



基于SNP高密度遗传连锁图谱的玉米南方锈病抗性QTL定位

韦绍丽, 王兵伟, 时成俏, 郑加兴, 何静丹, 钟 秀, 黄安霞,
盘贝儿, 覃嘉明*, 周步进*

(广西农业科学院玉米研究所, 广西南宁 530007)

摘要:【目的】通过高抗玉米南方锈病自交系抗性QTL定位, 为开展玉米分子标记辅助育种和抗病性状的遗传调控机制研究打下基础。【方法】以高抗玉米南方锈病自交系S311和高感玉米南方锈病自交系HY813杂交构建F₂代群体, 利用10K SNP芯片对F₂代群体的186个单株进行基因分型后, 构建高密度遗传连锁图谱。将该遗传连锁图谱与表型数据相结合, 采用复合区间作图法(CIM)和全基因组复合区间作图法(GCIM)确定玉米南方锈病抗性QTL位置和效应。【结果】F₂代群体的玉米南方锈病抗性表现更偏向于父本S311; 病害等级为1~9级, 偏度和峰度均在-1.00~1.00, 符合数量性状的分布特征。利用3103个SNP标记构建遗传连锁图谱, 该图谱总长度为3607.39 cM, 标记之间的平均遗传距离为1.16 cM。利用CIM检测到4个QTL, 分别位于1号染色体和3号染色体上, 其中位于3号染色体上QTL位点 $qSCR3-1$ 和 $qSCR3-2$ 的LOD值较高, 表型变异解释率分别为25.6%和10.0%。采用GCIM在3号染色体上检测到2个QTL位点 $qSCR3-1$ 和 $qSCR3-2$, 表型变异解释分别为64.4%和16.5%。在2种方法共同鉴定到QTL位点上筛选到4个与抗病相关基因 $Zm00001d042214$ 、 $Zm00001d041994$ 、 $Zm00001d042013$ 和 $Zm00001d042051$ 。接种病原菌后, $Zm00001d042214$ 、 $Zm00001d041994$ 、 $Zm00001d042013$ 、 $Zm00001d042051$ 基因在S311叶片中的相对表达量均较接种前(CK)极显著升高($P<0.0001$); 而HY813接种病原菌后, $Zm00001d042214$ 基因在叶片中的相对表达量与接种前无显著变化($P>0.05$)、 $Zm00001d042013$ 基因在叶片中的相对表达量较CK极显著升高($P<0.01$)、 $Zm00001d041994$ 和 $Zm00001d042051$ 基因在叶片中的相对表达量均较CK极显著升高($P<0.0001$)。【结论】在自交系S311中定位到2个玉米南方锈病抗性主效QTL位点 $qSCR3-1$ 和 $qSCR3-2$, 在QTL区间筛选到 $Zm00001d042214$ 、 $Zm00001d041994$ 、 $Zm00001d042013$ 和 $Zm00001d042051$ 等4个抗玉米南方锈病的候选基因。

关键词: 玉米; 玉米南方锈病; SNP分子标记; 遗传图谱; QTL定位

中图分类号: S513.035.3

文献标志码: A

文章编号: 2095-1191(2026)06-1764-10

QTL mapping for resistance to southern corn rust based on high-density SNP genetic linkage map

WEI Shao-li, WANG Bing-wei, SHI Cheng-qiao, ZHENG Jia-xing, HE Jing-dan,
ZHONG Xiu, HUANG An-xia, PAN Bei-er, QIN Jia-ming*, ZHOU Bu-jin*

(Maize Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China)

Abstract:【Objective】This study aimed to map quantitative trait loci (QTL) for resistance to southern corn rust using a highly resistant maize inbred line, providing basis for elucidating molecular marker-assisted breeding and genetic regulation mechanisms of disease resistance of maize. 【Method】The F₂ population derived from a cross between the highly resistant inbred line S311 and the highly susceptible inbred line HY813, comprising 186 individuals, were genotyped using a

收稿日期: 2026-03-30

基金项目: 广西自然科学基金项目(2022GXNSFAA035481); 广西重点研发计划项目(桂农科AB241484028); 广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科2026YT057); 广西农业科学院玉米研究所科技发展基金项目(桂玉科ZX2024009)

通信作者: 覃嘉明(1980-), <https://orcid.org/0009-0001-4722-4939>, 副研究员, 主要从事玉米分子育种研究工作, E-mail: savage131@163.com; 周步进(1985-), <https://orcid.org/0000-0002-2452-8411>, 副研究员, 主要从事玉米分子育种研究工作, E-mail: zhou_bujin@163.com

第一作者: 韦绍丽(1985-), <https://orcid.org/0009-0005-9541-4605>, 主要从事玉米育种研究工作, E-mail: weishaoli1125@163.com

10K SNP chip to construct a high-density genetic linkage map. By integrating the genetic linkage map with phenotypic data, the composite interval mapping (CIM) and genome-wide composite interval mapping (GCIM) were employed to determine the positions and effects of QTLs. [Result] The resistance to southern corn rust in the F_2 population tended to resemble that of the paternal parent S311. The disease severity was rated from 1 to 9, with skewness and kurtosis both between -1.00 and 1.00, which was consistent with the distribution characteristics of quantitative traits. A total of 3103 single nucleotide polymorphism (SNP) markers were used to construct a genetic linkage map whose total length was 3607.39 cM, and average genetic distance between markers was 1.16 cM. A total of 4 QTLs were detected using CIM, located on chromosomes 1 and 3, among which the QTL loci $qSCR3-1$ and $qSCR3-2$ on chromosome 3 had higher (logarithm of odds LOD) values, explaining 25.6% and 10.0% of phenotypic variation respectively. A total of two QTL loci, namely $qSCR3-1$ and $qSCR3-2$ on chromosome 3, were detected using GCIM, explaining 64.4% and 16.5% of phenotypic variation respectively. A total of four candidate genes associated with disease resistance, namely *Zm00001d042214*, *Zm00001d041994*, *Zm00001d042013*, and *Zm00001d042051*, were identified within the QTL loci commonly detected by both methods. After pathogen inoculation, the relative expression of *Zm00001d042214*, *Zm00001d041994*, *Zm00001d042013*, and *Zm00001d042051* in leaves of S311 was all extremely significantly increased compared with those before inoculation (CK) ($P < 0.0001$). In HY813 after pathogen inoculation, however, the relative expression of *Zm00001d042214* showed no significant change ($P > 0.05$), while *Zm00001d042013* was extremely significantly up-regulated compared with CK ($P < 0.01$), and both *Zm00001d041994* and *Zm00001d042051* were extremely significantly up-regulated compared with CK ($P < 0.0001$). [Conclusion] In the inbred line S311, two major QTL loci ($qSCR3-1$ and $qSCR3-2$) for resistance to southern corn rust are mapped, and four candidate genes related to resistance to southern corn rust are screened within the QTL intervals, namely *Zm00001d042214*, *Zm00001d041994*, *Zm00001d042013*, and *Zm00001d042051*.

Key words: maize; southern corn rust; SNP molecular marker; genetic map; QTL mapping

Foundation items: Guangxi Natural Science Foundation (2022GXNSFAA035481); Guangxi Key Research and Development Project (Guinongke AB241484028); Basic Scientific Research Project of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Guinongke 2026YT057); Science and Technology Development Fund Project of Maize Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Guiyuke ZX2024009)

0 引言

【研究意义】玉米(*Zea mays* L.)是世界上最重要的粮食作物之一,是畜牧业、水产养殖业的重要饲料来源,是食品、医疗卫生、轻工业、化工业等不可或缺的原料之一(郭爽等, 2024)。玉米南方锈病是由多堆柄锈菌(*Puccinia polysora* Underw.)引起的一种叶部病害,主要造成玉米籽粒品质下降和产量降低,严重时可导致20%~50%的产量损失,甚至颗粒无收(刘玉瑛等, 1999; 唐照磊等, 2025),被列为国家热带亚热带区域试验、广西玉米区域试验及新品种审定的重点观察病害之一。玉米南方锈病最初主要在海南、广东和广西等南方地区流行(段灿星等, 2015),但近年来随着全球气候的变化,逐渐向黄淮海等玉米主产区蔓延,尤其是2021—2024年,玉米南方锈病在黄淮海地区和安徽、江苏、山东等东部地区有较大规模的暴发,对玉米的产量造成了严重的损失(任春梅等, 2025; 周建华和李丽娜, 2025)。因此,亟需开展玉米南方锈病的相关研究,通过QTL定位可为进一步利用分子标记辅助改良自交系和挖掘抗病基因打下基础,以期有效应对玉米南方锈病造成的产量损失。【前人研究进展】玉米南方锈病的遗传研究最早开始于20世纪50年代。*Rpp1*和*Rpp2*是最早被挖掘的2个玉米南方锈病抗性QTL,但未明确染色

体的物理位置(Storey and Howland, 1959)。随后,大量学者利用不同分子标记技术,定位到许多玉米南方锈病抗性QTL位点,主要有*RppQ*(Chen et al., 2004)、*RppD*(Zhang et al., 2010)、*Rpp25*(Zhao et al., 2013)、*RppS*(Wu et al., 2015)、*RppS313*(王兵伟等, 2019)、*qSCR4.01*(Deng et al., 2020)等。Chen等(2004)以玉米南方锈病抗病自交系齐319配制的5个 F_2 代和5个 BC_1F_1 群体为材料,利用SSR和AFLP分子标记技术在10号染色体短臂上定位到1个主效QTL位点*RppQ*,并且该位点对玉米南方锈病表现出完全抗性。Jines等(2007)以热带抗病自交系NC300和感病自交系B104构建的143个重组自交系(RIL)为材料,利用SSR分子标记技术在10号染色体短臂上定位到1个QTL位点,可解释83%的表型变异。Lu等(2020)利用感病自交系Ye478和抗病Qi319杂交得到RIL及其高密度遗传图谱,在6号染色体短臂上定位到另一个主效QTL位点*qSCR6.01*。Wanlayaporn等(2013)以甜玉米南方锈病抗性自交系hA9104和甜玉米南方锈病感病自交系hA9035构建的133个RIL为材料,利用157个SSR分子标记在1、2、5、6、9和10号染色体上定位到15个QTLs,并且这些QTLs解释6.1%~81.9%的表型变异。Deng等(2019, 2020)利用2个热带玉米南方锈病抗性自交系CIMBL83和CML486分别构建RIL群体进行

QTL定位,在CIMBL83的4号染色体定位到1个稳定的QTL位点 $qSCR4.01$,在CML486的4号染色体和9号染色体定位到2个稳定的QTL位点 $qSCR4.08$ 和 $qSCR9.04$ 。上述QTL位点多为微效多基因抗性位点,但也有研究者发现,许多QTL位点表现出单基因显性遗传特征,并且这些QTL均位于10号染色体上,如Zhang等(2010)以抗病自交系W2D和感病自交系W22配制的 F_2 和 $F_{2:3}$ 代群体为材料,在10号染色体2.1 cM区间内定位到1个单基因显性遗传的QTL位点 $RppD$ 。 $RppP25$ 和 $RppM$ 分别被精细定位到40~110 kb的狭窄区间内,在该区域内有2个候选基因,其编码具有核苷酸结合位点富含亮氨酸重复结构域(LRR)的假定蛋白,这是抗病基因中最常见的保守结构域(Zhao et al., 2013; Wang et al., 2020)。 $RppS$ 定位于1个松散区间,其中最近的标记距离为8.4 cM,通过等位基因测试证实, $RppS$ 与 $PppQ$ 、 $RppD$ 、 $RppP25$ 均不等位(Wu et al., 2015)。近年来随着分子标记技术的迭代更新,尤其是高密度SNP芯片的应用,许多玉米南方锈病抗性基因被精细定位甚至被克隆。Deng等(2022)以国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)引进玉米南方锈病抗性自交系CML496和感病自交系Lx9801构建的RIL群体为材料,在10号染色体定位到1个NBS-LRR类玉米南方锈病抗性基因 $RppC$,并且明确了其编码蛋白与效应蛋白AvrRppC互作介导的玉米南方锈病抗性机制;此外,Chen等(2022)以构建的K22×DAN340 $F_{6:7}$ 代群体为材料,在10号染色体上定位到1个NBS-LRR类玉米南方锈病抗性基因 $RppK$,并且证明其与效应蛋白AvrRppK互作介导的PTI抗性机制。【本研究切入点】多堆柄锈菌是引起玉米南方锈病的病原菌,主要在温度相对较高的区域过冬繁殖,并且只能活体寄生。广西属于热带亚热带气候,为多堆柄锈菌的生存提供了有利条件,造成玉米南方锈病大面积暴发,同时在长期的自然选择过程中也进化出许多抗性种质资源。因此,亟需利用广西特殊的气候和资源条件,开展玉米南方锈病抗性精准鉴定和QTL定位,为玉米生产提供更多的抗性基因和种源。【拟解决的关键问题】以高抗玉米南方锈病自交系S311与高感玉米南方锈病自交系HY813杂交获得 F_2 代群体为研究对象,基于单核苷酸多态性(SNP)分子标记绘制其高密度遗传连锁图谱,结合田间玉米南方锈病抗性表型数据进行玉米南方锈病抗性QTL定位和抗性候选基因筛选,为后续开展分子标记辅助育种和玉米抗病性状的遗传调控机制研究打下基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

自交系S311属于热带玉米种质,对玉米南方锈病抗性达到高抗水平;自交系HY813属于温带玉米种质,高感玉米南方锈病。自交系S311和HY813均由本课题组收集保存。以玉米自交系S311为父本,自交系HY813为母本构建 F_2 代遗传定位群体。主要试剂:FastPure Universal Plant Total RNA Isolation Kit和HiScript II Q RT SuperMix for qPCR (+gDNA wiper)RNA逆转录试剂盒购自南京诺唯赞生物科技有限公司、TB Green® Premix Ex Taq™ II FAST qPCR试剂盒购自宝日医生物技术(北京)有限公司。主要设备仪器:NanoDrop 2000超微量核酸蛋白分析仪(赛默飞世尔科技公司);LightCycler® 480 II实时荧光定量PCR系统(Roche公司)。

1.2 田间试验及抗性鉴定

田间试验在广西农业科学院明阳基地(广西南宁)进行。2024年8月,将 F_2 代群体及2个亲本自交系S311和HY813种植于试验田中,行长5 m,行距0.7 m,种植密度为57100株/ha。播种前和小喇叭口期前施用复合肥(氮:磷:钾=15:15:15,300.0 kg/ha),在大喇叭口期施用尿素(氮:磷:钾=46:0:0,150.0 kg/ha),田间管理略高于当地大田生产。为了精准鉴定 F_2 代群体对玉米南方锈病的抗性等级,高感玉米南方锈病自交系HY813种植于 F_2 代群体相邻行之间,以便更好地传播玉米南方锈病病原菌。同时分别收集明阳基地及广西横州市南方锈病玉米叶片,用纯净水洗脱带有病原菌叶片,配制成 1×10^5 孢子/mL的孢子粉悬浮液,并向悬浮液加入0.1%的吐温20。玉米抽雄期后,利用喷雾器将孢子粉悬浮液喷洒到 F_2 代群体和2个亲本每个植株的叶片上,确保每片叶子上均有孢子液自然流下。间隔5 d后再次进行病原菌接种,连续接种3次。最后一次接种20 d后,根据NY/T 1248.14—2021《玉米抗病虫性鉴定技术规范第14部分:南方锈病》的方法记录 F_2 代群体各株系的发病级别,叶片发病面积占比分为1级(无病斑或仅有夏孢子堆的过敏反应)、3级($\leq 25\%$)、5级(26%~50%)、7级(51%~75%)、9级($\geq 76\%$)。其中1级为高抗玉米南方锈病,3级为抗玉米南方锈病,5级为中抗玉米南方锈病,7级为感玉米南方锈病,9级为高感玉米南方锈病。

1.3 SNP遗传连锁图谱构建

于玉米大喇叭口期取2个亲本和 F_2 代群体单株叶片提取DNA。DNA样品送至北京中玉金标记生

物技术股份有限公司,利用玉米 10K SNP 芯片(含 9433 个 SNP 标记)进行基因型检测。根据亲本基因型提取 SNP 标记,进行卡方检验筛选显著偏分离的标记($P<0.05$)。用 find bis 命令对各分子标记进行 bin 划分,同时使用 JoinMap 4.0 进行 SNP 连锁图谱构建。以 LOD 值为 5.0 和重组分数为 0.4 创建连锁群,采用回归算法和科桑比映射函数,将重组分数转换为以 cM 为单位的遗传距离,并利用开源 R 包 LinkageMapView 绘制遗传连锁图谱(Ouellette et al.,2018)。

1.4 QTL 位点检测

QTL 分析通过 2 种方法进行:一种是在 Windows QTL Cartographer 2.5 中使用复合区间作图法(CIM);另一种是在开源 R 包 QTL.gCIMapping. GUI_1.1 中使用全基因组复合区间作图法(GCIM)(Wen et al., 2019)。对于 CIM,在模型 6 中进行窗口大小为 5 cM 且以 5 个标记作为背景控制因素的前向一后向逐步回归。LOD 阈值是通过 3000 次置换计算得出。对于 GCIM,应用具有受限估计极大似然(REML)函数的随机模型,通过邻域方法完成 GCIM,且 LOD 设置为默认值 2.5。这 2 种方法的步长均为 1 cM。

1.5 候选基因预测

利用 BLAST 软件将关联区间内的各基因序列与 GO (Lewis et al., 2000)、KEGG (Kanehisa et al., 2004)、UniProt (Apweiler et al., 2004)、NR (邓泱泱等, 2006)及 eggNOG (Huerta-Cepas et al., 2017)共 5 个功能数据库进行比对,确定发生突变的基因功能。

1.6 候选基因表达量分析

使用 FastPure Universal Plant Total RNA Isolation Kit 提取玉米南方锈病病原菌前的叶片及接种

后叶片的总 RNA,并使用 HiScript II Q RT SuperMix for qPCR (+gDNA wiper)将总 RNA 反转录合成 cDNA。使用 Primer 3 plus (<http://www.primer3plus.com/>)设计 4 个候选基因的特异性引物(表 1)。以 cDNA 为模板、*GAPDH* 作为内参基因,利用 TB Green® Premix Ex Taq™ II FAST qPCR 试剂盒对 4 个候选基因的相对表达量进行实时荧光定量 PCR 检测。反应体系 15.0 μL: TB Green Premix Ex Taq II 7.5 μL,上、下游引物各 0.5 μL,cDNA 模板 2.0 μL,无 RNA/DNA 酶水补足至 15.0 μL。将配制好的反应体系置于罗氏 480 实时荧光定量 PCR 仪。扩增程序:95 °C 预变性 30 s;95 °C 5 s,60 °C 10 s,进行 40 个循环。采用 2^{-ΔΔCt}法,利用 Graphpad Prism 11.0 进行单因素方差分析并作图。

2 结果与分析

2.1 玉米南方锈病抗性鉴定及遗传分析结果

玉米南方锈病病原菌接种后 20 d,对 2 个亲本和 F₂代群体单株的发病等级及表型变异进行鉴定和评价,结果(表 2)显示,父本 S311 的病害等级为 1 级,高抗玉米南方锈病,母本 HY813 的病害等级为 9 级,高感玉米南方锈病;F₂代群体 186 个单株病害等级为 1~9 级,其中玉米南方锈病抗性的广义遗传力达 91.71%。

2.2 遗传连锁图谱构建结果

利用 Affymetrix 标记总数为 10K 的 SNP 芯片对 2 个亲本(S311、HY813)及 186 个 F₂代群体单株进行检测。首先,从 10K SNP 芯片数据中选取 3227 个在 S311 和 HY813 之间表现出多态性的 SNP 标记;其次,根据卡方拟合度检验进行筛选后,剔除 116 个表现出严重分离的 SNP 标记,并去除 8 个未定位 SNP

表 1 内参基因及候选基因引物序列

Table 1 Primer sequences of reference genes and candidate genes

基因 ID Gene ID	上游引物 Forward primer	下游引物 Reverse primer
Zm00001d042214	5'-GTATCAGCAGCAGCCCAAGA-3'	5'-AGATCATGTCCCCGACCAGA-3'
Zm00001d041994	5'-ATCTCAACCCTGGAAGCAGC-3'	5'-CTCATCCCCATCCTGACAGGC-3'
Zm00001d042013	5'-CGGGTTCACTCTGTTCGTCA-3'	5'-GATCCCGATGCAGACCAGAG-3'
Zm00001d042051	5'-AACTCTCTCTCGGCCCAT-3'	5'-AGGTTGTTGTACTCCAGCCG-3'
GAPDH	5'-ATCAACGGCTTCGGAAGGAT-3'	5'-CCGTGGACGGTGTCTACTT-3'

表 2 亲本及 F₂ 代群体的玉米南方锈病表型

Table 2 Phenotypes of southern corn rust for the parental lines and F₂ population

亲本/群体 Parent/population	病级 Disease severity rating	病害等级范围 Disease severity range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数(%) Coefficient of variation	广义遗传力(%) Broad-sense heritability
S311	1	—	—	—	—	—
HY813	9	—	—	—	—	—
F ₂ 群体 F ₂ population	3.15±2.95	1~9	1.134	-0.229	93.43	91.71

标记;最后,利用剩余3103个SNP标记构建遗传连锁图谱,该图谱总长度为3607.39 cM,标记之间的平均遗传距离为1.16 cM。各连锁群的遗传距离为278.13 cM(10号染色体)~448.14 cM(1号染色体),每条染色体的平均遗传距离为0.91 cM(1号染色体)~2.42 cM(10号染色体)(图1和表3)。

2.3 基于CIM的玉米南方锈病抗性QTL定位结果

通过CIM在1号染色体和3号染色体上各检测到2个玉米南方锈病抗性QTL位点(图2)。其中效应最大的QTL位点 $qSCR3-1$ (LOD值为61.1)位于3号染色体上,两侧SNP标记为AX86244907和AX862424973,表型变异解释率为25.6%;QTL位点 $qSCR3-2$ (LOD值为27.3)也位于3号染色体上,表型变异解释率为10.0%(表4)。另外2个QTL位点LOD值相对较小, $qSCR1-1$ (两侧SNP标记为AX86285795和AX86265669)和 $qSCR1-2$ (两侧SNP标记为AX86280535和AX86265675)的表型变异解释率分别为0.6%和2.9%(表4)。

2.4 基于GCIM的玉米南方锈病抗性QTL定位结果

通过GCIM在3号染色体上检测到2个玉米南方锈病抗性QTL位点(图3)。其中效应值最大的

QTL位点 $qSCR3-1$ (LOD值为59.9),两侧SNP标记为AX86244907和AX86244973,与CIM定位到的QTL位点相同,但表型变异解释率较高,达64.4%;QTL位点 $qSCR3-2$ (LOD值为40.0),两侧SNP标记为AX86289432和AX86289448,表型变异解释率为16.5%(表4)。

2.5 玉米南方锈病抗性QTL位点候选基因分析结果

基于构建的高密度遗传图谱,利用GCIM和CIM均在3号染色体相同位置定位到2个玉米南方锈病抗性QTL位点($qSCR3-1$ 和 $qSCR3-2$)。 $qSCR3-1$ 位点的物理区间为150.17~156.32 Mb,区间内包含72个基因。利用GO、KEGG、UniProt、NR和eggNOG等5个功能数据库对这些基因进行功能分析,结果发现1个与植物抗病性相关的基因 $Zm00001d042214$ ($SR2$)(表5)。 $qSCR3-2$ 位点的物理区间为144.67~148.71 Mb,区间内包含67个基因。利用GO、KEGG、UniProt、NR和eggNOG等5个功能数据库对这些基因进行功能分析,结果发现3个与植物抗病性相关的基因 $Zm00001d041994$ (LRR)、 $Zm00001d042013$ ($LECRK1$)、 $Zm00001d042051$ ($LRR-RLKs$)(表5)。

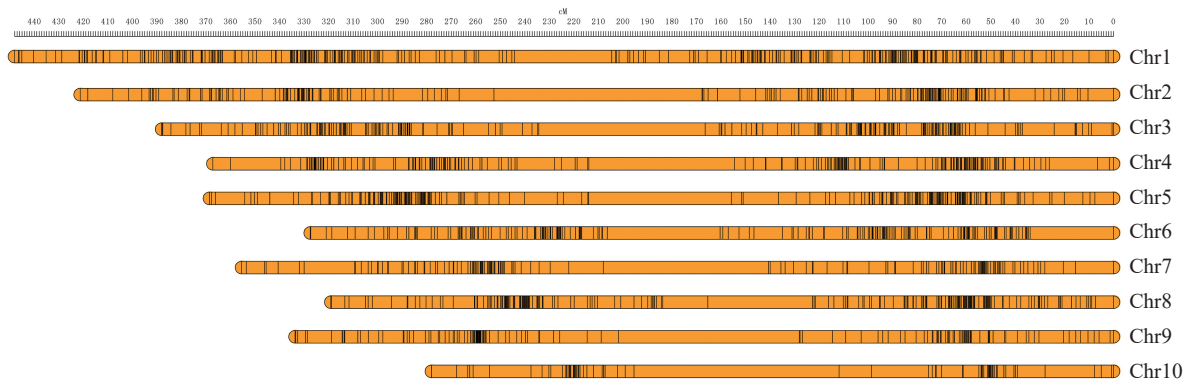


图1 F₂代群体SNP标记连锁图谱
Fig. 1 SNP marker linkage map of the F₂ population

表3 F₂代群体的遗传图谱数据
Table 3 Data of the F₂ population genetic map

染色体 Chromosome	SNP标记数量 Number of SNP marker	长度(cM) Length	SNP标记平均间隔(cM) Average interval between SNP markers	最大间隔(cM) Maximum interval
1	491	448.14	0.91	39.52
2	272	421.26	1.55	84.73
3	332	388.14	1.17	67.81
4	367	367.21	1.00	59.36
5	396	368.64	0.93	58.23
6	280	327.53	1.17	45.93
7	260	355.55	1.37	67.43
8	334	319.12	0.96	42.77
9	256	333.68	1.30	73.70
10	115	278.13	2.42	83.52
总计 Total	3103	3607.39	1.16	84.73

2.6 候选基因表达差异分析结果

为了进一步明确玉米南方锈病与 *Zm00001d042214*、*Zm00001d041994*、*Zm00001d042013*、*Zm00001d042051* 基因的相关性,采用实时荧光定量PCR对S311和HY813接种玉米南方锈病病原菌前(CK)及接种24 h后4个基因在叶片中的相对表达量进行

检测(图4),结果发现,接种后 *Zm00001d042214*、*Zm00001d041994*、*Zm00001d042013*、*Zm00001d042051* 基因在S311叶片中的相对表达量均较CK极显著升高($P<0.0001$);而HY813接种后, *Zm00001d042214* 在叶片中的相对表达量与CK无显著变化($P>0.05$)、*Zm00001d042013* 在叶片中的相对表达

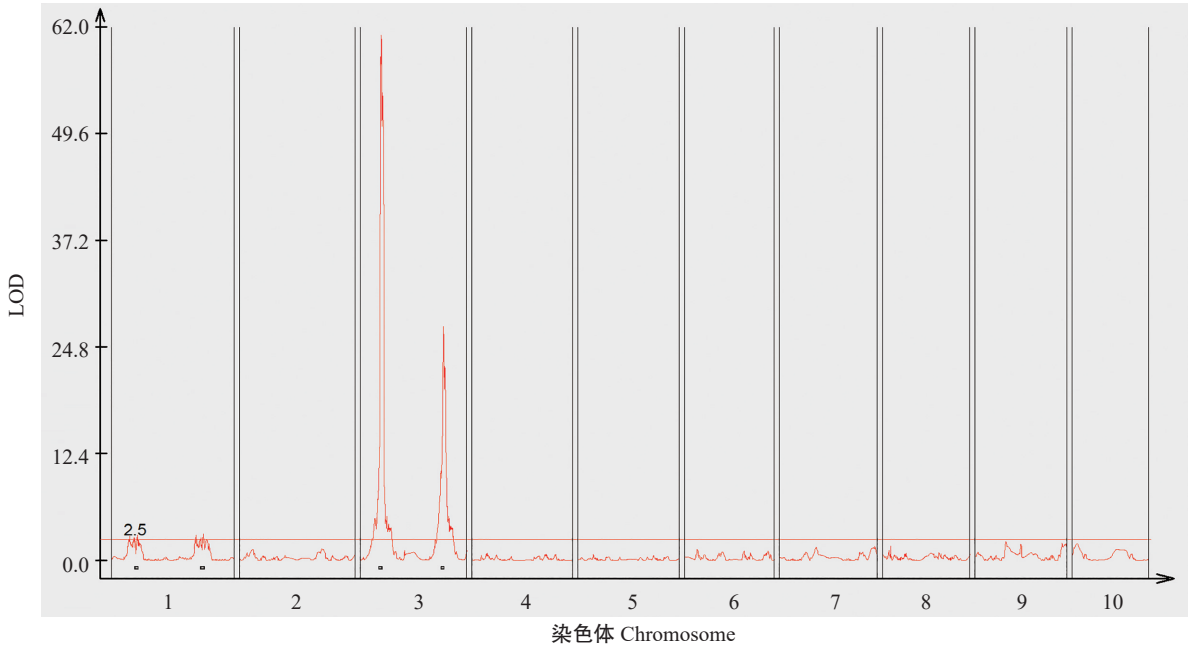


图2 基于CIM的F₂代群体玉米南方锈病抗性QTL检测结果
Fig. 2 QTL detection results of resistance to southern corn rust of the F₂ population based on CIM

表4 F₂代群体玉米南方锈病抗性QTL分布

Table 4 QTL distribution for resistance to southern corn rust of the F₂ population

方法 Method	QTL	染色体 Chromosome	位置 (cM) Position	标记区间 Marker interval	LOD	加性效应 Additive effect	显性效应 Dominant effect	表型变异解释率(%) Phenotypic variance explanation rate
CIM	<i>qSCR1-1</i>	1	94.1	AX86285795~AX86265669	3.0	-0.2	-1.0	0.6
	<i>qSCR1-2</i>	1	333.9	AX86280535~AX86265675	3.1	0.2	-1.0	2.9
	<i>qSCR3-1</i>	3	74.9	AX86244907~AX86244973	61.1	-3.8	-2.8	25.6
	<i>qSCR3-2</i>	3	300.9	AX86269011~AX86289448	27.3	-0.8	-2.8	10.0
GCIM	<i>qSCR3-1</i>	3	74.9	AX86244907~AX86244973	59.9	-3.6	0.0	64.4
	<i>qSCR3-2</i>	3	301.0	AX86289432~AX86289448	40.0	0.0	-2.6	16.5

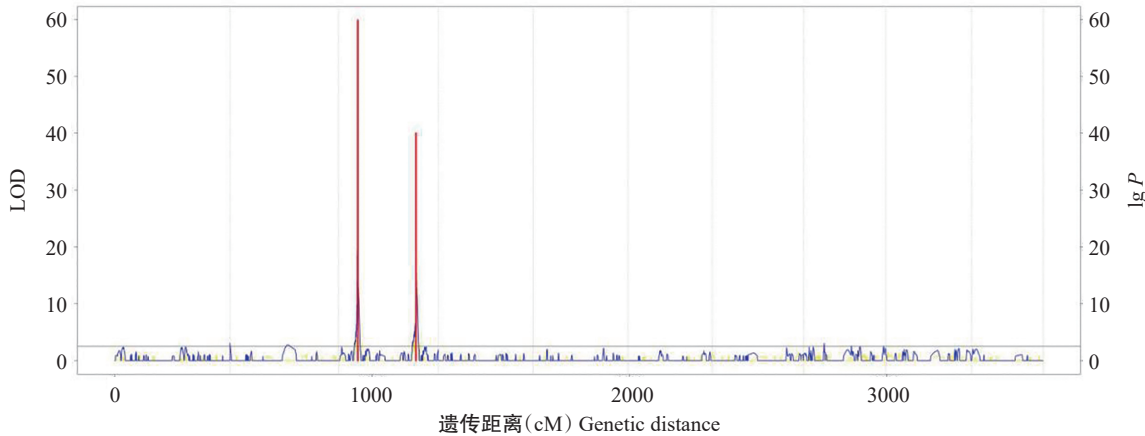


图3 基于GCIM的F₂代群体玉米南方锈病抗性QTL检测结果
Fig. 3 QTL detection results of resistance to southern corn rust of the F₂ population based on GCIM

量较CK极显著升高($P<0.01$)、*Zm00001d041994*和*Zm00001d042051*在叶片中的相对表达量均较CK极显著升高($P<0.0001$)。综上所述,*Zm00001d042214*、*Zm00001d041994*、*Zm00001d042013*、*Zm00001d042051*可能是自交系S311抗玉米南方锈病候选基因。

表5 定位区间内与抗性相关的基因

Table 5 Genes related to resistance within mapping intervals

QTL	基因 Gene	基因 Gene	起点 Start	终点 End	功能注释 Function annotation
<i>qSCR3-1</i>	<i>Zm00001d042214</i>	<i>SRC2</i>	156317203	156318392	Soybean genes regulated by cold 2
<i>qSCR3-2</i>	<i>Zm00001d041994</i>	<i>LRR</i>	146858552	146861679	Leucine rich repeat family protein
	<i>Zm00001d042013</i>	<i>LECRK1</i>	147399726	147402513	G-type lectin S-receptor-like serine/threonine-protein kinase
	<i>Zm00001d042051</i>	<i>LRR-RLKs</i>	148707348	148711042	Putative inactive leucine-rich repeat receptor-like kinase

3 讨论

目前大量与玉米南方锈病抗性相关的QTL位点已被广泛报道,这些位点在玉米的10条染色体上均有分布(Wanlayaporn et al., 2013; Zhou et al., 2018; 陈文娟等, 2019)。然而,大量QTL位点集中分布在

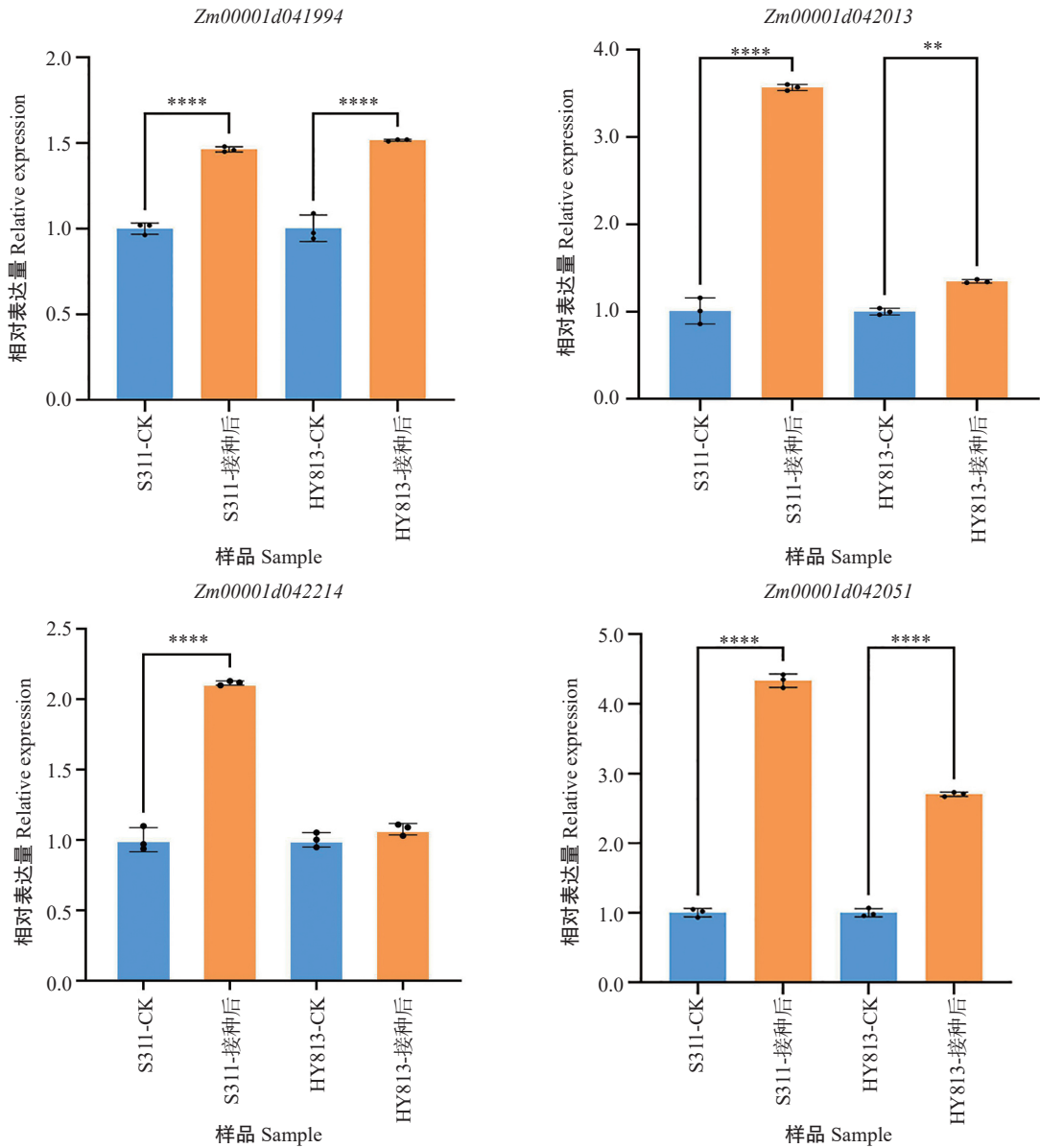


图4 候选基因的表达差异分析

Fig. 4 Expression difference analysis of candidate genes

和**分别表示差异显著水平 $P<0.01$ 和 $P<0.0001$

** indicated extremely significant difference at $P<0.01$, **** indicated extremely significant difference at $P<0.0001$

1号(Wanlayaporn et al., 2013)、4号(Deng et al., 2019; Deng et al., 2020)、6号(Lu et al., 2020)、8号(陈文娟等, 2019)、9号(Wanlayaporn et al., 2013; Deng et al., 2019)及10号染色体(Holland et al., 1998; Chen et al., 2004; Wanlayaporn et al., 2013)上。其中10号染色体上的QTL位点成簇分布,并且很多基因已被克隆(Chen et al., 2022; Deng et al., 2022)。4号染色体上的QTL位点 $qSCR4.01$ 被定位到770 kb的区间内(Deng et al., 2020)。6号染色体上的主效QTL位点 $qSCR6.01$ 被定位到标记Y6q77和Y6q79之间,物理距离为77.6~79.6 Mb(Lu et al., 2020)。但目前3号染色体仅定位到2个QTL位点,且其表型变异解释率不超过3.5%(陈文娟等, 2019; Lu et al., 2020)。本研究通过2种QTL定位方法,在3号染色体上鉴定到2个稳定的主效QTL位点($qSCR3-1$ 和 $qSCR3-2$),其表型变异解释率分别为64.4%和16.5%。本研究定位到3号染色体上的2个QTL位点,是新的位点且表型解释率较高,可进一步通过构建RIL群体,对QTL位点进行精细定位并挖掘相关抗性基因。

植物与病原菌在长期对抗中协同进化,形成了复杂的互作关系。其中,植物通过进化出抗病基因来识别和抵抗病原菌的侵染。SRC2是一类含有C2结构域的植物蛋白,通过感知钙信号、调节活性氧爆发等多种机制,在植物抵御病原体入侵的免疫反应中发挥关键调控作用(Kim et al., 2008)。辣椒SRC2-1与效应蛋白PcIN1互作,提高了辣椒对疫霉的抗病性(Liu et al., 2015)。此外,在大豆中过表达 $GmSRC2$ 基因后大豆疫霉的抗性明显提高(Deng et al., 2024)。本研究通过生物信息学分析在QTL位点 $qSCR3-1$ 筛选到1个SRC2类基因 $Zm00001d042214$,其可能在玉米自交系S311南方锈病抗性中发挥重要作用。

LRR是植物多种抗病蛋白的核心结构元件,主要通过精确识别病原信号,将识别信息转化为胞内防御信号,在植物的多层免疫系统中发挥关键作用(Hao et al., 2025)。在番茄中, I 基因编码一种富含亮氨酸重复序列的受体样蛋白(LRR-RLP),该蛋白赋予植物对番茄专化型尖孢镰刀菌的抗性,该病原菌是引起番茄枯萎病的致病因子(Catanzariti et al., 2017)。凝集素类受体蛋白激酶1($LECRK1$)是一类定位于细胞质膜的植物免疫受体,通过识别病原菌相关分子模式(PAMP)或内源危险信号,启动植物的基础免疫反应(PTI)(Gilardoni et al., 2011)。在玉米中有一种G型凝集素受体激酶 $ZmLecRK1$,是茎腐

病病原菌的抗性蛋白(Liu et al., 2025)。此外,在番茄中过表达 $LECRK1$ 基因提高了其对尖孢镰刀菌的抗性(Yue et al., 2022)。本研究在QTL位点 $qSCR3-2$ 筛选到2个富含LRR序列的基因 $Zm00001d041994$ 和 $Zm00001d042051$,以及1个 $LECRK1$ 基因 $Zm00001d042013$,推测其与玉米自交系S311南方锈病抗性相关,但具体是哪个基因发挥更重要作用,需要通过精细定位和功能验证进一步确定。

4 结论

利用10K SNP芯片构建了HY813×S311 F₂代群体的遗传连锁图谱,鉴定出2个新的玉米南方锈病抗性主效QTL($qSCR3-1$ 和 $qSCR3-2$)。在主效QTL定位区间内共鉴定到4个与抗病相关的候选基因 $Zm00001d042214$ 、 $Zm00001d041994$ 、 $Zm00001d042013$ 、 $Zm00001d042051$ 。

参考文献(References):

- 陈文娟,路璐,李万昌,张小杰,孙素丽,朱振东,王晓鸣,段灿星. 2019. 玉米抗南方锈病基因的QTL定位[J]. 植物遗传资源学报, 20(3): 521-529. [Chen W J, Lu L, Li W C, Zhang X J, Sun S L, Zhu Z D, Wang X M, Duan C X. 2019. QTL mapping for resistance to southern corn rust in maize[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 20(3): 521-529.] doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.20180831001.
- 邓泱泱,荔建琦,吴松峰,朱云平,陈耀文,贺福初. 2006. nr数据库分析及其本地化[J]. 计算机工程, 32(5): 71-73. [Deng Y Y, Li J Q, Wu S F, Zhu Y P, Chen Y W, He F C. 2006. Integrated nr database in protein annotation system and its localization[J]. Computer Engineering, 32(5): 71-73.] doi: 10.3969/j.issn.1000-3428.2006.05.026.
- 段灿星,江凯,秦子惠,孙素丽,宋风景,王晓鸣. 2015. 玉米抗南方锈病种质标记基因型鉴定与遗传多样性分析[J]. 植物保护学报, 42(6): 899-907. [Duan C X, Jiang K, Qin Z H, Sun S L, Song F J, Wang X M. 2015. Identification of resistance marker genotype and genetic diversity of maize germplasm with resistance to southern corn rust[J]. Journal of Plant Protection, 42(6): 899-907.] doi: 10.13802/j.cnki.zwbhxb.2015.06.006.
- 郭爽,聂蕾,何玥,王栋,涂亮,刘鹏飞,蒋喻林,郭向阳,王安贵,祝云芳,吴迅,陈泽辉. 2024. 玉米叶部性状的QTL定位与候选基因分析[J]. 江苏农业学报, 40(10): 1777-1786. [Guo S, Nie L, He Y, Wang D, Tu L, Liu P F, Jiang Y L, Guo X Y, Wang A G, Zhu Y F, Wu X, Chen Z H. 2024. QTL mapping and candidate gene analysis of leaf related traits in maize[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 40(10): 1777-1786.] doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.10.001.
- 刘玉瑛,石洁,王庆雷. 1999. 1998年河北省发生南方型玉米锈病[J]. 植物保护, 25(3): 53. [Liu Y Y, Shi J, Wang Q L. 1999. Southern corn rust occurred in Hebei Province in 1998[J]. Plant Protection, 25(3): 53.] doi: 10.3969/j.issn.0529-1542.1999.03.027.
- 任春梅,郭思思,程兆榜,陆芳,王海涛,李硕,季英华. 2025.

- 玉米南方锈病病菌PCR检测方法的建立及应用[J]. 江苏农业科学, 53(22): 143-148. [Ren C M, Guo S S, Cheng Z B, Lu F, Wang H T, Li S, Ji Y H. 2025. Establishment and application of PCR detection method for *Puccinia polysora* Underw[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 53(22): 143-148.] doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2025.22.019.
- 唐照磊, 苏月贵, 杜青, 王兵伟, 陈坤, 邓锡肖, 吕巨智, 何静丹. 2025. 基于SNP标记的玉米抗南方锈病QTL定位[J]. 江苏农业科学, 53(24): 186-190. [Tang Z L, Su Y G, Du Q, Wang B W, Chen K, Deng X X, Lü J Z, He J D. 2025. QTL mapping for corn resistance to southern rust disease based on SNP markers[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 53(24): 186-190.] doi: 10.15889/j.issn.10021302.2025.24.023.
- 王兵伟, 覃嘉明, 时成俏, 郑加兴, 覃永媛, 黄安霞. 2019. 一个高抗玉米南方锈病基因的QTL定位及遗传分析[J]. 中国农业科学, 52(12): 2033-2041. [Wang B W, Qin J M, Shi C Q, Zheng J X, Qin Y A, Huang A X. 2019. QTL mapping and genetic analysis of a gene with high resistance to southern corn rust[J]. Scientia Agricultura Sinica, 52(12): 2033-2041.] doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2019.12.002.
- 周建华, 李丽娜. 2025. 玉米南方锈病的发生与防治[J]. 现代农村科技, (2): 52. [Zhou J H, Li L N. 2025. Occurrence and control of southern corn rust [J]. Modern Rural Science and Technology, (2): 52.] doi: 10.3969/j.issn.16745329.2025.02.037.
- Apweiler R, Bairoch A, Wu C H. 2004. Protein sequence databases[J]. Current Opinion in Chemical Biology, 8(1): 76-80. doi: 10.1016/i.cbpa.2003.12.004.
- Catanzariti A M, Do H T T, Bru P, de Sain M, Thatcher L F, Rep M, Jones D A. 2017. The tomato I gene for Fusarium wilt resistance encodes an atypical leucine-rich repeat receptor-like protein whose function is nevertheless dependent on SOBIR 1 and SERK 3/BAK 1[J]. The Plant Journal, 89(6): 1195-1209. doi: 10.1111/tpj.13458.
- Chen C X, Wang Z L, Yang D E, Ye C J, Zhao Y B, Jin D M, Weng M L, Wang B. 2004. Molecular tagging and genetic mapping of the disease resistance gene *RppQ* to southern corn rust[J]. Theoretical and Applied Genetics, 108(5): 945-950. doi: 10.1007/s00122-003-1506-7.
- Chen G S, Zhang B, Ding J Q, Wang H Z, Deng C, Wang J L, Yang Q H, Pi Q Y, Zhang R Y, Zhai H Y, Dong J F, Huang J S, Hou J B, Wu J H, Que J M, Zhang F, Li W Q, Min H X, Tabor G, Li B L, Liu X G, Zhao J R, Yan J B, Lai Z B. 2022. Cloning southern corn rust resistant gene *RppK* and its cognate gene *AvrRppK* from *Puccinia polysora* [J]. Nature Communications, 13(1): 4392. doi: 10.1038/s41467-022-32026-4.
- Deng C, Leonard A, Cahill J, Lv M, Li Y R, Thatcher S, Li X Y, Zhao X D, Du W J, Li Z, Li H M, Llaca V, Fengler K, Marshall L, Harris C, Tabor G, Li Z M, Tian Z Q, Yang Q H, Chen Y H, Tang J H, Wang X T, Hao J J, Yan J B, Lai Z B, Fei X H, Song W B, Lai J S, Zhang X C, Shu G P, Wang Y B, Chang Y X, Zhu W L, Xiong W, Sun J, Li B L, Ding J Q. 2022. The *RppC-AvrRppC* NLR-effector interaction mediates the resistance to southern corn rust in maize [J]. Molecular Plant, 15(5): 904-912. doi: 10.1016/j.molp.2022.01.007.
- Deng C, Li H M, Li Z M, Tian Z Q, Chen J F, Chen G S, Zhang X C, Ding J Q, Chang Y X. 2019. New QTL for resistance to *Puccinia polysora* Underw in maize [J]. Journal of Applied Genetics, 60(2): 147-150. doi: 10.1007/s13353-019-00488-w.
- Deng C, Lv M, Li X Y, Zhao X D, Li H M, Li Z M, Tian Z Q, Leonard A, Jaqueth J, Li B L, Hao J J, Ding J Q. 2020. Identification and fine mapping of *qSCR4.01*, a novel major QTL for resistance to *Puccinia polysora* in maize [J]. Plant Disease, 104(7): 1944-1948. doi: 10.1094/PDIS-11-19-2474-RE.
- Deng S S, Zhang Y, Fang X W, Gou H, Sun R D, Xuan H D, Wang H T, Zhao J M, Xing H, Guo N. 2024. Overexpression of *GmSRC2* confers resistance to *Phytophthora sojae* in soybean [J]. Plant Science, 349: 112247. doi: 10.1016/j.plantsci.2024.112247.
- Gilardoni P A, Hettenhausen C, Baldwin I T, Bonaventure G. 2011. *Nicotiana attenuata* LECTIN RECEPTOR KINASE1 suppresses the insect-mediated inhibition of induced defense responses during *Manduca sexta* herbivory [J]. The Plant Cell, 23(9): 3512-3532. doi: 10.1105/tpc.111.088229.
- Hao Z Q, Wang T Y, Chen D D, Lan S, Zhang G H, Qian Q, Li Z. 2025. Leucine-rich repeat protein family regulates stress tolerance and development in plants [J]. Rice Science, 32(1): 32-43. doi: 10.1016/j.rsci.2024.12.003.
- Holland J B, Uhr D V, Jeffers D, Goodman M M. 1998. Inheritance of resistance to southern corn rust in tropical-by-corn-belt maize populations [J]. Theoretical and Applied Genetics, 96(2): 232-241. doi: 10.1007/s001220050732.
- Huerta-Cepas J, Forslund K, Coelho L P, Szklarczyk D, Jensen L J, von Mering C, Bork P. 2017. Fast genome-wide functional annotation through orthology assignment by eggNOG-mapper [J]. Molecular Biology and Evolution, 34(8): 2115-2122. doi: 10.1093/molbev/msx148.
- Jines M P, Balint-Kurti P, Robertson-Hoyt L A, Molnar T, Holland J B, Goodman M M. 2007. Mapping resistance to southern rust in a tropical by temperate maize recombinant inbred topcross population [J]. Theoretical and Applied Genetics, 114(4): 659-667. doi: 10.1007/s00122-006-0466-0.
- Kanehisa M, Goto S, Kawashima S, Okuno Y, Hattori M. 2004. The KEGG resource for deciphering the genome [J]. Nucleic Acids Research, 32(Database issue): D277-D280. doi: 10.1039/nar/gkh063.
- Kim Y C, Kim S Y, Choi D, Ryu C M, Park J M. 2008. Molecular characterization of a pepper C2 domain-containing SRC2 protein implicated in resistance against host and non-host pathogens and abiotic stresses [J]. Planta, 227(5): 1169-1179. doi: 10.1007/s00425-007-0680-2.
- Lewis S, Ashburner M, Reese M G. 2000. Annotating eukaryote genomes [J]. Current Opinion in Structural Biology, 10(3): 349-354. doi: 10.1016/S0959-440X(00)00095-6.
- Liu C, Chen J B, Li Z J, Zhang Z, Luan Y Y, Liu H, Liu H T, Huang J H, Zhu W S. 2025. An apoplastic fungal effector disrupts N-glycosylation of *ZmLecRK1*, inducing its degradation to suppress disease resistance in maize [J]. Nature Plants, 11(10): 2006-2015. doi: 10.1038/s41477-025-02

- 112-8.
- Liu Z Q, Qiu A L, Shi L P, Cai J S, Huang X Y, Yang S, Wang B, Shen L, Huang M K, Mou S L, Ma X L, Liu Y Y, Lin L, Wen J Y, Tang Q, Shi W, Guan D Y, Lai Y, He S L. 2015. SRC2-1 is required in PcINF1-induced pepper immunity by acting as an interacting partner of *PcINF1* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 66(13): 3683-3698. doi: 10.1093/jxb/erv161.
- Lu L, Xu Z N, Sun S L, Du Q, Zhu Z D, Weng J F, Duan C X. 2020. Discovery and fine mapping of *qSCR6. 01*, a novel major QTL conferring southern rust resistance in maize [J]. *Plant Disease*, 104(7): 1918-1924. doi: 10.1094/PDIS-01-20-0053-RE.
- Ouellette L A, Reid R W, Blanchard S G, Brouwer C R. 2018. LinkageMapView-rendering high-resolution linkage and QTL maps [J]. *Bioinformatics*, 34(2): 306-307. doi: 10.1093/bioinformatics/btx576.
- Storey H H, Howland A K. 1959. Resistance in maize to the tropical American rust fungus, *Puccinia polysora* H. Linkage of genes *Rpp1* and *Rpp2* [J]. *Heredity*, 13: 61-65. doi: 10.1038/hdy.1957.26.
- Wang S, Zhang R Y, Shi Z, Zhao Y X, Su A G, Wang Y D, Xing J F, Ge J R, Li C H, Wang X Q, Wang J D, Sun X, Liu Q, Chen Y N, Zhang Y X, Wang S S, Song W, Zhao J R. 2020. Identification and fine mapping of *RppM*, a southern corn rust resistance gene in maize [J]. *Frontiers in Plant Science*, 11: 1057. doi: 10.3389/fpls.2020.01057.
- Wanlayaporn K, Authrapun J, Vanavichit A, Tragoonrung S. 2013. QTL mapping for partial resistance to southern corn rust using RILs of tropical sweet corn [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 4: 878-889. doi: 10.4236/ajps.2013.44108.
- Wen Y J, Zhang Y W, Zhang J, Feng J Y, Dunwell J M, Zhang Y M. 2019. An efficient multi-locus mixed model framework for the detection of small and linked QTLs in F_2 [J]. *Briefings in Bioinformatics*, 20(5): 1913-1924. doi: 10.1093/bib/bby058.
- Wu X J, Li N, Zhao P F, He Y, Wang S C. 2015. Geographic and genetic identification of *RppS*, a novel locus conferring broad resistance to southern corn rust disease in China [J]. *Euphytica*, 205(1): 17-23. doi: 10.1007/s10681-015-1376-5.
- Yue Z L, Tian Z J, Zhang J W, Zhang S W, Li Y D, Wu Z M. 2022. Overexpression of lectin receptor-like kinase 1 in tomato confers resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *Radicis-lycopersici* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 13: 836269. doi: 10.3389/fpls.2022.836269.
- Zhang Y, Xu L, Zhang D, Dai J, Wang S. 2010. Mapping of southern corn rust-resistant genes in the W2D inbred line of maize (*Zea mays* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 25(3): 433-439. doi: 10.1007/s11032-009-9342-3.
- Zhao P F, Zhang G B, Wu X J, Li N, Shi D Y, Zhang D F, Ji C F, Xu M L, Wang S C. 2013. Fine mapping of *RppP25*, a southern rust resistance gene in maize [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 55(5): 462-472. doi: 10.1111/jipb.12027.
- Zhou G, Hao D, Mao Y, Zhu Q, Chen G, Lu H, Shi M, Huang X, Zhang Z, Zhao J. 2018. Identification of genetic loci conferring partial resistance to southern corn rust through a genome-wide association study [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 150(4): 1083-1090. doi: 10.1007/s10658-017-1351-1.

(责任编辑: 陈 燕)