

2022年度中国玉米生物学研究进展

陈 建, 刘秋杰, 宋伟彬, 赖锦盛

(中国农业大学/国家玉米改良中心, 北京 100193)

摘 要: 2022年我国玉米生物学研究快速发展, 创新研究成果不断涌现。我国玉米生物学研究团队共在87个SCI或SCIE期刊上发表玉米生物学研究论文573篇, 其中在国际高水平期刊发表论文88篇。本文概括性地综述2022年我国科学家在玉米生物学研究领域取得的代表性研究成果, 涉及玉米组学、玉米子粒发育遗传调控、玉米穗部性状遗传调控、玉米株型相关性状遗传调控、玉米抗生物和非生物胁迫遗传调控、玉米养分利用遗传调控和玉米育种技术研究等方面的研究内容。

关键词: 玉米; 基因组; 遗传育种; 生物学; 研究进展

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Progress on the Maize Biology Research of China in 2022

CHEN Jian, LIU Qiu-jie, SONG Wei-bin, LAI Jin-sheng

(National Maize Improvement Center of China, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Maize biology research in China kept high-speed progress in 2022, with an incessant springing up of innovative research achievements. In 2022, at least 573 research papers were published in 87 SCI or SCIE journals, among which 88 papers published in international high-level journals. This review summarizes the representative research achievements of maize biology from research groups of China in 2022, including the research progresses made in the following areas: omics of maize, genetic regulation of maize kernel development, genetic regulation of plant architecture, genetic mechanisms underlying maize inflorescence development, genetic regulation of maize biotic and abiotic stresses, genetic regulation of nutrient use in maize and maize breeding technologies.

Key words: Maize; Genome; Genetics and breeding; Biology; Research progress

本文文献检索的数据库为NCBI-PubMed、Web of Science^[1-5], 文献检索时间范围界定在2022年1月1日至12月31日, 论文的通信作者所在研究单位隶属于中国。统计分析结果表明, 2022年, 我国科学家在87个SCI期刊发表论文573篇(表1), 其中, 在Science、Nature、Nature Genetics、Molecular Plant、Nature Plants、Genome Biology、Nature Communication等18个高水平杂志上发表论文88篇(表2)。本文从玉米组学、玉米子粒发育遗传调控等8个方面对2022年我国玉米生物学研究领域的研究成果进行综述。

1 玉米组学研究

录用日期: 2023-12-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(32271541)

作者简介: 陈 建, 博士, 主要从事玉米遗传育种工作。

E-mail: jianchen@cau.edu.cn

刘秋杰为并列第一作者。E-mail: qjliu@cau.edu.cn

赖锦盛为本文通信作者。E-mail: jlai@cau.edu.cn

玉米与大刍草同属玉蜀黍属, 亲缘关系很近。严建兵团队通过对包括玉蜀黍属在内的所有野生类群744个基因组的变异图谱进行分析, 发现基因交流在作物适应环境过程中发挥重要作用。同时, 筛选到受选择的玉米开花期相关基因ZmPRR7和ZmCOL9^[6]。该研究团队还利用721份玉蜀黍属材料的基因组数据, 构建了总计6.71 Gb的玉蜀黍属泛基因组, 注释到58 944个基因, 包括约44%的非必须基因。对鉴定到的274 649个结构变异进行分析发现, 相比于SNP和InDel等遗传变异, 结构变异能解释更多的表型变异^[7]。玉米具有显著的杂种优势。多个研究团队合作对全球主要玉米产区应用的父本群和母本群1 604份代表性自交系的21个农艺性状进行了鉴定, 结合基因型分析, 发现父本群和母本群间既存在趋同选择, 也存在趋异选择。利用关联分析方法, 挖掘了多个与父本群和母本群性状改良相关的候选基因^[8]。

李林、杨芳和严建兵团队合作, 利用三维基因

表 1 2022 年我国科研单位在不同期刊发表玉米生物学研究相关文章数量

Table 1 Numbers of published papers related to maize biology research in different journals by different institutes of China(2022)

期刊名 Journal name	5 年影响因子 Five-year impact factor	数 量 Number	期刊名 Journal name	5 年影响因子 Five-year impact factor	数 量 Number
Nature	60.9	1	Pestic Biochem Phys	4.7	1
Science	54.5	1	J Plant Physiol	4.5	1
Nat Genet	37.4	2	Biology-Basel	4.4	2
Mol Plant	22.6	6	Front Genet	4.3	5
Nat Plants	18.6	3	Gm Crops Food	4.3	3
Genome Biol	17.4	4	Phytopathol Res	4.2	1
Nat Commun	17.0	7	Agronomy-Basel	4.0	62
Plant Biotechnol J	13.2	7	Plant Growth Regul	4.0	1
Plant Cell	12.9	10	Genes-Basel	3.9	13
Brief Bioinform	10.6	1	Physiol Mol Biol Pla	3.9	2
Plant Commun	10.5	1	Phytopathology	3.9	3
New Phytol	10.5	18	Rhizosphere-Neth	3.8	1
J Integr Plant Biol	10.1	4	Chromosome Res	3.6	1
Cell Rep	9.9	1	Int J Biometeorol	3.6	1
Plant Physiol	8.7	8	Aob Plants	3.4	1
Plant Cell Environ	8.1	1	Plant Direct	3.4	1
J Exp Bot	8.0	6	Protoplasma	3.3	1
Plant J	7.9	7	Life-Basel	3.2	5
Plant Phenomics	7.5	1	Photosynthetica	3.2	4
Biol Res	7.2	1	Dna Cell Biol	3.1	1
Sci China Life Sci	7.1	2	Funct Plant Biol	3.1	1
Front Plant Sci	6.8	117	Mol Breeding	3.1	4
Cells-Basel	6.7	4	S Afr J Bot	3.1	1
Crop J	6.5	23	G3-Genes Genom Genet	3.0	1
Plant Physiol Bioch	6.4	5	Plant Cell Tiss Org	3.0	1
Int J Mol Sci	6.2	49	Physiol Mol Plant P	2.9	1
Plant Methods	6.1	1	Plant Signal Behav	2.9	1
Environ Exp Bot	6.0	5	Acta Physiol Plant	2.9	2
BMC Plant Biol	5.9	27	Int J Genomics	2.7	1
Plant Cell Rep	5.9	3	Theor Exp Plant Phys	2.5	2
Mol Plant Pathol	5.9	2	J Plant Nutr	2.4	1
Physiol Plantarum	5.9	1	Plant Biotechnol Rep	2.4	1
Plant Cell Physiol	5.7	2	Euphytica	2.1	4
Plant Sci	5.7	7	Plant Breeding	2.1	1
Theor Appl Genet	5.7	5	BMC Genomic Data	1.9	1
Plant Soil	5.2	10	Genes Genom	1.9	1
Plants People Planet	5.2	1	Genet Resour Crop Ev	1.9	1
J Plant Interact	5.1	2	Open Life Sci	1.9	1
Plant Dis	5.0	6	Commun Soil Sci Plan	1.8	1
J Plant Growth Regul	4.8	2	Russ J Plant Physl+	1.6	2
Planta	4.8	2	Phyton-Int J Exp Bot	1.4	6
Plants-Basel	4.8	47	Pak J Bot	1.1	2
BMC Genomics	4.7	7	Bangl J Bot	0.4	3
Plant Genome-US	4.7	3	合 计		573

表2 我国23个科研单位在国际高水平期刊发表的研究论文数量统计(2022年)

[illegible]

组、转录组、翻译组以及蛋白质互作组数据,整合构建了玉米多组学网络图谱,涉及280万个互作关系。在此基础上预测得到2651个分属于8条通路的玉米花期相关基因,并对其中20个基因的生物学功能进行了验证,其中包括18个功能未报道的基因^[9]。李青课题组利用DNA甲基化组和转录组数据,对玉米DNA去甲基化酶ZmROS1a和ZmROS1b进行分析,发现DNA去甲基化可以直接调控胚乳印记基因的表达,完善了对印记基因调控机制的理解^[10]。南京农业大学研究团队对玉米基因组DNA甲基化进行分析,发现玉米B73和Mo17杂交可以诱导产生数千个DNA甲基化变异位点,其中有数百个位点的DNA甲基化状态可以跨代遗传。但是在24-nt siRNA表达缺陷突变体的杂交种中,受杂交诱导的DNA甲基化变异完全消失,表明24nt siRNA在此过程中起到重要作用^[11]。刘琳和高雷课题组合作对B73不同组织的PARE(parallel analysis of RNA ends)数据进行分析,鉴定到25个家族共60个miRNA的246个靶位基因,并发现miRNA介导的靶基因转录本剪切方式存在一定的组织偏好性^[12]。

在转录组方面,普莉和张春义团队合作对B73拔节期和成熟期地上节间进行转录组测序,构建了玉米全节间时空特异转录调控网络,发掘了一批参与节间发育的候选基因,并验证了关键基因*ZmD1*的分子机制,拓展了对玉米茎秆发育的理解^[13]。张梅课题组对9个不同长度的玉米花药(0.2~4.0 mm)和散粉期的成熟花粉的转录组进行分析,构建了花药发育相关基因的动态表达图谱,鉴定到一批发育阶段特异表达的基因,并发现*ZmDRP1*在花药发育中具有重要作用^[14]。周顺利团队通过高分辨率时空转录组分析,发现子粒发育早期BETL混合吸收蔗糖/单糖,而灌浆期以蔗糖吸收方式为主^[15]。河南大学研究团队利用单细胞核转录组测序技术,发现玉米保卫细胞和辅助细胞在气孔发育和哑铃状保卫细胞形成过程中存在复杂的关系^[16]。

2 玉米子粒发育遗传调控研究

子粒是影响玉米产量和品质的重要因素之一。2022年我国学者在玉米子粒发育相关研究中取得了多个突破性进展。巫永睿和王文琴课题组合作发现了1个导致玉米杂交种和近交系中种子蛋白含量下降的关键基因*THP9*,其编码1个天冬酰胺合成酶,在水稻、小麦和大麦中均对植物的生长发育起重要的调控作用。*THP9*在玉米的祖先大刍草中高度表达,但在现代玉米中转录本剪切错误,导致现代玉

米氮同化能力下降,种子蛋白水平降低。在玉米中导入*THP9-T*等位基因可以有效提高氮的利用效率,具有广阔的应用前景^[17]。

在子粒大小方面,巫永睿团队通过共表达网络分析,筛选到1个胚乳特异表达转录因子*ZmGRAS11*。*ZmGRAS11*缺失突变体胚乳细胞扩张延迟,子粒大小和重量均显著降低。*ZmEXPB12*可能是*ZmGRAS11*的下游,其突变体表型与*zmgras11*一致,且*ZmGRAS11*能够激活*ZmEXPB12*的表达。此外,发现*Opaque2(O2)*可以结合到*ZmGRAS11*的启动子区并激活*ZmGRAS11*的表达^[18]。该团队还对*O2*的上游调控网络进行探究,发现ABA能通过SnRK2.2磷酸化ZmbZIP29和ZmABI19,从而增强这两个蛋白的转录激活活性,进而调控*O2*的表达。此外,SnRK2.2还可以直接磷酸化*O2*来提高其转录激活能力^[19]。邱法展团队通过自然群体关联分析和相关性分析发现,*ZmEXPB15*基因启动子区存在与百粒重显著相关位点。*ZmEXPB15*在母本珠心组织中特异性高表达。*ZmNAC11*和*ZmNAC29*可以直接结合*ZmEXPB15*启动子区域,并激活*ZmEXPB15*的表达。这条通路可能是通过促进授粉后珠心组织的消除来促进胚乳早期发育,进而调控玉米的子粒大小^[20]。王磊和徐妙云团队发现,*zma-miR169o*可以负调控*ZmNF-YA13*的表达,而*ZmNF-YA13*可以与生长素合成基因*ZmYUC1*启动子结合,调控种子中生长素和细胞分离素的平衡,影响胚乳细胞增殖分裂,进而调控子粒大小和粒重^[21]。宋任涛团队利用胚乳缺陷型突变体*enb1*克隆了玉米纤维素合成酶CESA5。CESA5主要在胚乳转移层表达,其功能缺失导致转移细胞中肋骨状细胞壁内突的合成减少,影响了胚乳转移层对蔗糖的吸收,最终导致胚乳降解^[22]。

线粒体的功能与玉米子粒发育密切相关。王桂凤团队发现了1个线粒体定位的蛋白CRP1,其与人类MCIA装配复合物成员NDUFAF1直系同源,功能丧失会影响线粒体复合物I的功能及三羧酸循环,导致胚乳细胞线粒体空泡化,子粒皱缩^[23]。该团队还对1个玉米粉质胚乳且胚胎致死突变体*opaque18*进行分析,发现其表型由*ZmRIBA1*功能缺失导致。*ZmRIBA1*编码1个具有DHBPS和GCH II活性的双功能酶,参与核黄素的生物合成。*ZmRIBA1*功能缺失会阻碍线粒体复合物I和II的功能及三羧酸循环,影响胚乳细胞的有丝分裂,最终导致子粒发育异常^[24]。谭保才团队发现,1个PPR蛋白EMP8参与了线粒体氧化磷酸化基因的内含子剪切,进而调控玉

米的子粒发育^[25]。此外,PPR蛋白CNS1可以与线粒体复合体Ⅲ的关键基因结合并维持其转录本的稳定性,其编码基因突变也会导致子粒发育严重缺陷^[26]。另一个PPR蛋白SPR2可以和PPR-SMR1互作,通过和剪切因子互作,调控玉米线粒体内含子的剪切,影响子粒发育^[27]。

核糖体的功能缺失也是导致子粒发育缺陷的原因之一。谭保才团队鉴定了1个子粒皱缩并且胚缺陷的突变体*shrek1*。该基因编码1个WD40家族蛋白,在pre-rRNA前体加工中起作用,功能缺失会影响A3位点的剪切,打破5'ETS-first和ITS1-first加工途径的动态平衡,影响pre-60S的成熟,导致核糖体的功能缺陷^[28]。杨俊团队发现1个子粒发育异常突变体*rc11*,其表型是由1个RNA末端环化酶基因转座子插入导致的。RCL1功能也与pre-rRNA的剪切相关,主要参与到35S pre-rRNA的P'、A1、A2位点的剪切,其功能缺失影响了18S pre-rRNA加工和核糖体形成^[29]。

3 株型相关性状遗传调控

对玉米株型分子机理的解析对高产优质玉米的培育有重要指导意义。黄学辉团队利用郑58和昌7-2构建遗传群体,克隆到1个影响叶型和穗型等性状的主效基因*ZmLNG1*。*ZmLNG1*可以介导ZmTON1与Ovate family proteins(OFPs)的互作,并影响OFPs的磷酸化水平。ZmTON是细胞分裂过程中细胞骨架早前期带形成所必须的TON1/TRM/PP2A(TTP)蛋白复合体中成员。在昌7-2中,*ZmLNG1*启动子1个6 kb的缺失导致*ZmLNG1*与旁邻基因发生了融合,破坏了其编码蛋白与ZmTON1的互作^[30]。茎叶夹角影响玉米群体的光合效率,与玉米的耐密性密切相关。李平华团队对*ZmLG2*调控玉米叶夹角的下游分子机理进行分析,发现*ZmLG2*可以结合到BZR1/BES1家族蛋白编码基因*ZmBEH1*的启动子区并激活其表达。此外,*ZmBEH1*的互作蛋白ZmBZR1的编码基因的表达也受到*ZmLG2*的调控,且*ZmBEH1*和*ZmBZR1*缺失突变体均表现为叶夹角减小的表型。进一步研究发现,*ZmBEH1*和*ZmBZR1*的下游可能是GRAS家族转录因子*ZmSCL28*^[31]。

玉米穗柄是果穗和茎秆的连接组织,穗柄维管束直接影响营养物质和水分等向果穗的运输。多家团队合作,通过全基因组关联分析的方法鉴定到了26个可能与穗柄维管束发育相关的基因,并对其中1个候选基因*VLN2*的生物学功能进行了验证^[32]。根

系结构与产量密切相关。潘清春、袁力行和陈范骏团队合作利用搭建的基于二维图高通量根系表型测定平台,并结合全基因组关联分析,系统解析了多个根系相关基因在玉米育种过程中的选择情况,并挖掘到81个影响玉米根系构型的候选基因,其中*ZmRSA3.1*和*ZmRSA3.2*可以通过与生长素响应因子互作,调控玉米的根型发育^[33]。

4 雌穗雄穗性状遗传调控

穗型是株型的重要组成部分,直接影响玉米的穗粒数及粒重。杨小红、李建生与严建兵团队合作,发现了1个在玉米和水稻驯化过程中同时受到选择的基因*KRN2*,其编码1个WD40蛋白,可以通过与DUF1644互作来调控玉米的穗行数和水稻的二次枝梗数,最终影响作物产量。*KRN2*基因的敲除并不会对作物其他重要性状产生负面影响,因此具有重要的应用前景^[34]。陈化榜团队通过图位克隆的方法鉴定了1个调控玉米雌穗长度的关键基因*EAD1*,其编码1个ALMT(Aluminum-activated malate transporter)蛋白,具有典型的外排苹果酸盐活性。*EAD1*缺失突变体穗长明显变短,且幼穗顶端苹果酸盐含量降低^[35]。

雄性不育是杂交制种的关键。汤继华团队定位到了1个玉米C型细胞质雄性不育系的关键基因*ATP6C*,其参与调控F1Fo-ATP合酶的组装和活性。不育系中,F1Fo-ATP合酶活性降低,线粒体内膜质子过量积累,诱发了活性氧通路,导致花粉败育^[36]。万向元团队发现,*ZmPKSB*基因编码1个聚酮合酶,其突变体花粉外壁和花药角质层厚度发生变化,表现为雄性不育;*myb84*与*pksb*表型相似,且*ZmMYB84*可以直接激活*ZmPKSB*的表达;*ZmMYB84*-*ZmPKSB*通路通过影响脂类物质分配平衡,参与调控玉米花药角质层和花粉外壁的形成,影响玉米花粉的发育和育性^[37]。陈绍江和刘晨旭团队发现,F-box蛋白编码基因*ZmCOI2a*和*ZmCOI2b*的双突变体表现为花药不开裂且雄性不育的表型;转录组分析表明,*ZmCOI2a*和*ZmCOI2b*可能是通过影响JA信号传导来调节玉米育性^[38]。赵海铭和黄伟研究团队通过郑58背景下EMS突变体库的筛选,发现了1个新的完全不育突变体*drp1*,表现为乌氏体肿大,致密,花粉粒中空;*DRP1*编码1种细胞外分泌蛋白,其主要功能是促进花药脱水以保证花药可以正常打开,此外,*DRP1*在玉米的干旱胁迫中也可能发挥作用^[39]。

玉米单向杂交不亲和是指一些玉米材料可以为

其他种类玉米授粉,却不接受外来花粉而授精结实。陈化榜团队克隆了 *Ga2* 位点的雌雄决定因子 *ZmGa2F* 和 *ZmGa2P*; 这两个基因均编码 group 1 果胶甲酯酶(PME), 相互间不存在直接互作, 但均与另一果胶甲酯酶 *ZmPME10-1* 高度互作。将 *Ga2* 两个位点导入到了郑单 958 自交系中可以有效避免其他花粉的污染, 为玉米无隔离制种提供了重要的理论基础^[40]。严建兵团队对 *Ga1* 位点进行分析, 发现在 *Ga1* 定位区间内共有 3 类共 7 个基因; 花丝中的 *ZmPME3* 会抑制不携带果胶甲酯酶 *ZmGalPs-m* 的花粉管的延伸; 当 *ZmPME3* 表达量相对较低时, *ZmPRP3* 可以帮助不携带 *ZmGalPs-m* 的花粉管打破 *ZmPME3* 的抑制作用^[41]。

还有一类与减数分裂相关的突变体表现出雌穗和雄穗均不育的表型。贺岩团队发现, *aco1* 缺失突变体营养生长正常, 但雌雄败育。突变体的减数分裂细胞中染色体压缩和同源配对异常。F-box 蛋白 ACO1 可能是 SCF E3 泛素/SUMO 连接酶复合物的一个亚基, 其可以与 SKP1 互作^[42]。 *zmasy1* 突变体表型与 *aco1* 类似, 也表现为营养生长正常, 但雌雄败育。 *zmasy1* 突变体中, 减数分裂过程 DNA 双链断裂(DSB)显著减低, 同源染色体配对和联会异常。 *ZmASY1* 与玉米 DSB 形成蛋白 *ZmPRD3* 互作, 而 *ZmPRD3* 可以招募 DSB 形成蛋白 *ZmPRD1* 组成 DSB 形成复合体, 因此 *ZmASY1* 和 *ZmPRD3* 共同调控了 *ZmPRD1* 的染色体定位^[43]。

5 抗生物胁迫遗传调控

南方锈病是我国玉米主要病害之一。丁俊强团队利用图位克隆方法, 从热带玉米材料 CML496 中分离到了 1 个 NLR 类的抗玉米南方锈病的新基因 *RppC*, 并在南方锈病菌基因组中鉴定到被 *RppC* 识别的效应蛋白 AvrRppC; *RppC* 高抗玉米南方锈病菌病原菌优势小种, 而新的病原菌小种则通过 AvrRppC 突变的方式来逃避 *RppC* 的识别, 结果对理解抗病基因与病原菌互作机制, 延长 *RppC* 基因的耐用性具有重要意义^[44]。赖志兵和严建兵团队合作鉴定到一个广谱抗病基因 *RppK* 及其效应因子 *AvrRppK*, *AvrRppK* 基因序列在所有分析的南方锈病菌株中都 100% 保守, *RppK* 对南方锈病菌多个生理小种都高抗, *RppK* 基因导入不同遗传背景的玉米材料中均能显著提高对南方锈病的抗性^[45]。

禾谷镰孢菌是导致玉米赤霉茎腐病的主要病原真菌。唐威华研究组筛选到两个禾谷镰孢菌分泌的 CFEM 互作蛋白 *ZmLRR5* 和 *ZmWAK17ET*, 其中, *Zm-*

WAK17ET 是细胞壁相关激酶 *ZmWAK17* 的一个可变剪接产物; *ZmLRR5* 和 *ZmWAK17ET* 也都与 *ZmWAK17* 的胞外域互作, *ZmWAK17* 过表达的转基因玉米对禾谷镰孢菌的抗性增强, 而 *ZmWAK17* 突变体则更易感^[46]。玉米植保素对禾谷镰孢菌具有显著抑制作用。王强团队发现转录因子 *ZmEREB92* 通过与 *ZmMYC2* 互作, 正调控玉米植保素合成基因 *MBG* 的表达, 其功能缺失突变体中 *MBG* 表达降低, 植保素合成植保素积累减少, 叶片对禾谷镰孢菌侵染更加敏感; 此外, JA 信号抑制因子 *ZmJAZ14* 能竞争性地分别与 *ZmEREB92* 和 *ZmMYC2* 结合, 从而负调控 *MBG* 的表达^[47]。

我国研究人员在南方玉米叶枯病(SCLB)、玉米枯黄斑点病毒(MCMV)、甘蔗花叶病毒(SCMV)、拟轮枝镰孢穗腐病等方面也取得了重要进展。吴刘记团队结合蛋白质组学分析发现, *ZmAPX1* 可以通过减少 H₂O₂ 的积累并激活茉莉酸介导的防御信号通路而增强玉米对 SCLB 的抗性^[48]。周涛团队发现, *Zma-miR167* 可以靶向调节生长素响应因子 *ZmARF3* 和 *ZmARF30*, 进而调控 *ZmPAO1* 的表达来抵御 MCMV 的侵染; MCMV 通过其编码的 p31 蛋白来反防御 *Zma-miR167* 介导的抗性, 促进其自身的侵染^[49]。鲁东大学研究团队发现, 玉米病程相关的脂酶 *ZmTGL* 蛋白可与甘蔗花叶病毒(SCMV)辅助成分-蛋白酶(HC-Pro)直接互作, 在抑制 SCMV 侵染玉米植株中具有关键作用; 沉默 *ZmTGL* 能促进 SCMV 感染, 而提高 *ZmTGL* 表达则能诱导水杨酸及其响应基因的上调表达, 进而抑制 SCMV 侵染^[50]。谢传晓团队利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术, 获得了 *zmfer1* 基因隐性纯合突变体材料, 其在多个环境下对玉米拟轮枝镰孢穗腐病都具有明显抗性, 为抗病育种提供了重要的种质基础^[51]。

6 抗非生物胁迫遗传调控

玉米是一种热带起源的作物, 对低温胁迫较为敏感, 低温冷害会造成玉米的大幅度减产。杨淑华团队通过 mGWAS 分析发现, *ZmICE1* 正调控玉米的耐冷性, 其启动子区 SNP-465 的变异会影响 *ZmMYB39* 转录因子对 *ZmICE1* 的激活; *ZmICE1* 可以直接靶向抑制 Glu-Asn 合成关键酶 *ZmAS* 的表达, 同时激活 *ZmDREB1s* 等冷响应基因的表达^[52]。通过对 700 多份玉米过表达株系的分析, 该团队还探究了 *bZIP68* 负调控玉米耐冷性的分子机制; 玉米低温负调控因子 MPK8 可以在细胞核中与 *bZIP68* 互作使其磷酸化, 促进其在低温条件下的积累, 并增强

bZIP68对下游靶基因*DREB1*的抑制作用^[53]。

高温胁迫会严重影响玉米花粉育性及多个生长发育过程,直接导致玉米减产。金危危团队发现,*Ms42*基因编码1个热激蛋白家族成员HSP101,突变体中保守氨基酸的替换改变了HSP101的蛋白结构和生化性质,影响了高温条件下花粉母细胞的同源染色体配对联会和DSB修复蛋白RAD51的招募,导致花粉细胞减数分裂异常,最终花粉败育;提高Hsp101的表达可以有效提高花粉的耐热性^[54]。该团队还通过对经典显性雄性不育突变体*Mei025*的研究,发现1个细胞质转化酶基因*INVAN6*的点突变在高温条件下会造成花粉母细胞减数分裂异常,导致花粉败育;*INVAN6*主要在花粉母细胞中表达,其自身可形成多聚体,还能与其他细胞质转化酶及14-3-3蛋白互作,具有水解蔗糖活性^[55]。

在干旱胁迫方面,秦峰团队通过全基因组关联分析发现,*ZmSR01d*基因的遗传变异与玉米的抗旱性显著相关。*ZmSR01d*可以分为*ZmSR01d-S*(干旱敏感)和*ZmSR01d-R*(抗旱)两种单体型;*ZmSR01d-R*能与Zm14-3-3.1特异性互作,且具有更强的单ADP核糖基转移酶活性;*ZmSR01d-R*介导气孔保卫细胞膜上ZmRBOHC的单ADP核糖基化修饰,通过ROS途径调控气孔关闭。在干旱条件下,过表达*ZmSR01d-R*可以显著提高玉米产量,而正常浇水条件下,过表达材料由于气孔开度小影响光合作用,会导致减产^[56]。巩志忠和王瑜团队发现,PP2C F亚家族成员ZmPP84也参与调控玉米抗旱性;干旱胁迫会抑制*ZmPP84*的表达水平,*ZmPP84*可以与ZmMEK1互作并使其去磷酸化,从而抑制了ZmMEK1对下游激酶ZmSIMK1的磷酸化。而ZmSIMK1可以磷酸化阴离子通道ZmSLAC1,从而调控玉米的气孔开闭^[57]。李朝霞团队报道了ZmNF-Y转录调控复合体参与调控玉米的生长发育和抗旱性,ZmNF-YB16和ZmNF-YC17在细胞质中形成异源二聚体,在受到渗透胁迫时进入细胞核,与ZmNF-YA1或ZmNF-YA7形成异源三聚体;ZmNF-YA1可能参与调控茉莉酸甲酯信号通路,组蛋白修饰和染色质重塑变化等,从而调控玉米的发育和逆境响应^[58]。

盐碱胁迫严重制约玉米的种植范围和产业发展。蒋才富团队发现,HKT家族离子转运蛋白Zm-HKT1;2参与调控玉米耐盐性,ZmHKT1;2定位于质膜,具有内向的Na⁺转运活性,主要功能是通过抑制Na⁺从根部向地上部的运输加强玉米的抗盐性;通过对ZmHKT1;2的优异等位变异分析发现,该基因在耐盐玉米培育中有广泛的应用前景^[59]。此外,该团

队通过对1个蒸腾活跃条件下盐胁迫超敏感的玉米自交系CIMBL45进行研究,发现其表型是ZmESBL功能缺失导致;ZmESBL的主要功能是参与调控内皮层凯氏带的形成,其突变体中过量的钠离子通过质外体进入中柱,随着蒸腾作用被运输到地上部分,造成高盐敏感表型^[60]。该团队还研究了另一个盐胁迫超敏感的玉米自交系LH65,发现其表型是由Na⁺/H⁺反向转运蛋白ZmSOS1突变导致的,玉米SOS信号途径在Na⁺稳态维持和耐盐应答中发挥重要作用^[61]。马庆团队鉴定了1个耐盐突变体*zmuwrky20*,ZmWRKY20可以与ZmWRKY115互作,直接结合*ZmbZIP111*启动子区抑制其表达,从而提高了玉米对盐胁迫的敏感性^[62]。

7 养分利用遗传调控

微生物群对作物的表型很重要。多家团队合作发现,茎木质部中携带固氮酶基因的细菌类群所占比例高于根和叶内层等其他器官。通过对在木质部汁液中鉴定出的25个核心细菌类群进行分析,发现有几个分离的菌株是活性固氮菌或有助于生物固氮。基于此,研究人员建立了1个由两个核心固氮菌和两个辅助菌组成的合成群落,并证明合成群落可以通过生物固氮贡献玉米茎中11.8%的氮积累^[63]。袁立行团队鉴定到1个丛枝菌根真菌诱导的铵转运蛋白基因*ZmAMT3;1*。*ZmAMT3;1*蛋白特异性定位于植物-菌根共生界面的丛枝周膜上,跨膜转运中性氨分子(NH₃)分子;在田间条件下,依赖*ZmAMT3;1*的菌根氮途径对吐丝后氮素吸收贡献超过30%,研究为通过植物-微生物互作提高作物氮效率提供了新的思路^[64]。在磷方面,程凌云团队通过对磷高效玉米B73和GEMS50以及磷低效玉米辽5114进行分析,发现磷高效玉米具有较高的脂质磷和核酸磷再利用能力,从而提高磷利用效率^[65]。

铁和锰是植物生长发育所必需的微量元素。烟酰胺(NA)作为杨氏循环的延伸产物,是植物中铁稳态的关键金属螯合剂。陈绍江和陈茹梅团队合作,克隆了玉米叶脉间萎黄病1(*ZmM1C1*)基因,其编码5'-甲硫腺苷核苷酶,对烟酰胺合成至关重要;*mic1*突变体中烟酰胺含量显著降低并表现出典型的缺铁表型,幼苗中铁元素含量减少且生长迟缓^[66]。袁立行团队发现,ZmNRAMP2转运蛋白可以通过介导木质部薄壁细胞中液泡锰的释放来调控锰的根冠运输,过表达ZmNRAMP2能显著提高转基因玉米锰的根冠运输效率,增强玉米对低锰胁迫的耐受性^[67]。

碳水化合物的转运和分配对植物成长和发育至

关重要。玉米中营养物质从母体组织通过 BETL 向胚乳中转运是影响子粒发育和产量性状的关键环节。赖锦盛、王毅、李学贤团队合作鉴定了 1 个在玉米 BETL 特异表达的 NPF 转运体蛋白 ZmSUGCAR1; ZmSUGCAR1 不仅可以转运钾离子,还能够直接转运蔗糖和葡萄糖,在玉米子粒灌浆过程中发挥重要作用;ZmSUGCAR1 的功能缺失导致玉米子粒中蔗糖和葡萄糖含量显著降低,进而导致子粒皱缩的表型,同时子粒中钾离子含量也显著降低^[68]。邱法展团队对 1 个叶片褪绿表型的突变体 *chl3* 进行分析,发现其褪绿部位叶绿素含量和光合效率显著降低;研究发现,*chl3* 表型是由玉米中淀粉磷酸化酶 2 基因 *ZmPHOH* 的突变导致的,其功能缺失导致瞬时淀粉转化效率降低,最终导致叶片淀粉含量增加和碳水化合物代谢模式改变^[69]。

8 育种技术研究

单倍体育种技术是目前玉米育种的关键核心技术之一,可以极大提高玉米育种效率。严建兵和李响团队对关键单倍体诱导基因突变体 *zmpla1* 和野生型花粉进行了多组学研究,发现精细胞中的活性氧(ROS)增加是导致玉米单倍体诱导的关键因素;ROS 处理花粉可以诱导单倍体产生;此外还鉴定了 1 个新的单倍体诱导基因 *ZmPOD65*,其编码精子特异性过氧化物酶^[70]。陈绍江和陈茹梅团队利用胚-糊粉层特异表达的双向启动子共表达转录因子 *ZmC1* 和 *ZmR2*,创制出在胚和糊粉层稳定积累花青素的紫胚玉米;通过进一步与单倍体诱导系 CAU6 融合,创制出在授粉后 12 d 就可以进行鉴别,准确率达 99.1% 的单倍体鉴定方法,为单倍体育种技术应用效率提升奠定了坚实的基础^[71]。

相比于田间表型选择,全基因组选择技术可以有效降低优良性状材料选择成本。严建兵和肖英杰团队利用包含 5 820 份杂交种的玉米非完全双列杂交群体,结合遗传研究和机器学习,开发了一套名为目标导向的优选技术(target-oriented prioritization, TOP)的智能多性状育种技术,可以通过机器学习算法预测识别出最佳育种候选材料,实现了多性状的协同选择;以郑单 958 为目标材料,利用 TOP 成功优选出一些可以实现 0.75% ~ 8.66% 增产效果的杂交组合^[72]。王向峰和马闯团队合作利用 1 404 个玉米品系及其 F₁ 代基因型和表型数据,通过建立了一种称为基因组优化设计(genome optimization via virtual simulation, GOVS)的模型;GOVS 作为对全基因组选择模型的补充,可以与单倍体诱导技术相结合,帮助

实现以最少的遗传材料、最短的育种周期,最大限度的聚合优势等位基因^[73]。

在遗传转化技术,基于雄性不育的杂交制种技术以及分子标记开发等方面,我国研究人员也取得了重要进展。吴忠义团队建立了一种基于纳米磁珠介导的不依赖基因型的玉米遗传转化方法,为难以利用组织培养进行遗传转化的玉米品种提供了解决方案^[74]。陈化榜团队建立了一种基于玉米单侧杂交不亲和基因 *ZmGalF* 的杂交制种技术;花粉特异表达 *ZmGalF* 可以抑制花粉管生长,导致受精失败。保持系中含有 *IPE1* 基因可以恢复 *ipe1* 雄性不育材料的育性,*ZmGalF* 基因以防止转基因花粉逃逸,红色荧光蛋白基因 *DsRed2* 用于区分不育和可育的种子以及抗除草剂基因 *Bar* 以用于转基因植物选择^[75]。

9 结论与展望

当前我国玉米单产水平目前只有世界先进水平的 60% 左右,我国玉米生产中仍然面临诸多需要解决的问题。“十四五”期间,我国玉米生物学研究应重点加强以下几个方面的研究:①加大对全球玉米种质资源的收集、整理和研究,深入开展基因组学和基因功能研究,解析种质资源驯化过程中的基因组变异规律,挖掘优异等位基因。②创新和优化转基因、基因编辑、单倍体育种、全基因组选择等现代育种技术,加强核心育种技术的自主研发,突破相关技术的“卡脖子”风险。③整合利用转基因、基因编辑、单倍体育种、全基因组选择等技术,加快相关优异基因在重要农艺性状遗传改良中利用,推进优异种质创新与新品种培育,保障我国玉米种业高质量发展。

参考文献:

- [1] 宋伟彬,赵海铭,杨 爽,等. 2016 年度中国玉米生物学研究进展[J]. 玉米科学, 2017, 25(3): 1-10.
SONG W B, ZHAO H M, YANG S, et al. Research progress on the maize biology in China in 2016[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(3): 1-10. (in Chinese)
- [2] 宋伟彬,李英男,赵海铭,等. 2017 年中国玉米生物学研究进展[J]. 玉米科学, 2018, 26(4): 1-9.
SONG W B, LI Y N, ZHAO H M, et al. Progress on the maize biology research of China in 2017[J]. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(4): 1-9. (in Chinese)
- [3] 宋伟彬,赵海铭,赖锦盛. 2018 年度中国玉米生物学研究进展[J]. 玉米科学, 2019(2): 1-9.
SONG W B, ZHAO H M, LAI J S. Progress on the maize biology research in China in 2018[J]. Journal of Maize Sciences, 2019(2): 1-9. (in Chinese)
- [4] 宋伟彬,赵海铭,赖锦盛. 2019 年中国玉米生物学研究进展[J].

- 玉米科学, 2020, 28(3): 15–30.
- SONG W B, ZHAO H M, LAI J S. Progress on the maize biology research of China in 2019[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2020, 28(3): 15–30. (in Chinese)
- [5] 宋伟彬, 赵海铭, 赖锦盛. 2020年度中国玉米生物学研究进展[J]. *玉米科学*, 2021, 29(5): 1–14.
- SONG W B, ZHAO H M, LAI J S. Progress on the maize biology research of China in 2020[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2021, 29(5): 1–14. (in Chinese)
- [6] CHEN L. Genome sequencing reveals evidence of adaptive variation in the genus *Zea*[J]. *Nature Genetics*, 2022, 54(11): 1736–1745.
- [7] GUI S. A pan-*Zea* genome map for enhancing maize improvement[J]. *Genome Biol*, 2022, 23(1): 178.
- [8] LI C. Genomic insights into historical improvement of heterotic groups during modern hybrid maize breeding[J]. *Nat Plants*, 2022, 8(7): 750–763.
- [9] HAN L Q. A multi-omics integrative network map of maize[J]. *Nature Genetics*, 2023, 55(1): 144–153.
- [10] XU Q. DNA demethylation affects imprinted gene expression in maize endosperm[J]. *Genome Biol*, 2022, 23(1): 77.
- [11] CAO S. Small RNAs mediate transgenerational inheritance of genome-wide trans-acting epialleles in maize[J]. *Genome Biol*, 2022, 23(1): 53.
- [12] HE J. Parallel analysis of RNA ends reveals global microRNA-mediated target RNA cleavage in maize[J]. *Plant Journal*, 2022, 112(1): 268–283.
- [13] LE L. A spatiotemporal transcriptomic network dynamically modulates stalk development in maize[J]. *Plant Biotechnol J.*, 2022, 20(12): 2313–2331.
- [14] HAN Y J. Exploring key developmental phases and phase-specific genes across the entirety of anther development in maize[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(7): 1394–1410.
- [15] SHEN S. A transcriptional landscape underlying sugar import for grain set in maize[J]. *Plant Journal*, 2022, 110(1): 228–242.
- [16] SUN G. The maize single-nucleus transcriptome comprehensively describes signaling networks governing movement and development of grass stomata[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(5): 1890–1911.
- [17] HUANG Y C. THP9 enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize[J]. *Nature*, 2022, 612(7939): 292–300.
- [18] JI C. The O2-ZmGRAS11 transcriptional regulatory network orchestrates the coordination of endosperm cell expansion and grain filling in maize[J]. *Mol Plant*, 2022, 15(3): 468–487.
- [19] YANG T. ABA-induced phosphorylation of basic leucine zipper 29, ABSCISIC ACID INSENSITIVE 19, and Opaque2 by SnRK2.2 enhances gene transactivation for endosperm filling in maize[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(5): 1933–1956.
- [20] SUN Q. A NAC-EXPANSIN module enhances maize kernel size by controlling nucellus elimination[J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 5708.
- [21] ZHANG M, et al. miR169a and ZmNF-YA13 act in concert to coordinate the expression of ZmYUC1 that determines seed size and weight in maize kernels[J]. *New Phytol*, 2022, 235(6): 2270–2284.
- [22] WANG Q. ENB1 encodes a cellulose synthase 5 that directs synthesis of cell wall ingrowths in maize basal endosperm transfer cells[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(3): 1054–1074.
- [23] WANG G. An MCIA-like complex is required for mitochondrial complex I assembly and seed development in maize[J]. *Mol Plant*, 2022, 15(9): 1470–1487.
- [24] TIAN Q. Riboflavin integrates cellular energetics and cell cycle to regulate maize seed development[J]. *Plant Biotechnol J.*, 2022, 20(8): 1487–1501.
- [25] ZHAO J. EMP80 mediates the C-to-U editing of nad7 and atp4 and interacts with ZmDYW2 in maize mitochondria[J]. *New Phytol*, 2022, 234(4): 1237–1248.
- [26] MA S. Pentatricopeptide repeat protein CNS1 regulates maize mitochondrial complex III assembly and seed development[J]. *Plant Physiol*, 2022, 189(2): 611–627.
- [27] CAO S K. The small PPR protein SPR2 interacts with PPR-SMR1 to facilitate the splicing of introns in maize mitochondria[J]. *Plant Physiol*, 2022, 190(3): 1763–1776.
- [28] LIU H. Maize Shrek1 encodes a WD40 protein that regulates pre-rRNA processing in ribosome biogenesis[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(10): 4028–4044.
- [29] WANG T. Maize RNA 3'-terminal phosphate cyclase-like protein promotes 18S pre-rRNA cleavage and is important for kernel development[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(5): 1957–1979.
- [30] WANG Q. Natural variation of ZmLNG1 alters organ shapes in maize[J]. *New Phytol*, 2023, 237(2): 471–482.
- [31] WANG X. Characterization of regulatory modules controlling leaf angle in maize[J]. *Plant Physiol*, 2022, 190(1): 500–515.
- [32] SUN G. Dissection of the genetic architecture of peduncle vascular bundle-related traits in maize by a genome-wide association study[J]. *Plant Biotechnol J.*, 2022, 20(6): 1042–1053.
- [33] REN W. Genome-wide dissection of changes in maize root system architecture during modern breeding[J]. *Nat Plants*, 2022, 8(12): 1408–1422.
- [34] CHEN W. Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice[J]. *Science*, 2022, 375(6587): eabg7985.
- [35] PEI Y. EAR APICAL DEGENERATION1 regulates maize ear development by maintaining malate supply for apical inflorescence[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(6): 2222–2241.
- [36] YANG H. The chimeric gene atp6c confers cytoplasmic male sterility in maize by impairing the assembly of the mitochondrial ATP synthase complex[J]. *Mol Plant*, 2022, 15(5): 872–886.
- [37] LIU X. The ZmMYB84-ZmPKSB regulatory module controls male fertility through modulating anther cuticle-pollen exine trade-off in maize anthers[J]. *Plant Biotechnol J.*, 2022, 20(12): 2342–2356.
- [38] QI X. ZmCOI2a and ZmCOI2b redundantly regulate anther dehiscence and gametophytic male fertility in maize[J]. *Plant J.*, 2022, 110(3): 849–862.
- [39] HU M. Maize sterility gene DRP1 encodes a desiccation-related protein that is critical for Ubisch bodies and pollen exine development[J]. *J. Exp Bot*, 2022, 73(19): 6800–6815.
- [40] CHEN Z. A pair of non-Mendelian genes at the Ga2 locus confer unilateral cross-incompatibility in maize[J]. *Nat Commun*, 2022, 13

- (1): 1993.
- [41] WANG Y. Three types of genes underlying the Gametophyte factor1 locus cause unilateral cross incompatibility in maize[J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 4498.
- [42] JING J. An F-box protein ACOZ1 functions in crossover formation by ensuring proper chromosome compaction during maize meiosis[J]. *New Phytol*, 2022, 235(1): 157–172.
- [43] WANG Y. ZmASY1 interacts with ZmPRD3 and is crucial for meiotic double-strand break formation in maize[J]. *New Phytologist*, 2023, 237(2): 454–470.
- [44] DENG C. The RppC-AvrRppC NLR-effector interaction mediates the resistance to southern corn rust in maize[J]. *Mol Plant*, 2022, 15(5): 904–912.
- [45] CHEN G. Cloning southern corn rust resistant gene RppK and its cognate gene AvrRppK from *Puccinia polysora*[J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 4392.
- [46] ZUO N. Fungal CFEM effectors negatively regulate a maize wall-associated kinase by interacting with its alternatively spliced variant to dampen resistance[J]. *Cell Reports*, 2022, 41(13): 111877.
- [47] FU J. ZmEREB92 interacts with ZmMYC2 to activate maize terpenoid phytoalexin biosynthesis upon *Fusarium graminearum* infection through jasmonic acid/ethylene signaling[J]. *New Phytol*, 2023, 237(4): 1302–1319.
- [48] ZHANG J H. Ascorbate peroxidase 1 confers resistance to southern corn leaf blight in maize[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(6): 1196–1211.
- [49] LIU X. Maize miR167-ARF3/30-polyamine oxidase 1 module-regulated H2O2 production confers resistance to maize chlorotic motile virus[J]. *Plant Physiol*, 2022, 189(2): 1065–1082.
- [50] XU X J. A maize triacylglycerol lipase inhibits sugarcane mosaic virus infection[J]. *Plant Physiol*, 2022, 189(2): 754–771.
- [51] LIU C. Engineering null mutants in ZmFER1 confers resistance to ear rot caused by *Fusarium verticillioides* in maize[J]. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20(11): 2045–2047.
- [52] JIANG H. Natural polymorphism of ZmICE1 contributes to amino acid metabolism that impacts cold tolerance in maize[J]. *Nat Plants*, 2022, 8(10): 1176–1190.
- [53] LI Z. The transcription factor bZIP68 negatively regulates cold tolerance in maize[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(8): 2833–2851.
- [54] LI Y. Heat shock protein 101 contributes to the thermotolerance of male meiosis in maize[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(10): 3702–3717.
- [55] HUANG W. Maize cytosolic invertase INVAN6 ensures faithful meiotic progression under heat stress[J]. *New Phytol*, 2022, 236(6): 2172–2188.
- [56] GAO H J. Natural variations of ZmSRO1d modulate the trade-off between drought resistance and yield by affecting ZmRBOHC-mediated stomatal ROS production in maize[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(10): 1558–1574.
- [57] GUO Y Z. The clade F PP2C phosphatase ZmPP84 negatively regulates drought tolerance by repressing stomatal closure in maize[J]. *New Phytologist*, 2023, 237(5): 1728–1744.
- [58] YANG Y. Transcription factors ZmNF-YA1 and ZmNF-YB16 regulate plant growth and drought tolerance in maize[J]. *Plant Physiol*, 2022, 190(2): 1506–1525.
- [59] ZHANG M. A teosinte-derived allele of an HKT1 family sodium transporter improves salt tolerance in maize[J]. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21(1): 97–108.
- [60] WANG Y. A dirigent family protein confers variation of Casparian strip thickness and salt tolerance in maize[J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 2222.
- [61] ZHOU X. The classical SOS pathway confers natural variation of salt tolerance in maize[J]. *New Phytol*, 2022, 236(2): 479–494.
- [62] BO C. Transcription factor ZmWRKY20 interacts with ZmWRKY115 to repress expression of ZmZIP111 for salt tolerance in maize[J]. *Plant J*, 2022, 111(6): 1660–1675.
- [63] ZHANG L. A highly conserved core bacterial microbiota with nitrogen-fixation capacity inhabits the xylem sap in maize plants[J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 3361.
- [64] HUI J. The mycorrhiza-specific ammonium transporter ZmAMT3;1 mediates mycorrhiza-dependent nitrogen uptake in maize roots[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(10): 4066–4087.
- [65] HAN Y. Combining analyses of metabolite profiles and phosphorus fractions to explore high phosphorus utilization efficiency in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(12): 4184–4203.
- [66] SUN W. Maize Interveinal Chlorosis 1 links the Yang Cycle and Fe homeostasis through Nicotianamine biosynthesis[J]. *Plant Physiol*, 2022, 188(4): 2131–2145.
- [67] GUO J X. Tonoplast-localized transporter ZmNRAMP2 confers root-to-shoot translocation of manganese in maize[J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(4): 2601–2616.
- [68] YANG B. The sugar transporter ZmSUGCAR1 of the nitrate transporter 1/peptide transporter family is critical for maize grain filling[J]. *Plant Cell*, 2022, 34(11): 4232–4254.
- [69] QIN Y. Starch phosphorylase 2 is essential for cellular carbohydrate partitioning in maize[J]. *J. Integr Plant Biol*, 2022, 64(9): 1755–1769.
- [70] JIANG C. A reactive oxygen species burst causes haploid induction in maize[J]. *Mol Plant*, 2022, 15(6): 943–955.
- [71] CHEN C. Co-expression of transcription factors ZmC1 and ZmR2 establishes an efficient and accurate haploid embryo identification system in maize[J]. *Plant J*, 2022, 111(5): 1296–1307.
- [72] YANG W. Target-oriented prioritization: targeted selection strategy by integrating organismal and molecular traits through predictive analytics in breeding[J]. *Genome Biol*, 2022, 23(1): 80.
- [73] CHENG Q. Genome optimization via virtual simulation to accelerate maize hybrid breeding[J]. *Brief Bioinform*, 2022, 23(1): 1–13.
- [74] WANG Z P. Efficient and genotype independent maize transformation using pollen transfected by DNA-coated magnetic nanoparticles[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(6): 1145–1156.
- [75] CAI D. A novel hybrid seed production technology based on a unilateral cross-incompatibility gene in maize[J]. *Sci. China: Life Sci.*, 2023, 66(3): 595–601.
- [76] ZHAO Y K. HTPdb and HTPtools: Exploiting maize haplotype-tag polymorphisms for germplasm resource analyses and genomics-informed breeding[J]. *Plant Communications*, 2022, 3(4): 100331.

(责任编辑: 朴红梅)