开启了玉米穗腐病的广泛研究。目前在亚洲、非洲、欧洲、南北美洲都有玉米穗腐病致病菌组成的报道。研究结果表明,大多数国家及地区以拟轮枝镰孢和禾谷镰孢为主要致病菌。如南非^[27]、伊朗^[28]、波兰^[29]、意大利^[30]、克罗地亚^[31]等以拟轮枝镰孢为优势致病菌,美国^[32]等以禾谷镰孢为优势致病菌,加拿大^[33-34]、德国^[35-37]、巴西^[38-39]、阿根廷^[40]和尼泊尔^[41]等除以拟轮枝镰孢和禾谷镰孢为优势致病菌外,亚粘团镰孢和层出镰孢也是重要致病菌。

2.2 国内玉米穗腐病优势致病菌的鉴定进展

我国 1987 年首次报道了串珠镰孢引起玉米穗腐病^[42],该菌在 2003 年更改为拟轮枝镰孢^[43](下文串珠镰孢均等同于拟轮枝镰孢进行统计),有关玉米穗腐病的研究工作在国内相继开展。目前我国玉米的全部主产区包括 22 个省份或直辖市都有玉米穗腐病的分离鉴定报道。根据每个研究者分离出的优势致病菌,以省份或直辖市为单位,归纳出我国各省份玉米穗腐病的优势致病菌(表 1)。从表中可以明显看出拟轮枝镰孢和禾谷镰孢是我国的优势致病菌。东北三省地区也曾出现半裸镰孢为区域优势种^[44-48]。层出镰刀、黄色镰孢、亚粘团镰孢、蠕孢也需加强关注,是潜在风险优势种群。多个省份出现不只一个优势种,主要由于研究的年份、试验区域及品种有所差异^[49-51]。例如,2011 年对来自东北三省的 43 份材料进行分离鉴定其优势种为半裸镰孢,占比 37.77%,而在时隔 7 年后不同研究者对东三省采集的 68 份材料再次分离鉴定,却并未分离出半裸镰孢,拟轮枝镰孢成为当地优势菌群^[46,52-54]。另外,对同一省份不同区域优势种也存在并存的可能,例如,拟轮枝镰孢广泛分布山东各个玉米生态区,层出镰孢主要分布在山东东部和中部,而禾谷镰孢主要分布在山东西南部^[55]。

表 1 我国各省份玉米穗腐病的优势致病菌

区域	优势致病菌	参考文献
黑龙江	拟轮枝镰孢、禾谷镰孢 复合种、半裸镰孢	[44-48]
吉林	拟轮枝镰孢、禾谷镰孢 复合种、半裸镰孢	[44-46,52]
辽宁	拟轮枝镰孢、半裸镰孢、蠕孢	[44-46,52-54]
内蒙古	拟轮枝镰孢	[44,45]
甘肃	拟轮枝镰孢、禾谷镰孢、黄色镰孢	[49-51]
山东	拟轮枝镰孢	[54,55-58]
河南	拟轮枝镰孢、层出镰刀	[54,56,57,59,60]
山西	拟轮枝镰孢、禾谷镰孢、蠕孢	[45,51,61]
河北	拟轮枝镰孢、禾谷镰孢	[45,56,57,62]
陕西	拟轮枝镰孢、禾谷镰孢 复合种、亚粘团镰孢	[45,63]
安徽	拟轮枝镰孢、禾谷镰孢	[57,64,65]
江苏	拟轮枝镰孢	[56]
上海	拟轮枝镰孢	[66]
重庆	拟轮枝镰孢	[67]
云南	拟轮枝镰孢	[68]

表 1 (续)

区域	优势致病菌	参考文献
海南	拟轮枝镰孢	[69]
广西	拟轮枝镰孢	[70]
四川	拟轮枝镰孢	[71-72]
西北地区	拟轮枝镰孢	[73]
中国	拟轮枝镰孢	[74]
中国	拟轮枝镰孢	[75]

3 玉米穗腐病的抗性种质资源鉴定

抗病品种的选育是解决玉米穗腐病的最有效方法。而选育抗病品种的决定性因素是抗病种质的鉴定。抗病种质的鉴定大多采用人工接种病原菌,然后对发病情况进行表型评价,进而筛选出抗病种质。

3.1 玉米穗腐病抗性鉴定的接种方法

目前人工接种的方法有双牙签法、注射法和花丝喷雾法。双牙签法是将消毒后沾有孢子悬浮液的 2 根牙签插入穗轴中部直至收获。注射法是在用注射器将定量的孢子悬浮液刺入果穗或花丝通道。花丝喷雾法是用喉头喷雾器将孢子悬浮液均匀喷洒在花丝上,至花丝有液滴为止。其中花丝喷雾法最接近自然侵染,但发病不明显。牙签法和注射法对玉米果穗伤害较小且发病明显,近年来常被采用。双牙签法操作简单,接种时间对结果影响较小,但不能定量接种。注射法易于定量控制,可减少人为操作误差,使鉴定结果稳定^[76-78],但

需注意接种时间和接种部位。近些年来也有使用卷毛巾法对籽粒接种,进而对穗腐病评价^[79]。

3.2 玉米穗腐病抗性鉴定的表型评价

科学有效的表型评价方法将为抗病种质的选育提供保障。早期研究者对于玉米穗腐病的病级划分标准不一^[42,80-82]。目前穗腐病的鉴定大多是对穗腐籽粒占全穗面积的百分比设置病级,划分抗感程度。一般都参照《玉米抗病虫性鉴定技术规范(NY/T 1248.8—2016)》进行玉米穗腐病分级及抗性评价。研究者也在不断地探索,避免肉眼观测出现偏差,王梓钰等^[83]利用 Photoshop 处理图片来进行表型鉴定。尹泽超等^[84]已初步建成利用三维图像扫描和机器学习法对穗腐程度进行评估的方法。段灿星等^[78]利用玉米穗腐病图像识别与自动成像系统扫描果穗,读取果穗发病面积。

3.3 玉米穗腐病抗性种质鉴定

为了推动玉米穗腐病抗性育种的工作进程,国内外学者逐步开展了玉米穗腐病种质鉴定工作,并取得了一定进展,在 20 多篇有关拟轮枝镰孢穗腐病和禾谷镰孢穗腐病的抗性种质鉴定文献中(表 2),共整理出拟轮枝镰孢穗腐病抗性材料 278 份,禾谷镰孢穗腐病抗性材料 1 152 份,拟轮枝镰孢和禾谷镰孢穗腐病兼抗的仅有 41 份,包括从国外引进的自交系 N502、N538 等,国内具有代表性的自交系 H446、吉资等。

表 2 国内外鉴定出的抗病种质

病害	抗病种质及抗性	参考文献
拟轮枝镰孢穗腐病	丹 340、武 118、WN1 等 45 份材料(R)	马秉元(1999)[76]
	BT-1、郑 32、四一等 15 份材料(HR)	陈威(2002)[85]
	A188、A682、B8 等 11 份材料(R)	Clements(2004)[86]
	X178(HR);沈 137、4F1、齐 319 等 34 份材料(R)	王丽娟(2007)[87]
	众望玉 18、正兴 3 号、正大 2393 等 7 份材料(HR);川单 14、川单 428 等 54 份材料(R)	谢敏(2011)[70]
	沈 137、502、SW-19 等 5 份材料(HR)	段灿星(2012)[88]
	正大 619、正大 818、迪卡 007 等 6 份材料(R)	张小飞(2012)[74]
	Lo309、Lo404、Lo435 等共 5 份材料(HR)	Balconi (2014)[89]
	C0-M2、PI217483、OPA•HUA 等 27 份(HR)	段灿星(2015)[90]
	DTMA-109、GCP-I-24、Bank-9 等 63 份热带材料(R)	Chen(2016)[91]
禾谷镰孢穗腐病	CIMBL4、CML225、DAN599、CML304 和 CIMBL47 共 5 份材料(R)	Yao(2020)[92]
	自交系 CO272、CO325、杂交种 Pride K127(R)	Reid(1993)[93]
	金瑞 88、正弘 8 号、连胜 188 等 42 份材料(HR);利玉 619、裕农 6 号等 81 份材料(R)	赵清爽(2018)[94]
	OQ603、百黄混、PI 539921 共 9 份材料(HR);D9B、PHN29、中 451 共 39 份材料(R)	苏爱国(2021)[95]
	泽玉 8911、璐鑫 1602、QF-11 等 42 份材料(HR);342 份材料(R)	杨俊伟(2020)[96]
	郑 K41×81162-4-2、JX-147 等 283 份材料(HR)	吴晓彤(2022)[14]
	6Y111-2-1-4-2、良玉 88 号×德美亚等 311 份材料(R)	

表 2 (续)

病害	抗病种质及抗性	参考文献
拟轮枝镰孢	N502、N538、CG108、TE3518 等 12 份材料	徐婧(2019)[97]
和禾谷镰孢穗腐病	83J03、HB1037、KL632 共 7 份材料	王俊强(2020)[98]
	15-TL-1224、PT351-1、18-QTL-04 等 7 份材料	夏玉生(2022)[99]
	H446、吉资 1055、铁 97085 共 3 份材料	段灿星(2022)[78]
	改良自交系共 12 份材料	陈晓旭(2023)[100]

注:高抗(HR);抗(R)。

不难发现禾谷镰孢穗腐病抗性材料相对较多,而拟轮枝镰孢穗腐病抗性的研究虽然较多,但鉴定出的材料很少,资源相对缺乏。而稳定多抗的材料甚为稀缺。鉴定出的抗性种质主要用于抗病品种的培育,但在 2023 年 801 个国审玉米品种(<http://www.a-seed.cn/>)中抗穗腐病品种仅 46 个,占比 5.7%,可以看出对筛选出的抗性种质资源利用有限,还需对抗穗腐病抗性种质资源的挖掘和利用。也有研究者对杂交种直接进行鉴定,如李辉等^[101]筛选出 4 个适合西南区域种植的综合抗性品种锋玉 799、秋硕玉 2 号、桂单 162 和正大 615,但这些抗病品种还需实践的检验。鉴定出的抗性种质除了用于抗病品种的培育,另一

重要作用就是作为研究材料,用于对玉米穗腐病抗性遗传解析及基因挖掘,为选育抗病品种提供支持。

4 玉米穗腐病抗性位点定位研究

在对玉米穗腐病抗性材料筛选的基础上,国内外学者也对玉米穗腐病的抗性基因挖掘做了大量研究。多数研究认为玉米穗腐病是由多基因控制的数量性状^[102]。目前对于数量性状位点定位主要采用连锁遗传分析(Linkage Mapping, LM)和全基因组关联分析(Genome-wide Association Study, GWAS)。表 3 总结了来自阿根廷、巴西、加拿大、中国、欧洲、美国等国家的 30 余个玉米穗腐病定位研究。

表 3 玉米抗拟轮枝镰孢和禾谷镰孢穗腐病的基因定位研究

性状	定位方法	群体类型及数量	标记类型及数量	定位数目/个	贡献率/%	参考文献
FER	LM	238 F _{2,3} (Cross3×18)	RFLP 149	16	11.00~44.00	Pérez-Brito(2001)[103]
		206 F _{2,3} (Cross5×18)	RFLP 106			
	LM	213 BC ₁ F _{1,2} (CE440×FR1064)	SSR 105	12	3.40~18.40	Robertson-Hoyt (2006)[104]
		143 RIL(NC300×B104)	SSR 113			
	LM	230 F ₂ (R15×Ye478)	AFLP 63、SSR 778	10	8.30~26.40	张帆(2007)[105]
	LM	187 RIL(87-1×Zong3)	246 SSR 246	6	7.00~22.00	Ding (2008)[106]
	LM	250 RIL(BT-1×N6)	207 SSR 207	4	2.50~10.20	Li(2011)[107]
	LM	210 F _{2,3} (BT-1×Xi502)	178 SSR 178	3	9.12~17.95	Chen (2012)[108]
	GWAS	267 IL	SNP 47445	3	3.10~11.50	Zila (2013)[109]
	GWAS	1687 IL	SNP 200978	7	1.30~3.00	Zila(2014)[110]
	LM	298 RIL(LP4637×L4674)	SNP 250	4	2.75~12.50	Giomi(2016)[111]
	GWAS	818 Tropical lines	SNP 43424	43	1.30~4.30	Chen (2016)[91]
	LM	188 F _{2,3} (C0441×C0354)	SSR 41、SNP 342	15	4.50~17.50	Maschietto (2017)[112]
	GWAS	183 Tropical lines	SNP 267525	14	15.30~24.90	Coan (2018)[113]
	LM	401 MAGIC:RIL	SNP 56110	3	6.70~7.30	Septiani (2019)[114]
	GWAS	230 IL	SNP 226446	164	4.04~13.25	Stagnati(2019)[115]
	GWAS	347 MAGIC:RIL	SNP 58556	13	—	Butron (2019)[116]
	GWAS	527 IL	SNP 1250000	13	—	张叶(2019)[117]
	GWAS	509 IL	SNP 37801	23	3.37~6.85	Guo (2020)[118]
	GWAS	265 IL	SSR 224152	18	5.60~10.20	Wu(2020)[119]
	GWAS	254 IL	SNP 955690	25	4.47~7.71	Liu(2020)[120]
		296 IL				
		324 DH				

表 3 (续)

性状	定位方法	群体类型及数量	标记类型及数量	定位数目/个	贡献率/%	参考文献
GER	LM	117 F ₂ (Cheng351×ZW18) 200 F ₂ (Dan598×ZW18) 174 F ₂ (JiV203×ZW18)	SNP 10000	20	3.93~43.36	Wen(2021)[121]
	LM	300 RIL(Qi319×Ye478)	—	17	3.88~15.62	Xia(2022)[122]
	GWAS	151 Tropical lines	SNP 20900	7	4.60~11.90	Ayesiga(2023)[123]
	LM	144 RIL(GC62×CO387)	SSR 119,RAPD 31、 SCAR 8、RFLP 4	29	6.70~35.00	Ali(2005)[124]
	LM	150 DH	SSR 129	6	4.60~16.60	Martin (2011)[125]
	LM	180 DH(DI52×UH007) 101 DH(UH009×UH006) 227 DH(UH009×UH007)	SSR 136	14	3.60~14.50	Martin (2012)[126]
	LM	298 RIL(LP4637×L4674)	SNP 768	4	2.75~12.50	Giomi (2016)[111]
	GWAS	527 IL	SNP 1250000	95	—	张叶(2019)[116]
	GWAS	500 DH	SNP 388999	8	0.46~15.04	Gaikpa(2020)[127]
	LM	204 RIL	SNP 60000	11	1.02~8.69	Zhou(2021)[128]
	LM	759 RIL	SNP 15000	4	5.40~21.80	Galiana-Carneriro(2021)[129]
	LM	124 F ₂ (承 351×ZW18) 200 F ₂ (丹 598×ZW18) 176 F ₂ (吉 V203×ZW18)	—	11	4.87~40.98	王梓钰(2022)[83]

注:FER 为拟轮枝镰孢穗腐病;GER 为禾谷镰孢穗腐病;LM 为连锁分析;GWAS 为全基因组关联分析;RIL 为重组自交系;BC 为回交群体;IL 为自交系;DH 为单倍体系。

4.1 拟轮枝镰孢穗腐病抗性的定位研究

21 世纪初,国内外相继开展了对拟轮枝镰孢穗腐病(Fusarium Ear Rot, FER)抗性的定位研究(表 3),利用 27 个作图群体共定位了 423 个 FER 抗性 QTL,且在各条染色体上均有分布^[91,103-122]。在连锁分析方法中,每个作图群体都定位多个 FER 抗性 QTL,且这些 QTL 大都在一个环境下检测到,仅有少数在多个环境下同时检测到,Robertson-Hoyt 等^[104]在两个不同群体中都定位到位于 2 号、4 号、5 号染色体的 3 个 FER 抗性 QTL。张帆等^[105]利用 F₂ 群体在四川雅安和绵阳两个地点同时检测到位于 6 号和 9 号染色体的 QTL,贡献率超过 15%。Wen 等^[121]利用 3 个 F₂ 遗传图谱进行连锁分析,在 4 个环境下共定位了 20 个 FER 抗性位点,其中在染色体区段 1.03, 2.04~2.08,4.05~4.08,6.03~6.06 和 7.01~7.02 处都有重合位点在两个以上群体里被发现。Xia 等^[122]利用感病自交系掖 478 和抗病自交系齐 319 构建的重组自交系群体和染色体片段置换系,结合 3 年共 9 个环境下的抗性表型精准鉴定数据,检测到 17 个与 FER 抗性相关的 QTL,通

过构建次级分离群体进一步精细定位,将对环境钝感的抗穗腐病基因 *qFER1.03* 定位于 1 号染色体约 0.2 Mb 的物理区间内,位于 InDel 标记 InDel 8 和 InDel 2 之间。另外,连锁分析大部分采用 SSR、RFLP、AFLP 等标记构建遗传图谱,受标记数量的限制,定位位点的区间较大,一般都在几十到几百厘摩,需要进一步构建次级群体进行精细定位。

随着基因芯片技术的发展和测序成本的降低,大量 SNP 标记被开发,数据量的增大,使全基因组关联分析快速发展,逐渐在玉米穗腐病性状上也得到了应用。Zila 等^[109]对两个环境下的 267 个玉米核心种质和 47 445 个 SNP 标记基因型数据进行 GWAS 分析,在 1 号、5 号和 9 号染色体上发现 3 个 SNP 位点与 FER 抗性相关,并挖掘出两个与细胞程序性死亡有关的候选基因。次年,该团队又对 1 687 个自交系进行 GWAS 分析,发掘出 7 个与 FER 抗性相关的微效位点^[110]。Coan 等^[113]对 183 个热带玉米自交系和 267,525 SNP 基因型数据进行 GWAS 分析,挖掘出 14 个 FER 抗性 SNP 位点,在 15 个候选基因中 4 个基因与抗逆

信号传导有关。Ayesiga 等^[123]采用 151 个热带自交系对 FER 的抗性进行评估,在 1 号、2 号、4 号、5 号和 9 号染色体上鉴定出 7 个与 FER 抗性相关的 SNP 位点,解释了 4.6%~11.9% 的表型变异,并且筛选出 4 个显著基因和 7 个与 FER 耐药的相关的代谢途径。Guo 等^[118]对 509 个自交系的 FER 抗性进行了 GWAS 分析,筛选出 23 个显著关联的 SNP 位点,结合 GWAS 和 BSA 分析,同时挖掘出一个关键位点,位于 bin10.0。

结合运用以上两种分析方法对定位的 FER 位点进行相互验证。Chen 等^[91]对 818 个热带玉米自交系进行 FER 抗性研究,挖掘出 45 个 SNP 位点和 15 个单倍型,并确定了 38 个候选基因,通过连锁遗传进行验证,找出 15 个与之一致的位点,结果表明拟轮枝镰孢穗腐病抗性是微效多基因控制的性状。Wu 等^[119]对 FER 抗性进行 GWAS 分析,鉴定出 18 个相关 SNP 位点,与连锁分析相比,在 3 号、4 号、5 号染色体上发现有 5 个共同区间位点,并在其中鉴定出 3 个候选基因。

4.2 禾谷镰孢穗腐病抗性的定位研究

相对于拟轮枝镰孢穗腐病的研究,禾谷镰孢穗腐病(*Gibberella Ear Rot*, GER)的研究相对较少。在 9 篇定位研究中利用 13 个作图群体共定位了 182 个 GER 抗性 QTL^[83,111,116,124-129]。用连锁方法分析,Ali 等^[124]利用构建的 RIL 群体,通过花丝通道注射和籽粒创伤接种两种方式,在 4 个环境下分别定位 11 和 18 个 GER 抗性 QTL,并指出环境对 GER 抗性影响较大。Martin 等^[125-126]利用 4 个不同的 DH 群体定位了 20 个与 GER 抗性相关的 QTL。其中 bin1.11、bin2.04 和 bin9.03 为重要位点。Giomi 等^[111]利用中抗 LP4637 和感病的 L4674 自交系构建的 RIL 群体,同时定位出 FER 和 GER 抗性位点 4 个,分别为 bin2.03、bin3.05、bin3.07 和 bin5.07。

在 GWAS 方法分析方面,Gaikpa 等^[127]对欧洲地方品种构建的 500 个双单倍体群体,进行 GWAS 分析,筛选出 8 个 GER 抗性 QTL,共同解释了 34% 的遗传变异。张叶^[116]通过对 527 份自交系和 1 250 000 个 SNP 位点的关联分析,共筛选到 13 个与拟轮枝镰孢穗腐病抗性显著相关的 SNP 和 95 个与禾谷镰孢穗腐病抗性显著相关的 SNP,关联位点所在基因涉及激酶、生长素合成、植物防御素和转录因子等。德国研究者对来

自 15 个研究的 224 个 FER 抗性和 GER 抗性的 QTL 进行了元分析,得到 40 个相关的 MQTL,其中 MQTL ZmMQTL2.2、ZmMQTL9.2 和 ZmMQTL9.4 具有重要地位^[130]。

综上所述,近 20 年,玉米穗腐病的基因定位从较大的遗传片段到精细定位取得了一定的进展,但存在位点重复性差和位点微效等问题。目前仅有 2 个与穗腐病抗性相关的基因被克隆并进行功能验证^[131]。Ye 等^[132]挖掘的编码生长素调节蛋白基因 *ZmAuxRP1*,病原菌感染时该基因表达量下调,抑制生长素合成,而促进次生防御物质苯丙噁唑酮合成,从而提高玉米对拟轮枝镰孢穗腐病的抗性。Liu 等^[133]发现的 *ZmFER1* 基因,通过对该基因进行编辑,显著提高了玉米对穗腐病的抗性,且没有其他不利的农艺性状出现。可见,抗性基因挖掘有助于抗性育种的进程,但距离应用于育种实践尚需时日。

5 玉米穗腐病育种问题与展望

玉米穗腐病发病广泛,发病机理复杂。对此国内外学者在近二十年对种质鉴定、基因挖掘、转录组学、代谢组学和防治措施等进行了全面的研究。鉴定数百个抗病种质,近年陆续挖掘出数十个多抗材料,并将其组配优良抗病品种^[78],开展了大量 QTL 定位和候选基因挖掘,有部分基因进行了功能验证,为解析抗病机理奠定了基础,从耕作方式、栽培管理和药剂处理等多个角度提出防治穗腐病的新理念^[15]。但还需关注如下问题。

我国疆域辽阔玉米种植广泛,各地气候条件、种植制度、栽培措施都有很大差异,且引起玉米穗腐病的致病菌复杂多变,全面分析各穗腐病致病菌具有较大难度,但在大多数玉米产区,穗腐病的优势致病菌为拟轮枝镰孢和禾谷镰孢,但由于气候条件、品种推广和栽培制度等动态变化,不同区域的优势种也随之变化,因此,需要及时掌握当下地域优势种以选择相适应的抗病品种^[134]。另外,除需关注优势种外,分离频率较高的病原菌也需加强关注。

种质资源是进行育种的物质基础,优良的抗病材料是选育抗病品种的前提。目前单一抗性的种质较多,两种以上的抗性种质资源极其匮乏,挖掘稳定多抗的种质对于开展抗病育种具有重要意义。近些年研究者已从单抗育种向多抗育种转

变,但相关的研究仍然较少,稳定多抗的种质亟待发掘。此外,在筛选抗性材料的同时需关注其他性状,只有综合性状优良的自交系材料,才能有效地用于抗病育种工作中。因此,需加强种质资源的筛选鉴定,积极引进热带、亚热带玉米新种质,改良整合地方品种,创造稳定多抗且综合性状优良的新种质。

抗性基因挖掘对于开展抗病育种具有重要的促进作用。随着分子技术的快速发展,利用连锁分析(LM)和全基因组关联分析(GWAS)已挖掘出大量玉米穗腐病相关位点或基因,研究者也进一步通过转录组测序、通路分析等方法进行了基因功能预测,但能运用到育种中的却很少,这是由于大多数是微效位点受环境影响较大,与玉米穗腐病的遗传机制有关,但更值得反思的是挖掘分析方法。目前的两种主流分析方法,连锁遗传分析基于特定亲本或群体,受遗传背景影响,难以得到稳定位点,相比较而言全基因组关联分析利用自然群体,遗传多样性更加广泛,另外,全基因组关联分析 SNP 覆盖度大,可快速对目标性状进行精准定位,但大多数位点的遗传变异较小不易利用。因此,需要明确抗病基因挖掘与抗病育种的差距,进一步完善分析方法,挖掘出有实际应用价值的抗病基因和优异单倍型,为抗病育种提供支持。

参考文献:

[1] 闫文义,王大庆,王翠玲,等. 21 世纪以来不同主体玉米单产变化比较分析[J]. 黑龙江粮食,2023(11):20-21.

[2] 汤振彬. 玉米穗腐病的发生特点及防治方法[J]. 新农业,2023(15):22-23.

[3] 胡颖雄,刘玉博,王慧,等. 玉米穗腐病抗性遗传与育种研究进展[J]. 玉米科学,2021,29(2):171-178.

[4] 任金平. 玉米穗腐病研究进展[J]. 吉林农业科学,1993,18(3):39-43,60.

[5] 刘怀宇. 北方春玉米穗腐病病原鉴定、发病因素及防治研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2018.

[6] 潘惠康,张兰新. 玉米穗腐病导致产量损失的品种和气候因素分析[J]. 华北农学报,1992,7(4):99-103.

[7] KOVÁCS M, PÓSA R, TUBOLY T, et al. Feed exposure to FB1 can aggravate pneumonic damages in pigs provoked by *P. multocida* [J]. Research in Veterinary Science, 2016, 108: 38-46.

[8] WU Q H, KUČA K, HUMPF H U, et al. Fate of deoxynivalenol and deoxynivalenol-3-glucoside during cereal-based thermal food processing: a review study[J]. Mycotoxin Research, 2017, 33(1): 79-91.

[9] ROGOWSKA A, POMASTOWSKI P, SAGANDYKOVA G, et al. Zearalenone and its metabolites: effect on human health, metabolism and neutralisation methods[J]. Toxicon, 2019, 162: 46-56.

[10] 段灿星,王晓鸣,宋风景,等. 玉米抗穗腐病研究进展[J]. 中国农业科学,2015,48(11):2152-2164.

[11] MILLER J D. Fungi and mycotoxins in grain: implications for stored product research[J]. Journal of Stored Products Research, 1995, 31(1): 1-16.

[12] MIEDANER T, BOLDUAN C, MELCHINGER A E. Aggressiveness and mycotoxin production of eight isolates each of *Fusarium graminearum* and *Fusarium verticillioides* for ear rot on susceptible and resistant early maize inbred lines [J]. European Journal of Plant Pathology, 2010, 127(1): 113-123.

[13] 夏志红,潘惠康,张兰新,等. 玉米穗腐病与蛀穗螟虫发生的关系[J]. 华北农学报,1995,10(1):88-91.

[14] 吴晓彤. 玉米穗腐病抗性评价与鉴定[D]. 哈尔滨:黑龙江大学,2022.

[15] 姚彦坡,朱永官,褚海燕. 防控玉米穗腐病日益紧迫[J]. 农业环境科学学报,2023,42(11):2383-2385.

[16] BLANDINO M, REYNERI A, VANARA F. Effect of plant density on toxigenic fungal infection and mycotoxin contamination of maize kernels[J]. Field Crops Research, 2008, 106(3): 234-241.

[17] BLANDINO M, REYNERI A, VANARA F. Influence of nitrogen fertilization on mycotoxin contamination of maize kernels[J]. Crop Protection, 2008, 27(2): 222-230.

[18] 龚洛,邓佳辉,焦芹,等. 玉米穗腐病防治药剂的室内毒力测定及田间防效[J]. 植物保护,2022,48(6):374-381.

[19] 赫丹. 氯氟醚菌唑对轮枝镰刀菌的抑菌抑毒作用研究[D]. 扬州:扬州大学,2023.

[20] MAGARINI A, PASSERA A, GHIDOLI M, et al. Genetics and environmental factors associated with resistance to *Fusarium graminearum*, the causal agent of *Gibberella* ear rot in maize[J]. Agronomy, 2023, 13(7): 1836.

[21] NAYAKA S C, SHANKAR A C, REDDY M S, et al. Control of *Fusarium verticillioides*, cause of ear rot of maize, by *Pseudomonas fluorescens*[J]. Pest Management Science, 2009, 65(7): 769-775.

[22] GALLETTI S, PARIS R, CIANCHETTA S. Selected isolates of *Trichoderma gamsii* induce different pathways of systemic resistance in maize upon *Fusarium verticillioides* challenge [J]. Microbiological Research, 2020, 233: 126406.

[23] BÁEZ-ASTORGA P A, CÁZARES-ÁLVAREZ J E, CRUZ-MENDÍVIL A, et al. Molecular and biochemical characterisation of antagonistic mechanisms of the biocontrol agent *Bacillus cereus* B25 inhibiting the growth of the phytopathogen *Fusarium verticillioides* P03 during their direct interaction in vitro[J]. Biocontrol Science and Technology, 2022, 32(9): 1074-1094.

- [24] ZANG L S, WANG S, ZHANG F, et al. Biological control with *Trichogramma* in China: history, present status, and perspectives [J]. Annual Review of Entomology, 2021, 66: 463-484.
- [25] 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[J]. 中国农业科学, 2020, 53(2): 288-316.
- [26] Ullstrup A J. An undescribed ear rot of corn caused by *Phylospora zeae* [J]. Phytopathology, 1946, 36(3): 201-212.
- [27] SMALL I M, FLETT B C, MARASAS W F O, et al. Resistance in maize inbred lines to *Fusarium verticillioides* and fumonisin accumulation in South Africa[J]. Plant Disease, 2012, 96(6): 881-888.
- [28] ALIAKBARI F, MIRABOLFAT M, EMAMI M, et al. Natural occurrence of *Fusarium* species in maize kernels at gholestan province in northern Iran[J]. Asian Journal of Plant Sciences, 2007, 6(8): 1276-1281.
- [29] STEPIEŃ, GROMADZKA K, CHEŁKOWSKI J, et al. Diversity and mycotoxin production by *Fusarium temperatum* and *Fusarium subglutinans* as causal agents of pre-harvest *Fusarium* maize ear rot in Poland[J]. Journal of Applied Genetics, 2019, 60(1): 113-121.
- [30] COVARELLI L, STIFANO S, BECCARI G, et al. Characterization of *Fusarium verticillioides* strains isolated from maize in Italy: fumonisin production, pathogenicity and genetic variability[J]. Food Microbiology, 2012, 31(1): 17-24.
- [31] IVIĆ D, ČABRIĆ M, PALAVERŠIĆ B, et al. No correlation between pericarp thickness and fusarium ear rot (*Fusarium verticillioides*) in Croatian maize hybrids and lines[J]. Maydica, 2008, 53: 297-301.
- [32] DESJARDINS A E, MUNKVOLD G P, PLATTNER R D, et al. FUM1: a gene required for fumonisin biosynthesis but not for maize ear rot and ear infection by *Gibberella moniliformis* in field tests[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI, 2002, 15(11): 1157-1164.
- [33] SCHAAFSMA A W, LIMAY-RIOS V, TAMBURIC-ILLINCIC L. Mycotoxins and *Fusarium* species associated with maize ear rot in Ontario, Canada[J]. Cereal Research Communications, 2008, 36: 525-527.
- [34] SCHAAFSMA A W, NICOL R W, REID L M. Evaluating commercial maize hybrids for resistance to gibberella ear rot[J]. European Journal of Plant Pathology, 1997, 103(8): 737-746.
- [35] GÖRTZ A, OERKE E C, STEINER U, et al. Biodiversity of *Fusarium* species causing ear rot of maize in Germany[J]. Cereal Research Communications, 2008, 36(6): 617-622.
- [36] GOERTZ A, ZUEHLKE S, SPITELLER M, et al. *Fusarium* species and mycotoxin profiles on commercial maize hybrids in Germany[J]. European Journal of Plant Pathology, 2010, 128(1): 101-111.
- [37] PFORDT A, RAMOS ROMERO L, SCHIWEK S, et al. Impact of environmental conditions and agronomic practices on the prevalence of *Fusarium* species associated with ear- and stalk rot in maize[J]. Pathogens, 2020, 9(3): 236.
- [38] PAMPHILE J A, AZEVEDO J L. Molecular characterization of endophytic strains of *Fusarium verticillioides* (*Fusarium moniliforme*) from maize (*Zea mays* L.) [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2002, 18(5): 391-396.
- [39] STUMPF R, dos SANTOS J, GOMES L B, et al. *Fusarium* species and fumonisins associated with maize kernels produced in Rio Grande do Sul State for the 2008/09 and 2009/10 growing seasons[J]. Brazilian Journal of Microbiology: [Publication of the Brazilian Society for Microbiology], 2013, 44(1): 89-95.
- [40] SAMPIETRO D A, DÍAZ C G, GONZALEZ V, et al. Species diversity and toxigenic potential of *Fusarium graminearum* complex isolates from maize fields in northwest Argentina [J]. International Journal of Food Microbiology, 2011, 145(1): 359-364.
- [41] DESJARDINS A E, PROCTOR R H. Genetic diversity and trichothecene chemotypes of the *Fusarium graminearum* clade isolated from maize in Nepal and identification of a putative new lineage[J]. Fungal Biology, 2011, 115(1): 38-48.
- [42] 潘惠康, 张兰新. 玉米对穗粒腐病菌的抗病性[J]. 华北农学报, 1987, 2(3): 86-89.
- [43] SEIFERT K A, AOKI T, BAAYEN R P, et al. The Name *Fusarium moniliforme* should no longer be used[J]. Mycological Research, 2003, 107(6): 643-644.
- [44] 李晓鸯, 马周杰, 盖晓彤, 等. 东北地区玉米穗腐镰孢菌种类鉴定及拟轮枝镰孢菌遗传多样性[J]. 沈阳农业大学学报, 2018, 49(2): 136-142.
- [45] 孙华, 张海剑, 马红霞, 等. 春玉米区穗腐病原菌组成、分布及禾谷镰孢复合种的鉴定[J]. 植物病理学报, 2018, 48(1): 8-15.
- [46] 张婷, 孙晓东, 吕国忠. 我国东北地区玉米穗腐镰孢菌的种类及其分离频率[J]. 菌物研究, 2011, 9(1): 9-14, 36.
- [47] 王宝宝, 毕四刚, 肖明纲, 等. 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[J]. 草业学报, 2020, 29(1): 163-174.
- [48] 刘振库, 贾娇, 苏前富, 等. 齐齐哈尔玉米穗腐病原菌的鉴定和致病性测定[J]. 吉林农业科学, 2014, 39(6): 28-30.
- [49] 郭聪聪, 朱维芳, 付萌, 等. 甘肃省玉米籽粒中镰孢菌分离频率及伏马毒素含量监测[J]. 植物保护学报, 2015, 42(6): 942-948.
- [50] 郭成, 魏宏玉, 郭满库, 等. 甘肃玉米穗腐病样品中轮枝镰孢菌的分离鉴定及生物学特性[J]. 植物病理学报, 2014, 44(1): 17-25.
- [51] 郭满库, 王晓鸣, 何苏琴, 等. 2009 年甘肃省玉米穗腐病、茎基腐病的发生危害[J]. 植物保护, 2011, 37(4): 134-137.
- [52] 许佳宁. 辽吉地区玉米穗腐病原鉴定及防治基础研究

- [D]. 沈阳:沈阳农业大学,2018.
- [53] 肖淑芹,许佳宁,闫丽斌,等. 辽宁省玉米镰孢穗腐病病原菌的鉴定与分布[J]. 植物保护学报,2017,44(5):803-808.
- [54] 李洪连,张新,袁红霞,等. 玉米杂交种穗粒腐病原菌鉴定[J]. 植物保护学报,1999,26(4):305-308.
- [55] 丁梦军,杨扬,孙华,等. 山东省玉米穗腐病病原菌的分离鉴定及优势种的系统发育分析[J]. 华北农学报,2019,34(5):216-223.
- [56] 席靖豪,赵清爽,林焕洁,等. 河南省及周边地区玉米穗腐病病原菌的分离及鉴定[J]. 河南科学,2018,36(5):688-692.
- [57] 孙华,张海剑,郭宁,等. 黄淮海夏玉米主产区穗腐病病原菌的分离鉴定[J]. 植物保护学报,2017,44(5):796-802.
- [58] 孙华,郭宁,丁梦军,等. 聊城市仓储玉米籽粒霉烂病原菌的分离与鉴定[J]. 植物保护,2019,45(3):179-182,195.
- [59] 卢维宏,黄思良,陶爱丽,等. 玉米穗腐病样品中层出镰刀菌的分离与鉴定[J]. 植物保护学报,2011,38(3):233-239.
- [60] 黄思良,卢维宏,陶爱丽,等. 南阳市玉米穗腐病致病镰刀菌种群结构分析[J]. 南阳师范学院学报,2012,11(3):54-57.
- [61] 李新风,王建国,张作刚,等. 山西省玉米穗腐病病原镰孢菌的分离与鉴定[J]. 山西农业大学学报(自然科学版),2012,32(3):218-223.
- [62] 孙华,丁梦军,张家齐,等. 河北省玉米穗腐病病原菌鉴定及潜在产伏马毒素镰孢菌系统发育分析[J]. 植物病理学报,2019,49(2):151-159.
- [63] 马秉元,龙书生,李亚玲,等. 玉米穗粒腐病的病原菌鉴定及致病性测试[J]. 植物保护学报,1998,25(4):300-304.
- [64] 魏琪,廖露露,陈莉,等. 安徽省玉米穗腐病主要致病镰孢菌的分离与鉴定[J]. 植物保护,2019,45(5):221-225.
- [65] 许大风,张海珊,李廷春,等. 安徽凤阳玉米穗腐病病原菌的分离鉴定[J]. 安徽农业科学,2017,45(25):145-148,150.
- [66] 靳林朋,林金元,王慧,等. 上海地区鲜食玉米穗腐病致病镰孢菌的分离与鉴定[J]. 玉米科学,2022,30(3):162-168.
- [67] 周丹妮,王晓鸣,李丹丹,等. 重庆及周边地区玉米穗腐病致病镰孢菌的分离与鉴定[J]. 植物保护学报,2016,43(5):782-788.
- [68] 吴畏,田宇昂,白宇汐,等. 云南玉米穗腐病致病菌鉴定与共生群落分析[J]. 中国测试,2022,48(2):56-65.
- [69] 孙华,郭宁,石洁,等. 海南玉米穗腐病病原菌分离鉴定及优势种的遗传多样性分析[J]. 植物病理学报,2017,47(5):577-583.
- [70] 杜青,唐照磊,李石初,等. 广西玉米穗腐病致病镰孢种群构成与毒素化学型分析[J]. 中国农业科学,2019,52(11):1895-1907.
- [71] 陈晓娟,文成敬. 四川省玉米穗腐病研究初报[J]. 西南农业大学学报,2002,24(1):21-23,25.
- [72] 谢敏. 四川玉米穗腐病病原菌、影响因子及四川主栽品种对串珠镰刀菌的抗病性研究[D]. 雅安:四川农业大学,2011.
- [73] 张小飞,邹成佳,崔丽娜,等. 西南地区玉米穗腐病病原分离鉴定及接种方法研究[J]. 西南农业学报,2012,25(6):2078-2082.
- [74] 秦子惠,任旭,江凯,等. 我国玉米穗腐病致病镰孢种群及禾谷镰孢复合种的鉴定[J]. 植物保护学报,2014,41(5):589-596.
- [75] 任旭. 我国玉米穗腐病主要致病镰孢菌多样性研究[D]. 北京:中国农业科学院,2011.
- [76] 马秉元,李亚玲,龙书生,等. 玉米穗粒腐病接种技术及品种抗病性鉴定[J]. 植物保护学报,1999,26(2):121-124.
- [77] CLEMENTS M J, KLEINSCHMIDT C E, MARAGOS C M, et al. Evaluation of inoculation techniques for *Fusarium* ear rot and fumonisin contamination of corn[J]. Plant Disease, 2003, 87(2): 147-153.
- [78] 段灿星,崔丽娜,夏玉生,等. 玉米种质资源对拟轮枝镰孢与禾谷镰孢穗腐病的抗性精准鉴定与分析[J]. 作物学报,2022,48(9):2155-2167.
- [79] SEPTIANI P, LANUBILE A, STAGNATI L, et al. Unravelling the genetic basis of *Fusarium* seedling rot resistance in the MAGIC maize population: novel targets for breeding[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 5665.
- [80] ENERSON P M, HUNTER R B. A technique for screening maize (*Zea mays* L.) for resistance to ear mold incited by *Gibberella zeae* (Schw.) petch[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1980, 60(4): 1123-1128.
- [81] 李亚玲,马秉元,李多川,等. 玉米穗粒腐病接种技术及品种抗病性鉴定研究[J]. 西北农业大学学报,1994,22(1):124-127.
- [82] 王晓鸣,戴法超,廖琴. 玉米病虫害田间手册[M]. 2002.
- [83] 王梓钰,李世界,闻亮,等. 玉米禾谷镰孢穗腐病抗性的QTL定位[J]. 玉米科学,2022,30(4):31-39,47.
- [84] 尹泽超,王晓芳,龙艳,等. 玉米穗腐病抗性鉴定、遗传分析与分子机制[J]. 中国生物工程杂志,2021,41(12):103-115.
- [85] 陈威,吴建宇,袁虹霞. 玉米穗粒腐病抗病资源鉴定[J]. 玉米科学,2002,10(4):59-60,101.
- [86] CLEMENTS M J, WHITE D G. Identifying sources of resistance to aflatoxin and fumonisin contamination in corn grain[J]. Journal of Toxicology: Toxin Reviews, 2004, 23(2/3): 381-396.
- [87] 王丽娟,徐秀德,刘志恒,等. 玉米抗镰刀菌穗腐病接种方法及抗病资源筛选研究[J]. 植物遗传资源学报,2007,8(2):145-148.
- [88] 段灿星,朱振东,武小菲,等. 玉米种质资源对六种重要病虫害的抗性鉴定与评价[J]. 植物遗传资源学报,2012,13(2):169-174.
- [89] BALCONI C, BERARDO N, LOCATELLI S, et al. Evaluation of ear rot (*Fusarium verticillioides*) resistance and fumonisin accumulation in Italian maize inbred lines[J]. Phytopathologia Mediterranea, 2014, 53: 14-26.
- [90] 段灿星,王晓鸣,武小菲,等. 玉米种质和新品种对腐霉茎腐病和镰孢穗腐病的抗性分析[J]. 植物遗传资源学报,2015,16(5):947-954.

- [91] CHEN J F, SHRESTHA R, DING J Q, et al. Genome-wide association study and QTL mapping reveal genomic loci associated with *Fusarium* ear rot resistance in tropical maize germplasm[J]. G3 Genes|Genomes|Genetics, 2016, 6(12): 3803-3815.
- [92] YAO L S, LI Y M, MA C Y, et al. Combined genome-wide association study and transcriptome analysis reveal candidate genes for resistance to *Fusarium* ear rot in maize[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(10): 1535-1551.
- [93] REID L M. Resistance of maize hybrids and inbreds following silk inoculation with three isolates of *Fusarium graminearum* [J]. Plant Disease, 1993, 77(12): 1248.
- [94] 赵清爽, 玉米镰刀菌穗腐病接种方法及品种抗性鉴定研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2018.
- [95] 苏爱国, 王帅帅, 段赛茹, 等. 玉米抗禾谷镰孢菌穗粒腐病种质资源鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2021, 22(4): 971-978.
- [96] 杨俊伟, 王建军, 赵变平, 等. 玉米新品种抗禾谷镰孢菌穗腐病鉴定与评价[J]. 河北农业科学, 2020, 24(4): 47-49.
- [97] 徐婧, 姜钰, 秦培文, 等. 外引玉米种质对两种穗腐病原镰孢菌抗性鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(1): 20-25.
- [98] 王俊强, 何长安, 石运强, 等. 40 份骨干玉米自交系对镰孢穗腐病的抗性评价[J]. 玉米科学, 2020, 28(6): 176-181, 186.
- [99] 夏玉生, 郭成, 温胜慧, 等. 玉米种质抗拟轮枝镰孢与禾谷镰孢穗腐病鉴定及抗性多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1): 61-71.
- [100] 陈晓旭, 赵睿杰, 王应玲, 等. 对改良玉米自交系多种穗腐病的抗性鉴定与评价[J]. 农业科技通讯, 2023(11): 89-91, 119.
- [101] 李辉, 荀晓松, 张小微, 等. 西南地区玉米抗穗腐病品种筛选与综合评价[J]. 湖北农业科学, 2023, 62(7): 7-11, 18.
- [102] WALKER R D, WHITE D G. Inheritance of resistance to *Aspergillus* ear rot and aflatoxin production of corn from CI2[J]. Plant Disease, 2001, 85(3): 322-327.
- [103] PÉREZ-BRITO, JEFFERS, GONZÁLEZ-DE-LEÓN, et al. La mazorca (*Fusarium moniliforme*) en maíz de valles Altos, méxico qtl mapping of *Fusarium moniliforme* ear rot resistance in highland maize, méxico[J]. Agrociencia, 2001, 35(2): 181-196.
- [104] ROBERTSON-HOYT L A, JINES M P, BALINT-KURTI P J, et al. QTL mapping for *Fusarium* ear rot and fumonisins contamination resistance in two maize populations[J]. Crop Science, 2006, 46(4): 1734-1743.
- [105] 张帆, 万雪琴, 潘光堂. 玉米抗穗粒腐病 QTL 定位[J]. 作物学报, 2007, 33(3): 491-496.
- [106] DING J Q, WANG X M, CHANDER S, et al. QTL mapping of resistance to *Fusarium* ear rot using a RIL population in maize[J]. Molecular Breeding, 2008, 22(3): 395-403.
- [107] LI Z M, DING J Q, WANG R X, et al. A new QTL for resistance to *Fusarium* ear rot in maize[J]. Journal of Applied Genetics, 2011, 52(4): 403-406.
- [108] CHEN J F, DING J Q, LI H M, et al. Detection and verification of quantitative trait loci for resistance to *Fusarium* ear rot in maize[J]. Molecular Breeding, 2012, 30(4): 1649-1656.
- [109] ZILA C T, SAMAYOA L F, SANTIAGO R, et al. A genome-wide association study reveals genes associated with *Fusarium* ear rot resistance in a maize core diversity panel[J]. G3 Genes|Genomes|Genetics, 2013, 3(11): 2095-2104.
- [110] ZILA C T, OGUT F, ROMAY M C, et al. Genome-wide association study of *Fusarium* ear rot disease in the U. S. A. maize inbred line collection[J]. BMC Plant Biology, 2014, 14: 372.
- [111] GIOMI G M, KREFF E D, IGLESIAS J, et al. Quantitative trait loci for *Fusarium* and *Gibberella* ear rot resistance in Argentinian maize germplasm[J]. Euphytica, 2016, 211(3): 287-294.
- [112] MASCHIETTO V, COLOMBI C, PIRONA R, et al. QTL mapping and candidate genes for resistance to *Fusarium* ear rot and fumonisins contamination in maize[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 20.
- [113] COAN M M D, SENHORINHO H J C, PINTO R J B, et al. Genome-wide association study of resistance to ear rot by *Fusarium verticillioides* in a tropical field maize and popcorn core collection[J]. Crop Science, 2018, 58(2): 564-578.
- [114] SEPTIANI P, LANUBILE A, STAGNATI L, et al. Unravelling the genetic basis of *Fusarium* seedling rot resistance in the MAGIC maize population: novel targets for breeding[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 5665.
- [115] STAGNATI L, LANUBILE A, SAMAYOA L F, et al. A genome wide association study reveals markers and genes associated with resistance to *Fusarium verticillioides* infection of seedlings in a maize diversity panel[J]. G3 Genes|Genomes|Genetics, 2019, 9(2): 571-579.
- [116] 张叶. 玉米穗腐病抗性基因的挖掘[D]. 长春: 东北师范大学, 2019.
- [117] BUTRÓN A, SANTIAGO R, CAO A, et al. QTLs for resistance to *Fusarium* ear rot in a multiparent advanced generation intercross (MAGIC) maize population[J]. Plant Disease, 2019, 103(5): 897-904.
- [118] GUO Z F, ZOU C, LIU X G, et al. Complex genetic system involved in *Fusarium* ear rot resistance in maize as revealed by GWAS, bulked sample analysis, and genomic prediction[J]. Plant Disease, 2020, 104(6): 1725-1735.
- [119] WU Y B, ZHOU Z J, DONG C P, et al. Linkage mapping and genome-wide association study reveals conservative QTL and candidate genes for *Fusarium* rot resistance in maize[J]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 357.
- [120] LIU Y B, HUG H, ZHANG A, et al. Genome-wide association study and genomic prediction of *Fusarium* ear rot resistance in tropical maize germplasm[J]. The Crop Journal, 2021, 9(2): 325-341.
- [121] WEN J, SHEN Y Q, XING Y X, et al. QTL mapping of

Fusarium ear rot resistance in maize[J]. Plant Disease, 2021, 105(3): 558-565.

[122] XIA Y S, WANG B B, ZHU L H, et al. Identification of a *Fusarium* ear rot resistance gene in maize by QTL mapping and RNA sequencing[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 954546.

[123] AYESIGA S B, RUBAIHAYO P, OLOKA B M, et al. Genome-wide association study and pathway analysis to decipher loci associated with *Fusarium* ear rot resistance in tropical maize germplasm[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2023:1-14.

[124] ALI M L, TAYLOR J H, JIE L, et al. Molecular mapping of QTLs for resistance to *Gibberella* ear rot, in corn, caused by *Fusarium graminearum* [J]. Genome, 2005, 48(3): 521-533.

[125] MARTIN M, MIEDANER T, DHILLON B S, et al. Colocalization of QTL for *Gibberella* ear rot resistance and low mycotoxin contamination in early European maize[J]. Crop Science, 2011, 51(5): 1935-1945.

[126] MARTIN M, MIEDANER T, SCHWEGLER D D, et al. Comparative quantitative trait loci mapping for *Gibberella* ear rot resistance and reduced deoxynivalenol contamination across connected maize populations[J]. Crop Science, 2012, 52(1): 32-43.

[127] GAIKPA D S, KESSEL B, PRESTERL T, et al. Exploiting genetic diversity in two European maize landraces for improving *Gibberella* ear rot resistance using genomic tools[J]. TAG. Theoretical and Applied Genetics. Theoretische Und Angewandte Genetik, 2021, 134(3): 793-805.

[128] ZHOU G F, LI S F, MA L, et al. Mapping and validation of a stable quantitative trait locus conferring maize resistance to *Gibberella* ear rot[J]. Plant Disease, 2021, 105(7): 1984-1991.

[129] GALIANO-CARNEIRO A L, KESSEL B, PRESTERL T, et al. Multi-parent QTL mapping reveals stable QTL conferring resistance to *Gibberella* ear rot in maize[J]. Euphytica, 2020, 217(1): 2.

[130] AKOHOUE F, MIEDANER T. Meta-analysis and co-expression analysis revealed stable QTL and candidate genes conferring resistances to *Fusarium* and *Gibberella* ear rots while reducing mycotoxin contamination in maize[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1050891.

[131] 常立国. 基于连锁和关联分析解析玉米穗腐病抗性的遗传基础[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2023.

[132] YE J R, ZHONG T, ZHANG D F, et al. The auxin-regulated protein ZmAux₁ RP1 coordinates the balance between root growth and stalk rot disease resistance in maize[J]. Molecular Plant, 2019, 12(3): 360-373.

[133] LIU C L, KONG M, ZHU J J, et al. Engineering null mutants in ZmFER1 confers resistance to ear rot caused by *Fusarium verticillioides* in maize[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(11): 2045-2047.

[134] 杨校文, 常立国, 杨琴. 玉米穗腐病真菌毒素污染抗性遗传研究进展[J]. 玉米科学, 2023, 31(1): 161-169.

Research Progress on Identification of Maize Resistance to Ear Rot and Mapping of Resistance Loci

HOU Meng, WANG Wei, ZHAO Wei, CHEN Yu

(Maize Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

Abstract: Maize, China's primary grain crop, is susceptible to a range of diseases, with ear rot being a prevalent issue that can result in diminished yields and deteriorated quality. The disease is caused by a diverse array of pathogens, and its pathogenic mechanisms are intricate. From an economic, safety, and efficacy standpoint, disease-resistant breeding stands out as the optimal strategy. Consequently, summarizing the identification and evaluation of maize germplasm for ear rot resistance and the discovery of disease-resistant loci can expedite the advancement of disease-resistant breeding efforts. This article examined the detrimental effects and preventative measures of maize ear rot, the leading pathogens of ear rot both within China and internationally, the prevalent pathogens in different regions of China, and the maize varieties that have been identified as resistant to ear rot. It also discussed the disease-resistant loci that have been pinpointed through linkage analysis and genome-wide association analysis methods. Lastly, it provided insights into the breeding of maize for ear rot resistance, aiming to offer a guide for future research on this topic.

Keywords: maize; ear rot; resistant identification; resistant mapping