

刘芥杉, 马孜煦, 李永生, 等. 玉米粒型与粒重相关性状 QTL 定位及调控基因研究进展[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(4): 799-809.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.04.018

玉米粒型与粒重相关性状 QTL 定位及调控基因研究进展

刘芥杉¹, 马孜煦¹, 李永生², 周玉乾², 周香艳¹, 周文期^{1,2}

(1. 甘肃农业大学生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院作物研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 玉米作为中国主要的粮食作物, 在保障国家粮食安全和促进社会经济发展中发挥着关键作用。本研究综述了玉米粒型和粒重相关性状 QTL 定位, 玉米粒型和粒重关键调控基因及其作用机制, 玉米籽粒大小调控网络等方面的研究进展, 挖掘提高粒重和优化粒型的潜力基因, 为玉米粒型改良提供基因资源, 并对未来研究进行了展望。

关键词: 玉米; 粒型; 粒重; QTL; 基因功能

中图分类号: S513; Q343.1⁺5 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2025)04-0799-11

Research progress on QTL mapping and regulatory genes related to grain shape and grain weight in maize

LIU Jieshan¹, MA Zixu¹, LI Yongsheng², ZHOU Yuqian², ZHOU Xiangyan¹, ZHOU Wenqi^{1,2}

(1. College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Crop Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

Abstract: As the main food crop in China, maize plays a key role in ensuring national food security and promoting social and economic development. This study reviewed the QTL mapping of grain shape and grain weight related traits in maize, the key regulatory genes of grain shape and grain weight in maize and their mechanism of action, and the research progress of grain size regulation network in maize. The potential genes for improving grain weight and optimizing grain shape were explored to provide genetic resources for maize grain shape improvement, and the future research was prospected.

Key words: maize; grain shape; grain weight; QTL; gene function

玉米(*Zea mays* L.)是中国重要的粮食、经济、饲料三位一体的作物,是禾本科玉蜀黍属一年生高大草本植物。玉米起源于北美洲的墨西哥,植物基因遗传学和一系列考古证据证实玉米是由野

生的墨西哥大刍草(*Zea mays* ssp. *parviglumis* or spp. *mexicana*)经过长期的人工驯化得到^[1-3]。野生大刍草最早在墨西哥巴尔萨斯河谷中被当地土著人发现,至今有9 000多年的历史^[4]。根据历史文献记载,玉米可能是16世纪中叶经丝绸之路由欧洲传入中国,另外一种可能是欧洲殖民者将玉米先传播至印度和缅甸,然后再从这些地区传入中国^[5]。玉米在中国种植的历史已有500多年,早期推广的玉米品种主要是自然异花授粉品种。这些品种通过自然和人工的选择,逐渐适应了中国的气候和土壤条件,并逐渐形成了适合本土环境的农家品种。直到20

收稿日期: 2024-08-05

基金项目: 省部共建干旱生境作物学国家重点实验室开放基金课题(GSCS-2023-08); 国家自然科学基金项目(32160490、31860382); 兰州市科技计划项目(2023-3-43)

作者简介: 刘芥杉(1999-),男,四川泸州人,硕士研究生,主要研究方向为玉米分子育种。(E-mail)915296357@qq.com

通讯作者: 周文期, (E-mail)zhouwenqi850202@163.com; 周香艳, (E-mail)zhouxy@gsau.edu.cn

世纪20~30年代,中国学者才开始玉米育种工作。早期的育种研究中大多以孟德尔的遗传学原理为基础,而近年来,随着遗传学和生物技术的不断发展,研究人员开始采用更加科学的方法进行玉米生物育种。

20世纪60年代以来,全球农业领域迎来了一场被广泛称为“绿色革命”的新浪潮,全球粮食总产量增长24%~39%,但是全球粮食供应仍出现供不应求的情况,在非洲、亚洲和南美洲仍然有数十亿人忍受着饥饿所带来的痛苦^[6]。随着人口增长、生物能源消耗和畜牧业的快速发展,中国对于玉米的需求量逐渐增多。目前中国玉米产量占全年粮食总产量的40%左右,对保障国家粮食安全和饲用粮食供给具有举足轻重的作用。但中国的玉米单产水平仅为玉米种植发达国家的60%左右,这表明中国的玉米单产水平仍有很大的提高空间^[7]。粒型和粒重是玉米产量构成中2个重要的性状指标,定位并克隆控制粒型和粒重的遗传位点和基因对于研究粒型和粒重的调控机制、玉米品种改良具有重要意义。

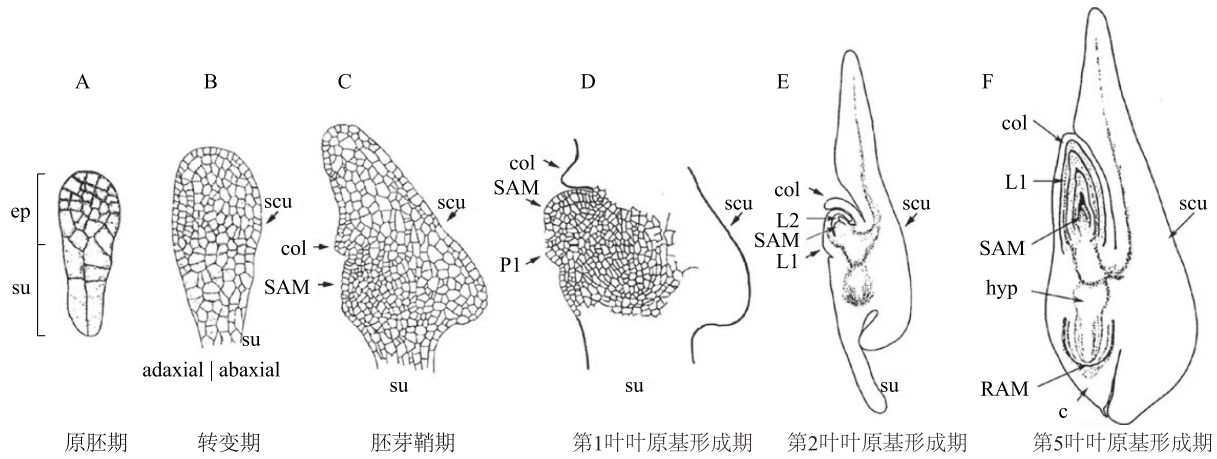
1 玉米粒型和粒重与产量高度相关

玉米单产的提升主要取决于两个关键因素:种植密度和单株产量。面对城市化过程的不断加快,中国的可耕种土地面积减少不可逆转,除了继续推进高密度种植技术外,提高单株玉米产量是实现玉米高产的重要手段^[8]。而玉米的单产水平主要受3个主要因素影响:单位面积的果穗数量、每穗粒数以及粒重。其中,粒重是调控单株产量的核心因素,粒重与产量存在极显著的正相关关系,关联度达0.835^[9]。籽粒是玉米雌穗小穗(Spikelet)经过自然或人工授粉后发育而成,主要由胚、胚乳和母本组织构成,胚乳作为同化物的主要贮藏场所^[10],其重量约占籽粒重量80%~85%,所以胚乳的正常发育对提高玉米产量至关重要,同时胚乳的发育还影响胚的发育和种子的萌发^[11]。成熟玉米胚乳主要分为4个部分:基部胚乳转移层(Basal endosperm transfer layer, BETL),负责营养物质的运输;淀粉胚乳区(Starchy endosperm, SE),也叫中心区,负责蛋白质和碳水化合物的合成和储存;胚周围区(Embryo surrounding region, ESR),在籽粒发育过程中参与胚的防御、提供胚发育的营养物质等;糊粉层(Aleurone

layer, AL),主要聚集一些蛋白质和脂类。与胚乳相比,胚的发育具有滞后性,其发育进程主要分为4个时期:原胚期(Preembryo-stage)、转变期(Transition-stage)、胚芽鞘期(Coleoptilar-stage)以及叶原基形成期(L1-stage~L5-stage)(图1)^[12-13]。籽粒性状是玉米产量的重要指标,主要包括籽粒大小(体积、粒长、粒宽和粒厚等)、形状等方面。这些指标综合反映籽粒的发育情况和成熟度。玉米籽粒性状表现为复杂的遗传特性,具有较高的多基因遗传力,并受到多个不同数量性状位点(Quantitative trait locus, QTL)共同调控,并且这些位点相互协调,精细调控玉米粒重的形成^[14]。随着分子生物学与基因组学的发展以及分子标记技术的应用,玉米数量性状的研究更加深入。借助QTL定位等手段确定玉米产量相关基因,有利于促进高产优质玉米品种的选育。因此,对籽粒性状进行遗传基础解析,有助于揭示玉米籽粒发育过程中的分子调控机制,促进玉米增产。

2 玉米粒型和粒重相关 QTL 研究进展

近年来,玉米粒重、粒型相关性状QTL定位取得了丰硕的成果。刘颖^[15]通过构建F₂遗传群体,在玉米8个基因组区域(Bin 1.03、1.04-1.06、2.01-2.02、2.05-2.07、2.08、4.08、5.03和9.03-9.04)发现12个调控玉米籽粒重量和大小的QTL及若干个具有显著正向效应的QTL。Zhang等^[16]从1个永久的F₂玉米群体中成功鉴定出54个与籽粒性状(籽粒体积、籽粒重量、籽粒长度、籽粒厚度及籽粒宽度等)显著相关的主效QTL。Raihan等^[17]利用在多个不同的环境条件下获得的重组自交系(Recombinant inbred line, RIL)群体,成功定位到16个调控玉米籽粒性状的关键QTL。Liu等^[18]利用3种不同的统计方法,从10个重组自交系群体中筛选出729个与玉米粒型特征相关的QTL及30个潜在的候选基因,其中18个基因与水稻籽粒大小和重量相关基因同源;30个候选基因中有24个位于已鉴定的QTL或显著单核苷酸多态性(SNP)的1Mb内。进一步的候选基因关联分析确认5个基因对玉米籽粒大小和重量有显著影响。上述QTL位点分布在玉米的10条染色体上^[19-22]。玉米粒重、粒型QTL定位主要成果见表1。



ep: 胚; su: 胚柄; scu: 盾片; col: 胚芽鞘; SAM: 茎端分生组织; RAM: 根端分生组织; hyp: 下胚轴; C: 胚根鞘; L1: 第1真叶叶原基; L2: 第2真叶叶原基。

图1 玉米籽粒发育过程示意图^[13]

Fig.1 Schematic diagram of maize kernel development process

表1 玉米粒重和粒型 QTL 定位结果

Table 1 QTL mapping results of corn grain weight and grain shape

亲本	群体类型	群体大小	性状	QTL 数量	文献
B73×A7	F ₃	232	GY, KW	11	[23]
CML444×SC-Malawi	RIL	234	GY	17	[24]
CML444×CML441	F _{2:3}	300			
CML440×CML504	F _{2:3}	247			
F838×F826	RIL	240	GY	8	[25]
Ye478×Wu312	RIL	218	EL, GY, KN, KW	47	[26]
Io×F ₂	RIL	100	KN, EL	2	[27]
B73×H99	RIL	142	GY, KN, KW	46	[28]
Zheng58×Chang7-2	F _{2:3}	231	EW, KW, EL, ERN, KN, ED	37	[29]
F2×F252	F _{3:4} and IF ₃	300	GY	16	[30]
B73×Mo17	RIL(IBMSyn4)	206	GY, KW	9	[31]
8984×GY220	F _{2:3}	284	GY, KW, EL, ED, ERN, KN	18	[32]
8622×GY220	F _{2:3}	265	GY, KW, EL, ED, ERN, KN	14	
Dan232×N04	RIL	258	GY, EW, KW, EL, ERN, KN, ED	58	[33]
Huangzao4×Mo17	RIL	239	KW	4	[34]
Ye478×Wu312	RIL	218	GY	5	[35]
Mc×V671	F _{2:3}	270	KW	9	[36]
Ye478×Dan340	F _{2:3}	397	ERN	13	[37]
B73×H99	RIL	142	EL, EW, KW, KN	22	[38]
CML444×SC-Malawi	RIL	236	GY, KW, KN	20	[39]
Zong3×87-1	IF ₂	294	GY, EL, ERN, KW	8	[40]
Y1648×Y2348	F _{2:3} , F _{2:4}	180	ERN	9	[41]
[(IHO90×B73) ×B73] ×S1	BC1S1	150	GY	3	[42]
8984×GY220	RIL	282	GY, EW, KN, KW, EL, ED, ERN	48	
8622×GY220	RIL	263	GY, EW, KN, KW, EL, ED, ERN	40	[43]
Huangzao4×Mo17	RIL	239	EL, ED	5	[44]
Huang C×Xu178	IF ₂	243	KW	6	[16]
Qi-319×Mo17	F _{2:3}	166	GY, ED, KW	11	[45]
B73×CML277	RIL	182	KL, KW, HKW	16	[46]

GY: 籽粒产量; KW: 粒重; KN: 粒数; ER: 穗数; ERN: 穗行数; EW: 穗重; EL: 穗长; ED: 穗直径; HKW: 百粒重。

3 玉米粒型和粒重调控基因的研究进展

玉米粒重的形成主要受到籽粒的库容大小和充实度两个因素的影响,这两个因素与玉米植株的干物质积累密切相关。在玉米籽粒库容建成过程中,其主要组分蔗糖、氨基酸、结构蛋白等物质的含量会得到显著增加,而当籽粒在有效灌浆期时,淀粉颗粒的数目不仅逐渐增多,其体积也逐步增大,籽粒的充实度显著提升^[47]。淀粉积累过程主要依赖于 ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(*AGPase*)的活性和含量。*AGPase* 能催化葡萄糖-1-磷酸与三磷酸腺苷(ATP)反应生成 ADP-葡萄糖,为淀粉颗粒的形成提供底物,因此该酶的活性和含量会造成籽粒重量的变化。同时,籽粒充实度主要受有效灌浆期的持续时间和灌浆速率的影响。粒重由粒长、粒宽、粒厚等性状共同决定,受多基因调控,同时,环境温度、植物激素水平、水分状况以及盐分胁迫等因素也影响玉米粒重的形成过程^[48]。近年来,随着分子生物学和遗传学技术的快速发展,科学家们在玉米粒重和粒型分子调控机制的研究中取得了显著进展,尤其是五肽重复家族基因(*PPR*)与扩张家族基因(*EXP*)等相关研究成果备受关注^[49-51]。

3.1 玉米粒型和粒重 *PPR* 家族基因相关研究进展

玉米籽粒突变体,如缺陷籽粒突变体[Defective kernel(*dek*)]、胚胎缺陷突变体[Embryo defective(*emb*)]、空心果皮突变体[Empty pericarp(*emp*)]和小籽粒突变体[Small kernel(*smk*)]等已成为科学家们研究的重要资源,这些突变体为玉米新品种选育提供丰富的材料^[52-53]。利用这些突变体,大量影响籽粒发育的基因被克隆得到,其功能得到明确。迄今为止,利用籽粒突变体已经成功克隆出 120 多个与玉米籽粒性状相关的基因。其中,数量最多的是 Pentatricopeptide repeat(*PPR*)蛋白编码基因。*PPR* 蛋白家族是植物中最大的蛋白质家族之一,许多 *PPR* 蛋白已被证明参与线粒体基因转录后的加工,进而调控籽粒发育。*PPR* 蛋白功能缺失会造成线粒体形态结构和功能受损,从而引发胚或胚乳发育出现严重缺陷的籽粒。*PPR* 蛋白还参与 RNA 稳定(RNA stabilization)、RNA 切割(RNA cleavage)、RNA 翻译(RNA translation)、RNA 剪接(RNA splicing)和 RNA 编辑(RNA editing)等生命活动过

程^[49-50,54]。*Lid* 等^[53]成功克隆到玉米 *Dek1* 基因,并发现该基因与动物蛋白酶具有高度同源性,其通过激活半胱氨酸蛋白酶的活性,正向调控糊粉层细胞的正常发育。在胚乳发育的早期阶段,补体受体 4(*CR4*)和 *DEK1* 蛋白在玉米糊粉层细胞特化、稳定性和功能维持中发挥重要作用。它们通过调控细胞分裂、分化和形态建成,影响糊粉层细胞的发育和功能。*CR4* 为一种富含亮氨酸重复序列(LRR)的受体激酶(Receptor-like kinase, *RLK*),而 *DEK1* 是一种钙离子依赖的膜结合蛋白酶^[54]。如果 *CR4* 或 *DEK1* 中的任何一个发生功能丧失,都可能引起糊粉层细胞的发育缺陷,进而干扰胚乳的正常发育过程。因此,*CR4* 蛋白和 *DEK1* 蛋白在确保胚胎和胚乳正常发育中发挥着不可或缺的作用。*CR4* 蛋白与 *DEK1* 蛋白均定位于细胞质膜,其结构和功能略有差异。这 2 种蛋白质不仅决定糊粉层细胞发育,还影响作物胚胎的正常发育。*DEK1* 蛋白的功能丧失会导致玉米胚胎的早期死亡。*Qi* 等^[55]克隆了 *Dek2* 基因,编码为新的线粒体 P 型 *PPR* 蛋白,并发现其参与线粒体 *NAD1* 基因内含子 1 的剪切,进而影响线粒体功能及玉米籽粒发育。

Gabotti 等^[56]从玉米突变体中发现 1 种名为 *Emp4* 的基因,由于转座子的异常插入而导致该基因的隐性突变。*Emp4* 基因编码为一种含有 614 个氨基酸的新型 *PPR* 蛋白。当 *Emp4* 基因发生突变时,其突变体(*emp4-1*)的籽粒呈苍白色、半透明和塌陷的外观表型,胚乳发育严重受阻,发育迟缓且种子无法萌发,因而 *Emp4* 基因在玉米种子发育过程中扮演着关键的角色^[57]。*Mn1* 基因编码 1 种名为 *INCW2* 的细胞壁转化酶,其发生突变后,*INCW2* 酶的活性丧失,致使胚乳基底转移层的胚乳细胞缺乏己糖,同时伴随吲哚乙酸(IAA)的缺失,导致突变体的粒重比野生型减少约 30%,并且细胞数目和细胞大小也显著减少^[58]。*Liu* 等^[59]成功克隆得到定位于线粒体的 *Emp5* 基因,该基因编码 *PPR-DYW* 蛋白,该蛋白参与线粒体中多个转录本的编辑过程,特别是线粒体 *RPL16* 基因 458 位点的 C 到 U 编辑,这一编辑过程对于维持线粒体的正常功能至关重要。当 *Emp5* 基因缺陷时,线粒体基因 *Nad9*、*Cox3* 和 *Rps12* 的 9 个位点编辑水平都会明显降低,*Atp6*、*Cob*、*Nad1* 和 *RPL16* 基因的 5 个位点编辑水平会异常升高,该基因功能的异常会导致胚胎和胚乳早期

发育受阻。Manavski 等^[60]在玉米籽粒突变体中发现 1 种新的 PPR 家族成员 MPPR6。当 MPPR6 基因突变时,会导致基底胚乳转移层(BETL)传导异常、胚胎发育迟缓和淀粉积累显著减少。MPPR6 蛋白在线粒体中与 RPS3 mRNA 的 5'非编码区特异性结合,会导致 RPS3 蛋白功能的丧失。

编码 PPR 蛋白的 *Smk1* 基因发生突变会抑制线粒体的正常功能,影响玉米籽粒胚和胚乳的发育,并导致籽粒变小。编码一种 RNA 剪接因子的 *Zmsmu2* 基因发生突变则会在发育的胚乳中产生错误编码的蛋白质和 RNA,这种分子紊乱不仅会破坏正常的胚乳发育过程,还会导致籽粒发育出现其他缺陷,影响玉米籽粒的完整性和成熟度^[61]。Li 等^[62]成功克隆 *UBL1* 基因,该基因能调控 BETL 中细胞的发育,对玉米幼苗和籽粒的生长发育产生重要影响。*UBL1* 基因编码 2H 磷酸二酯酶超家族的 RNA 外切酶,该基因突变后会导致 mRNA 剪接缺陷,导致植株和籽粒变弱变小。Li 等^[63]从胚胎缺陷突变体中发现多个与胚胎发育密切相关的基因 *Emb14*、*Emb12*、*Lem1*、*Emb8522* 和 *Bige1*。其中,*Emb14* 基因编码一种环状结构的 GTPase 蛋白,该蛋白参与质体中核糖体 30S 亚基的组装,其表达量在胚胎的过渡阶段显著增加。如果 *Emb14* 基因发生突变,胚胎的发育会受到影响,但胚乳的形成不受影响。*Emb12* 基因编码一种质体起始因子,对于胚胎的发育很关键。当 *Emb12* 基因突变时,IF₃ 蛋白在质体中的合成受阻,导致胚胎细胞结构不能正常形成,进而引起液泡数量的增加和内质网等细胞器的减少,这些变化主要发生在胚胎发育的早期阶段,对胚胎的正常发育产生负面影响。大胚胎基因(*Bige1*)在调控植物侧生器官的萌发时间和大小方面起着关键作用^[64-65]。该基因编码一种可以转运多种药物和毒素化合物的转运蛋白,其突变会引起叶片数目和根系的增加,胚胎体积增大,胚乳比例减少,植株高度降低,以及开花期提前。*Bige1* 基因突变,*CYP78A* 基因的表达量将上调^[65]。

3.2 玉米粒型和粒重 EXP 家族基因研究进展

2001 年,Wu 等^[66]从玉米的根须 cDNA 库中成功克隆并测序得到 13 个 EXP 基因,包括 5 个 EXPA 基因和 8 个 EXPB 基因。EXP 家族基因编码的扩展蛋白一方面能通过非酶促作用打断细胞壁多糖之间的氢键,进而软化细胞壁,促进细胞吸水膨胀;另一

方面还能在籽粒细胞发育的扩张阶段,提高细胞壁延展性,增加细胞体积,进而影响籽粒大小和形态。Liu 等^[67]研究发现,*ZmEXPA4* 基因在玉米果穗细胞的扩张和生长中起关键作用,且其表达水平与玉米开花吐丝间隔(ASI)显著相关。干旱胁迫下,玉米开花吐丝间隔延长,*ZmEXPA4* 基因的表达水平显著降低,玉米籽粒重量下降。Sun 等^[51]通过自然群体关联分析和相关性分析发现玉米扩张蛋白基因 *ZmEXPB15* 和 2 个 NAC 转录因子 *ZmNAC11*、*ZmNAC29* 能促进胚核的消除,进而影响籽粒早期发育过程,调控玉米籽粒大小及重量。*ZmEXPB15* 启动子区存在与百粒重性状显著关联位点,其表达水平与百粒重呈显著的正相关关系,且授粉后 2~8 d *ZmEXPB15* 在母本珠心组织中特异性高表达。基因敲除(Knock out, KO)以及基因过表达(Overexpression, OE)材料亦证实 *ZmEXPB15* 能促进珠心组织消除过程而正向调控玉米籽粒大小及粒重,且 *ZmEXPB15* 过表达系中衍生的杂交种籽粒重量增加,说明 *ZmEXPB15* 基因具有提高玉米粒重的重大育种价值。Ji 等^[68]研究发现,*ZmGRAS11* 基因正向调控下游靶基因 *ZmEXPB12* 的表达水平,*ZmEXPB12* 敲除系的籽粒小于野生植株,而 *ZmEXPB12* 过表达系的籽粒大于野生植株。因此,玉米 EXP 家族基因能通过调控细胞扩展直接影响籽粒大小,进而影响粒重和粒型。

3.3 玉米粒型和粒重其他相关基因研究进展

谷氨酰胺合成酶(GS)在玉米氮素代谢中扮演着至关重要的角色。GS 能增强植物对氮的吸收能力,进而促进籽粒灌浆,提升籽粒重量^[69]。Martin 等^[70]研究发现玉米突变体中 2 个谷氨酰胺合成酶基因 *Gln1-3* 和 *Gln1-4* 与玉米千粒重和产量的遗传位点密切相关。*Gln1-3* 基因主要在叶肉细胞中表达,其属于基本的代谢基因^[71],而 *Gln1-4* 基因则在籽粒进行氨同化过程中发挥重要作用^[72]。当这 2 个基因发生单一突变时,玉米每穗粒数减少和粒重降低,进而影响总产量;如果 2 个基因同时发生突变,玉米的产量下降更加显著。而当 *Gln1-3* 和 *Gln1-4* 这 2 个基因在玉米植株中同时过表达时,玉米产量将显著增加,原因可能在于 *Gln1-3* 和 *Gln1-4* 基因的过表达能增强玉米植株氮同化能力和代谢能力,促进玉米的生长和发育^[70]。Li 等^[73]在玉米基因组中鉴定到 2 个与水稻 *GW2* 基因同源的基因

ZmGW2-CHR4 和 *ZmGW2-CHR5*。*ZmGW2-CHR4* 是调控玉米百粒重的关键基因,其表达水平与玉米籽粒宽度呈显著的负相关性;*ZmGW2-CHR5* 与高粱的亲缘关系更近;*ZmGW2-CHR4* 和 *ZmGW2-CHR5* 共同影响玉米的粒长、粒宽、粒厚和粒重等性状。Li 等^[74]还在玉米基因组中鉴定到与水稻 *GS3* 基因同源的基因 *ZmGS3*。*ZmGS3* 包含 5 个外显子,编码 198 个氨基酸组成的蛋白质,第 5 外显子区域有 1 个多态性位点与粒长显著相关。*ZmGS3* 基因主要表达于未成熟的穗和籽粒当中,对促进玉米籽粒的发育起到重要作用。Liu 等^[75]从玉米 DNA 中成功克隆到水稻 *GS5* 基因的同源基因 *ZmGS5*,并通过关联分析发现,在玉米 7 号染色体上存在 1 个反式调节子 *ZmBAK1-7*,能够调控 *ZmGS5* 的表达水平,进而影响玉米籽粒的发育过程及粒重。

Wang 等^[76]研究发现,*ZmLNG1* 是影响玉米粒长、粒宽和粒重的主效基因,敲除 *ZmLNG1* 会导致籽粒变小变轻,且 *ZmLNG1* 蛋白可作为媒介连接调控植物器官形态的 *Ovate* 家族蛋白 (*ZmOFP*) 和 *ZmTON1* 蛋白,影响 *OFP* 的磷酸化水平。高永钢^[77]从玉米基因组中鉴定到与水稻 *ROXY1*、*ROXY2* 基因碱基序列相似度为 73%~79% 同源基因 *MS22*。比较发现,*MS22* 基因编码区含 480 个碱基,编码 159 个氨基酸,而基因 *ROXY1* 编码区含 408 个碱基,编码 136 氨基酸;*ROXY2* 编码区含 420 个碱基,编码 140 个氨基酸。*MS22*、*ROXY1*、*ROXY2* 这 3 个基因的编码蛋白质具有相似的功能结构域和相近的三级结构,都隶属于谷氧还蛋白家族,含有 2 个半胱氨酸残基。*MS22* 基因的功能与水稻 *ROXY1*、*ROXY2* 基因相似,不仅与玉米雄性不育现象有关,还能调控植物器官的生长发育,增强植物抵御各种生物和非生物胁迫的能力。

Fu 等^[78]研究发现,热休克反应基因 *Emp2* 的隐性突变导致热休克基因的表达显著增加,并在胚胎发育的早期阶段发挥重要的负向调控作用。*Emp2* 基因的突变导致玉米中热休克蛋白 (Heat shock proteins, HSP) 基因的表达增加,从而导致玉米胚胎发育受损,进而致使败育或死亡,突变体成熟果实中的胚和胚乳组织显著减少。*SOC1* 基因在调控植物的开花过程中扮演着至关重要角色,对多个开花信号通路具有重要的调控作用。转基因植物中过表达 *SOC1* 导致玉米植株提前开花、植株变矮以及粒重增

加^[79]。

综上所述,目前国内外已在玉米粒重和粒型调控基因研究中取得显著进展,成功克隆出多个关键基因,并对其在玉米生长发育过程中的调控机制进行了深入分析。但目前对玉米籽粒发育的遗传机制尚缺乏全面理解,实现高产优质育种目标仍面临诸多挑战。目前得到的玉米粒重和粒型调控基因还不全面,更多潜在的优势基因尚待进一步发掘。因此,系统性地鉴定和克隆影响玉米籽粒性状的关键基因,解析它们的分子机制,进一步优化玉米籽粒发育调控网络,对玉米遗传改良和育种,提高玉米的产量与品质具有重要意义。

4 籽粒大小调控网络

籽粒大小是影响粒重的重要因素,深入理解籽粒大小调控网络对玉米高产稳产有重要意义。Li 等^[80-81]研究发现,泛素蛋白酶体途径,G 蛋白信号、丝裂原活化蛋白激酶 (*MAPK*) 信号等关键信号通路以及生长素和油菜素内酯等植物内源激素和多种转录因子协同调控拟南芥和水稻籽粒的表型性状。这些途径构成的调控网络在玉米粒重和粒型的调控中同样起关键作用。

泛素蛋白酶体途径是调控植物籽粒性状的重要途径。拟南芥中泛素受体蛋白 *DA1* 调控植物器官大小,*DA1* 突变后,突变体生产的种子和器官均大于野生种,表明 *DA1* 负调控种子器官大小,另外,*DA1* 能与泛素连接酶 *DA2* 能够直接相互作用,协同调控种子和器官大小^[82-83]。Xie 等^[84]研究发现 *ZmDA1* 和 *ZmDAR1* 基因能促进细胞增殖,过表达 *ZmDA1* 和 *ZmDAR1* 的玉米植株具有更强的淀粉合成能力,进而正向调控百粒重。*GW2* 作为一个新的 E3 泛素连接酶,参与细胞分裂蛋白的降解,调控水稻谷粒大小和粒重,进而影响水稻产量。玉米中同源基因 *ZmGW2-CHR4* 和 *ZmGW2-CHR5* 亦均被证实参与调控籽粒大小^[85]。这些基因在不同作物中的保守性,说明其对籽粒大小调控的普遍性。Zhang 等^[86]研究发现调控粒重和粒形的关键基因 *ZmKW1* 主要通过负向调控胚乳细胞数量及体积大小来决定胚乳填充,该基因是普通玉米与爆裂玉米中调控粒型的关键基因。

MAPK 信号转导途径同样是调控植物籽粒的重要途径。Guo 等^[87]研究认为,水稻中 *MAPK* 途径影

响粒型与粒重。*GSN1* 编码 1 个定位于细胞质的双特异性磷酸酶,抑制 *GSN1* 的表达可以使水稻粒型增大、每穗粒数减少;增强 *GSN1* 的表达可使水稻粒型减小、每穗粒数增加,这表明 *GSN1* 能协调水稻每穗粒数和粒型大小。Xu 等^[88] 研究证明了 *OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6* 级联信号通路在水稻中正向调控谷粒大小和重量。*OsMKKK10* 功能缺失会导致水稻植株矮化、穗长变短、谷粒变小、粒重下降,而 *OsMKKK10* 过表达植株则株型高大、穗较长、谷粒较大、粒重增加。Xu 等^[89] 对粒长增加的水稻突变体 *large8-1* 和 *large8-2* 进行克隆发现, *LARGE8* 编码 *OsMPK1* 蛋白,且 *OsMPK1* 与 *OsMAPK6* 互作调控颖壳细胞分裂从而负向调控水稻粒型。此外, *MAPK* 信号转导途径还与 G 蛋白途径、*MKKK* 蛋白途径等互作控制籽粒大小^[90]。Li 等^[91] 研究发现,过表达 *ZmMPK6* 可以增加玉米籽粒淀粉和蛋白质含量,而敲除该基因则会导致淀粉和蛋白质含量的减少。*ZmMPK6* 还能通过调节多种基因的表达来影响籽粒的重量、长度、宽度和厚度,改善籽粒质量。Kong 等^[92] 通过组织表达谱分析发现,玉米 *ZmMKK3* 和 *ZmMKK6* 在胚胎中表达量较高,说明其可能参与籽粒胚胎发育;而 *ZmMKK10* 可能对种子发育具有负调控作用。

植物激素油菜素内酯 BR (Brassinosteroids) 与生长素 (Auxin) 在籽粒大小调控中亦起重要作用。钙调素结合蛋白 GW5 是油菜素内酯信号传导的新型正向调控因子,可与糖原合酶激酶 (*GSK2*) 互作并抑制 *GSK2* 活性。GW5 抑制 *GSK2* 的自磷酸化及 *GSK2* 对 *OsBZR1* 和 *DLT* 的磷酸化,影响细胞核中未磷酸化的 *OsBZR1*、*DLT* 蛋白的积累,调节油菜素内酯响应基因的表达水平,从而影响粒宽和粒重性状等植株性状^[93-95]。控制水稻籽粒长度的细胞周期蛋白 *qGL3* 同源蛋白质能负向调控油菜素内酯信号从而影响籽粒大小^[96-97]。生长素信号转导途径中转录因子调控下游基因转录活性,从而调控种子大小。生长素响应因子 *ARF2* 是一类转录调控因子,其 N 端包含 1 个 B3 DNA 结构域,在籽粒大小调控中起决定性作用。*ARF2* 突变后籽粒变大^[98]。水稻中 *bg1-D* 基因突变体 *BG1* 的籽粒变大,原因可能与 *BG1* 蛋白能提高生长素极性运输相关^[99]。水稻中调控粒型与粒重的主效蛋白激酶 *OsGSK5* 能通过磷酸化生长素抑制因子 *OsARF4* 负向调控籽粒大

小^[100-101]。

5 展望

大量的研究结果已经证实玉米粒重与产量存在显著的正相关性。鉴于粒重具有较高的遗传力,环境因素对其影响相对较小,因而可以通过连锁遗传的方法开展粒重相关基因的 QTL 定位和克隆工作,这一方面有助于揭示玉米粒重形成的分子基础,还能为玉米的遗传改良提供关键的遗传资源和分子标记,促进玉米种质资源的改良。但截至目前为止,已鉴定和克隆的玉米粒重主效 QTL 较少,对玉米籽粒相关性状优良等位基因的挖掘也很有限。

目前,提高玉米产量需要解决的关键问题主要有:①提高单位面积的收获指数,增加单位面积内有效穗数或者穗粒数。②增加百粒重,通过选育具有较大粒重的品种,同时改良影响粒重的遗传和生理机制。③降低株高、提高种植密度,在不降低单穗产量的前提下增加种植密度,通过降低株高和合理密植,优化作物冠层结构,提高光合效率和资源利用率^[102-103]。

因此,加快对影响玉米粒重和粒型主效基因的认识并克隆显得尤为关键,未来的研究中应进一步鉴定和克隆调控玉米籽粒性状的关键基因,并分析其在籽粒发育中的作用机制,揭示基因间的相互作用,构建更为完整的调控网络,并将研究成果应用于育种实践,利用分子标记辅助技术提高育种效率^[104]。

21 世纪以来,随着基因编辑以及基因克隆等技术的发展,实现目标基因的定向改良,为提高玉米产量和品质开辟新的思路。未来的研究中进一步加强多学科的合作,实现更高效精准的玉米育种,从而提高玉米产量和品质,确保中国的粮食安全。

参考文献:

- [1] 严建兵. 玉米起源进化的“世纪之争”——且看技术进步和学科交叉如何解决重大科学问题[J]. 玉米科学, 2023, 31(6): 1-6.
- [2] DOEBLEY J, STEC A, GUSTUS C. Teosinte branched1 and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance[J]. Genetics, 1995, 141(1): 333-346.
- [3] WANG R L, STEC A, HEY J, et al. The limits of selection during maize domestication[J]. Nature, 1999, 398(6724): 236-239.
- [4] MATSUOKA Y, VIGOUROUX Y, GOODMAN M M, et al. A sin-

- gle domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2002,99(9):6080-6084.
- [5] PIPERNO D R, RANERE A J, HOLST I, et al. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B. P. maize from the central Balsas river valley, Mexico[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2009,106(13):5019-5024.
- [6] RAY D K, RAMANKUTTY N, MUELLER N D, et al. Recent patterns of crop yield growth and stagnation[J]. Nature Communications,2012,3:1293.
- [7] 刘慧. 玉米保供双向发力[N]. 经济日报,2022-04-27(6).
- [8] 李永祥,王阳,石云素,等. 玉米籽粒构型与产量性状的关系及QTL作图[J]. 中国农业科学,2009,42(2):408-418.
- [9] 龙舟,杨威,冯艳飞,等. 玉米杂交种产量与主要农艺性状的关联分析[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2022,34(5):1-5.
- [10] BORRÁS L, VITANTONIO-MAZZINI L N. Maize reproductive development and kernel set under limited plant growth environments[J]. Journal of Experimental Botany,2018,69(13):3235-3243.
- [11] SABELLI P A, LARKINS B A. The development of endosperm in grasses[J]. Plant Physiology,2009,149(1):14-26.
- [12] LIU M, TAN X L, YANG Y, et al. Analysis of the genetic architecture of maize kernel size traits by combined linkage and association mapping[J]. Plant Biotechnology Journal,2020,18(1):207-221.
- [13] ZIMMERMANN R, WERR W. Transcription of the putative maize orthologue of the *Arabidopsis DORNROSCHE* gene marks early asymmetry in the proembryo and during leaf initiation in the shoot apical meristem[J]. Gene Expression Patterns,2007,7(1/2):158-164.
- [14] 阮成江,何祯祥,钦佩. 我国农作物QTL定位研究的现状和进展[J]. 植物学通报,2003,20(1):10-22.
- [15] 刘颖. 玉米籽粒粒型及产量相关性状的QTL定位和遗传分析[D]. 武汉:华中农业大学,2013.
- [16] ZHANG Z, LIU Z, HU Y, et al. QTL analysis of kernel-related traits in maize using an immortalized F₂ population[J]. PLoS One,2014,28,9(2):e89645.
- [17] RAIHAN M S, LIU J, HUANG J, et al. Multi-environment QTL analysis of grain morphology traits and fine mapping of a kernel-width QTL in Zheng58×SK maize population[J]. Theoretical and Applied Genetics,2016,129(8):1465-1477.
- [18] LIU J, HUANG J, GUO H, et al. The conserved and unique genetic architecture of kernel size and weight in maize and rice[J]. Plant Physiology,2017,175(2):774-785.
- [19] SCHAEFFER M, BYRNE P, COE E H. Consensus quantitative trait maps in maize: a database strategy[J]. Maydica,2006,51(2):357-367.
- [20] MARTINEZ A K, SORIANO J M, TUBEROSA R, et al. Yield QTLome distribution correlates with gene density in maize[J]. Plant Science,2016,242:300-309.
- [21] 朱俊杰,张鑫悦,潘梦影,等. 玉米 EIN3/EIL 家族基因 *ZmEIL9* 调控籽粒发育[J]. 中国农业科学,2024,57(18):3522-3534.
- [22] DAI D W, MA Z Y, SONG R T. Maize kernel development[J]. Molecular Breeding,2021,41(1):2.
- [23] AJNONE-MARSAN P, MONFREDINI G, LUDWIG W F, et al. In an elite cross of maize a major quantitative trait locus controls one-fourth of the genetic variation for grain yield[J]. Theoretical and Applied Genetics,1995,90(3/4):415-424.
- [24] ALMEIDA G D, MAKUMBI D, MAGOROKOSHO C, et al. QTL mapping in three tropical maize populations reveals a set of constitutive and adaptive genomic regions for drought tolerance[J]. Theoretical and Applied Genetics,2012,126(3):583-600.
- [25] BARRIÈRE Y, MÉCHIN V, DENOUE D, et al. QTL for yield, earliness, and cell wall quality traits in topcross experiments of the F838×F286 early maize RIL progeny[J]. Crop Science,2010,50(5):1761.
- [26] CAI H, CHU Q, GU R, et al. Identification of QTLs for plant height, ear height and grain yield in maize (*Zea mays* L.) in response to nitrogen and phosphorus supply[J]. Plant Breeding,2012(131):502-510.
- [27] CAÑAS R A, QUILLERÉ I, GALLAIS A, et al. Can genetic variability for nitrogen metabolism in the developing ear of maize be exploited to improve yield? [J]. New Phytologist,2012,194(2):440-452.
- [28] FRASCAROLI E, CANE M A, LANDI P, et al. Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines[J]. Genetics,2007,176(1):625-644.
- [29] GUO J, CHEN Z, LIU Z, et al. Identification of genetic factors affecting plant density response through QTL mapping of yield component traits in maize (*Zea mays* L.) [J]. Euphytica,2011,182(3):409-422.
- [30] HUANG Y F, MADUR D, COMBES V, et al. The genetic architecture of grain yield and related traits in *Zea mays* L. revealed by comparing intermated and conventional populations[J]. Genetics,2010,186(1):395-404.
- [31] JANSEN C, LEON N D, LAUTER N, et al. Genetic and morphometric analysis of cob architecture and biomass-related traits in the intermated B73×Mo17 recombinant inbred lines of maize [J]. BioEnergy Research,2013,6(3):903-916.
- [32] LI Y L, LI X H, LI J Z, et al. Dent corn genetic background influences QTL detection for grain yield and yield components in high-oil maize[J]. Euphytica,2009,169(2):273-284.
- [33] LI J Z, ZHANG Z W, LI Y L, et al. QTL consistency and meta-analysis for grain yield components in three generations in maize [J]. Theoretical and Applied Genetics,2011,122(4):771-782.
- [34] LIU X H, ZHENG Z P, TAN Z B, et al. Quantitative trait locus (QTL) mapping for 100-kernel weight of maize (*Zea mays* L.) under different nitrogen regimes[J]. African Journal of Biotechnology,2010,9(49):8283-8289.

- [35] LIU Z H, JI H Q, CUI Z T, et al. QTL detected for grain-filling rate in maize using a RIL population [J]. *Molecular Breeding*, 2011, 27(1):25-36.
- [36] LIU Y, WANG L, SUN C, et al. Genetic analysis and major QTL detection for maize kernel size and weight in multi-environments [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(5):1019-1037.
- [37] LU M, XIE C X, LI X H, et al. Mapping of quantitative trait loci for kernel row number in maize across seven environments [J]. *Molecular Breeding*, 2011, 28:143-152.
- [38] MARINO R, PONNAIAH M, KRAJEWSKI P, et al. Addressing drought tolerance in maize by transcriptional profiling and mapping [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2009, 281:163-179.
- [39] MESSMER R, FRACHEBOUD Y, BÄNZIGER M, et al. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119(5):913-930.
- [40] TANG J, YAN J, MA X, et al. Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120(2):333-340.
- [41] TIAN B, WANG J, WANG G. Confirmation of a major QTL on chromosome 10 for maize kernel row number in different environments [J]. *Plant Breeding*, 2014, 133(2):184-188.
- [42] WASSOM J J, WONG J C, MARTINEZ E, et al. QTL associated with maize kernel oil, protein, and starch concentrations; kernel mass; and grain yield in illinois high oil×B73 backcross-derived lines [J]. *Crop Science*, 2008, 48(1):243-252.
- [43] YANG G, LI Y, WANG Q, et al. Detection and integration of quantitative trait loci for grain yield components and oil content in two connected recombinant inbred line populations of high-oil maize [J]. *Molecular Breeding*, 2012, 29(2):313-333.
- [44] ZHANG H, ZHENG Z, LIU X, et al. QTL mapping for ear length and ear diameter under different nitrogen regimes in maize [J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2010, 5(8):626-630.
- [45] ZHENG H J, WU A Z, ZHENG C C, et al. QTL mapping of maize (*Zea mays*) stay-green traits and their relationship to yield [J]. *Plant Breeding*, 2010, 128(1):54-62.
- [46] 穆志生. 玉米粒宽粒重相关 QTL 位点的遗传解析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [47] WANG F, PENG S B. Yield potential and nitrogen use efficiency of China's super rice [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(5):1000-1008.
- [48] DOLL N M, DEPÈGE-FARGEIX N, ROGOWSKY P M, et al. Signaling in early maize kernel development [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3):375-388.
- [49] SHIKANAI T, FUJII S. Function of *PPR* proteins in plastid gene expression [J]. *RNA Biology*, 2013, 10(9):1446-1456.
- [50] FUJII S, SMALL I. The evolution of RNA editing and pentatricopeptide repeat genes [J]. *New Phytologist*, 2011, 191(1):37-47.
- [51] SUN Q, LI Y F, GONG D M, et al. A NAC-EXPANSIN module enhances maize kernel size by controlling nucellus elimination [J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1):5708.
- [52] LIU H, XIU Z, YANG H, et al. Maize Shrek1 encodes a WD40 protein that regulates pre-rRNA processing in ribosome biogenesis [J]. *Plant Cell*, 2022, 34(10):4028-4044.
- [53] LID S E, GRUIS D, JUNG R, et al. The *defective kernel 1 (dek1)* gene required for aleurone cell development in the endosperm of maize grains encodes a membrane protein of the calpain gene superfamily [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(8):5460-5465.
- [54] DAHAN J, MIREAU H. The Rf and Rf-like *PPR* in higher plants, a fast-evolving subclass of *PPR* genes [J]. *RNA Biology*, 2013, 10(9):1469-1476.
- [55] QI W W, YANG Y, FENG X Z, et al. Mitochondrial function and maize kernel development requires Dek2, a pentatricopeptide repeat protein involved in *nad1* mRNA splicing [J]. *Genetics*, 2017, 205(1):239.
- [56] GABOTTI D, CAPORALI E, MANZOTTI P, et al. The maize pentatricopeptide repeat gene *empty pericarp4 (emp4)* is required for proper cellular development in vegetative tissues [J]. *Plant Science*, 2014, 223:25-35.
- [57] GUTIÉRREZ-MARCOS J F, DAL PRÀ M, GIULINI A, et al. Empty pericarp4 encodes a mitochondrion-targeted pentatricopeptide repeat protein necessary for seed development and plant growth in maize [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(1):196-210.
- [58] CHENG W H, TALIERCIO E W, CHOUREY P S. The Miniature1 seed locus of maize encodes a cell wall invertase required for normal development of endosperm and maternal cells in the pedicel [J]. *The Plant Cell*, 1996, 8(6):971-983.
- [59] LIU Y J, XIU Z H, MEELEY R, et al. Empty pericarp5 encodes a pentatricopeptide repeat protein that is required for mitochondrial RNA editing and seed development in maize [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(3):868-883.
- [60] MANAVSKI N, GUYON V, MEURER J, et al. An essential pentatricopeptide repeat protein facilitates 5' maturation and translation initiation of *rps3* mRNA in maize mitochondria [J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(7):3087-3105.
- [61] CHUNG T, KIM C S, NGUYEN H N, et al. The maize *Zmsmu2* gene encodes a putative RNA-splicing factor that affects protein synthesis and RNA processing during endosperm development [J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(2):821-835.
- [62] LI J K, FU J J, CHEN Y, et al. The U6 biogenesis-like 1 plays an important role in maize kernel and seedling development by affecting the 3' end processing of U6 snRNA [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3):470-482.
- [63] LI C L, SHEN Y, MEELEY R, et al. *Embryo defective 14* encodes a plastid-targeted cGTPase essential for embryogenesis in maize [J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(4):785-799.

- [64] SUZUKI M, SATO Y, WU S, et al. Conserved functions of the MATE transporter BIG EMBRYO1 in regulation of lateral organ size and initiation rate[J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(8):2288-2300.
- [65] SHEN Y, LI C L, MCCARTY D R, et al. *Embryo defective12* encodes the plastid initiation factor 3 and is essential for embryogenesis in maize[J]. *The Plant Journal*, 2013, 74(5):792-804.
- [66] WU Y J, MEELEY R B, COSGROVE D J, et al. Analysis and expression of the α -expansin and β -expansin gene families in maize[J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(1):222-232.
- [67] LIU B, ZHANG B, YANG Z, et al. Manipulating *ZmEXPA4* expression ameliorates the drought-induced prolonged anthesis and silking interval in maize[J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(6):2058-2071.
- [68] JI C, XU L, LI Y, et al. The O2-ZmGRAS11 transcriptional regulatory network orchestrates the coordination of endosperm cell expansion and grain filling in maize[J]. *Molecular Plant*, 2021, 15:468-487.
- [69] YU P, LI X X, WHITE P J, et al. A large and deep root system underlies high nitrogen-use efficiency in maize production[J]. *PLoS One*, 2015, 10(5):e0126293.
- [70] MARTIN A, LEE J, KICHEY T, et al. Two cytosolic glutamine synthetase isoforms of maize are specifically involved in the control of grain production[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(11):3252-3274.
- [71] GUAN M, MØLLER I S, SCHJOERRING J K. Two cytosolic glutamine synthetase isoforms play specific roles for seed germination and seed yield structure in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(1):203-212.
- [72] BRUGIERE N, DUBOIS F, LIMAMI A M, et al. Glutamine synthetase in the phloem plays a major role in controlling proline production[J]. *The Plant Cell*, 1999, 11(10):1995-2012.
- [73] LI Q, LI L, YANG X H, et al. Relationship, evolutionary fate and function of two maize co-orthologs of rice GW2 associated with kernel size and weight[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10:143.
- [74] LI Q, YANG X H, BAI G H, et al. Cloning and characterization of a putative GS3 ortholog involved in maize kernel development[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120(4):753-763.
- [75] LIU J, DENG M, GUO H, et al. Maize orthologs of rice GS5 and their trans-regulator are associated with kernel development[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2015, 57(11):943-953.
- [76] WANG Q, FAN J J, CONG J, et al. Natural variation of *ZmLNG1* alters organ shapes in maize[J]. *New Phytologist*, 2023, 237(2):471-482.
- [77] 高永钢. 玉米核不育基因 *MS22* 克隆及其同源基因生物信息学分析[J]. *热带农业科学*, 2022, 42(3):45-50.
- [78] FU S N, MEELEY R, SCANLON M J. Empty pericarp2 encodes a negative regulator of the heat shock response and is required for maize embryogenesis[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(12):3119-3132.
- [79] SONG G Q, HAN X, RYNER J T, et al. Utilizing MIKC-type MADS-box protein SOC1 for yield potential enhancement in maize[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(9):1679-1693.
- [80] LI N, LI Y H. Ubiquitin-mediated control of seed size in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:332.
- [81] LI N, XU R, LI Y H. Molecular networks of seed size control in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70:435-463.
- [82] LI Y H, ZHENG L Y, CORKE F, et al. Control of final seed and organ size by the *DAI* gene family in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Genes & Development*, 2008, 22(10):1331-1336.
- [83] XIA T, LI N, DUMENIL J, et al. The ubiquitin receptor DA1 interacts with the E3 ubiquitin ligase DA2 to regulate seed and organ size in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(9):3347-3359.
- [84] XIE G N, LI Z X, RAN Q J, et al. Over-expression of mutated *ZmDAI* or *ZmDAR1* gene improves maize kernel yield by enhancing starch synthesis[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(1):234-244.
- [85] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. *Nature Genetics*, 2007, 39(5):623-630.
- [86] ZHANG L, FU M, LI W, et al. Genetic variation in *ZmKWI* contributes to kernel weight and size in dent corn and popcorn[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(6):1453.
- [87] GUO T, CHEN K, DONG N Q, et al. *GRAIN SIZE AND NUMBER1* negatively regulates the OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 cascade to coordinate the trade-off between grain number per panicle and grain size in rice[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(4):871-888.
- [88] XU R, DUAN P G, YU H Y, et al. Control of grain size and weight by the *OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6* signaling pathway in rice[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(6):860-873.
- [89] XU R, YU H Y, WANG J M, et al. A mitogen-activated protein kinase phosphatase influences grain size and weight in rice[J]. *The Plant Journal*, 2018, 95(6):937-946.
- [90] CHENG Z Y, LI J F, NIU Y J, et al. Pathogen-secreted proteases activate a novel plant immune pathway[J]. *Nature*, 2015, 521(7551):213-216.
- [91] LI W, LI Y, SHI H, et al. ZmMPK6, a mitogen-activated protein kinase, regulates maize kernel weight[J]. *J Exp Bot*, 2024, 75(11):3287-3299.
- [92] KONG X, PAN J, ZHANG D, et al. Identification of mitogen-activated protein kinase kinase gene family and MKK-MAPK interaction network in maize[J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2013, 441(4):964-969.
- [93] YUAN G L, LI H J, YANG W C. The integration of G β and MAPK signaling cascade in zygote development[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1):8732.
- [94] WENG J F, GU S H, WAN X Y, et al. Isolation and initial characterization of GW5, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. *Cell Research*, 2008, 18(12):1199-1209.
- [95] LIU J F, CHEN J, ZHENG X M, et al. GW5 acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in

- rice[J]. *Nature Plants*,2017,3:17043.
- [96] QI P, LIN Y S, SONG X J, et al. The novel quantitative trait locus GL3.1 controls rice grain size and yield by regulating Cyclin-T1;3[J]. *Cell Research*,2012,22(12):1666-1680.
- [97] GAO X Y, ZHANG J Q, ZHANG X J, et al. Rice qGL3/OsPP-KL1 functions with the GSK3/SHAGGY-like kinase OsGSK3 to modulate brassinosteroid signaling[J]. *The Plant Cell*,2019,31(5):1077-1093.
- [98] OKUSHIMA Y, MITINA I, QUACH H L, et al. AUXIN RESPONSE FACTOR 2 (ARF2): a pleiotropic developmental regulator[J]. *The Plant Journal*,2005,43(1):29-46.
- [99] LIU L C, TONG H N, XIAO Y H, et al. Activation of Big Grain1 significantly improves grain size by regulating auxin transport in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,2015,112(35):11102-11107.
- [100] XIA D, ZHOU H, LIU R J, et al. GL3.3, a novel QTL encoding a GSK3/SHAGGY-like kinase, epistatically interacts with GS3 to produce extra-long grains in rice[J]. *Molecular Plant*,2018,11(5):754-756.
- [101] YING J Z, MA M, BAI C, et al. TGW3, a major QTL that negatively modulates grain length and weight in rice[J]. *Molecular Plant*,2018,11(5):750-753.
- [102] 周文期,张贺通,何海军,等. 调控玉米株高和穗位高候选基因 *Zmdle1* 的定位[J]. *中国农业科学*,2023,56(5):821-837.
- [103] 周文期,连晓荣,刘忠祥,等. 玉米株高和穗位高的调控机理研究[J]. *分子植物育种*,2021,19(23):7965-7976.
- [104] 周文期,刘忠祥,王晓娟,等. 利用 BSA-Seq 方法快速定位作物农艺性状 QTL/基因概述[J]. *甘肃农业科技*,2022,53(4):1-10.

(责任编辑:石春林)