



苏玉杰,刘平丽,高珂珂,等.玉米穗腐病研究进展[J].黑龙江农业科学,2024(9):103-113.

玉米穗腐病研究进展

苏玉杰¹,刘平丽²,高珂珂³,宋军锋¹,杨美丽¹,鹿红卫¹,秦贵文¹,张晓春¹

(1. 鹤壁市农业科学院,河南 鹤壁 458030; 2. 鹤壁市乡村振兴局,河南 鹤壁 458030; 3. 中央储备粮驻马店直属库有限公司,河南 驻马店 463000)

摘要:玉米穗腐病不仅会使玉米减产,而且会降低玉米籽粒品质,给玉米生产带来重大影响。为了加深对玉米穗腐病的了解,本文从病原菌种类、侵染途径、发病症状、主要真菌毒素及危害、抗源鉴定和抗病遗传机制解析等方面进行了总结,同时简单介绍了基因编辑技术在抗性育种上的应用,并对玉米穗腐病的抗病育种进行展望,为玉米穗腐病抗病种质资源的创制及抗病新品种的培育提供理论参考。

关键词:玉米穗腐病;病原菌种类;基因编辑技术

在我国粮食作物中,玉米种植面积及产量均居首位,其中的大部分用于饲料生产。近年来,随着我国经济和社会的不断发展,人民收入和生活水平得到了极大的提高,饮食从“吃得饱”“吃得好”,正逐步向“吃得对”转变,人民健康理念正在不断升级,这种饮食结构的变化推动着肉禽蛋奶等消费需求增长,也驱动着农业、畜牧业和食品加工业的快速发展,而玉米是转化肉禽蛋奶的饲料中的主要原料。因此,不断提高玉米产量对我国的粮食安全和经济发展都有重要影响。

玉米穗腐病是中国乃至全世界玉米种植区的主要病害之一,由真菌感染形成,在收获期间发病严重的可以导致整个玉米果穗松软腐烂,致使玉米的产量和品质大幅度下降,同时病原菌分泌的次生代谢物如脱氧雪腐镰刀菌烯醇(Deoxynalenol, DON)和伏马毒素(Fumonisin, FUM)等毒素对人畜健康产生极大危害^[1]。玉米穗腐病在一般田块发病率为5%~10%,严重的年份可达40%~50%,对于高感品种其发病率可高达50%以上^[2]。因此,控制玉米穗腐病的发生和危害具有重要意义。玉米穗腐病常在玉米生育后期发生,田间防治难度大,种植抗病品种是从根源上防治这一病害的关键。因此,了解玉米穗腐病的病原菌种类、传播途径、症状、抗源和抗病遗传机制,可为玉米抗病材料创制奠定基础。

1 玉米穗腐病病原菌研究

玉米穗腐病是由多种病原菌侵染引起的病害,明确其病原菌的种类、优势种群及发生条件是

进行防治和选育抗性品种的基础。在国外,美国的 Ullstrup 等^[3]在1946年首次发现 *Botryosphaeria zeae* 是玉米灰色穗腐病的病原菌。Bezuidenhout 等^[4]在1978年研究发现 *Botryosphaeria zeae* 病原菌为南非玉米灰色穗腐病的病原菌。Kumar 等^[5]在1982年也发现了 *Trichoderma viride* 是引起玉米灰色穗腐病的病原菌。随后,陆续发现了引起玉米穗腐病病原菌有 *Fusarium verticillioides*、*Fusarium graminearum*、*Diplodia macrospora*、*Cladosporium herbarum*、*Botryodiplodia theobromae* 等^[6-11]。研究表明,禾谷镰孢菌(*Fusarium graminearum*)和赤霉菌(*Gibberella fujikuroi*)为国外穗腐病的优势病原菌^[12]。

在国内,研究人员也对玉米穗腐病病原菌进行了研究,潘惠康等^[13]在天津市植保所试验地对玉米穗腐病进行了研究,结果发现串珠镰刀菌(*Fusarium moniliforme*)为致病菌,又称拟轮枝镰孢菌(*Fusarium verticillioides*)^[14]。在我国东北春播玉米主产区,肖淑芹等^[15]从辽宁省13个市县的84份穗腐病样本中鉴定出拟轮枝镰孢菌为优势病原菌,分离频率为79.77%。王宝宝等^[16]从黑龙江省21个市县的穗腐病样本中鉴定出禾谷镰孢菌和拟轮枝镰孢菌为优势病原菌。纪武鹏等^[17]研究表明禾谷镰孢菌是黑龙江地区玉米的主要致病菌,其次是拟轮枝镰孢菌和木霉菌。柴海燕等^[18]对采自吉林省36个市(县)的149份玉米穗腐病样品进行分离鉴定,结果表明禾谷镰孢复合种分离频率最高,为52.36%,是玉米穗腐病的优势致

收稿日期:2024-02-18

基金项目:河南省科技攻关项目(222102110475,2022010202)。

第一作者:苏玉杰(1978—),男,硕士,副研究员,从事玉米遗传育种研究。E-mail:syj978@126.com。

通信作者:张晓春(1980—),女,学士,副研究员,从事玉米育种与示范推广工作。E-mail:zxc7169@126.com。

病镰孢菌。

在我国黄淮海夏播玉米主产区,孙华等^[19]对黄淮海夏播玉米区(河南、河北和山东 3 省)的 155 份玉米穗腐病样品进行分离鉴定,结果表明拟轮枝镰孢菌的分离频率为 49.7%,禾谷镰孢菌的分离频率为 28.4%,青霉菌分离频率为 14.2%。孙华等^[20]研究表明拟轮枝镰孢菌为河北省夏玉米区的优势致病菌,分离频率为 63.49%。丁梦军等^[21]研究表明拟轮枝镰孢菌为山东省的优势致病菌,分离频率为 67.39%。魏琪等^[22]对安徽省 6 个玉米主产区的玉米穗腐病样品进行了分离鉴定,结果表明拟轮枝镰孢菌分离频率高达 59.13%,属于安徽省的优势致病镰孢菌。

在我国西北玉米生产区,马秉元等^[23]对陕西省 25 个县、62 个乡镇采集的 570 份玉米穗腐病样品进行了病原菌的分离和鉴定,结果表明串珠镰刀菌分离频率为 42.58%,是陕西省玉米穗腐病的主要病原菌。郭聪聪等^[24]对甘肃省 5 个地区的 225 份玉米籽粒样品进行了镰孢菌的分离和鉴定,结果表明拟轮枝镰孢菌分离频率最高,属甘肃省的优势病原菌。

在我国西南玉米生产区,张小飞等^[25]对西南地区 16 个市(县)玉米产区采集的 190 份玉米穗腐病标样进行了分离鉴定,结果表明拟轮枝镰孢菌的分离频率最高。周丹妮等^[26]对重庆及周边地区的 32 个区县 98 个乡镇采集的玉米穗腐病样品进行了分离鉴定,结果表明拟轮枝镰孢菌的分离频率最高,为 38.7%。

在我国南方玉米生产区,孙华等^[27]对海南省玉米种植集中区的 83 份玉米穗腐病样本进行了病原菌的分离和鉴定,结果表明拟轮枝镰孢菌为优势病原菌。吴畏等^[28]对从云南采集的病原样本进行分离纯化,结果表明拟轮枝镰孢菌为优势病原菌。

综上所述,拟轮枝镰孢菌、禾谷镰孢菌是引起我国玉米穗腐病的主要优势病原菌,木霉菌和青霉菌引起的穗腐病也在部分地区逐渐增加,对玉米穗腐病病原菌的研究有利于摸清我国各个地区玉米穗腐病的发生规律,从而更好地指导穗腐病的防治,为穗腐病抗病育种提供参考。

2 玉米穗腐病的病害循环及症状危害

玉米穗腐病病原菌主要在玉米种子、病残体上越冬,为初侵染源^[29]。不同的病原菌,其传播途径存在一定的差异,拟轮枝镰孢菌主要通过雨

水、花丝和虫蛀的方式传播;而禾谷镰孢菌主要通过花丝和虫蛀方式进行传播。另外,病原菌也可以从玉米根部侵入,通过茎秆传到玉米果穗^[30]。

玉米穗腐病自幼苗期至成熟收获期都可能发生^[31],但是,从吐丝到吐丝后的 21 d 内为发病的高峰期^[32]。在生产上,玉米穗腐病主要对果穗造成危害,通常从果穗的顶部开始发病,导致发病籽粒灰暗、皱缩、不饱满、穗轴松软腐烂,严重影响玉米机械化收获,进而导致产量和品质降低^[33]。不同病原菌引起的症状也存在一定程度的差异。由拟轮枝镰孢菌引起的穗腐病主要特征为籽粒上被覆白色菌丝层^[34];同时拟轮枝镰孢菌产生的伏马毒素(FUM)对人类和动物危害极大,如人类的食管癌、猪肺水肿和马脑白质软化症等都与该毒素密切相关^[35]。由禾谷镰孢菌引起的穗腐病主要表现为籽粒表面被粉红色或灰白色菌丝体覆盖,严重时果穗与苞叶粘结在一起^[36];同时禾谷镰孢菌产生的 DON 对猪的影响比较大,导致猪的食量降低,另外, DON 也能引起人的头痛、头晕等症状^[37]。

3 玉米穗腐病抗病资源鉴定

选育好的抗病品种,必须要有好的抗性种质资源,近些年来国内研究者对玉米穗腐病进行了抗源筛选鉴定等工作。陈威等^[38]对 90 份玉米材料进行了人工接种抗性鉴定,筛选到高抗材料 15 份,中抗的 27 份。文成敬等^[39]从 10 份玉米材料中筛选到 5 份中抗串珠镰刀菌和禾谷镰孢菌的材料。王丽娟等^[40]从 178 份玉米自交系中筛选到 1 份高抗串珠镰刀菌的自交系 1 份,抗病的 34 份,同时从 15 份杂交种中筛选到 12 份抗病杂交种。段灿星等^[41]对 836 份玉米种质进行了玉米穗腐病抗性鉴定,筛选到 5 份高抗种质。李爱军等^[42]对 54 份材料进行了人工接种鉴定,筛选到 3 份高抗材料。郭成等^[43]从 248 份材料中筛选到 10 份高抗材料、26 份抗病材料和 122 份中抗材料;从 176 份农家种中筛选到 7 份抗病材料和 146 份中抗材料,从 98 份杂交种中筛选到 68 份高抗、22 份抗病和 7 份中抗材料。渠清等^[44]对 16 份玉米材料进行了人工接种鉴定,鉴定到 3 份中抗的材料。徐婧等^[45]从 177 份外引种质中筛选到高抗拟轮枝镰孢菌的材料 2 份、抗病的材料 38 份和中抗的材料 75 份,对拟轮枝镰孢菌表现抗病的材料 12 份、中抗的材料 66 份,其中兼抗两种穗腐病原镰孢菌的种质资源有 12 份。张叶^[46]对 44 份

来源不同的玉米自交系人工接种拟轮枝镰孢菌和禾谷镰孢菌,筛选到高抗两种病原菌的材料 5 份。王昭等^[47]从 164 份国内外玉米骨干自交系中筛选到 8 份籽粒与穗轴均抗穗腐病的自交系。吴晓彤^[48]从 980 份材料中筛选到高抗的材料 283 份、抗病的材料 311 份和中抗的材料 240 份。高佳琪^[49]对 241 份自交系人工接种拟轮枝镰孢菌和禾谷镰孢菌,结果筛选到兼抗两种病原菌的材料 1 份。靳林朋^[50]对 387 份不同来源的鲜食玉米自交系人工接种拟轮枝镰孢菌,筛选到部分对拟轮枝镰孢菌表现高抗的鲜食甜、糯玉米自交系种质。段灿星等^[51]对 690 份材料人工接种两种优势病原菌,鉴定到 3 份材料在两个环境中均对两种病原菌表现出稳定抗性。叶靛等^[52]对 241 份玉米自

交系进行了人工接种拟轮枝镰孢菌,鉴定到 4 份抗拟轮枝镰孢穗腐病的玉米自交系。

在国外, Pascale 等^[53]从 29 个品种中筛选到 1 份抗拟轮枝镰孢菌最强的材料。Chen 等^[54]对 940 份自交系进行人工接种鉴定,结果筛选到高抗拟轮枝镰孢菌的材料 63 份。Balconi 等^[55]筛选到 5 份高抗拟轮枝镰孢菌的材料。2017 年 Pereira 等^[56]在巴西对 30 份玉米自交系开展研究,结果筛选到 4 份抗拟轮枝镰孢菌比较好的材料。综上所述,国内外研究人员筛选和鉴定出了一部分抗性种质资源(表 1),这些抗性种质资源的筛选与鉴定为定位抗病基因和选育抗玉米穗腐病新品种奠定了良好的基础。

表 1 国内外鉴定出的玉米穗腐病病原菌及抗源

抗源	病原菌	参考文献
KB25、S22、鲁原 92、488、BT-1、P138 等 15 份材料	串珠镰刀菌	陈威等 ^[38]
R09、18 等 5 份材料	串珠镰刀菌和禾谷镰孢菌	文成敬等 ^[39]
X178、自 330、丹 599、吉 853、4379 等 34 份材料	串珠镰刀菌	王丽娟等 ^[40]
2 份农家种、502、SW-19 等 5 份材料	拟轮枝镰孢菌	段灿星等 ^[41]
2010Q17、273 等 3 份材料	串珠镰刀菌	李爱军等 ^[42]
赤 538、赤 549、赤 551、147 等 10 份材料	田间自然感病	郭成等 ^[43]
吉 853 和 OH43	拟轮枝镰孢菌	渠清等 ^[44]
De833、De836、McNair11 等 12 份材料	拟轮枝镰孢菌和串珠镰刀菌	徐婧等 ^[45]
法 A、承 351 等 4 份材料	拟轮枝镰孢菌和禾谷镰孢菌	张叶 ^[46]
BT-1、CML173、CML193、CML182 等 8 份材料	拟轮枝镰孢菌	王昭等 ^[47]
HMZ5、HMZ7、HMZ10、HMZ13、HMZ14 等 283 份材料	禾谷镰孢菌	吴晓彤 ^[48]
SNP245 共 1 份材料	拟轮枝镰孢菌和禾谷镰孢菌	高佳琪 ^[49]
Hw53、Hw71、Hw175 等	拟轮枝镰孢菌	靳林朋 ^[50]
H446、吉资 1055 和铁 97085	拟轮枝镰孢菌和禾谷镰孢菌	段灿星等 ^[51]
CML326 等 4 份材料	拟轮枝镰孢菌	叶靛 ^[52]
Mona 共 1 份材料	拟轮枝镰孢菌	Pascale 等 ^[53]
DTMA-205、GCP-1-98、Pathology-69 等 63 份热带材料	拟轮枝镰孢菌	Chen 等 ^[54]
Lo309、L404、L404 等 5 份材料	拟轮枝镰孢菌	Balconi 等 ^[55]
22、37、58 和 91 共 4 份材料	拟轮枝镰孢菌	Pereira 等 ^[56]

4 玉米穗腐病抗性 QTL 定位

4.1 利用连锁分析进行穗腐病抗性 QTL 定位

玉米穗腐病抗性为数量性状,采用分子标记技术与连锁作图是进行玉米穗腐病抗性 QTL 定位和解析玉米穗腐病抗性遗传机制的有效方法之一。国内外研究人员利用 F₂ 群体进行连锁分析,定位了许多抗玉米穗腐病的 QTL 位点。Pérez-Brito 等^[57]从两个不同的 F₂ 家系中分别检测到 9 个和 7 个抗病 QTL,同时在两个群体中检测到 3 个共有的抗病 QTL,可解释 4%~10% 的表型变异。张帆等^[58]对 230 个 F₂ 群体植株进行

了拟轮枝镰孢穗腐病(Fusarium Ear Rot, FER)的抗性调查研究在 2 个不同的环境条件下定位到了 3 个抗病 QTL,它们分别位于 1 号、6 号和 7 号染色体上,单个 QTL 的贡献率在 8.9%~17.2% 之间。Chen 等^[59]对含有 210 个家系的 F_{2,3} 群体进行了抗 FER 定位研究,在两个环境条件下共定位到 3 个抗病 QTL,它们分别位于 4 号、5 号和 10 号染色体上,其中,位于 4 号染色体(bin4. 05/06)上的 QTL 对穗腐病抗性最强,可解释 17.95% 的表型变异。Chen 等^[54]利用 3 个抗病亲本(CML492、CML496 和 CML496)分别与同一个感病亲本

(LPSMT)杂交,组建了3个 $F_{2:3}$ 家系的定位群体,第一个群体检测到6个与FER抗性相关的QTL,分别位于1号、3号、4号、9号和10号染色体上,其中第4染色体bin4.03/04处的效应值最大,可解释9.27%的表型变异率;第二个群体也检测到6个与FER抗性相关的标记,它们分布在5号染色体的3个区域(bin5.03, 5.04和5.05),其中bin5.04处的SNP效应值最大,可解释6.73%的表型变异率;第三群体检测到4个与FER抗性相关的标记,它们分别位于2号染色体的3个区域(bin2.04、2.06和2.07),其中bin2.07处的SNP效应值最大,可解释15.84%表型变异率。Maschietto等^[60]利用188个 $F_{2:3}$ 家系进行了FER的抗性调查研究,结果在两个环境条件下共定位到15个抗病QTL。郑德波等^[61]对215个 $F_{2:3}$ 家系进行了FER的抗性调查研究,结果定位到3个抗病QTL。Wen等^[62]利用3个抗病亲本分别与同一个感病亲本杂交组建了3个 F_2 分离群体(F_2 -C、 F_2 -D和 F_2 -J),结果在 F_2 -C群体中检测到2个与GER抗性相关的QTL位点,这2个QTL位点分布在7号和10号染色体上;在 F_2 -D群体中检测到6个与GER抗性相关的QTL位点,它们分布在2号、4号、6号、7号和9号染色体上;在 F_2 -J群体中检测到9个与GER抗性相关的QTL位点,它们分布在1号、2号、3号、4号、5号、6号、7号和9号染色体上;研究表明除了QTL-*qRger7.1*和QTL-*qRger7.2*外,3个不同 F_2 群体的QTL几乎没有重叠。Wen等^[63]又利用前期构建的3个 F_2 分离群体(F_2 -C、 F_2 -D和 F_2 -J)对FER的抗性进行了定位研究,结果检测到20个与FER抗性相关的QTL位点,其中*qRfer1*、*qRfer10*和*qRfer17*的效应值最大,可解释26.58%~43.36%的表型变异,此外,在不同 F_2 群体中定位的QTL存在一定程度的重叠,提示潜在的抗性热点;随后,闻竞等^[64]采用图像分析的方法对3个 F_2 分离群体(F_2 -C、 F_2 -D和 F_2 -J)进行了FER定位研究,结果在3个群体中共定位到18个抗病QTL,其中,位于bin1.04-1.07、bin4.06-4.07和bin8.05上的抗病位点在不同群体中均可以被检测到,位于bin2.04和bin9.03-9.05上的抗病位点用不同的检测方法可以被检测到,表明在这些区间可能存在FER的抗性位点。QTL的定位区间在不同群体中的重叠性在一定程度上验证了定位区间的真实性,不同方法之间定位到重叠区间,说明利用图像分析方法定位FER抗病QTL具

有一定的准确性。王梓钰等^[65]利用3个 F_2 分离群体(F_2 -C、 F_2 -D和 F_2 -J)对FER进行了定位研究,结果在3个群体中共检测到18个抗病QTL,这些QTL分布在1号、2号、3号、5号、7号、9号和10号染色体上,分别可解释4.87%~40.98%的表型变异率;基于图像分析定位到的*qRgr9-1*、*qRgr1-2*、*qRgr3-1*分别与基于抗病评级定位到的区间存在重叠区域。

研究人员利用来源不同的玉米自交系构建重组自交系(RIL)群体对玉米穗腐病也进行了大量的定位研究,Robertson-Hoyt等^[66]利用两个抗病亲本和两个感病亲本杂交,构建了143份RIL群体和213份 BC_1F_2 群体,在RIL群体中检测到7个抗FER的QTL,分布于1号、2号、4号和5号染色体上;在 BC_1F_2 群体中检测到5个抗FER的QTL,分布于2号、3号、4号、5号和6号染色体上;其中在两个群体中鉴定到相同的抗病QTL,分别位于2号、4号、5号染色体上,可解释4.4%~5.8%的表型变异。Ding等^[67]利用187份RIL在两年两个环境条件下共定位到6个抗病QTL,其中2个稳定的抗病QTL在第3染色体(bin3.04)处均被检测到,可解释13%~22%的表型变异。Li等^[68]对250份RIL群体进行抗FER定位研究,在两年同一个环境条件下检测到4个抗病QTL,分布于3号、4号、5号和6号染色体上,其中位于4号染色体(bin4.06)处效应值最大,该位点可以被认为是抗FER的新位点。Giomi等^[69]利用298份RIL群体对玉米穗腐病的抗性进行遗传分析和QTL定位,检测到4个GER抗性QTL位点,这些抗病QTL位点分别位于2号、3号和5号染色体上(bin2.03、3.05、3.07和5.07)。Septiani等^[70]利用多亲本重组自交系,鉴定到3个与FER显著相关的抗性QTL位点。Xia等^[71]利用抗病亲本Qi319和感病亲本Ye478构建了300份RIL群体,结果在多环境下通过连锁分析定位到17个与FER显著相关的抗性QTL位点,这些QTL分别位于1号、3号、4号、5号、7号和8号染色体上,可解释3.88%~15.62%的表型变异;在FER抗性QTL中,*qFER1.03*效应最强,LOD值最高,均被检测到,可解释4.99%~15.40%的表型变异,同时利用染色体片段置换系和RNA转录组测序进一步精细定位了*qFER1.03*位点。Ma等^[72]对121个不同的玉米自交系进行了评估,从中选择抗病自交系BT-1和感病自交系N6构建了160份RIL群体,结果在多环境下通过连

锁分析定位到 6 个遗传力高的 QTL,这些 QTL 分别位于 3 号、4 号、6 号和 10 号染色体上,其中位于 4 号染色体上的 *qISFR4-1* 可解释 16.63% 的表型变异。Feng 等^[73] 利用两不同的大刍草与玉米自交系 B73 和郑 58 杂交构建了 3 个 RIL 群体,通过连锁定位分析在两个 RIL 群体中鉴定到 4 个抗 FER 的 QTL 位点,分布于 4 号、5 号和 10 号染色体上。常立国^[74] 利用抗病亲本 KA105 和感病亲本 KB024 构建了 183 份 F_{6,7} 代 RIL 群体,在 6 个环境下鉴定到 18 个与 FER 抗性相关的 QTL,这些 QTL 分布在 1 号、2 号、3 号、4 号、7 号和

9 号染色体上(表 2)。

综上所述,研究人员利用构建的 F₂ 群体和 RIL 群体挖掘和定位了多个抗玉米穗腐病的 QTL 位点,这些 QTL 位点在玉米 1 号至 10 号染色体上均有分布,但很多 QTL 位点的贡献率较低,而且利用不同的定位群体和方法,在不同环境下检测到的 QTL 位点数量和抗性效应也存在很大的差异,能在不同群体和环境下稳定表达的 QTL 位点也很少,要将这些抗性 QTL 位点用于种质资源创新和新品种培育还存在较大距离。

表 2 利用连锁分析定位的 QTL

病原菌	定位群体	标记类型	染色体编号	贡献率/%	参考文献
拟轮枝镰孢菌	F ₂	RFLP	1,2,3,4,6,7,10	30.00~44.00	Pérez-Brito 等 ^[57]
拟轮枝镰孢菌	F ₂	RFLP	1,3,4, 5, 6, 7	11.00~26.00	Pérez-Brito 等 ^[57]
拟轮枝镰孢菌	F ₂	SSR	1, 6, 7	8.90~17.20	张帆等 ^[58]
拟轮枝镰孢菌	F _{2,3}	SSR	4, 5, 10	0.18	Chen 等 ^[59]
拟轮枝镰孢菌	F _{2,3}	SNP	4(bin4.03/04)	9.27	Chen 等 ^[54]
拟轮枝镰孢菌	F _{2,3}	SNP	5(bin5.04)	6.73	Chen 等 ^[54]
拟轮枝镰孢菌	F _{2,3}	SNP	2(bin2.07)	15.84	Chen 等 ^[54]
拟轮枝镰孢菌	F _{2,3}	SNP	1,2,3,4,5,6,7,9		Maschietto 等 ^[60]
拟轮枝镰孢菌	F _{2,3}	SSR	2,3,10	4.60~6.60	郑德波等 ^[61]
禾谷镰孢菌	F ₂ -C	SNP	7,10	23.76~52.02	Wen 等 ^[62]
禾谷镰孢菌	F ₂ -D	SNP	2,4,6,7,9	68.04~71.75	Wen 等 ^[62]
禾谷镰孢菌	F ₂ -J	SNP	1,2,3,4,5,6,7,9	65.82~66.90	Wen 等 ^[62]
拟轮枝镰孢菌	F ₂ -C	SNP	1, 4, 7	62.89~82.25	Wen 等 ^[63]
拟轮枝镰孢菌	F ₂ -D	SNP	1, 2, 4, 6, 7, 8	51.77~70.09	Wen 等 ^[63]
拟轮枝镰孢菌	F ₂ -J	SNP	1, 2, 3, 4, 6, 9	68.66~93.74	Wen 等 ^[63]
拟轮枝镰孢菌	F ₂ -C	SNP	1,2 , 4, 8		闻竞等 ^[64]
拟轮枝镰孢菌	F ₂ -D	SNP	1,2, 3, 8,10		闻竞等 ^[64]
拟轮枝镰孢菌	F ₂ -J	SNP	1, 3, 4, 9		闻竞等 ^[64]
禾谷镰孢菌	F ₂ -C	SNP	1, 7, 10	6.48~40.98	王梓钰等 ^[65]
禾谷镰孢菌	F ₂ -D	SNP	2, 3, 7	7.51~19.02	王梓钰等 ^[65]
禾谷镰孢菌	F ₂ -J	SNP	5, 7, 9	4.87~12.00	王梓钰等 ^[65]
拟轮枝镰孢菌	BC ₁ F ₂	SSR	2,3,4,5,6	31.00	Robertson-Hoyt 等 ^[66]
拟轮枝镰孢菌	RIL	SSR	1,2,4,5		Robertson-Hoyt 等 ^[66]
拟轮枝镰孢菌	RIL	SSR	3,5,8,10	13.00~22.00	Ding 等 ^[67]
拟轮枝镰孢菌	RIL	SSR	3,4,5,6	2.50~10.20	Li 等 ^[68]
禾谷镰孢菌	RIL	SNP	2,3,5		Giomì 等 ^[69]
拟轮枝镰孢菌	RIL	SNP	4,5		Septiani 等 ^[70]
拟轮枝镰孢菌	RIL	InDel	1,3,4,5,7,8	3.88~15.62	Xia 等 ^[71]
拟轮枝镰孢菌	RIL	SNP	3,4,6,10	5.84~16.63	Ma 等 ^[72]
拟轮枝镰孢菌	RIL	SNP	4,5,10	4.89~26.00	Feng 等 ^[73]
拟轮枝镰孢菌	RIL	SNP	1,2,3,4,7,9	4.66~12.41	常立国 ^[74]

4.2 利用关联分析进行穗腐病抗性 QTL 定位

利用自然群体节省了构建群体的时间,可在成百上千份的材料中,同时检测同一基因座的多种等位基因类型的效应,这是双亲连锁群体无法实现的。在拟轮枝镰孢穗腐病抗性基因定位方面研究人员利用全基因组分析进行了一系列研究,并挖掘了一部份抗性 SNP 位点,Zila 等^[75]通过全基因组关联分析检测到 3 个与 FER 抗性显著相关的 SNP 位点,这些 SNP 位点分别位于 1 号、5 号和 9 号染色体上,其中 5 号染色体上的显著性 SNP 位于基因 *GRMZM2G111477* 的下游,该基因编码一个 *HSP60* 蛋白;9 号染色体上的显著性 SNP 位于基因 *GRMZM2G178880* 的内部,该基因编码纤维素合酶家族 A(CslA)蛋白。Zila 等^[76]又对 1 687 份自交系进行了 GWAS 分析,在多环境下检测到 7 个与 FER 抗性显著相关的 SNP 位点,这些位点分别位于 4 号、5 号和 9 号染色体上,进一步研究发现热带材料中的优良抗病等位基因频率高于温带材料中的抗病等位基因频率。de Jong 等^[77]利用 23 153 个 DArT-seq 标记对 242 份玉米自交系进行了全基因组关联分析,检测到 12 个 DArT 与 FER 抗性显著相关,进一步研究发现一些 DArT 定位在与穗腐病抗性直接相关的基因附近,例如负责先天免疫反应的基因,属于 *NBS-LRR* 受体类。Coan 等^[78]对 183 份玉米自交系进行了全基因组关联分析,检测到 14 个与 FER 抗性显著相关的 SNPs 位点,它们分布在 1 号、2 号、3 号、5 号、6 号、7 号和 10 号染色体上,研究发现这些 SNP 与先前报道的数量性状基因座区域共定位,还有一些是新的,同时在染色体抗病区域筛选到 15 个候选基因,其中 *GRMZM2G153359*、*GRMZM2G131254*、*GRMZM2G066153* 和 *GRMZM2G060993* 位于抗逆信号通路上。Butrón 等^[79]利用 352 材料对 FER 进行了全基因组关联分析,检测到 13 个与 FER 抗性显著相关的 SNP 位点,这些抗性 SNP 位点分别位于 1 号、2 号、3 号、4 号、6 号、7 号、8 号、9 号和 10 号染色体上。张叶^[46]以 527 份自交系为研究材料,鉴定到 13 个与 FER 显著相关的抗性 SNP,这些 SNP 主要分别位于 1 号、9 号和 10 号染色体上,结合转录组分析筛选到 1 个与关联分析中位点一致的差异表达基因,该基因编码基膜内在蛋白。闻竞等^[80]以 527 份关联群体为材料对 FER 进行了全基因组关联分析,结果鉴定到 5 个与穗腐病抗性显著相

关的 SNP,这些 SNP 分别位于 1 号和 9 号染色体上,关联分析与转录组分析相结合发现基因 *GRMZM2G393471* 编码 *CCCH* 域蛋白 19 可能与玉米 FER 的抗性相关。Guo 等^[81]利用 509 份不同的自交系对 FER 进行全基因组关联分析,在多环境下检测到 23 个与 FER 抗性相关的 SNP,其中 2 个 SNP 的效应值最高,分别位于 1 号和 10 号染色体上。Yao 等^[82]利用 508 份玉米自交系对 FER 进行 GWAS 分析,在多环境下鉴定到 34 个与 FER 抗性显著相关的 SNP 位点,这些位点定位到重叠或相邻的候选基因 69 个;结合最抗和最感自交系系转录组分析结果,检测到多个不同的表达基因,如植物激素、MAP 激酶和热休克蛋白相关基因。刘玉博^[83]以 874 份自交系为材料进行了 FER 抗性的全基因组关联分析,鉴定到 19 个与 FER 抗性显著关联的 SNPs,同时还检测到 39 个与 FER 抗性相关的候选基因。Gaikpa 等^[84]利用欧洲农家种 KE 和 PE 构建了 500 份 DH 系群体,通过 GWAS 分析在 KE DH 系群体中检测到 8 个与 GER 显著相关的抗性 QTL,可解释 34% 的遗传变异。2022 年高佳琪^[49]以 241 份自交系作为关联群体,对 FER 进行了全基因组关联分析,两年间共检测到 26 个与 FER 抗性关联的 SNP 标记,其中有 18 个 SNP 位于前人定到的 QTL 位点内;这 26 个抗性 SNP 中有 15 个标记位于基因上,其中 8 个基因有明确功能。2023 年常立国^[74]以 168 份自交系材料为关联群体,对 FER 进行了全基因组关联分析,在两个单环境下共检测到 34 个与 FER 抗性相关的 SNP。2024 年叶靓等^[52]利用 241 份来源广泛的玉米自交系作为关联群体,对 FER 进行了全基因组关联分析,鉴定到 26 个与 FER 显著关联的抗性 SNP 位点,其中有 18 个位点位于前人定位到的 QTL 范围内,结合转录组分析定位到 6 个与 FER 抗性相关的候选基因。

在禾谷镰孢穗腐病(GER)抗性基因定位方面相对偏少,张叶^[46]以 527 份自交系为研究材料,对 GER 进行了全基因组关联分析,结果鉴定到 95 个与 GER 显著相关的抗性 SNP,这些 SNP 在 10 条染色体上均有分布,结合转录组分析筛选到 13 个与关联分析中位点一致的差异表达基因。高佳琪^[49]以 241 份自交系作为关联群体,对 GER 进行了全基因组关联分析,鉴定到 11 个与 GER 抗性关联的 SNP 标记,这些 SNP 分布于 2 号、

4 号、5 号、7 号和 8 号染色体上,其中位于 4 号染色体上的标记 AX86278942,与禾谷镰孢抗性关联最显著,可解释 8.5%的表型变异。Zhang 等^[85]利用 303 份玉米自交系对 GER 进行 GWAS 分析,从 43 735 份 SNP 标记中检测出 4 个与 GER 显著相关的抗性 SNP,可解释 3.51%~6.42%的表型变异。Yuan 等^[86]通过 GLM 和 MLM 方法相结合,鉴定 10 个与 GER 抗性显著相关 SNPs,1 号和 6 号染色体上各有 1 个 SNPs,5 号和 8 号染色体上各有 4 个 SNPs,其中 5 号染色体上的 SNP(*PZE*-105079915)最显著,可解释 9.07%的表型变异(表 3)。

综上所述,全基因组关联分析发展迅速,在植

物复杂性状遗传研究中已取得初步成果,已经成为解剖复杂遗传结构的有力工具。在植物病理中开展全基因组关联分析的研究,能够帮助了解多种病原体防御反应的遗传结构,进一步鉴定出新的防御机制。此外,研究人员利用不同数量的自交系群体对 FER 和 GER 进行关联分析,鉴定了多个抗性 SNP 位点,研究人员将全基因组关联分析(GWAS)与 RNA 转录组测序相结合鉴定出了一部分抗 FER 和 GER 的候选基因,这些候选基因的鉴定为后续抗玉米穗腐病相关基因的克隆以及抗病机制研究提供了有用的信息,同时结合分子标记辅助育种,加快抗病育种进程,培育抗病玉米新品种。

表 3 利用全基因组关联分析定位的 QTL

性状	定位群体	标记数量和类型	染色体编号	参考文献
FER	267 份玉米自交系	47445 SNP	1, 5, 9	Zila 等 ^[75]
FER	1687 份玉米自交系	200978 SNP	4, 5, 9	Zila 等 ^[76]
FER	242 份玉米自交系	23153 DArT-seq	1,5,7,10	de Jong 等 ^[77]
FER	183 份热带玉米自交系	267525 SNP	1, 2, 3, 5, 6, 7, 10	Coan 等 ^[78]
FER	339 份 RIL 材料	58556 SNP	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10	Butrón 等 ^[79]
FER	527 份玉米自交系	1250000 SNP	1,9,10	张叶等 ^[46]
FER	527 份玉米自交系	1250000 SNP	1,9	闻竞,等 ^[80]
FER	509 份玉米自交系	37801 SNP	1,10	Guo 等 ^[81]
FER	508 份玉米自交系	560000 SNP	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10	Yao 等 ^[82]
FER	874 份玉米自交系	201970 SNP	1,2,3,4,5,6,8,9,10	刘玉博 ^[83]
FER	500 份 DH 系	388999 SNP	2,4,5,6,9	Gaikpa 等 ^[84]
FER	241 份玉米自交系	56000 SNP	1,3,4,5,6,7,8,9,10	高佳琪 ^[49]
FER	168 份玉米自交系	50081SNP	1,2,4,5,7,9,10	常立国 ^[74]
FER	241 份玉米自交系	20586 SNP	1,3,4,5,6,7,8,9,10	叶靓等 ^[52]
GER	527 份玉米自交系	1250000 SNP	1~10	张叶 ^[46]
GER	241 份玉米自交系	56000 SNP	2,4,5,7,8	高佳琪 ^[49]
GER	303 份玉米自交系	43735 SNP	1,2,4,10	Zhang 等 ^[85]
GER	316 份玉米自交系	43735 SNP	1, 5, 6, 8	Yuan 等 ^[86]

注:FER 为拟轮枝镰孢穗腐病;GER 为禾谷镰孢穗腐病;FUM 为伏马毒素。

4.3 关联分析与连锁分析相结合进行穗腐病抗性 QTL 定位

利用关联分析进行穗腐病抗性 QTL 定位,虽然精度比连锁分析高,但是也存在一些缺点,比如假阳性较高,很难检测到稀有等位基因的变异,除此之外,对群体结构和亲缘关系的评估,以及不同的算法模型等,都会对定位结果有很大的影响。结合连锁分析和关联分析,更能快速鉴定克隆 QTL 位点。Chen 等^[54]利用 43 424 个 SNPs 对 818 份热带玉米自交系进行关联分析,共检测出

45 个与 FER 抗性显著相关的 SNPs,这些 SNPs 分别位于 1 号、2 号、3 号、4 号、5 号、6 号、8 号、9 号和 10 号染色体上;随后研究人员对 4 个双亲群体进行连锁分析,共检测出 15 个抗 FER 的 QTL,将关联分析与连锁分析的结果相结合鉴定出了 8 个抗病区域,分别位于 bin2. 04、bin3. 06、bin4. 04、bin4. 08、bin5. 03、bin5. 04、bin9. 01 和 bin10. 03。Wu 等^[87]利用 955 650 个 SNPs 分别在不同环境条件下对 265 份玉米材料进行关联分析,结果筛选到 18 个与 FER 抗性相关的 SNPs,

它们分别存在于 1 号、3 号、4 号、5 号和 7 号染色体上;随后又对 250 份重组自交系群体进行连锁分析,筛选到 10 个抗 FER 的 QTL,这些抗性 QTL 分别位于 1 号(bin1.02/03)、2 号(bin2.00/01)、3 号(bin3.01/02 和 bin3.06/07)、4 号(bin4.05、bin4.05/06 和 bin4.08)、5 号(bin5.00 和 bin5.03/04)和 10 号(bin10.6/07)染色体上,其中位于 4 号染色体 bin4.05/06 处效应值最大,可解释 9.3% 的表型变异;两种方法结合筛选出与 FER 抗性相关的位点 5 个,它们分布在 3 号(bin3.01/02)、4 号(bin4.05/06 和 4.08)和 5 号(bin5.00)染色体上,其中 bin4.05/06 处存在两个抗性热点。通过关联分析与连锁分析结合的方法,加快了穗腐病抗性遗传规律的研究,这为以后的抗性育种提供了强有力的理论支撑。

5 基因编辑技术助力玉米穗腐病研究

基因编辑技术(CRISPR-Cas9)是当前农业生产遗传改良过程中的一项颠覆性技术。已经利用基因编辑技术在玉米^[88-89]、番茄^[90]、水稻^[91]、大豆^[92-94]等作物中开展了产品和品质的遗传改良,高油酸的大豆已经在美国上市,基因编辑高产糯玉米和抗旱玉米已经研发成功。在玉米品质改良方面,Wang 等^[95]和张翔等^[96]分别利用基因编辑技术敲除玉米基因组中存在的两个水稻香味调控基因 *BADH2* 的同源基因(*ZmBADH2a* 和 *ZmBADH2b*),创制出籽粒中具有香味道的玉米骨干亲本新种质材料。在玉米株型改良方面,石佳鑫等^[97]利用基因编辑技术和 DTM(desire targeted mutation)策略对中单 88 的母本 CX1 的叶夹角形成关键基因 *ZmLG1* 进行基因编辑,结果获得基因型纯合且株型紧凑的母本自交系 CX1-*lg1*,将母本自交系 CX1-*lg1* 与中单 88 的父本杂交获得改良后的中单 88 杂交种,该杂交种中单 88M 能在高密度[7 000 株·(667 m²)⁻¹]下实现增产。在玉米穗腐的遗传改良方面,利用 CRISPR-Cas9 基因编辑技术,对 *TaHRC* 同源基因 *ZmFER1* 的调控区域(起始密码子下游 25 bp)进行基因编辑,获得了 3 个 *ZmFER1* 基因隐性纯合突变体,包括已删除 CRISPR/Cas 基因编辑元件的 E1(1 bp 插入)、E2(1 bp 插入)和 E3(5 bp 缺失),与野生型材料对比,突变体对穗腐病均一致表现为中等抗性水平,基因编辑技术的应用加快了抗病种质资源的创制,这为以后研究镰孢菌

抗性遗传机理和育种应用奠定了基础^[98-99]。

6 展望

玉米穗腐病是生产上最主要的玉米病害之一,玉米穗腐病的危害不仅表现在直接影响了玉米的产量和品质,而且在其病原菌代谢过程中产生大量真菌毒素,对人、畜安全造成严重威胁。为了解决以上问题,首先要利用好国内筛选到的抗性种质资源,加强热带、亚热带新种质的引进,充分把热带、亚热带中有利的抗性基因导入到 Reid 群、Lancaster 群、黄改群、旅大红骨群和 X 群等优良材料中,其次利用抗病自交系改良相同杂优类群的材料,以便获得更多的抗性资源,最后利用获得的抗性资源组配分离群体,采用全基因组关联分析技术定位和挖掘优良抗病基因位点,结合分子标记将优良抗病基因回交导入玉米自交系中,增加玉米新品种的抗性。

近些年来,随着玉米基因组学的快速发展,已有近 50 个不同玉米自交系基因组被组装,特别是实现了对 Mo17 玉米自交系全基因组所有染色体端粒到端粒完整无间隙的组装,这大大加快了抗病等优良性状基因的克隆。抗玉米穗腐病基因的克隆是进行转基因品种改良的基础,在明确玉米对穗腐病抗性遗传机制的前提下,结合常规育种方法,将抗性基因转入到感病自交系中,从而实现感病品种的抗性遗传改良。研究表明,玉米穗腐病抗性是由微效多基因控制的数量性状,通过全基因组选择方法,可以逐渐地把这些微效多基因聚合起来,以便增加玉米新品种的抗性。

参考文献:

- [1] 苏爱国,王帅帅,段赛茹,等.玉米穗腐病原菌禾谷镰孢的分离鉴定与致病力测试[J].玉米科学,2022,30(2):176-182.
- [2] 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.
- [3] ULLSTRUP A J. An undescribed ear rot of corn caused by *Phylospora zeae* [J]. Phytopathology, 1946, 36(3): 201-212.
- [4] BEZUIDENTHOUT H, MAXASAS W F O. Botryosphaeria zeae: the cause of gery ear rot of maize(*Zea mays*) in south Africa[J]. Phytophylactica, 1978, 10(1): 21-24.
- [5] KUMAR V, SH H S. A new ear and kernel rot of maize caused by trichoderma viride pers. ex fries[J]. Current Science, 1982, 51(12): 620-621.
- [6] ATLIN G N, ENERSON P M, MCGIRR L G, et al. *Gibberella* ear rot development and Zearalenone and vomitoxin production as affected by maize genotype and *Gibberella zeae* strain[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1983, 63(4): 847-853.

- [7] ZUMMO N. Cob and kernel infection by *Aspergillus flavus* and *Fusarium moniliforme* in inoculated, field-grown maize ears [J]. Plant Disease, 1990, 74(9): 627.
- [8] FLETT B C. Evaluation of maize hybrids for kernel colonization by *Fusarium moniliforme* and *F. subglutinans* [J]. South African Journal of Plant and Soil, 1994, 11(1): 41-44.
- [9] MUNKVOLD G P, DESJARDINS A E. Fumonisin in maize: can we reduce their occurrence? [J]. Plant Disease, 1997, 81(6): 556-565.
- [10] F P, HELL K, et al. Infection of maize by *Fusarium* species and contamination with fumonisin in Africa [J]. African Journal of Biotechnology, 2003, 2(12): 570-579.
- [11] ART W S C H A A F S M A, VICTOR LIMAY- R I O S, L I L Y T A M B U R I C- I L L I N C I C. Mycotoxins and fusarium species associated with maize ear rot in Ontario, Canada [J]. Cereal Research Communications, 2008, 36: 525-527.
- [12] 程璐,陈家斌,张艺璇,等. 两种优势病原菌玉米穗腐病的研究比较 [J]. 云南大学学报(自然科学版), 2022, 44(3): 647-654.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 肖淑芹,许佳宁,同丽斌,等. 辽宁省玉米镰孢穗腐病原菌的鉴定与分布 [J]. 植物保护学报, 2017, 44(5): 803-808.
- [16] 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.
- [17] 纪武鹏,王平. 黑龙江农垦玉米穗腐病发生情况调查 [J]. 农业科技通讯, 2021(7): 49-51.
- [18] 柴海燕,贾娇,白雪,等. 吉林省玉米穗腐病致病镰孢菌的鉴定与部分菌株对杀菌剂的敏感性 [J]. 中国农业科学, 2023, 56(1): 64-78.
- [19] 孙华,张海剑,郭宁,等. 黄淮海夏玉米主产区穗腐病原菌的分离鉴定 [J]. 植物保护学报, 2017, 44(5): 796-802.
- [20] 孙华,丁梦军,张家齐,等. 河北省玉米穗腐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.
- [21] 丁梦军,杨扬,孙华,等. 山东省玉米穗腐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.
- [22] 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.
- [23] 马秉元,龙书生,李多川,等. 陕西省玉米穗粒腐病的病原菌鉴定及各分离菌分布频率 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 1995, 23(S2): 98-103.
- [24] 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.
- [25] 张小飞,邹成佳,崔丽娜,等. 西南地区玉米穗腐病原菌分离鉴定及接种方法研究 [J]. 西南农业学报, 2012, 25(6): 2078-2082.
- [26] 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.
- [27] 孙华,郭宁,石洁,等. 海南玉米穗腐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.
- [28] 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.
- [29] 王辉. 玉米穗腐病和茎腐病的发生与防治 [J]. 农业科技通讯, 2017(11): 206-207.
- [30] 宋伟彬,董华芳,陈威,等. 玉米穗粒腐病研究进展 [J]. 河南农业大学学报, 2005, 39(4): 368-376.
- [31] 郭巍. 玉米穗腐病发病规律和防治措施 [J]. 乡村科技, 2022(1): 75-77.
- [32] 李小平,董怀玉,陶烨,等. 玉米穗粒腐病研究概况 [J]. 杂粮作物, 2007, 27(2): 130-132.
- [33] 郑本明. 玉米穗粒腐病的发生与防治技术 [J]. 农村科技, 2006(7): 38.
- [34] 张艳,张叶,王梓钰,等. 44 份玉米自交系对镰孢穗腐病的抗性鉴定 [J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(2): 276-283.
- [35] 杨李梅,苏建明,雷红宇,等. 伏马毒素研究进展 [J]. 动物医学进展, 2014, 35(3): 97-100.
- [36] 邢小萍,汪敏,刘春元,等. 玉米穗粒腐病的发生和防治 [J]. 杂粮作物, 2009, 29(4): 279-282.
- [37] 王希春,何成华,刘海明,等. 真菌毒素的污染、危害及其检测技术 [J]. 畜牧与兽医, 2009, 41(8): 104-107.
- [38] 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.
- [39] 文成敬,陈晓娟,陈文瑞. 玉米镰刀菌性穗腐及其抗病性测定方法 [J]. 四川农业大学学报, 2002, 20(4): 321-323.
- [40] 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.
- [41] 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.
- [42] 李爱军,李洪,董红芬,等. 玉米种质资源的抗穗腐病鉴定 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40(12): 7151, 7348.
- [43] 郭成,郭满库,魏宏玉,等. 玉米种质资源抗穗腐病鉴定 [J]. 江西农业学报, 2015, 27(1): 50-52.
- [44] 渠清,李丽娜,刘俊,等. 我国部分常用玉米种质资源对镰孢菌病害的抗性评价 [J]. 中国农业科学, 2019, 52(17): 2962-2971.
- [45] 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.
- [46] 张叶. 玉米穗腐病抗性基因的挖掘 [D]. 东北师范大学, 2019.
- [47] 王昭,穆聪,李云梦,等. 玉米穗轴对穗腐病抗性鉴定体系与优异抗源的研究 [J]. 玉米科学, 2020, 28(6): 162-167.
- [48] 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.
- [49] 高佳琪. 玉米穗腐病抗性与时期性状的全基因组关联分析 [D]. 昆明: 云南大学, 2022.

- [50] 靳林朋. 鲜食玉米穗腐病抗性种质资源筛选及抗性基因的挖掘[D]. 上海: 上海师范大学, 2022.
- [51] 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.
- [52] 叶靓, 朱叶琳, 裴琳婧, 等. 联合全基因组关联和转录组分析筛选玉米拟轮枝镰孢穗腐病的抗性候选基因[J]. 作物学报, 2024, 50(9): 2279-2296.
- [53] PASCALE M, VISCONTI A, CHEŁKOWSKI J. Ear rot susceptibility and mycotoxin contamination of maize hybrids inoculated with *Fusarium* species under field conditions [J]. European Journal of Plant Pathology, 2002, 108: 645-651.
- [54] 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.
- [55] 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.
- [56] PEREIRA G S, PINHO R G V, PINHO E V R V, et al. Selection of maize inbred lines and gene expression for resistance to ear rot [J]. Genetics and Molecular Research: GMR, 2017, 16(3): 4238.
- [57] 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: 181-196.
- [58] 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.
- [59] 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.
- [60] MASCHIETTO V, COLOMBI C, PIRONA R, et al. QTL mapping and candidate genes for resistance to *Fusarium* ear rot and fumonisin contamination in maize [J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 20.
- [61] 郑德波, 邹成林, 谭华, 等. 玉米抗穗粒腐病 QTL 定位研究 [J]. 广东农业科学, 2019, 46(8): 104-110.
- [62] WEN J, SHEN Y Q, XING Y X, et al. QTL mapping of resistance to *Gibberella* ear rot in maize [J]. Molecular Breeding, 2020, 40(10): 94.
- [63] 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.
- [64] 闻竞, 沈彦岐, 王梓钰, 等. 基于图像分析的玉米抗拟轮枝镰孢穗腐病的 QTL 定位 [J]. 中国农业科学, 2021, 54(13): 2724-2736.
- [65] 王梓钰, 李世界, 闻竞, 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.
- [66] ROBERTSON-HOYT L A, JINES M P, BALINT-KURTI P J, et al. QTL mapping for *Fusarium* ear rot and fumonisin contamination resistance in two maize populations [J]. Crop Science, 2006, 46(4): 1734-1743.
- [67] 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.
- [68] 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.
- [69] 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.
- [70] 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.
- [71] 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.
- [72] MA P P, LI H J, LIU E P, et al. Evaluation and identification of resistance lines and QTLs of maize to seedborne *Fusarium verticillioides* [J]. Plant Disease, 2022, 106(8): 2066-2073.
- [73] FENG X J, XIONG H, ZHENG D, et al. Identification of *Fusarium verticillioides* resistance alleles in three maize populations with teosinte gene introgression [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 942397.
- [74] 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.
- [75] 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.
- [76] 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.
- [77] de JONG G, PAMPLONA A K A, von PINHO R G, et al. Genome-wide association analysis of ear rot resistance caused by *Fusarium verticillioides* in maize [J]. Genomics, 2018, 110(5): 291-303.
- [78] 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.
- [79] 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.

[80] 闻亮,沈彦岐,韩四平,等. 玉米拟轮枝镰孢菌穗腐病抗性基因的挖掘[J]. 作物学报, 2020, 46(9): 1303-1311.

[81] 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.

[82] 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.

[83] 刘玉博. 玉米穗粒腐病抗病遗传规律解析及全基因组预测研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.

[84] 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.

[85] ZHANG J H, SHI H Y, YANG Y, et al. Kernel bioassay evaluation of maize ear rot and genome-wide association analysis for identifying genetic loci associated with resistance to *Fusarium graminearum* infection[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(12): 1157.

[86] YUAN G S, HE D D, SHI J X, et al. Genome-wide association study discovers novel germplasm resources and genetic loci with resistance to *Gibberella* ear rot caused by *Fusarium graminearum*[J]. Phytopathology, 2023, 113(7): 1317-1324.

[87] 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.

[88] SVITASHEV S, SCHWARTZ C, LENDERTS B, et al. Genome editing in maize directed by CRISPR-Cas9 ribonucleoprotein complexes[J]. Nature Communications, 2016, 7: 13274.

[89] GAO H R, GADLAGE M J, LAFITTE H R, et al. Superior field performance of waxy corn engineered using CRISPR-Cas9[J]. Nature Biotechnology, 2020, 38(5): 579-581.

[90] HUNZIKER J, NISHIDA K, KONDO A, et al. Multiple gene substitution by Target-AID base-editing technology in tomato[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 20471.

[91] HUI S Z, LI H J, MAWIA A M, et al. Production of aromatic three-line hybrid rice using novel alleles of BADH2[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(1): 59-74.

[92] AL AMIN N, AHMAD N, WU N, et al. CRISPR-Cas9 mediated targeted disruption of FAD2-2 microsomal omega-6 desaturase in soybean (*Glycine max* L.) [J]. BMC Biotechnology, 2019, 19(1): 9.

[93] ZHANG P P, DU H Y, WANG J, et al. Multiplex CRISPR/Cas9-mediated metabolic engineering increases soya bean isoflavone content and resistance to soya bean mosaic virus[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(6): 1384-1395.

[94] DO P T, NGUYEN C X, BUI H T, et al. Demonstration of highly efficient dual gRNA CRISPR/Cas9 editing of the homeologous *GmFAD2-1A* and *GmFAD2-1B* genes to yield a high oleic, low linoleic and α -linolenic acid phenotype in soybean[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 311.

[95] WANG Y X, LIU X Q, ZHENG X X, et al. Creation of aromatic maize by CRISPR/Cas[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(9): 1664-1670.

[96] 张翔,史亚兴,卢柏山,等. 利用 CRISPR/Cas9 技术编辑 BADH2-1/BADH2-2 创制香味玉米新种质[J]. 中国农业科学, 2021, 54(10): 2064-2072.

[97] 石佳鑫,刘凯,朱金洁,等. 基因编辑技术改良玉米株型增加杂交种产量[J]. 生物技术通报, 2023, 39(8): 62-69.

[98] 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.

[99] 马爱平. 新技术缩短玉米穗腐病抗性育种时间[N]. 科技日报, 2022-11-17(006).

Research Progress on Ear Rot in Maize

SU Yujie¹, LIU Pingli², GAO Keke³, SONG Junfeng¹, YANG Meili¹, LU Hongwei¹, QIN Guiwen¹, ZHANG Xiaochun¹

(1. Hebi Academy of Agricultural Sciences, Hebi 458030 China; 2. Hebi Rural Revitalization Administration, Hebi 458030, China; 3. Sinograin Zhumadian Depot Company Ltd, Zhumadian 463000, China)

Abstract: Maize ear rot not only reduces maize yield, but also decreases grain quality, which has a great impact on maize production. In order to deepen the understanding of ear rot of maize, this paper summarized the types of pathogenic bacteria, infection routes, symptoms, main mycotoxins and hazards, resistance source identification and analysis of resistance genetic mechanism, and briefly introduced the application of gene editing technology in resistance breeding, and prospected the resistance breeding of ear rot of maize. It provides a theoretical reference for the development of maize ear rot resistant seed resources and the cultivation of resistant new varieties.

Keywords: maize ear rot; pathogen species; gene editing technology