

邓 召, 崔妮妮, 余育林, 等. 超甜玉米籽粒维生素 C 含量关联位点定位及基因挖掘[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(4): 682-690.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.04.004

超甜玉米籽粒维生素 C 含量关联位点定位及基因挖掘

邓 召, 崔妮妮, 余育林, 文伟祺, 程昕昕, 余海兵
(安徽科技学院农学院, 安徽 凤阳 233100)

摘要: 为揭示超甜玉米籽粒营养物质累积的调控机制, 本研究采用 BLINK 模型定位了调控超甜玉米籽粒维生素 C 含量的主效位点, 并对候选基因进行了预测。结果表明, 供试的 200 份超甜玉米微核心种质籽粒中维生素 C 含量为 0.156~1.289 mg/g, 均值为 0.749 mg/g, 呈正态分布; 全基因组关联分析(GWAS)共关联到 6 个与籽粒维生素 C 含量显著相关的单核苷酸多态性(SNP)位点, 表型变异解释率为 9.53%~12.83%, 其中表型变异率最高的是 *Affx-9I328273* 位点; 在显著 SNP 位点上下游 200 kb 的置信区间内共找到 153 个候选基因, 其中已注释基因 58 个, 占比为 37.9%。鉴定出的 *GRMZM2G093098*, *GRMZM2G106061*, *GRMZM2G179308*, *GRMZM2G101274*, *GRMZM2G004222*, *GRMZM2G133631* 6 个基因是调控超甜玉米籽粒维生素 C 含量的关键基因, 其主要参与细胞分裂、信号转导和能量代谢等途径, 为深入理解超甜玉米籽粒维生素 C 含量的遗传机制提供了重要支撑。

关键词: 超甜玉米; 维生素 C; 全基因组关联分析; 候选基因

中图分类号: S513 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)04-0682-09

Association mapping and gene mining for vitamin C content in super-sweet corn kernels

DENG Zhao, CUI Nini, YU Yulin, WEN Weiqi, CHENG Xinxin, YU Haibing

(College of Agriculture, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China)

Abstract: To uncover the regulatory mechanisms underlying the accumulation of nutrients in the kernels of super-sweet corn, this study employed the BLINK model to identify the major loci regulating vitamin C content in super-sweet corn kernels and predict the candidate genes. The results showed that the vitamin C content in super-sweet corn kernels ranged from 0.156 mg/g to 1.289 mg/g, with an average of 0.749 mg/g, exhibiting a normal distribution. A genome-wide association study (GWAS) identified six single nucleotide polymorphism (SNP) loci significantly associated with kernel vitamin C content, with the phenotypic variation explained (PVE) ranging from 9.53% to 12.83%, among which the *Affx-9I328273* locus had the highest PVE. A total of 153 candidate genes were identified within the 200 kb confidence interval upstream and downstream of the significant SNP loci, of which 58 were annotated genes, accounting for 37.9%. Six genes including *GRMZM2G093098*, *GRMZM2G106061*, *GRMZM2G179308*, *GRMZM2G101274*, *GRMZM2G004222* and *GRMZM2G133631* were identified as key genes regulating kernel vitamin C content in super-sweet corn. These genes were mainly involved in cell division, signal transduction, energy metabolism and other pathways. These findings provide important support for an in-depth understanding of the genetic mechanisms underlying kernel vitamin C content in super-sweet corn.

收稿日期: 2025-05-30

基金项目: 安徽省高校自然科学研究重大项目(KJ2019ZD57); 安徽科技学院科研发展基金项目(FZ230126); 安徽省功能农业与功能食品重点实验室(安徽科技学院)项目(iFAST-2024-3); 安徽科技学院作物学高峰学科基金项目(XK-XJGF001)

作者简介: 邓 召(2005-), 男, 安徽定远人, 硕士研究生, 主要从事玉米遗传育种研究。(E-mail) 19505505830@163.com

通讯作者: 程昕昕, (E-mail) chengxin0901@163.com

duction, energy metabolism and other pathways. These findings provide important support for an in-depth understanding of the genetic mechanisms underlying kernel vitamin C content in super-sweet corn.

Key words: super-sweet corn; vitamin C; genome-wide association study; candidate genes

甜玉米(*Zea mays L. saccharata* Sturt)是玉米属的甜玉米类型, 以甜美口感和鲜嫩质地著称^[1], 其甜质性

状主要由 *su1*、*su2*、*sh1*、*sh2*、*sh4*、*bt1*、*bt2*、*se*、*ea*、*ux*、*du*、*Ae* 等隐性基因调控^[2]。作为喜温作物,甜玉米适应性广,籽粒富含糖分、维生素及氨基酸等营养成分^[3],因此备受消费者青睐。随着大众生活品质与健康意识的提升,功能性作物新品种选育已成为农业育种的核心方向之一,而解析超甜玉米籽粒贮藏物质积累的分子机制,正是支撑其产业升级的关键研究内容。

维生素 C 又称抗坏血酸,是一种水溶性维生素,能够增强免疫力、预防动脉硬化、促进胶原蛋白合成^[4],还有助于预防癌症^[5]。前人研究结果表明,水果和蔬菜中维生素 C 含量可以通过基因修饰进行调节。Chen 等^[6]研究发现,利用烟草和玉米中脱氢抗坏血酸还原酶(*DHAR*)异位表达能够提高其叶片及籽粒中维生素 C 含量;Hemavathi 等^[7]发现,*GalUR* 基因可使马铃薯块茎中维生素 C 含量提高 2~3 倍;Sean 等^[8]发现 *GGP* (编码催化 L-半乳糖途径的酶)基因在番茄、草莓、马铃薯中稳定过量表达,可以将番茄果实中维生素 C 含量提高 3~6 倍,草莓果实和马铃薯块茎中维生素 C 含量分别提高 2 倍和 3 倍。

维生素 C 含量是受遗传和环境因子共同调节控制的数量性状,而全基因组关联分析(GWAS)可在全基因组水平无偏性扫描大量遗传变异,并精确挖掘微效基因位点。目前,GWAS 已广泛应用于玉米^[9-10]、水稻^[11-12]、小麦^[13-14]、油菜^[15-16]等主要作物的基因筛选。然而,有关超甜玉米籽粒维生素 C 含量的分子研究鲜见报道。因此,本研究采用 BLINK 模型开展关联定位,筛选调节和控制超甜玉米籽粒维生素 C 含量的主效基因位点并预测候选基因,为培育富含维生素 C 的超甜玉米新品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

供试材料为 200 份超甜玉米微核心种质,由安徽科技学院玉米创新团队提供,试验地位于安徽省滁州市凤阳县。采用随机区组设计,单行播种,行长 5 m,采用常规大田管理。在超甜玉米授粉后 21 d,从每份种质中连续收获 3 个鲜果穗,取中下部果穗脱粒,混匀。采用钼蓝比色法测定玉米籽粒维生素 C 含量^[17]。具体方法为:准确称取约 10 g 混合物,加入草酸-EDTA 溶液,经捣碎抽滤后移入 200 mL 容量瓶中定容。吸取定量溶液置于 50 mL 容量瓶

中,分别加入偏磷酸-醋酸溶液和 5% 硫酸溶液各 2.0 mL,摇匀后加入钼酸铵溶液 4.0 mL,用蒸馏水定容至 50 mL,测定吸光度,重复 3 次。

1.2 表型数据分析

借助 Excel 2019 和 SPSS 27.0 统计分析软件,对表型性状进行基本的描述性统计分析,包括计算变幅、标准差、平均数、偏度、峰度和变异系数;利用 Origin 2021 函数绘图软件完成数据可视化。

1.3 全基因组关联分析

在 RStudio 软件中通过 R 语言的 BLINK 模型,结合相关表型与基因型数据,对超甜玉米籽粒维生素 C 含量进行全基因组关联分析(GWAS)。基于总单核苷酸多态性(SNP)标记数量计算,以 $-\lg P \geq 3.8$ 作为全基因组显著性阈值,筛选显著关联的 SNP 位点;并使用 R 包中 CMplot 和 qqman 工具绘制曼哈顿图(Manhattan plot)和 QQ 图(QQ-plot)。

1.4 单倍型分析及候选基因预测

利用 Tassel 5.0 软件,对经过质量控制的群体 SNP 数据集计算群体连锁不平衡(LD)参数(r^2),设定 $r^2 = 0.2$ 时对应的物理距离为群体 LD 衰减距离^[18]。提取显著关联 SNP 上下游 200 kb 范围内的基因数据^[19-20]。通过微生信在线生物信息学分析与可视化云平台(<https://www.bioinformatics.com.cn/>)绘制 LD 衰减曲线及 LD 热图,实现 LD 结果的可视化分析。

1.5 候选基因功能注释

根据显著性 SNP 标记,结合 Maize GDB(<https://maizegdb.org/>)数据库 B73 RefGen V3 及 Zm-B73-REFERENCE-NAM-5.0 参考基因组数据,提取上下游 200 kb 区间内候选基因^[21],使用 OmicShare 数据库(<https://www.omicshare.com/>)对候选基因进行富集分析。利用微生信在线生物信息学分析、可视化云平台(<https://www.bioinformatics.com.cn/>)进行绘制。用 UniProt 数据库(<http://www.uniprot.org/>)和 NCBI 数据库(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)对候选基因进行功能注释^[22],结合文献分析筛选出最有可能的候选基因。利用 STRING 数据库以中等置信度阈值(相互作用得分 > 0.4)构建对籽粒维生素 C 含量至关重要的候选基因编码蛋白质的蛋白质-蛋白质相互作用网络。

2 结果与分析

2.1 超甜玉米籽粒维生素 C 含量表型性状

统计分析结果(图 1)表明,200 份超甜玉米微

核心种质籽粒维生素 C 含量为 0.156~1.289 mg/g, 均值为 0.749 mg/g, 标准差为 0.265 mg/g, 偏度为 -0.09, 峰度为 -0.71, 变异系数为 35.44%。表明 200 份供试材料的遗传背景具有广泛的来源, 在相同环境条件下呈现出丰富多样的表型差异。这种表现符合数量性状特征以及全基因组关联分析的相关要求, 因此能够开展后续的分析工作。

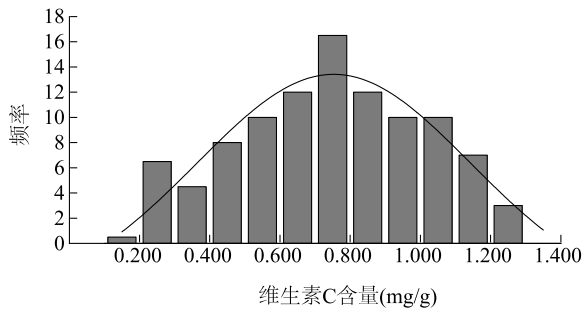
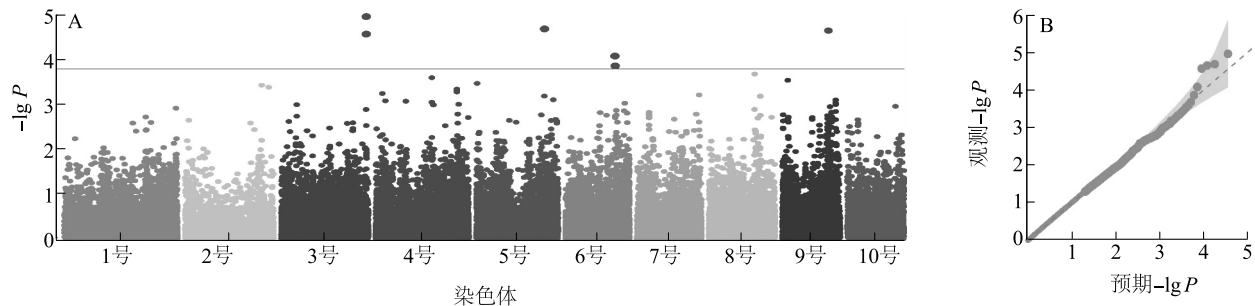


图 1 200 份超甜玉米自交系籽粒维生素 C 含量的频率分布
Fig.1 Frequency distribution of vitamin C content in kernels of 200 super-sweet corn inbred lines

表 1 超甜玉米籽粒维生素 C 含量显著关联 SNP 位点

Table 1 Significantly associated single nucleotide polymorphism (SNP) loci for vitamin C content in kernels of super-sweet corn

序号	SNP 位点	染色体	物理位置(bp)	P	表型变异解释率(%)
1	<i>Affx-90874388</i>	6 号	131 177 883	1.35×10^{-4}	11.54
2	<i>Affx-90701214</i>	6 号	130 597 309	8.10×10^{-5}	10.02
3	<i>Affx-90797801</i>	3 号	225 786 467	2.61×10^{-5}	12.48
4	<i>Affx-90418677</i>	9 号	121 822 604	2.18×10^{-5}	10.50
5	<i>Affx-90177187</i>	5 号	180 804 013	2.00×10^{-5}	9.53
6	<i>Affx-91328273</i>	3 号	225 786 426	1.06×10^{-5}	12.83



A: 全基因组关联分析的 Manhattan 图; B: 全基因组关联分析的 QQ 图。P: 显著性概率值。

图 2 调控超甜玉米籽粒维生素 C 含量全基因组关联分析 Manhattan 图与 QQ 图

Fig.2 Manhattan plot and QQ-plot of genome-wide association study for vitamin C content in kernels of super-sweet corn

为更好地比较位点的遗传效应, 对与甜玉米籽粒维生素 C 含量显著关联的 4 个位点进行等位变异效应分析。结果(图 3B)显示, *Affx-91328273* 位

2.2 调控超甜玉米籽粒维生素 C 含量的全基因组关联分析

从表 1 和图 2 可知, 取阈值为 $-\lg P \geq 3.8$, 关联分析共鉴定出 6 个与超甜玉米籽粒维生素 C 含量显著关联的 SNP 位点 (*Affx-91328273*、*Affx-90177187*、*Affx-90418677*、*Affx-90797801*、*Affx-90701214*、*Affx-90874388*), 分别位于 3 号染色体、5 染色体、6 染色体、9 号染色体上, 其中 6 号染色体上 *Affx-90874388* 显著关联 SNP 位点的 P 值最大 (1.35×10^{-4}), 其物理位置在第 131 177 883 个碱基上, 3 号染色体上 *Affx-91328273* 显著关联 SNP 位点的 P 值最小 (1.06×10^{-5}), 其物理位置在第 225 786 426 个碱基上。

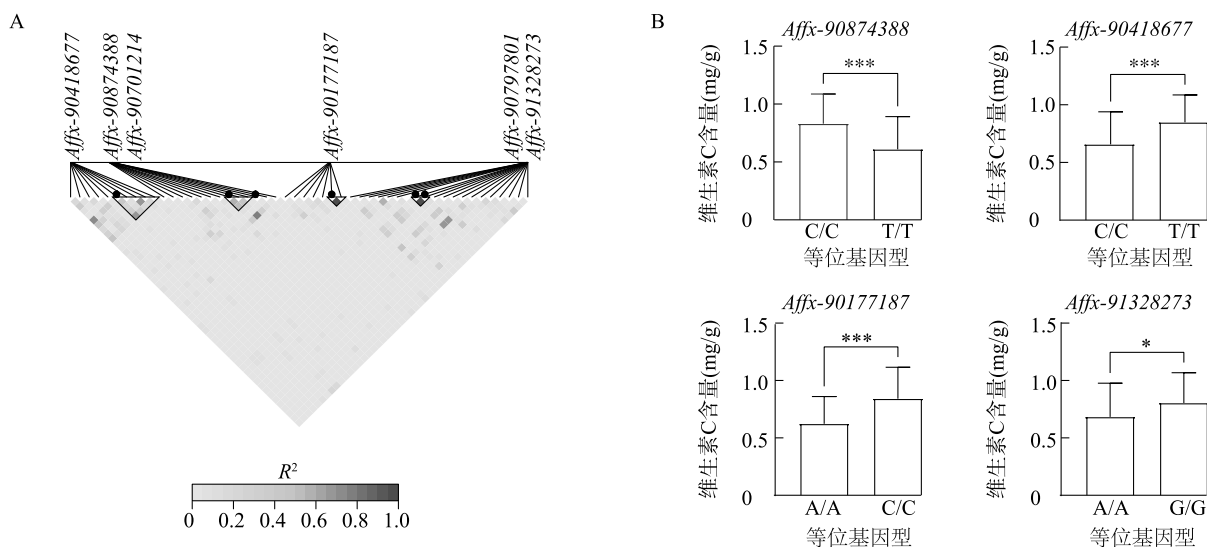
2.3 连锁不平衡分析和等位变异效应分析

对多态性位点进行连锁不平衡分析(LD), 用不同颜色表示不同位点之间的 R^2 和 P, 结果(图 3A)可以看出, *Affx-90177187*、*Affx-90418677*、*Affx-90874388* 3 个位点与其相邻位点之间高度连锁, *Affx-91328273* 位点与相邻位点连锁强度较高。

点的 G/G 等位变异在同一环境下的籽粒维生素 C 含量比 A/A 等位变异增加 0.128 mg/g, 呈现出显著差异 ($P < 0.05$), 因此 G/G 为优异等位变异; *Affx-*

90874388 位点的 C/C 等位变异在同一环境下籽粒维生素 C 含量比 T/T 等位变异增加 0.187 mg/g, 呈现出极显著差异 ($P < 0.001$), 因此 C/C 为优异等位变异; Affx-90177187 位点 C/C 等位变异在同一环境下籽粒维生素 C 含量比 A/A 等位变异增加 0.275 mg/g, 呈现出极显著差异 ($P < 0.001$), 因此 C/C 为

优异等位变异; Affx-90418677 位点 T/T 等位变异在同一环境下籽粒维生素 C 含量比 C/C 等位变异增加 0.123 mg/g, 呈现出极显著差异 ($P < 0.001$), 因此 T/T 为优异等位变异。综上所述, C/C 为优势等位基因型, 具有提高籽粒维生素 C 含量的特性。



A: 连锁不平衡分析, · 为关联位点所在位置; B: 等位变异效应分析, * 表示组间差异达显著水平 ($P < 0.05$), *** 表示组间差异达极显著水平 ($P < 0.001$)。G/G: 表示该位点的两个等位基因均为鸟嘌呤, C/C: 表示该位点的两个等位基因均为胞嘧啶, A/A: 表示该位点的两个等位基因均为腺嘌呤, T/T: 表示该位点的两个等位基因均为胸腺嘧啶。

图 3 显著 SNP 位点连锁不平衡分析及等位变异效应分析

Fig.3 Linkage disequilibrium analysis and allelic variation effect analysis of significant single nucleotide polymorphism (SNP) loci

为了筛选具有较高维生素 C 含量的材料资源, 本研究通过将 C/C 等位基因型定义为正效应等位基因型。对 SNP 位点上的等位基因型进行比较分析, 结果发现拥有最多正效应等位基因型的材料为 FT5-2、FPT164、14WTX8 和 JHT33, 而拥有最多负效应等位基因型的材料为 YNT8-1、D9、14WT6-1、F2024 和 E142 (图 4)。将含有较多正效应等位基因型的高维生素 C 含量材料 FT5-2 和 FPT164 杂交, 含有较多负效应等位基因型的低维生素 C 含量材料 YNT8-1 和 D9 杂交。通过对籽粒维生素 C 含量的评估, 发现杂交组合 (FT5-2 × FPT164) 在籽粒维生素 C 含量指标上相较父本 (FPT164) 提高了 0.152 mg/g。

2.4 候选基因功能注释及 KEGG 分析

候选基因分析结果表明, 在置信区间内共找到 153 个编码基因, 其中已注释基因 58 个, 占比为 37.9%, 未注释基因 95 个, 占比为 62.1%。注释的基因分别富集到 17 条 GO 通路中, 功能涉及细胞组分 (CC)、生物过

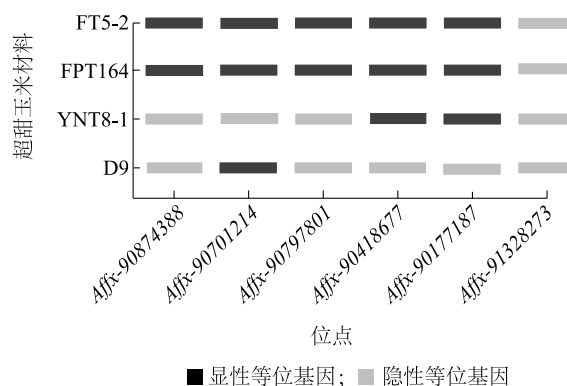
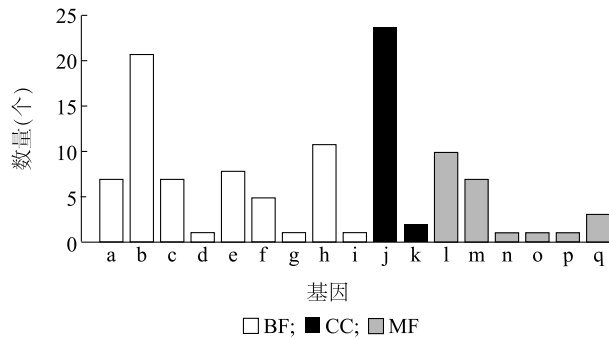


图 4 不同超甜玉米材料中维生素 C 含量关联 SNP 位点的正负效应等位基因分布

Fig.4 Distribution of positive and negative alleles at vitamin C-associated SNP loci in different super-sweet corn materials

程 (BP) 和分子功能 (MF) 3 大类。其中, 有 24 个候选基因参与细胞解剖结构, 21 个候选基因参与细胞过程, 10 个候选基因参与蛋白质结合 (图 5)。



BF:生物过程;CC:细胞组分;MF:分子功能。a:生物学调控;b:细胞过程;c:发育过程;d:生长;e:定位;f:多细胞组织过程;g:繁殖过程;h:对刺激响应;i:节律性过程;j:细胞解剖结构;k:含蛋白质复合物;l:蛋白质结合;m:催化活性;n:分子功能调控活性;o:分子转导活性;p:翻译调控活性;q:转运蛋白活性。

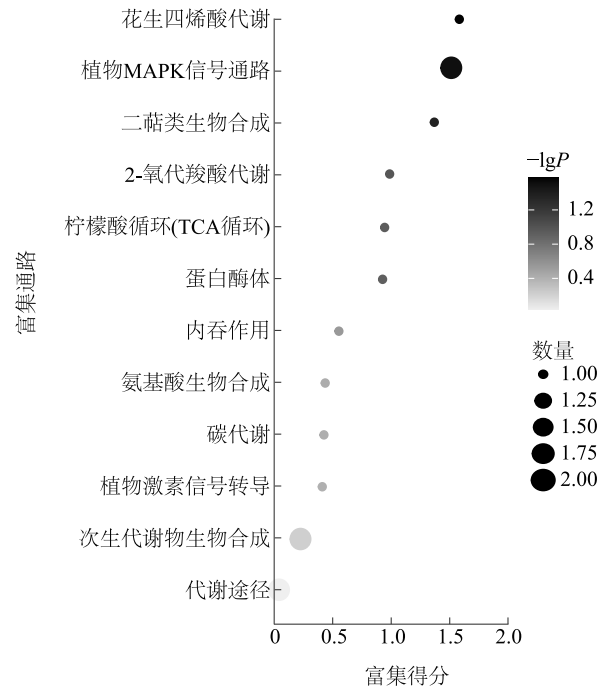
图5 候选基因功能注释分析

Fig.5 Functional annotation analysis of candidate genes

候选基因 KEGG 分析结果(图 6)表明,在已注释的基因中,有 7 个基因富集在 12 条通路上,其中与籽粒维生素 C 含量相关的候选基因在 2-氧代羧酸代谢、蛋白酶体、植物 MAPK 信号通路等通路中显著富集。进一步分析发现,候选基因 *GRMZM2G392969* 编码 P 型 ATP 酶,其中 PAA2 属于 P1B 型(P1 乙类)铜转运 P 型 ATP 酶,定位于叶绿体类囊体膜上,该酶是质体蓝蛋白成熟所必需的关键蛋白酶。当环境中铜离子对植物高度可利用时,该转运蛋白会发生降解,而这种降解过程依赖蛋白酶的催化作用;候选基因 *GRMZM2G139662* 编码肽酶 M1 家族蛋白,该蛋白酶通过分解蛋白质的方式维持细胞内环境的稳态;候选基因 *GRMZM2G133631* 编码 RCAR3 蛋白,RCAR3 蛋白是脱落酸(ABA)受体的调节组分,可通过调控细胞受体的活性来介导 ABA 的信号传导过程。

基于 GO 功能分析及拟南芥同源基因的功能表达,共鉴定出 6 个对超甜玉米籽粒维生素 C 含量至关重要的候选基因(表 2)。进一步分析发现,候选基因 *GRMZM2G004222*、*GRMZM2G093098*、*GRMZM2G106061* 在超甜玉米籽粒维生素 C 合成中发挥作用;候选基因 *GRMZM2G179308*、*GRMZM2G101274*、*GRMZM2G133631* 通过信号转导和能量代谢间接影响超甜玉米维生素 C 合成与积累,这些候选基因主要参与细胞分裂、信号转导和能量代谢等过程。

为进一步研究候选基因的表达特征,对筛选出的候选基因进行表达模式分析,这些基因在不同组织中



P:富集显著性指标。

图6 候选基因 KEGG 富集分析

Fig.6 KEGG enrichment analysis of candidate genes

的表达存在显著差异(图 7)。例如,*GRMZM2G004222*、*GRMZM2G093098*、*GRMZM2G106061* 在种胚发育过程中平均表达水平相对较高,*GRMZM2G101274*、*GRMZM2G133631* 在胚乳发育过程中平均表达水平相对较高。此外,虽然 *GRMZM2G179308* 的平均表达水平相对较低,但其在果皮组织中的表达水平极高。这些候选基因在维生素 C 合成积累中起关键作用,有助于进一步研究超甜玉米籽粒贮藏物质积累的分子机制。

对 6 个候选基因构建蛋白质-蛋白质相互作用网络后发现,这 6 个基因各自形成独立的互作群体,且均能与多种功能蛋白发生相互作用,在多个生物学网络调控中扮演重要角色(图 8)。其中,*GRMZM2G106061* 是互作关系较密集的核心基因之一,可与 9 个蛋白质产生关联;该基因编码的伸长因子蛋白 B6TPG0 能通过与 A0A1D6F918 等蛋白质互作,在氨酰基-tRNA 与核糖体 A 位点的 GTP 结合过程中发挥关键作用。而 *GRMZM2G133631* 基因编码 ABA 受体的调节组分 RCAR3,它可通过与蛋白磷酸酶 2C(如 ABI1、ABI2)互作来激活 ABA 信号通路,进而参与调控超甜玉米籽粒维生素 C 的合成。这些结果说明,超甜玉米籽粒维生素 C 含量相关性状的形成为一系列复杂调控因子共同作用的结果。

表 2 显著 SNP 位点候选基因及功能注释

Table 2 Significant SNP candidate genes and functional annotation

SNP 位点	染色体	物理位置 (bp)	候选基因	基因功能注释
<i>Affx-91328273</i>	3 号	225 920 685	<i>GRMZM2G093098</i>	五肽重复序列超家族蛋白
<i>Affx-90177187</i>	5 号	180 683 064	<i>GRMZM2G106061</i>	RAB GTP 酶同源物 E1B
<i>Affx-90177187</i>	5 号	180 787 355	<i>GRMZM2G179308</i>	FUS3 互补基因 2
<i>Affx-90177187</i>	5 号	180 931 196	<i>GRMZM2G101274</i>	液泡蛋白分选相关蛋白 20.2
<i>Affx-90874388</i>	6 号	131 213 208	<i>GRMZM2G133631</i>	(PYL8, RCAR3)脱落酸受体 3 的调控组分
<i>Affx-90418677</i>	9 号	121 860 632	<i>GRMZM2G004222</i>	血红素加氧酶 2

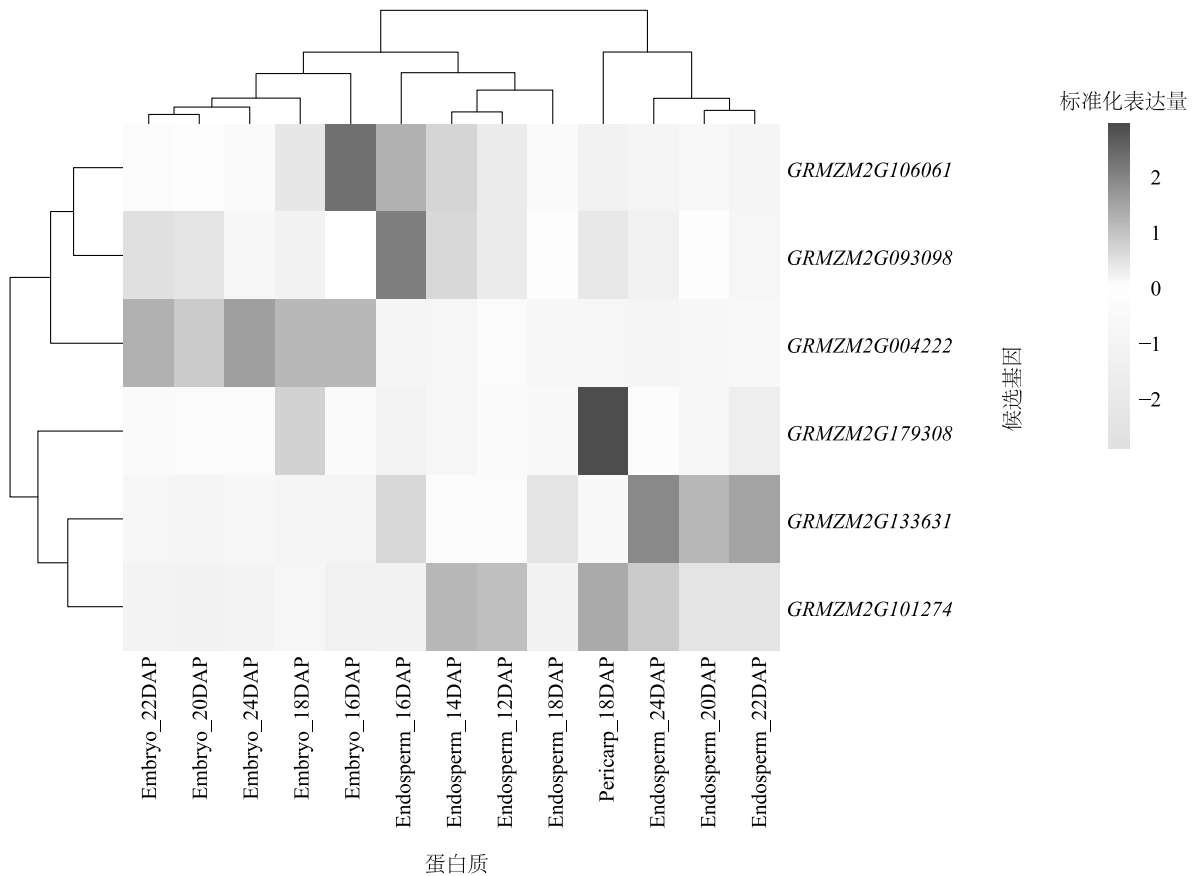


图 7 候选基因动态表达模式分析

Fig.7 Dynamic expression pattern analysis of candidate genes

3 讨论

3.1 超甜玉米籽粒维生素 C 含量全基因组关联分析 (GWAS)

随着生物技术的飞速发展, GWAS 已成为解析大规模群体中基于高通量分子标记的数量性状遗传机制的核心工具。它不仅能够处理海量的遗传数据, 还可以成功鉴定出与重要性状相关的候选基

因^[23-24]。Medina-Lozano 等^[25]通过全基因组关联分析发现, 生菜 2 号染色体上有多个与脱氢抗坏血酸含量相关的 SNP 位点。Rameneni 等^[26]发现, 菠菜 6 条染色体上 62 个 SNP 标记均与维生素 C 含量相关。本研究利用全基因组关联分析, 共鉴定出 6 个与超甜玉米籽粒维生素 C 含量显著关联的 SNP 位点, 与前人研究结果相比, 本研究检测到的位于 3 号染色体 SNP 位点 *Affx-91328273*、*Affx-90797801* 与 Lu

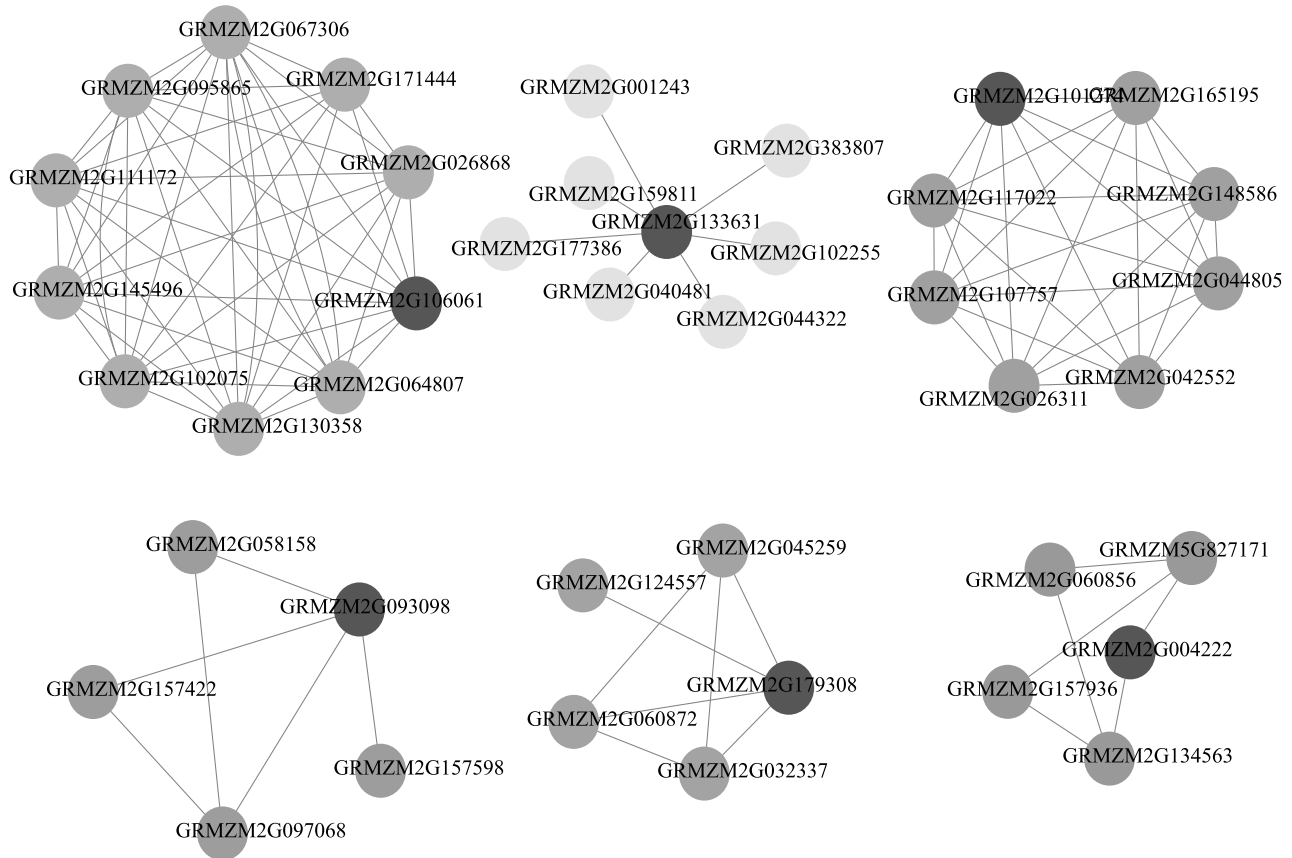


图 8 6 个候选基因的蛋白质相互作用网络

Fig.8 Protein-protein interaction network of six candidate genes

等^[27]定位的 3 号染色体上的 S_226133994 位点物理位置仅相距 0.3 Mb; 位于 9 号染色体 SNP 位点 *Affx-90418677* 与 Cui 等^[28]定位的 S_123419252 物理位置仅相距 1.6 Mb。利用代谢物数量性状位点 (mQTL) 比较发现的 3 号染色体上 SNP 位点 *Affx-91328273*、*Affx-90797801* 与 5 号染色体上 SNP 位点 *Affx-90177187* 的物理位置分别位于 Zhou^[29]定位的 *mQTL45* (224 987 243 ~ 227 491 948 bp)、*mQTL86* (179 681 601 ~ 184 662 295 bp) 区间。由此可见, 本研究筛选出的显著 SNP 位点与前人研究的结果较为一致, 表明这些 SNP 位点具有较高的可信度, 为超甜玉米籽粒贮藏物质积累的分子机制研究提供了有力的参考依据。

3.2 超甜玉米籽粒维生素 C 含量相关候选基因功能分析

候选基因指基于生物学背景推测与某一性状的形成、调控或性状差异相关, 且有待进一步功能验证的基因。本研究筛选获得 6 个与超甜玉米籽粒维生

素 C 合成及积累相关的候选基因, 分别编码五肽重复序列超家族蛋白、RAB GTP 酶同源物 E1B、FUS3 互补基因 2、液泡蛋白分选相关蛋白 20.2、脱落酸受体 3 (PYL8, RCAR3) 调控组分及血红素加氧酶 2, 结合已有研究结果推测各基因的潜在功能: 候选基因 *GRMZM2G093098* 编码五肽重复 (PPR) 超家族蛋白, Du 等^[30]研究发现, 拟南芥中该家族的色素缺陷相关 PPR 蛋白可调控叶绿体发育及叶绿体基因表达, 据此推测该基因可能通过影响甜玉米叶绿素发育, 进而调控维生素 C 的合成与积累。候选基因 *GRMZM2G106061* 编码 EF-tu 翻译延伸因子, Liu 等^[31]已证实该因子参与 var2 介导的拟南芥叶片杂色形成及叶片发育, 而叶绿体发育异常会导致光合作用受损, 这一过程将直接影响维生素 C 的合成效率。候选基因 *GRMZM2G179308* 编码 LAMMER 型蛋白激酶, 已有研究结果表明, 拟南芥中的该类激酶可介导叶绿体单线态氧应激信号转导^[32], 因此推测其可能通过诱导细胞内氧化应激反应, 促进超甜玉

米籽粒维生素 C 合成,从而实现对细胞氧化损伤的保护。与之功能相关的是,候选基因 *GRMZM2G101274* 编码的液泡蛋白分选相关蛋白 20.2 已被证实对拟南芥子叶、细胞及叶绿体发育具有调控作用^[33],该基因可能通过影响内吞途径的膜蛋白降解过程,间接调控甜玉米叶绿体发育及维生素 C 积累。候选基因 *GRMZM2G004222* 编码血红素加氧酶 2, Emborg 等^[34] 研究发现,该酶可氧化裂解血红素生成胆绿素 IX α (BV),据此推测其在甜玉米中可能通过促进植物色素的生物合成,进而参与维生素 C 的合成调控。综上,本研究鉴定的 6 个候选基因可能通过调控叶绿体发育、氧化应激响应及代谢途径等多个维度,在甜玉米籽粒维生素 C 的合成与积累过程中发挥关键作用。

4 结论

本研究共关联定位到调控超甜玉米籽粒维生素 C 含量的 6 个显著 SNP 位点,在上下游 200 kb 置信区间共发现 58 个已有功能注释基因,鉴定出的 *GRMZM2G093098*、*GRMZM2G106061*、*GRMZM2G179308*、*GRMZM2G101274*、*GRMZM2G004222*、*GRMZM2G133631* 6 个基因是调控超甜玉米籽粒维生素 C 含量的关键基因,其主要参与细胞分裂、信号转导和能量代谢等途径。

参考文献:

- [1] 陈颖,陈学桥. 化州市甜玉米水肥管理及病虫害防治技术分析[J]. 南方农业,2025,19(2):40-42.
- [2] 夏涵超. 超甜型甜玉米优良品种筛选及其栽培技术研究[D]. 长春:吉林农业大学,2020.
- [3] 程昕昕,吴翔,熊风,等. 籽粒发育过程中糖分转化量对 Sh₂ 甜玉米种子活力的影响[J]. 玉米科学,2019,27(5):81-86.
- [4] BENDICH A, LANGSETH L. The health effects of vitamin C supplementation: a review[J]. Journal of the American College of Nutrition,1995,14(2):124-136.
- [5] 叶群丽,李小梅,梁大伟. 分光光度法测定黄果柑中维生素 C 的含量[J]. 四川化工,2019,22(6):24-27.
- [6] CHEN Z, YOUNG T E, LING J, et al. Increasing vitamin C content of plants through enhanced ascorbate recycling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2003,100(6):3525-3530.
- [7] HEMAVATHI, UPADHYAYA C P, YOUNG K E, et al. Over-expression of strawberry d-galacturonic acid reductase in potato leads to accumulation of vitamin C with enhanced abiotic stress tolerance[J]. Plant Science,2009,177(6):659-667.
- [8] SEAN B, MICHELE W, CAIUS R, et al. Enhancing ascorbate in fruits and tubers through over-expression of the L-galactose pathway gene GDP-L-galactose phosphorylase [J]. Plant Biotechnology Journal,2012,10(4):390-397.
- [9] 崔方庆,李旭辉,陆思奇,等. 玉米籽粒颜色全基因组关联分析[J]. 分子植物育种,2023,21(15):4873-4885.
- [10] PACE J, GARDNER C, ROMAY C, et al. Genome-wide association analysis of seedling root development in maize (*Zea mays* L.) [J]. BMC Genomics,2015,16(1):47.
- [11] KIRAN K, SELVARAJ S, PARAMESWARAN C, et al. Genome-wide association analysis and candidate genes identification for pericarp color in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Tropical Plant Biology,2024,18(1):8.
- [12] 龚成云,朱裕敬,桂金鑫,等. 水稻粒型全基因组关联分析[J]. 农业生物技术学报,2024,32(11):2447-2461.
- [13] TIAN Y S, LIU P P, KONG D Z, et al. Genome-wide association analysis and KASP markers development for protein quality traits in winter wheat [J]. BMC Plant Biology,2025,25(1):149.
- [14] 董中东,井震海,裴丹,等. 小麦籽粒色泽性状的全基因组关联分析及候选基因挖掘[J]. 植物遗传资源学报,2025,26(4):784-796.
- [15] YAO M, HE D, LI W, et al. Identification of environment-insensitive genes for oil content by combination of transcriptome and genome-wide association analysis in rapeseed [J]. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts,2024,17(1):29.
- [16] WANG T Y, WEI L J, WANG J, et al. Integrating GWAS linkage mapping and gene expression analyses reveals the genetic control of growth period traits in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Biotechnology for Biofuels,2020,13:134.
- [17] 杨丽,麦振龙,朱良,等. 果蔬中维生素 C 含量的测定方法比较与优化[J]. 安徽农业科学,2018,46(22):232-233,236.
- [18] ZHU C S, GORE M, BUCKLER E S, et al. Status and prospects of association mapping in plants [J]. The Plant Genome,2008,1(1):20077.
- [19] AN Y X, CHEN L, LI Y X, et al. Genome-wide association studies and whole-genome prediction reveal the genetic architecture of KRN in maize [J]. BMC Plant Biology,2020,20(1):490.
- [20] ZHANG Y, WAN J Y, HE L, et al. Genome-wide association analysis of plant height using the maize F₁ population [J]. Plants,2019,8(10):432.
- [21] 马雅杰,鲍建喜,高悦欣,等. 玉米株高和穗位高性状全基因组关联分析[J]. 作物学报,2023,49(3):647-661.
- [22] 马雅杰,高悦欣,李依萍,等. 玉米株高和穗位高的遗传基础与分子机制[J]. 中国生物工程杂志,2021,41(12):61-73.
- [23] XIAO Q L, BAI X L, ZHANG C, et al. Advanced high-throughput plant phenotyping techniques for genome-wide association studies: a review [J]. Journal of Advanced Research,2022,35:215-230.
- [24] YU Y L, RIZWAN A, SUN T, et al. GWAS-based prediction of genes regulating the weight of mobilized reserved seeds in sweet

- corn[J]. *Agronomy*, 2024, 14(11):2648.
- [25] MEDINA-LOZANO I, BERTOLÍN J R, PLIESKE J, et al. Studies of genetic diversity and genome-wide association for vitamin C content in lettuce (*Lactuca sativa* L.) using high-throughput SNP arrays[J]. *The Plant Genome*, 2024, 17(4):20518.
- [26] RAMENENI J J, ISLAM A S M F, AVILA C A, et al. Improving genomic prediction of vitamin C content in spinach using GWAS-derived markers[J]. *BMC Genomics*, 2025, 26(1):171.
- [27] LU X J, WANG J L, WANG Y J, et al. Genome-wide association study of maize aboveground dry matter accumulation at seedling stage[J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 11:571236.
- [28] CUI Z H, LUO J H, QI C Y, et al. Genome-wide association study (GWAS) reveals the genetic architecture of four husk traits in maize[J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(1):946.
- [29] ZHOU Z P, LI G L, TAN S Y, et al. A QTL atlas for grain yield and its component traits in maize (*Zea mays*) [J]. *Plant Breeding*, 2020, 139(3):562-574.
- [30] DU L, ZHANG J, QU S F, et al. The pentatricopeptide repeat protein pigment-defective Mutant2 is involved in the regulation of chloroplast development and chloroplast gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2017, 58(4):747-759.
- [31] LIU S Y, ZHENG L, JIA J, et al. Chloroplast translation elongation factor EF-tu/SVR11 is involved in *var2*-mediated leaf variegation and leaf development in *Arabidopsis* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:295.
- [32] TANO D W, KOZLOWSKA M A, EASTER R A, et al. Multiple pathways mediate chloroplast singlet oxygen stress signaling [J]. *Plant Molecular Biology*, 2023, 111(1/2):167-187.
- [33] CAI Y, ZHUANG X H, GAO C J, et al. The *Arabidopsis* endosomal sorting complex required for transport III regulates internal vesicle formation of the prevacuolar compartment and is required for plant development [J]. *Plant Physiology*, 2014, 165(3):1328-1343.
- [34] EMBORG T J, WALKER J M, NOH B, et al. Multiple heme oxygenase family members contribute to the biosynthesis of the phytochrome chromophore in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(3):856-868.

(责任编辑:黄克玲)