

玉米抗大斑病遗传及其育种的研究

苏书文 梅振邦 高合明 郭新林

(山西农科院作物遗传所)

提 要

用多基因抗大斑病自交系进行抗性遗传研究指出, 双亲病级平均值, 和 F_1 病级呈高度显著正相关($r=0.925$), 与 F_2 出现高抗株率(%)为极显著负相关($r=-0.914$); F_1 病级和 F_2 高抗株率亦呈极显著负相关($r=-0.766$)。单显性基因(Ht_1)自交系, 在不同的遗传背景中, 对 F_1 传递的显性抗病程度有不同, 在和水平抗性系杂交的 F_2 代中, 褪绿斑型植株的抗性在0~2级间发生分离。抗病育种主要是对抗性指标、选用亲本依据及组配方式几方面进行了研究。

前 言

玉米大斑病菌(*Helminthosporium turcicum* Pass)是山西省玉米生产上的一种严重病害, 七十年代期间, 在一些玉米主产区, 发生过三次病害大流行, 使感病品种减产30~50%, 给粮食产量带来巨大损失。近几年来, 由于选用抗病亲本和推广抗病杂交种, 对防病增产起到了良好作用。同时, 我们还结合开展了玉米抗大斑病遗传及其杂交种的组配研究。

在国外对水平抗性的研究方面, Jenkins和Robert(1952)发现, 用感病品系测验多基因抗病系传递抗性的差异^[5]。Hughes和Hooker(1971)报道了玉米对由*H. fn-ricum*引起的大斑病抗性的数量型基因作用的性质。他们借助世代方法的分析, 发现了加性、显性和上位性基因的作用^[5]。在对垂直抗性的研究方面, Hooker最早报道, 近亲繁殖系GE440和爆裂种“妇人指”的抗病性, 是由一个单显性基因(Ht_1)控制的。Calub等人(1973)研究指出, 纯合抗性基因型($Ht Ht$)比杂合基因型($Ht ht$)抗性强, 其差异不显著, 但二者比感病基因型($ht ht$)有显著的抗病性^[4]。

我国则多侧重于抗性的应用研究, 辽宁省丹东市农科所(1974)曾研究了不同抗大斑病自交系组配的单交种的抗病性与亲本的关系。北京农业大学等单位, 回交转育成一批同型的显性单基因($Ht_1 Ht_2$)自交系^[1]。迄今未看到玉米抗大斑病遗传育种研究的报道。

材 料 与 方 法

(一)供试材料

对多基因控制的水平抗性材料, 选用高抗系自330(病级0.1~1.0)、中抗系mo17、R805、B70、太183(病级1.1~2.0)和感病系华160、太早1~2(病级2.1~5)。单显性基因控制的垂直抗性材料, 选用太1311 Ht_1 、太79—5 Ht_1 、太24—2 Ht_1 被称为

直抗系。试验是对不同抗性类型的自交系,通过杂交,自交得到 F_1 、 F_2 及相应亲本进行研究的。

(二) 试验方法

大斑病菌人工接种,是用上年采集的大斑病叶,于6月20日、30日两次,结合下雨和浇水,用磨碎的粉状病叶灌心接种,均获得良好发病效果。试验按全国统一标准,记载发病级别(0、0.5、1、2、3、4、5)和病斑反应型(R、MR、MS、S)。8月25日进行病情调查,亲本、 F_1 调查20~30株, F_2 调查50~80株。大斑病菌浸染叶面积,是采用卡勒布等人(Calub, Dunn和Routley)介绍的透明格子法估量的,标样是由每处理固定3株,每株固定上部5片叶,分期测定获得的。籽粒灌浆速度是将活体剖取的嫩粒,随即置105℃干燥箱内烘至恒重称量的。样本资料是由每处理固定3穗,每果穗每次取50粒获得的。对试验所得资料进行了生物学统计。

结果与讨论

一、抗性遗传

(一) 水平抗性

1. 遗传方式: 据14个组合统计,母本病级1.85,父本病级1.43,双亲平均1.63, F_1 病级居两亲本之间,略低于双亲平均值为1.51,说明就整个来看, F_1 抗性表现为不完全显性遗传(见表1)但分开来看,有9个组合亦如上述,但其中华160×太183、太早1—2×华160的 F_1 表现有微弱的负向显性效应;mo17×自330、R805×mo17、R805×太183、太早1—2×太183各组合 F_1 病级,均比各自两亲本及平均值为低,表现抗性超亲遗传,这正是组配杂交种时所期望的遗传方式;华160×mo17 F_1 病级与两亲本平均值相等,说明杂种的抗性为中间遗传。由 F_2 病级标准差(S.D)平均0.74,比两亲平均值和 F_1 分别大0.31和0.33,说明在 F_2 抗性有很大变异和分离;就各组合来看,其表现亦如上

表1 不同类型水平抗性系及其杂交后代抗性比较

抗性类别	杂交组合	母本		父本		双亲平均值		F_1		F_2	
		病级	S.D	病级	S.D	病级	S.D	病级	S.D	病级	S.D
中抗×高抗	mo17×自330	1.27	0.45	0.94	0.26	1.11	0.36	0.81	0.24	1.15	0.60
中抗×高抗	太183×自330	1.77	0.42	0.94	0.26	1.34	0.34	1.32	0.62	1.38	0.64
中抗×高抗	R805×自330	1.48	0.50	0.94	0.26	1.21	0.38	1.11	0.50	1.44	0.75
中抗×高抗	B70×自330	1.41	0.48	0.94	0.26	1.18	0.37	1.03	0.33	1.51	0.84
中抗×中抗	mo17×太183	1.27	0.45	1.77	0.42	1.52	0.44	1.43	0.45	1.48	0.72
中抗×中抗	B70×太183	1.41	0.48	1.77	0.42	1.59	0.44	1.48	0.50	1.51	0.69
中抗×中抗	R805×mo17	1.48	0.50	1.27	0.45	1.38	0.48	1.22	0.42	1.70	0.76
中抗×中抗	R805×太183	1.48	0.50	1.77	0.42	1.48	0.46	1.12	0.33	2.01	0.80
感×高抗	华160×自330	2.55	0.50	1.94	0.26	1.75	0.38	1.66	0.48	2.08	0.71
感×中抗	太早1—2×太183	2.09	0.43	1.77	0.42	1.93	0.43	1.63	0.48	1.81	0.84
感×中抗	华160×太183	2.55	0.50	1.77	0.42	2.16	0.46	2.17	0.38	2.61	0.80
感×中抗	华160×mo17	2.55	0.50	1.27	0.45	1.91	0.48	1.91	0.28	2.49	0.72
感×中抗	华160×B70	2.55	0.50	1.41	0.48	1.98	0.49	1.84	0.37	2.22	0.74
感×感	太早1—2×华160	2.09	0.43	2.55	0.50	2.32	0.47	2.42	0.49	2.61	0.74
	平均	1.85	0.47	1.43	0.38	1.63	0.43	1.51	0.41	1.79	0.74

述, 但变异程度有差别。

2. F_2 高抗株率: F_2 病级株率(%)呈连续性变异, 表明玉米对大斑病的水平抗性为数量遗传(见表2)。但不同抗性类别组合间, F_2 抗性水平有不同, 因而变异范围和次数分布中心各异。中抗×高抗, F_2 病级在0.5~1级的株率为54.8~75%; 中抗×中抗的株率在25~49.2%之间; 感×抗的株率仅为5.9~21.7%; 而感×感则没有出现高抗株率。说明不同类别杂交种 F_2 次数分布中心, 随着两亲本抗性的减弱而向高病级转移。

表2 不同类型水平抗性系杂交 F_2 高抗株率(%)比较

抗性类别	杂交组合	病级		0.5	1	2	3	4	5
		株数	株率(%)						
中抗×高抗	mo17×自330	80	25.0	50.0	22.5	2.5			
中抗×高抗	太183×自330	80	13.8	45.0	37.5	3.7			
中抗×高抗	R805×自330	75	18.7	40.0	31.9	9.4			
中抗×高抗	B70×自330	62	17.7	37.1	32.3	11.2	1.7		
中抗×中抗	mo17×太183	63	19.0	30.2	44.4	6.4			
中抗×中抗	B70×太183	49	12.2	36.8	44.9	6.1			
中抗×中抗	R805×mo17	48	10.4	27.1	52.1	8.3	2.1		
中抗×中抗	R805×太183	68		25.0	54.4	14.7	5.9		
感×高抗	华160×自330	50		29.0	43.0	28.0			
感×中抗	太早 ₁₋₂ ×太183	69	2.9	21.7	50.7	20.3	4.4		
感×中抗	华160×太183	54		7.4	37.0	42.6	13.0		
感×中抗	华160×B70	51		5.9	47.1	39.2	7.8		
感×中抗	华160×mo17	59		11.9	61.0	20.3	6.8		
感×感	太早 ₁₋₂ ×华160	64			53.1	34.4	10.9		1.6

在中抗×高抗中, 母本中抗各品系病级相近, 和共同亲本自330杂交时, F_2 出现的高抗株率有很大差别, mo17×自330比太183×自330、R805×自330和B70×自330高16.2~20.2%, 说明抗性级别大体相同的自交系, 蕴藏着不同的育种潜力。也说明那些在 F_2 代群体中有较多高抗株率的自交系, 正是我们选育自交系时所期望的抗源。在感×抗中, 各抗病系与共同亲本感病系华160杂交, F_2 出现抗病株率的差异较前者更大, 华160×自330比华160×太183、华160×mo17、华160×B70诸组合平均高2倍以上, 似乎说明用共同亲本感病系测验抗病系的育种潜力, 其效果会更好, 把握性可能更大些, 同时指出, 自330是抗性育种的优良亲本。

3. 亲子相关关系: 由相关关系计算得知, 双亲平均病级和其对应 F_1 病级呈极显著正相关($r=0.925^{**}$), 但与 F_2 出现高抗(0~1级)株率(%)为极显著负相关($r=-0.914^{**}$), 各组合 F_1 病级和 F_2 高抗株率亦呈极显著负相关($r=-0.766^{**}$)。说明一般用双亲病级平均值, 推断 F_1 的抗病性, 和推断 F_2 出现高抗株率(%)是相当可靠的。

(二) 垂直抗性

1. 遗传方式: 由表3看出, 太79-5 Ht₁×自330, F_1 病级为0.63, 而太79-5 ht×自330, F_1 病级为1.33, 比前者大一倍; 太24-2Ht₁×自330的 F_1 与其同型杂交种相比, Ht₁亦表现出相近的抗性效应, 同时指出等基因的抗病系和同亲水平高抗系杂交, F_1 的显性抗病性有加强作用, 表现超亲遗传。太79-5Ht₁×太24-2Ht₁, F_1 病级为0.68, 较

双亲稍低些, F_1 呈显性(完全)抗病性;而太79-5Ht₁×太24-2ht, F_1 病级为1.19, 较抗病亲本高0.54, 在 F_1 的显性抗病性受到抑制, 抗病程度较直抗系大为降低, 说明垂直抗性系, 在不同的遗传背景中, 对 F_1 传递的抗性程度有不同。由 F_2 病级标准差(S.D)看出, 直抗系和非直抗系杂交, 特别与感病系杂交, 其后代 F_2 的抗性有较大的遗传变异。

表3 直抗系及其杂交后代抗性比较

抗性类别	杂交组合	母本		父本		双亲平均值		F_1		F_2	
		病级	S.D	病级	S.D	病级	S.D	病级	S.D	病级	S.D
直抗×高抗	太79-5Ht ₁ ×自330	0.65	0.19	0.87	0.23	0.76	0.21	0.63	0.22	0.85	0.49
同型×高抗	太79-5ht×自330	2.55	0.50	0.87	0.23	1.71	0.37	1.33	0.49	1.79	0.62
直抗×高抗	太24-2Ht ₁ ×自330	0.66	0.24	0.87	0.23	0.77	0.24	0.61	0.25	0.94	0.57
同型×高抗	太24-2ht×自330	2.79	0.42	0.87	0.23	1.83	0.33	1.38	0.49	1.98	0.66
直抗×直抗	太79-5Ht ₁ ×太24-2Ht ₁	0.65	0.19	0.66	0.24	0.66	0.22	0.68	0.18	0.76	0.24
直抗×同型	太79-5Ht ₁ ×太24-2ht	0.65	0.19	2.79	0.42	1.72	0.31	1.19	0.30	2.30	0.87

2. F_2 高抗株率: 试验结果表明, 直抗和非直抗系杂交, 其 F_2 分离褪绿斑有无的比值经 X^2 测定, 符合期望比率, 说明太1311Ht₁、太79-5Ht₁等属单显性基因(Ht₁)控制的抗病系, 但抗性程度有差别(见表4)。太1311Ht₁×自330, F_2 褪绿斑植株的抗性在0.5~1级之间, 均属高抗株率; 太79-5Ht₁×自330, F_2 褪绿斑植株抗性0.5~2级, 其中54.9%属高抗株率, 说明不同垂直抗性系, 在和同亲高抗系杂交的背景中, 褪绿斑植株的抗性有差别, 因而高抗株率有不同; 同样地, 当和同亲感病系杂交时, 褪绿斑植株的高抗率显著地较前者为低, 且 F_2 组合间的差异更大(见表4)。这可能与等基因位点有弱的修饰基因有关。因此, 垂直抗病系的显性抗病程度, 也要放在杂交组合中进行鉴定和利用。资料还指出, 直抗系间杂交, F_1 褪绿斑植株抗性变异范围小, 均属高抗型。

表4 直抗系杂交 F_2 高抗株率(%)*

抗性类别	杂交组合	总株数	0.5		1		2		3		4		期望比值	X^2	P
			褪绿斑有	褪绿斑无	褪绿斑有	褪绿斑无	褪绿斑有	褪绿斑无	褪绿斑有	褪绿斑无					
直抗×高抗	太1311Ht ₁ ×自330	60	25.0 (15)		46.7 (28)	8.3 (5)							3:1	0.355	>0.75
直抗×高抗	太79-5Ht ₁ ×自330	71	18.3 (13)		36.6 (26)	16.9 (12)	19.7 (14)						3:1	0.033	>0.90
直抗×感	太1311Ht ₁ ×华160	59	15.3 (6)		33.9 (20)		25.4 (15)		22.0 (13)		3.4 (2)		3:1	0.056	>0.90
直抗×感	太79-5Ht ₁ ×华160	59	5.1 (8)		6.8 (4)		61.0 (36)		17.0 (10)		10.1 (6)		3:1	0.363	>0.75
直抗×直抗	太79-5Ht ₁ × 太1311Ht ₁	45	44.4 (20)		55.6 (25)										

*表中数字, 括号内为株数, 上为株率(%)。

二、抗病杂交种的组配

(一) 抗性指标

在试验条件下, 植株的发病程度及其对粒重影响的状况, 是我们区分抗感杂交种的重要依据。因此, 了解各病级对灌浆形成粒重的影响是十分重要的。试验采用中感组合

121×C103为材料,在抽雄前结合灌水进行接菌和不接菌处理,收获前(9月5日)分病级调查,并挂纸牌标记,成熟时分别收获,脱粒和称量晒干种子百粒重。将结果进行变量分析(表5)。病级间百粒重F值达到1%显著水准,说明病级间有显著差异。为判断两级别差异显著性,进行Q测验,查各病级5%最低显著标准,序列病级间平均数的差数比较表明:发病0.5、1、2级的百粒重,分别为24.78、25.90和25.06克,比3、4、5级的重6.3~7.7克,差异显著。而0.5、1、2级之间差异不显著,3、4、5病级间差异亦不显著。说明发病大于二级的杂交种或自交系,就潜藏着减产的威胁。很显然,在大斑病菌自然大流行或人工接种条件下,植株发病二级,可作为鉴定玉米自交系和杂交种的最低抗性指标。

表5 病级百粒重(克)的变量分析

变 因	自由度	平方和	变量	F 值	F 5 %	F 1 %
病 级	5	348.6	69.72	17.55**	2.62	3.90
误 差	24	95.3	3.97			
总 数	29					

表6 不同类型自交系接菌后时间对侵染面积的相关与回归系数关系

自交系参数	华160	Mo17	太79-39Ht ₁	太24-2ht	太24-2Ht ₁
相关系数	0.987**	0.747	0.872*	0.965**	0.887*
回归系数	30.20**	8.09	0.93	44.33**	3.57

* 显著 ** 极显著

(二) 选用亲本的依据

1. 大斑病菌对叶片的危害

大斑病菌对光合面积的侵染,是随着接菌后时间的延长而扩大开来的,但在不同类型品系间,病害流行速度有很大差异。感病系华160叶片被害面积,与接种后的时间(7月20日~8月29日)具有极显著的高度正相关($r=0.987^{**}$),垂直抗性系太79-39Ht₁的侵染面积,则与接种后时间呈次级的显著正相关,水平抗病系mo17的相关系数则未达到显著水准。说明感病系大斑病侵染速度快、流行陡度大,垂直抗性系感病速度缓慢,叶片受害轻,水平抗性系感病近于显著,因而受害稍轻些。上述大斑病菌的侵染表现,在感病系太24-2ht,和其垂直抗性同型系太24-2Ht₁之间也得到了验证(表6)。

为由一个变数的变异去估测另一变数的变异,分别估算了各自的回归系数。由表6看出,水平抗性系mo17、垂直抗性系太79-39Ht₁,太24-2Ht₁的回归系数均不显著,说明这些品系感病面积随接种后时间的变动不明显,从而表现出稳定的抗病性。而感病系华160、太24-2ht的回归系数均达到极显著。为了更直观地看出两品系接菌后时间和感病叶面积关系的表现,借以回归图示(图1)。

两感病系在图1上点的分布趋势明显而集中,说明相关密切;点距直线较近,说明回归确实存在,可以根据接种后时间的变化推求感病面积的变化;直线斜度

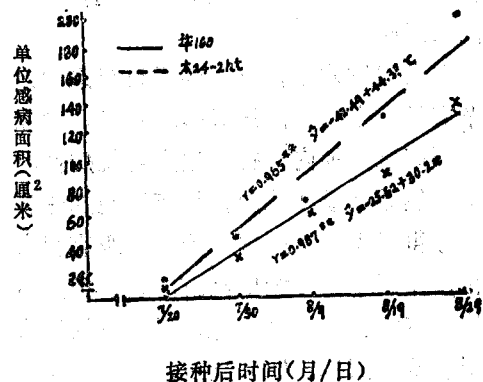


图1 感病系病斑面积依靠接种后时间的回归

(b) 表示接菌后时间引起病斑面积相应反应的大小;直线的方向表示二者关系的方向。

图 1 表明, 太24-2ht接菌后的时间单位和感病面积的比例(1:40), 较华160(1:30)的大。说明用接菌后的时间单位去推断感病品种受害程度是可靠的, 若用回归系数较大的感病系太24-2ht去估测会更接近实际。同时指出感病系对生产有巨大的潜在威胁, 很显然, 组配抗病杂交种, 推广生产是防病的有效措施。

2. 感病叶面积对籽粒灌浆的影响

玉米病害叶面积对籽粒灌浆的影响, 是随着时间的推移而表现出来的, 但不同类型品系间有差别。表 7 指出, 水平抗性系mo17、垂直抗性系太79-39Ht₁、太24-2Ht₁以及感病系华160在各自感病叶面积条件下, 籽粒灌浆速率(%)均与时间呈极显著的高度正相关。感病系太 24-2ht 则没有达到最低显著点, 说明该系感病程度 较为严重, 由于

表 7 不同类型自交系灌浆时间对籽粒灌浆速率(%)的相关与回归系数关系

自交系参数	华160	mo17	太79-39Ht ₁	太24-2Ht ₁	太24-2ht ₁
相关系数	0.940**	0.999**	0.964**	0.620	0.973**
回归系数	1.67*	3.06**	2.36**	2.08*	2.80**

* 显著 **极显著

制造光合产物的叶面积大为减少, 导致运向籽粒有机养料的数量不足, 使籽粒依时增重减慢及至趋于停滞, 是粒重锐减的原因。由各自的回归系数看出, 感病系华160、太 24-2ht 籽粒灌浆速率(%)对时间的回归显著, 而抗病系 mo17、太 79-39 Ht₁、太 24-2Ht₁ 则为极显著, 说明后者感病面积小危害轻微, 亦即抗病性强, 因

而子粒灌浆好。为了更具体表现各抗病系对灌浆时间的回归关系, 图示如图 2。

图 2 表明, 各抗病系的灌浆速率均对灌浆时间呈极显著的线性回归, 但始期灌浆速率(%)的起点值不同, 这显然是由于生育期的一致引起的, 因而直线的斜度不同。由b值看出, 灌浆时间每增加一天, mo17、太24-2Ht₁、太79-39Ht₁的灌浆速率将相应增加 2~3 %左右。可见选用抗病自交系组配杂交种, 是充分利用灌浆时间, 保持灌浆速度, 达到粒大粒重的关键。

(三) 组配方式

不同抗性类别自交系组配的杂交种, 其抗病性不同, 因而对大斑病菌选择压有不同的反应。

在自然发病条件下, 各类自交系配制的杂交种, 未接菌的病级0.2~1.2, 均在中抗至高抗范围内, 符合生产对抗病性的要求。然而其潜在威胁, 只有当施加选择压时才得以表现, 接菌处理的病级有很大变化, 发病小于 1 级属高抗的组合类型有高抗×直抗、直抗×直抗, 属中抗的组合类型有抗×高抗、感×直抗; 而感×抗、感×感的发病程度均大于 3 级, 接菌比不接菌的病级差二级(表 8), 可见人为施加选择压, 对排除避病, 鉴定真实抗病性是多么重要。

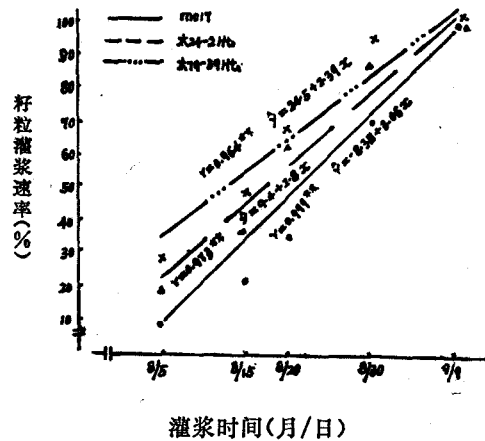


图 2 抗病系籽粒灌浆速率(%) 依靠灌浆时间的回归

可见人为施加选择压, 对排除避病, 鉴定真实抗病性是多么重要。

表 8 不同抗性品系杂交的 F_1 对
大斑病选择压的反应

抗性组合方式	基因型	发病级数				病斑型
		未接种	接种	病级差		
高抗×直抗	多×单	0.2	0.5	0.3		R—MR
直抗×直抗	单×单	0.2	0.7	0.5		R
抗×高抗	多×多	0.5	1.0	0.5		MS
感×直抗	感×单	0.4	1.0	0.6		MR
感×抗	感×多	1.0	3.2	2.2		S
感×感	感×感	1.2	3.3	2.1		S

试验认为, 多基因水平高抗系和单显性基因垂直抗病系相组配, 能实现抗性互补, 因此, 高抗×直抗为最优抗性组配方式。当然, 水平抗性品系间、垂直抗性品系间以及相互组配的杂交种都能, 满足生产对抗性的要求, 也是广泛采用的组配方式。而感病系与任何类型抗性系杂交, 都潜藏着招致减产的威胁, 以长远观点看问题, 这类组合方式及其杂交种, 应杜绝用于生产。

参 考 文 献

- [1] 《玉米遗传育种》编写组: 1979玉米遗传育种学, 230~238, 科学出版社。
- [2] 曾士迈: 1976, 植物的水平抗病性, 山西农业科学院农业科技情报, (6): 4~15。
- [3] A. G. Calub, B. J. Long and G.M.Dunn.: 1974. Production of inhibitory compounds in corn inbreds With monogenic and multigenic resistance to *Helminthosporium turcicum*. Crop science Vol 14, No. 2 303~304.
- [4] A. G. Calub, G. M. Dunn and D. G. Routley: 1973. Effect of genetic background on monogenic resistance to *Helminthosporium turcicum* in maize (*zeamays* L). Crop science Vol 13, No, 5: 561~563.
- [5] R. W. Jugenheimer, 1976. Corn improvement, Seed production, and uses. 281~286.
- [6] K. Mather and J. L. Jinks.: 1977. Introduction to biometrical genetics. 32~42.

STUDY ON THE INHERITANCE OF CORN
RESISTANCE TO *HELMINTHOSPORIUM TURCICUM*
AND ITS BREEDING

Su Shuwen Mei Zhenbang Gao Heming Guo Xinling

(*Institute of Crop Genetics, Shanxi Academy of Agricultural Sciences*)

ABSTRACT

These studies were carried out in 1979—1980, in Taiyuan, Shanxi province. The results are summarized as follows:

Multigenic resistance to *Helminthosporium turcicum* of most corn inbred lines in hybrid F_1 is partially dominant and a few mediate types express transgressive inheritance. Due to difference of the additive genetic effect in hybrid F_2 , rates of resistance in highly resistant plants segregated are not equal. Even if inbred lines of the same degree of resistance are crossed with the common parent, the rates of resistance of highly resistant plants in hybrid F_2 also express great difference.

It is well known that the monogenic (Ht_1) resistance of corn inbred lines to *Helminthosporium turcicum* is dominant in hybrid F_1 . But they transmit resistance of different degrees to hybrids F_1 in different genetic backgrounds. Even different corn inbred lines of single dominant gene express different resistance in the same background. Though the number of plants of the chlorotic-lesion type agrees with the expected segregation in the hybrid F_2 , the rate of resistance in plants of high resistance is different.

Under inoculation or epiphytotic condition, plant infection of class two may be used as index for the lowest resistance of the selected hybrids. The parents should not show significant correlation between the infection degree and inoculation days, but there is highly significant linear regression between the grain weight and the filling days. The crossing of monogenic resistant inbred lines with polygenic resistant lines is thought to be the best form of resistance in the corn cross combinations.