

玉米倒伏影响因素及其 QTL 定位研究进展

房海悦^{1,2}, 李毅丹¹, 曲文丽¹, 具红光^{2*}, 金峰学^{1*}

(1. 吉林省农业科学院, 长春 130033; 2. 延边大学, 吉林 延吉 133002)

摘要: 倒伏不仅严重影响玉米产量及品质, 而且还影响机械化收获, 是当前玉米生产中亟待解决的主要问题之一。近年来, 利用分子标记技术揭示了大量与玉米倒伏相关 QTL 的基本特征及遗传基础, 为分子标记辅助育种奠定基础, 为玉米抗倒伏的遗传改良提供了新策略。本文综述了玉米倒伏相关影响因素及 QTL 定位研究进展, 并对玉米倒伏相关 QTL 研究的趋势进行了展望。

关键词: 玉米; QTLs; 倒伏

中图分类号: S513

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2016)05-0042-04

Advances in Influencing Factors and QTL Mapping of Maize Lodging

FANG Haiyue^{1,2}, LI Yidan¹, QU Wenli¹, JU Hongguang^{2*}, JIN Fengxue^{1*}

(1. Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033; 2. Agricultural College of Yanbian University, Yanji 133002, China)

Abstract: Lodging has seriously influenced not only yield and quality but also the mechanical harvesting of maize. Therefore, it is one of the main problems to be urgently solved in maize production. In recent years, molecular markers has revealed a lot of basic characteristics and genetic basis of maize lodging QTL, which established foundation for molecular marker-assisted breeding and provided a new strategy for genetic improvement of maize lodging. In this article, the advances in maize lodging including influencing factors and QTL mapping were reviewed, and the trends of QTL studies of maize lodging in the future prospected.

Key words: Maize; QTLs; Lodging

倒伏不仅严重影响玉米产量及品质, 而且还影响机械化收获。据统计, 每年因倒伏而造成的世界玉米产量损失在 5% ~ 20%。生产者在长期的玉米生产实践中逐步认识到种植抗倒伏品种是防御倒伏、保障玉米高产稳产的有效途径。玉米抗倒伏性属于数量性状, 由多基因控制, 其遗传基础比较复杂。传统的抗倒伏性遗传改良方法, 需要特殊的气候条件, 且费时费力。随着分子标记技术的应用, 可以对玉米抗倒伏相关性状进行遗传剖析, 为分子标记辅助育种奠定基础。本文主要就玉米倒伏相关影响因素及其 QTLs 研究现状作综述, 并对玉米倒伏相关 QTLs 研究的趋

com
势进行展望。

1 影响玉米倒伏因素

1.1 气候条件

造成玉米倒伏外力主要是风、雨等气候因素, 其中“风”对玉米倒伏影响最大。刘武仁等^[1]在自然风灾后对玉米品种郑单 958 与先玉 335 的根系干重、产量及产量构成因素调查发现, 两个品种在 3 个试验点的倒伏造成平均减产 10% 左右, 而郑单 958 的抗倒伏能力明显优于先玉 335, 郑单 958 发达的根系被认为是其抗倒伏的主要原因。

1.2 水肥条件

施肥不合理会造成玉米倒伏, 施肥过多或过少都会造成植株生长不正常, 导致茎秆抗倒伏能力下降。孙世贤等^[2]研究认为氮磷钾肥均对玉米倒伏有影响, 单施氮肥会加重倒伏, 配合施用磷肥并不能降低倒伏率, 而配施钾肥会降低倒伏率。并建议增加有机肥和钾肥, 平衡氮、磷、钾比

收稿日期: 2016-05-22

基金项目: 吉林省农业科技创新工程(C62110505); 吉林省财政厅科研发育项目(C42320501)

作者简介: 房海悦(1991-), 女, 在读硕士, 主要从事作物分子育种工作。

通讯作者: 具红光, 男, 博士, 副教授, E-mail: hgju@ybu.edu.cn

金峰学, 男, 博士, 研究员, E-mail: fxjin1973@126.

例,是降低玉米倒伏率的有效途径。

1.3 种植密度

适当增加种植密度是提高玉米产量的重要途径之一。丰光等^[1]研究认为,随密度的增加,穗长、行粒数、茎粗和出子率等呈下降趋势,而株高和穗位高呈上升趋势,茎秆变细使倒伏率增加。勾玲等^[2]通过3个抗倒性不同的玉米品种(京科519、登海3719和农大1008)设置5个种植密度研究发现,随着群体密度的增加,茎秆的压碎强度和外皮穿刺强度以及节间直径、干重、干物质百分比、单位茎长干物质重显著降低,而节间长度有所增加。

1.4 茎秆性状

玉米茎秆性状对倒伏的影响主要通过茎秆解剖特征、茎秆质量性状及茎秆化学成分等具体表现。在茎秆解剖特征方面,Berzonsky等^[3]研究认为,玉米茎秆质量随玉米硬皮组织厚度、薄壁细胞、维管束鞘厚度的增大而增加。Zuber等^[6]对玉米进行茎秆强度的轮回选择试验研究发现,玉米抗倒性随硬皮组织增厚、木质化薄壁细胞加厚、维管束鞘厚度增加和硬皮细胞腔加厚而增强。在茎秆质量性状方面,Zuber等^[7]对两个玉米综合群体进行茎秆压碎强度轮回选择的研究结果表明,压碎强度与玉米的抗倒伏能力呈显著的正相关,能有效地评价茎秆的抗倒伏能力。丰光等^[8]研究玉米不同生育期茎秆穿刺力和拉力与玉米倒伏性关系得出:地上部第3茎节穿刺力能较好地反映茎秆穿刺力与倒伏的关系,45°夹角测量角度能较好反映拉力和倒伏的关系,茎秆穿刺力和拉力与玉米抗倒性呈极显著正相关。茎秆穿刺力和拉力可以作为测量玉米倒伏的指标。在茎秆化学成分方面,Appenzeller等^[9]研究认为,玉米茎秆单位长度的纤维素含量是茎秆强度的主要决定因素,提高细胞壁中纤维素的含量可能会提高茎秆机械强度及收获指数。Djordjevic等^[10]将来源于玉米群体ZPS14的S₁后代进行茎秆含水量与倒伏率及产量关系研究表明,茎秆含水量与倒伏率及产量呈显著负相关。

1.5 病虫害

玉米病虫害也是引起倒伏的重要因素。石洁等^[11]研究黄淮海地区夏玉米病虫害发生趋势发现,近几年受灾害性气候影响,玉米小斑病、细菌性茎腐病、亚洲玉米螟、纹枯病等危害逐年增加,这些病害致使玉米茎秆脆弱,促使玉米植株倒伏。王亮等^[12]通过4个玉米品种在3种密度条件

下对病虫害与倒伏的相关性研究发现,茎腐病、玉米螟虫发病率与植株倒伏率呈极显著正相关。

1.6 其他相关性状

除了上述影响倒伏的主要因素之外,玉米株高、穗位高、基部节间长、茎粗、根系等形态性状也对倒伏产生影响。Albrecht等^[13]利用BSISR群体经三次轮回选择对茎秆性状研究表明,玉米的株高、穗位高、近地面节间长、茎粗等都对茎秆的抗倒伏能力产生影响,随着节间延长植株增高而下降,茎粗对植株的抗倒伏能力影响最大,基部节间短而粗则抗倒能力较强。Pellerin等^[14]研究发现,植株倒伏位置在较高节间的不定根上较多,因此较高节间根的出现早晚及根的机械特性在玉米倒伏研究中占重要地位。王亮等^[12]通过农艺性状与抗倒伏关系研究结果表明,植株倒伏率与株高、穗位高、节间长度呈极显著正相关,而与茎粗、气生根层数呈极显著负相关。

2 玉米倒伏相关QTL定位的研究

2.1 利用自然条件对玉米倒伏相关QTL定位研究

Farkhari等^[15]利用抗倒性不同的6份玉米自交系分别构建了四个F₂分离遗传群体,并通过抗感池结合高通量测序技术,在自然条件下共检测到9个与根倒伏相关QTL。分别位于第2、4、5、7、8和10染色体。

2.2 玉米营养元素相关QTL定位研究

Li等^[16]利用一套重组自交系群体研究了玉米氮效率与根系的关系,在4种环境条件下共检测到331个相关QTL,其中184个为氮效率,147个与根系相关,并发现70%氮效率相关QTL与根系QTL分享同一染色体区域。Gu等^[17]利用重组自交系群体对玉米矿质元素(包括铜、铁、锰、锌、镁、钾及磷)的含量进行QTL分析。在两年两点的4种环境条件下共发现65个相关QTL,并检测到8个至少在两种环境下表现钝感的位点。

2.3 玉米种植密度相关QTL定位研究

Zhu等^[18]利用NX110×NX531的DH群体在不同种植密度条件下对6个玉米倒伏相关性状进行QTL分析。在两种种植密度条件下共检测到27个与倒伏相关QTL,其中株高2个、穗位高6个、节间数2个、平均节间长度7个、茎粗2个及穗位高系数8个,这些位点分别定位于第1、3、5、6、8、9和10染色体。Ku等^[19]利用4个遗传群体在两种不同种植密度条件下对玉米株高、穗位高及穗位高系数进行QTL定位,共检测到16个QTL,其中

在高密条件下检测到9个,在低密度下检测到7个。

2.4 玉米茎秆相关QTL定位研究

Flint-Garcia等^[20]对4个F_{2,3}群体进行茎秆穿刺强度QTL的研究,在六种不同环境条件下共检测到与茎秆穿刺强度相关QTL 36个,并发现部分QTL区域中有木质素的合成和类苯基丙烷途径相关的基因。Peiffer等^[21]通过包含4 692个重组自交系的巢式关联群体,在三种环境条件下对茎秆穿刺强度进行全基因组关联分析。共检测到141个与茎秆穿刺强度相关QTL,遍布整个玉米基因组,除第6染色体外。Li等利用H127R/Chang7-2与B73/By804两套玉米重组自交系对茎秆穿刺强度进行QTL分析,共检测到与茎秆穿刺强度相关QTL 7个,这些QTL解释的表型变异介于4.4%~18.9%。Hu等^[22]利用B73×Ce03005组配的216个重组自交系对茎秆弯曲强度相关性状进行QTL分析。在四种环境条件下共检测到7个与茎秆弯曲强度相关QTL,这些QTL解释的表型变异介于17.2%~26.1%。Krakowsky等^[23]通过B73×De811构建的191个玉米重组自交系对茎秆中木质素、酸性洗涤纤维和中性洗涤纤维进行QTL定位,共检测到86个QTL,其中木质素相关24个,酸性洗涤纤维相关31个和中性洗涤纤维相关31个。与前人研究结果相比,3个性状中共有10个QTL分享了同一染色体区域。

2.5 玉米病虫害相关QTL定位研究

Cardinal等^[24]利用B73×B52构建的RILs群体对茎秆中欧洲玉米螟及细胞壁相关性状进行QTL定位,共检测到64个QTL,其中与欧洲玉米螟相关QTL 13个,且这些位点中有10个与细胞壁相关QTL染色体区域重叠。Yang等^[25]利用1145×Y331构建的回交群体为材料,对玉米茎腐病相关性状QTL分析,共检测到两个QTL,分别定位于第1和第2染色体,并通过分子标记辅助选择结合回交育种策略,成功地将玉米茎腐病主效位点(*qRfg1*)精细定位于500kb染色体区域内。

2.6 玉米形态性状相关QTL定位研究

截至目前,在所有与玉米倒伏相关形态性状中,对株高、穗位高相关QTL的研究报道最多。仅玉米基因组网站(www.maizegdb.org)就收录219个与株高相关QTL,穗位高26个,这些位点基本覆盖玉米全基因组。

Tang等^[26]利用“豫玉22”构建的294个玉米重组自交系为材料,对玉米倒伏相关性状进行QTL

分析。本研究共发现27个QTL,其中节间数7个,平均节间长度6个,这些QTL解释的表型变异介于4.11%~15.96%之间。Ku等^[27]利用4个遗传群体对玉米穗上节间长度进行QTL定位。在三种环境条件下共检测到70个QTL,其中群体1发现16个,群体2发现14个,群体3发现25个,群体4发现15个,这些位点解释的表型变异介于5.36%~26.85%之间。Zhou等^[28]将Ye478×Qi319的重组自交系群体进行基因分型测序,获得了总长1545.65 cM,平均图距为0.37 cM的分子连锁遗传图谱。在三种环境下对株型相关性状进行调查,共定位到35个QTL,其中节间数相关QTL 7个。

3 展 望

培育抗倒伏能力强的玉米品种是实现玉米高产稳产所面对的重要课题。长期的玉米生产实践表明:增施钾肥,耐密,抗病虫,减小穗位高系数(穗位高/株高)和茎秆长粗比(株高/基部节间粗),根系发达等均能有效地增强茎秆的抗倒伏能力。

近年来,随着玉米基因组测序的完成,玉米抗倒伏相关QTL定位研究得到了飞速的发展。然而,QTL研究结果的产出与应用却不成比例。其原因首先是至今还没有制定出一套科学、有效的玉米抗倒伏标准评价指标,导致评价的性状过多,发掘的QTL数量也随之增多,却与生产实际相脱离。其次,通过不同材料挖掘的大量抗倒伏QTL染色体位置重叠性频率不高,钝感QTL稀少,即缺少在不同遗传群体内能够稳定表达的主效QTL,造成抗倒伏相关QTL难以在生产实践中得以应用。因此,今后应通过多学科的合作,从生理学、生态学、力学角度分析,对玉米抗倒性相关性状进行系统研究,进一步与分子遗传学相结合,深入解析玉米抗倒伏性状的分子机制,构建抗倒伏性状的分子调控网络,在此基础上通过分子标记辅助育种将有利于玉米抗倒伏的不同基因进行聚合,从而选育出更多高产抗倒伏的优良玉米品种。

参考文献:

- [1] 刘武仁,郑金玉,罗洋,等.自然倒伏对玉米根系和产量的影响[J].吉林农业科学,2014,39(1):6-9.
- [2] 孙世贤,戴俊英,顾慰连.氮、磷、钾肥对玉米倒伏及其产量的影响[J].中国农业科学,1989,22(3):28-33.
- [3] 丰光,景希强,李妍妍,等.玉米不同种植密度对主要农艺性状和产量的影响[J].玉米科学,2011,19(1):109-111.

- [4] 勾 玲, 赵 明, 黄建军, 等. 群体密度对玉米茎秆抗倒力学和农艺性状的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(10): 1688-1695.
- [5] Berzonsky W A, Hawk J A, Pizzolato T D. Anatomical characteristics of three inbred lines and two maize synthetics recurrently selected for high and low stalk crushing strength [J]. *Crop Science*, 1986, 26: 482-488.
- [6] Zuber M S, Colbert T R, Darrah L L. Effect of recurrent selection for crushing strength on several stalk components in maize. *Crop Science*, 1980, 20: 711-717.
- [7] Zuber M S, Grogan C O, Michaelson M E, et al. Study of the interrelation of field stalk rotting fungi and chemical composition of corn [J]. *Agronomy Journal*, 1957, 49: 328-331.
- [8] 丰 光, 刘志芳, 吴宇锦, 等. 玉米抗倒性与茎秆穿刺力和拉力关系的初步研究[J]. 玉米科学, 2010, 18(6): 19-23.
- [9] Appenzeller L, Monika D, Roberto B, et al. Cellulose synthesis in maize: isolation and expression analysis of the cellulose synthase (CesA) gene family [J]. *Cellulose*, 2004, 11: 287-299.
- [10] Djordjevic J S, Ivanovic M R. Genetic analysis for stalk lodging resistance in narrow-base maize synthetic population ZPS14 [J]. *Crop Science*, 1996, 36: 909-913.
- [11] 石 洁, 王振营, 何康来. 黄淮海地区夏玉米病虫害发生趋势与原因分析[J]. 植物保护, 2005, 31(5): 63-65.
- [12] 王 亮, 丰 光, 李妍妍, 等. 玉米倒伏与植株农艺性状和病虫害发生关系的研究[J]. 作物杂志, 2016(2): 83-88.
- [13] Albrecht K A, Martin M J, Russel W A, et al. Chemical and in vitro digestible dry matter composition of maize stalks after selection for stalk strength and stalk-rot resistance[J]. *Crop Science*, 1986, 26: 1051-1055.
- [14] Pellerin S. Relationship between morphological characteristics and lodging susceptibility of maize [J]. *Agronomie*, 1990, 10(6): 439-446.
- [15] Farkhari M, Krivanek A, Xu Y B, et al. Root-lodging resistance in maize as an example for high-throughput genetic mapping via single nucleotide polymorphism-based selective genotyping [J]. *Plant Breeding*, 2013, 132: 90-98.
- [16] Li P C, Chen F J, Cai H G, et al. A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits in maize as revealed by QTL analysis [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66: 3175-3188.
- [17] Gu R, Chen F, Liu B, et al. Comprehensive phenotypic analysis and quantitative trait locus identification for grain mineral concentration, content, and yield in maize [J]. *Theor Appl Genet*, 2015, 128: 1777-1789.
- [18] Zhu L Y, Chen J T, Li D, et al. QTL mapping for stalk related traits in maize under different densities[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12: 218-228.
- [19] Ku L, Zhang L, Tian Z, et al. Dissection of the genetic architecture underlying the plant density response by mapping plant height-related traits in maize[J]. *Mol Genet Genomics*, 2015, 290: 1223-1233.
- [20] Flint-Garcia S A, Jangpatong C, Darrah L L, et al. Quantitative trait locus analysis of stalk strength in four maize populations[J]. *Crop Science*, 2003, 43: 13 - 22.
- [21] Peiffer J A, Flint-Garcia S A, De Leon N, et al. The Genetic Architecture of Maize Stalk Strength[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8: e67066.
- [22] Hu H X, Liu W X, Fu Z Y, et al. QTL mapping of stalk bending strength in a recombinant inbred line maize population[J]. *Theor Appl Genet*, 2013, 126: 2257-2266.
- [23] Krakowsky M D, Lee M, Coors J G. Quantitative trait loci for cell wall components in recombinant inbred lines of maize (*Zea mays* L.) I: stalk tissue. *Theor Appl Genet*, 2005, 111: 337-346.
- [24] Cardinal A J, Lee M. Genetic relationships between resistance to stalk-tunneling by the European corn borer and cell-wall components in maize population B73xB52[J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 111: 1-7.
- [25] Yang Q, Yin G M, Guo Y L, et al. A major QTL for resistance to *Gibberella* stalk rot in maize[J]. *Theor Appl Genet*, 2010, 108: 706-711.
- [26] Tang J H, Teng W T, Yan J B, et al. Genetic dissection of plant height by molecular markers using a population of recombinant inbred lines in maize[J]. *Euphytica*, 2007, 155: 117-124.
- [27] Ku L X, Gao L R, Wei X M, et al. Genetic dissection of internode length above the uppermost ear in four RIL populations of maize (*Zea mays* L.) [J]. *G3*, 2014, 23: 281-289.
- [28] Zhou Z Q, Zhang C S, Zhou Y, et al. Genetic dissection of maize plant architecture with an ultra-high density bin map based on recombinant inbred lines[J]. *BMC Genomics*, 2016, 17: 178-192.

(责任编辑:王 昱)