

# 玉米株高和穗位高的全基因组关联分析

钱 甫<sup>1</sup>, 张占琴<sup>2</sup>, 陈树宾<sup>2</sup>, 桑志勤<sup>2</sup>, 李卫华<sup>1</sup>

(1. 石河子大学农学院/绿洲生态农业兵团重点实验室, 新疆 石河子 832000; 2. 新疆农垦科学院, 新疆 石河子 832000)

**摘要:** 以 580 份遗传多样性丰富的玉米自交系为关联群体, 利用分布于全基因组的 31 826 个单核苷酸多态性(Single Nucleotide Polymorphisms, SNPs)分别对株高和穗位高性状 3 年表型值及 BLUE(Best Linear Unbiased Estimate)值进行全基因组关联分析。结果表明, 4 个环境下共检测到 58 个显著性 SNPs, 共定位的 SNPs 有 6 个, 其中 3 个与株高显著关联, 4 个与穗位高显著关联。在共定位显著标记 440 kb 范围内, 共检测到 76 个关联基因, 其中 66 个有基因描述, 53 个基因在 GO(Gene Ontology)富集分析中得到分类, 可归类到 20 类生物过程、10 类分子功能以及 8 类细胞组成。综合基因功能注释和 GO 富集分析结果, 预测了 7 个可能与株高和穗位高性状有关的候选基因。

**关键词:** 玉米; 株高; 穗位高; 全基因组关联分析

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

## Genome Wide Association Analysis of Plant Height and Ear Height in Maize

QIAN Fu<sup>1</sup>, ZHANG Zhan-qin<sup>2</sup>, CHEN Shu-bin<sup>2</sup>, SANG Zhi-qin<sup>2</sup>, LI Wei-hua<sup>1</sup>

(1. College of Agriculture, Shihezi University/Key Laboratory of Oasis Eco-Agriculture, Shihezi 832000;

2. Xinjiang Academy of Agricultural and Reclamation Sciences, Shihezi 832000, China)

**Abstract:** Five hundred and eighty maize inbred lines with rich genetic diversity were used as the association population, and 31 826 SNPs distributed in the whole genome were used to analyze the phenotypic values and BLUE (Best Linear Unbiased Estimate) values of plant height and ear height traits at 3 years separately. The results showed that 58 significant SNPs were detected in four environments, with 6 colocalized SNPs, of which 3 were significantly associated with plant height and distributed on chromosomes 3, 5 and 7; and 4 were significantly correlated with ear height. Within 440 kb range of the colocalized significant SNPs, a total of 76 associated genes were detected, of which 66 were described, and 53 genes were classified in GO enrichment analysis, which could be categorized into 20 biological processes, 10 molecular functions and 8 cellular components. Based on the comprehensive gene functional annotation and go enrichment analysis results, 7 candidate genes that may be related to plant height and ear height traits were predicted.

**Key words:** Maize; Plant height; Ear height; Genome wide association analysis

玉米是世界上最重要的粮食作物之一,也是食品、饲料、工业产品和生物能源的重要的来源<sup>[1]</sup>。在我国,玉米是第一大粮食作物,在农业生产中占有重要地位。Donald 在 1968 年提出“理想株型”的概

念<sup>[2]</sup>,株高和穗位高是构成玉米“理想株型”的重要性状。玉米茎节间长短和穗位高低影响着玉米抗倒伏能力,植株和穗位过高易造成倒伏,穗位过低又不利于光合产物向穗部运输<sup>[3]</sup>。因此,两者间合理组合才能形成理想的玉米株型,避免倒伏,也有利于大面积的农业机械化生产,从而达到高产优质的目的。

全基因组关联分析是在全基因组范围进行遗传变异(标记)多态性检测,挖掘与性状变异相关的基因<sup>[4]</sup>。随着基因分型和测序技术的进步,全基因组关联分析已成为研究植物表型变异遗传机制的重要方法<sup>[5]</sup>。探索株高和穗位高的遗传规律,可为玉米育种和产量的提升提供重要参考依据,对玉米高产育种具有重要意义。株高和穗位高属于多基因控制

录用日期: 2022-08-30

基金项目: 兵团重点领域科技攻关项目(2019AB021)、兵团科技创新人才计划项目(2021CB038)、中国科学院“西部青年学者”

作者简介: 钱 甫(1998-),河南驻马店人,硕士,研究方向为玉米遗传育种。E-mail:1971194140@qq.com

李卫华和桑志勤为本文通信作者。

E-mail:lwh\_agr@shzu.edu.cn

E-mail:sangzhiqin@126.com

的数量性状,大部分数量性状位点效应值较小,只有少许数量性状位点表现为主效但易受环境的影响<sup>[6]</sup>。在玉米株高和穗位高的数量性状定位(quantitative trait loci, QTL)和全基因组关联分析方面,前人取得相应的研究进展。刘坤等利用284份关联群体和56万个SNPs进行全基因组关联分析,检测到株高相关的21个SNPs和穗位高相关的21个SNPs<sup>[7]</sup>。李凯等以360份玉米自交系为材料,利用44 569个SNPs在4个环境下进行玉米株高全基因组关联分析,在第5号染色体上检测到6个与株高显著关联的SNPs位点<sup>[8]</sup>。Zhang等利用齐319×黄早四和掖478×黄早四群体中鉴定出33个株高相关的QTLs和37个穗位高相关的QTLs<sup>[9]</sup>。Zhou等利用掖478×齐319群体中检测到14个株高相关QTLs和14个穗位高相关QTLs,对株高和穗位高相关候选基因*GRMZM2G325907*和*GRMZM2G108892*进行了进一步鉴定<sup>[10]</sup>。Weng等利用284份玉米自交系鉴定了204个与株高显著相关的SNPs<sup>[11]</sup>。

目前,已经报道验证过的株高和穗位高性状相关基因有*An1*、*Br1*、*Br2*、*Br3*、*Brd1*、*D1*、*D2*、*D3*、*D5*、*D8*、*D9*、*D10*、*D11*、*D12*、*D2003*、*DWF1*、*DWF4*、*ZmGA3ox2*和*ZmRPH1*等<sup>[12]</sup>,已克隆的许多株高和穗位高相关基因主要涉及到生长素(IAA)、赤霉素(GA)和油菜素甾醇(BR)等激素的合成、运输和信号转导途径,除这些与植物激素调控相关的基因通过影响节间伸长来影响株高外,株高和穗位高的改变还受到其他基因的调控<sup>[13]</sup>。因此,当前仍需加强玉米株高和穗位高性状的基因挖掘,深入解析分子调控机制,为玉米分子育种提供理论依据。

本研究利用580份玉米自交系构成的自然群体为试验材料,通过靶向测序分型(GBTS)技术进行全基因组测序,对玉米株高和穗位高开展全基因组关联分析,深入挖掘玉米种质资源中调控玉米株高和穗位高的基因资源,提高对玉米株高和穗位的遗传结构和分子机制的认识,为深入了解玉米表型性状的遗传决定因素奠定更坚实的基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与田间设计

试验材料来源于自育自交系及引进加拿大早熟改良群、BSSS系、NSS系、P群、黄淮海种质、欧洲KWS系列和先锋系列等580份自交系构成的自然群体,由新疆农垦科学院作物研究所提供。2019、2020、2021年在石河子新疆农垦科学院作物研究所玉米育种试验田种植,玉米试验材料种植密度

105 000株/hm<sup>2</sup>,田间设计采用 $\alpha$ 拉丁方,2次重复,单行区,行长4.5 m,行距55 cm。田间管理与当地大田生产管理措施相同。

### 1.2 性状测定和表型数据统计分析

在田间调查记录株高和穗位高,在玉米成熟期开始测量,每行排除第1株,随机选取4株进行测量。株高(PH)是指根部贴近地面到雄花最顶端位置的高度(cm),穗位高(EH)是指根部贴近地面到果穗第1着生节位置的高度(cm)。利用R软件对测得的表型数据进行描述性统计分析和方差分析,计算变异系数,遗传力及相关系数等,并绘制相应图形。

广义遗传力按照Knapp等<sup>[14]</sup>提出的公式 $H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_{g \times y}^2 / n + \sigma_e^2 / nr)$ 计算,其中, $\sigma_g^2$ 为遗传方差; $\sigma_{g \times y}^2$ 为基因型与年份互作的方差; $\sigma_e^2$ 为误差方差; $n$ 为年份数, $r$ 为重复数。为了消除环境(年份)变异对表型值的影响,本研究利用R包lme4构建混合线性模型来估计株高和穗位高性状的最佳线性无偏预测值(BLUE)。

### 1.3 DNA提取与基因型鉴定

采取CTAB法提取叶片组织的DNA,检测DNA提取质量。利用Maize SNP 40K GBTS技术获得SNP基因分型数据。利用Illumina SNP基因分型平台对参试材料进行标记分型,剔除亲本间无多态性及缺失率大于10%的标记,保留高质量SNPs标记用于关联分析。

### 1.4 全基因组关联分析

利用PLINK1.9软件对基因型进行质控,SNP的筛选标准为最小的等位基因频率MAF(Minor Allele Frequency)>0.05,基因缺失率<0.05,筛选出高质量的SNP标记。利用Tassel 5.0软件估算群体材料间的亲缘关系和群体内连锁不平衡系数 $r^2$ ,并使用R软件进行连锁不平衡LD(Linkage disequilibrium)衰减图的绘制。使用MEGA7软件基于邻接法(Neighbor-Joining, NJ)构建群体系统进化树,并在itol网站(<https://itol.embl.de/>)进行可视化。利用R软件GAPIT包FarmCPU模型进行全基因组关联分析<sup>[15]</sup>。利用Bonferroni校正 $P=0.05/N$ ( $N$ 为SNP标记数)作为显著关联的阈值,筛选显著性SNP标记。

### 1.5 候选基因的筛选

根据表型性状显著关联的SNP标记在玉米B73参考基因组(ZmB73\_RefGen\_v4)中的物理位置以及 $r^2=0.1$ 时染色体LD的平均衰减距离,筛选显著SNP位点上下游LD范围内的候选基因。将候选基因上传到在线网站(<https://www.omichare.com/tools/Home/Soft/>)进行GO富集分析。利用玉米遗传学和基因组

学数据库(<https://www.maizegdb.org/>)及美国国立生物技术信息中心数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)对候选基因进行功能注释和预测。

## 2 结果与分析

### 2.1 表型数据统计分析

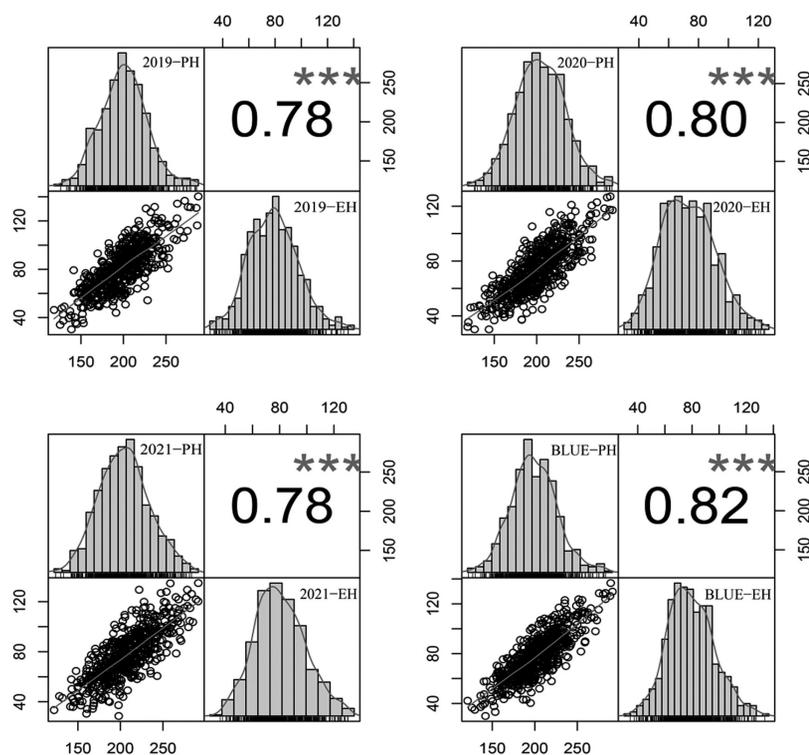
不同年份株高和穗位高性状的基本统计分析表明(表 1), 2019 年株高和穗位高范围为 118.33 ~ 288.00 cm 和 30.22 ~ 140.33 cm; 2020 年株高和穗位高范围为 118.50 ~ 289.38 cm 和 30.13 ~ 127.13 cm;

2021 年株高和穗位高范围为 122.00 ~ 291.50 cm 和 28.63 ~ 134.88 cm。株高和穗位高在 3 年中虽然变异幅度有所差异,但是在群体中都呈现连续性的分布,偏度和峰度的绝对值均小于 1,说明株高和穗位高在不同年份均服从正态分布(图 1)。株高性状变异系数为 14.13% ~ 15.09%,穗位高性状变异系数为 23.34% ~ 26.60%,穗位高比株高表现出更丰富的变异。相关性分析表明,株高和穗位高呈极显著正相关,相关系数 0.78 ~ 0.82。

表 1 不同年份玉米株高和穗位高性状的基本统计分析

Table 1 Basic statistical analysis of plant and ear height of maize in different years

性状 Trait	年份 Year	范围 Range	均值 Mean	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数(%) CV	遗传力(%) $H^2$
株高(cm)	2019	118.33 ~ 288.00	197.04	28.73	0.21	0.23	14.58	89.90
	2020	118.50 ~ 289.38	200.33	30.22	0.09	-0.04	15.09	
	2021	122.00 ~ 291.50	207.78	31.12	0.16	-0.22	14.98	
	BLUE	121.06 ~ 291.31	202.44	28.60	0.24	0.27	14.13	
穗位高(cm)	2019	30.22 ~ 140.33	80.70	19.37	0.23	0.07	24.01	90.11
	2020	30.13 ~ 127.13	74.38	18.15	0.26	-0.25	24.40	
	2021	28.63 ~ 134.88	78.59	20.91	0.28	-0.22	26.60	
	BLUE	29.89 ~ 136.71	78.21	18.25	0.29	0.00	23.34	



注:\*\*\*表示在 0.001 水平差异显著。下表、下图同。

Note: \*\*\* indicates significant at the 0.001 level. The same below.

图 1 株高和穗位高性状的相关性分析

Fig.1 Correlation analysis of plant and ear height

## 2.2 方差分析

对不同环境(年份)下株高和穗位高性状进行方差分析(表2),株高和穗位高在基因型、环境、基因型与环境交互效应均表现为极显著差异,说明这两个

性状受到基因型、环境、基因型与环境交互效应影响。株高和穗位高广义遗传力为89.90%和90.11%,说明株高和穗位高的遗传主要受基因控制。

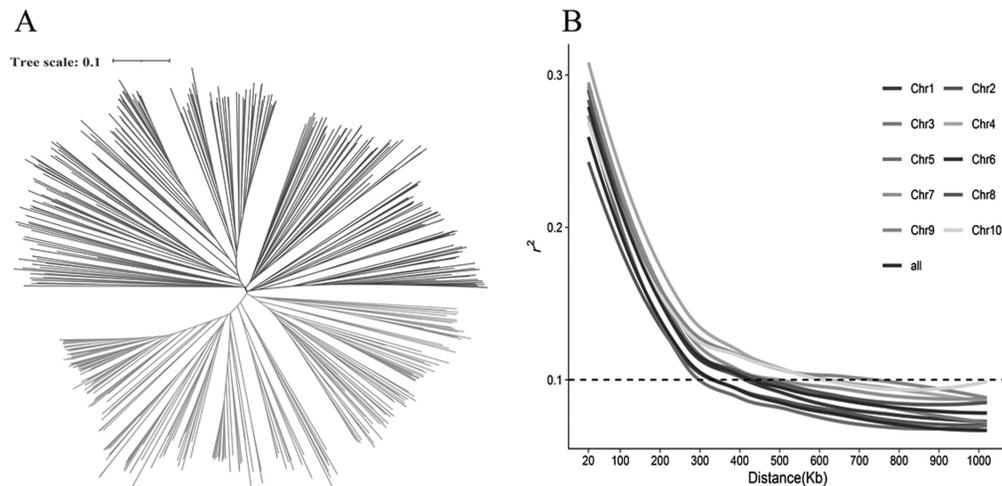
表2 株高和穗位高方差分析  
Table 2 Analysis of variance for plant and ear height

性状 Trait	变异来源 Source	自由度 Df	均方 Mean Sq
株高	基因型	579	4 886***
	年份	2	42 046***
	基因型×年份	1 135	502***
	残差	2 088	269
穗位高	基因型	578	2 059***
	年份	2	12 441***
	基因型×年份	1 143	205***
	残差	2 101	99

## 2.3 群体遗传多样性与LD衰减分析

利用质控后的31 826个高质量SNP基因型数据分析580份玉米自交系遗传多样性,本群体材料可分为4个类群,表明材料间具有较高遗传多样性(图2)。LD衰减图显示,随着遗传距离的增加,LD迅速下降,每条染色体的衰减速率不同。1~10号染

色体LD衰减距离分别为420、350、420、620、300、350、500、470、710、600 kb,5号染色体的衰减速度最快(300 kb),9号染色体的衰减速度最慢(710 kb)。580份材料10条染色体平均LD衰减距离为440 kb ( $r^2=0.1$ )。



注:A图为关联分析群体系统进化树;B图为580份玉米自交系全基因组LD衰减图。

Note: A, Phylogenetic tree of the association analysis population, B, Picture of whole-genome LD in the panel of 580 lines.

图2 群体多样性与LD衰减分析

Fig.2 Population genetic diversity and LD decay analysis

## 2.4 全基因组关联分析

利用GAPIT包的FarmCPU模型进行全基因组关联分析,以PCA和K矩阵作为关联分析的协变量降低假阳性,并绘制曼哈顿图和Q-Q图(图3)。在阈值 $P=1.57 \times 10^{-6}$ 水平下,4个环境下(3年和BLUE值)

共检测到58个与株高和穗位高性状显著关联SNPs。在2019年检测到15个SNPs,2020年检测到16个SNPs,2021年检测到11个SNPs,BLUE值检测到16个SNPs。为了保证关联标记的可靠性,选择至少在2个环境下重复检测到的SNPs进行后续分析。

不同环境中共定位的SNPs有6个,其中,株高3个,分布在3、5、7号染色体;穗位高2个,在7、9号染色体;株高和穗位高2个性状之间共同定位到标记2个,在2、5号染色体上,其中5号染色体上的

5\_207570929 标记在株高上也在两个环境中共定位到(表3),因此推测该标记可能是影响株高和穗位高的重要SNP标记。

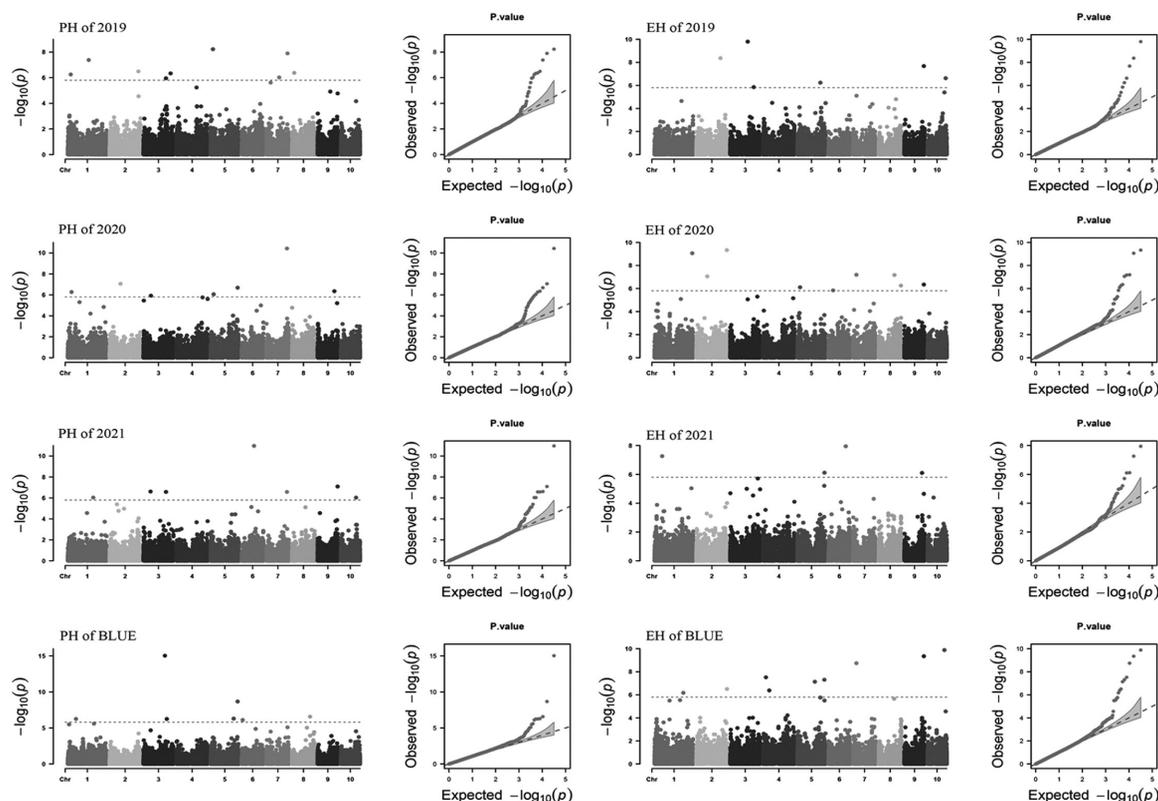


图3 株高和穗位高的曼哈顿图和QQ图

Fig.3 Manhattan plot and quantile-quantile plot of plant and ear height

表3 株高和穗位高性状显著共定位 SNP 标记

Table 3 Significant colocalization of SNP for plant and ear height traits

性状 Trait	标记 SNP	染色体 Chr	物理位置(bp) Position	等位基因 Alleles	P值 P value			
					2019	2020	2021	BLUE
PH	3_173520569	3	173520569	T/A	1.10E-06		2.64E-07	
PH	5_207570929	5	207570929	T/G		2.09E-07		2.18E-09
PH	7_157639029	7	157639029	C/T		3.76E-11	2.65E-07	
EH	7_25178512	7	25178512	C/T		6.41E-08		1.81E-09
EH	9_149776998	9	149776998	T/C	2.11E-08	4.51E-07		4.48E-10
PH、EH	2_83739608	2	83739608	G/T		8.84E-08		
						8.85E-08		
PH、EH	5_207570929	5	207570929	T/G		2.09E-07		2.18E-09
								4.94E-08

### 2.5 等位基因效应分析

利用 *t* 检验对株高和穗位高性状显著共定位 SNPs 进行等位基因效应分析,发现6个共定位 SNPs 标记不同等位基因变异在4个环境下株高和穗位高

性状均表现出极显著表型差异,3\_173520569、5\_207570929、7\_157639029 和 5\_207570929 这4个株高性状的标记,等位基因 T/T 比 A/A、C/C、G/G 表现出更高的株高;7\_25178512、9\_149776998、

2\_83739608和5\_207570929这4个穗位高性状的标记,等位基因C/C比T/T、G/G表现出更高的穗位高(图4)。2个性状之间共定位的标记2\_83739608和5\_207570929的等位基因T/T在4个环境下的平均

株高分别比G/G增加11.98~16.80 cm和11.22~19.90 cm,穗位高分别增加7.66~8.47 cm和9.43~14.22 cm,表明2\_83739608和5\_207570929标记具有一因多效性,可同时调控株高和穗位高。

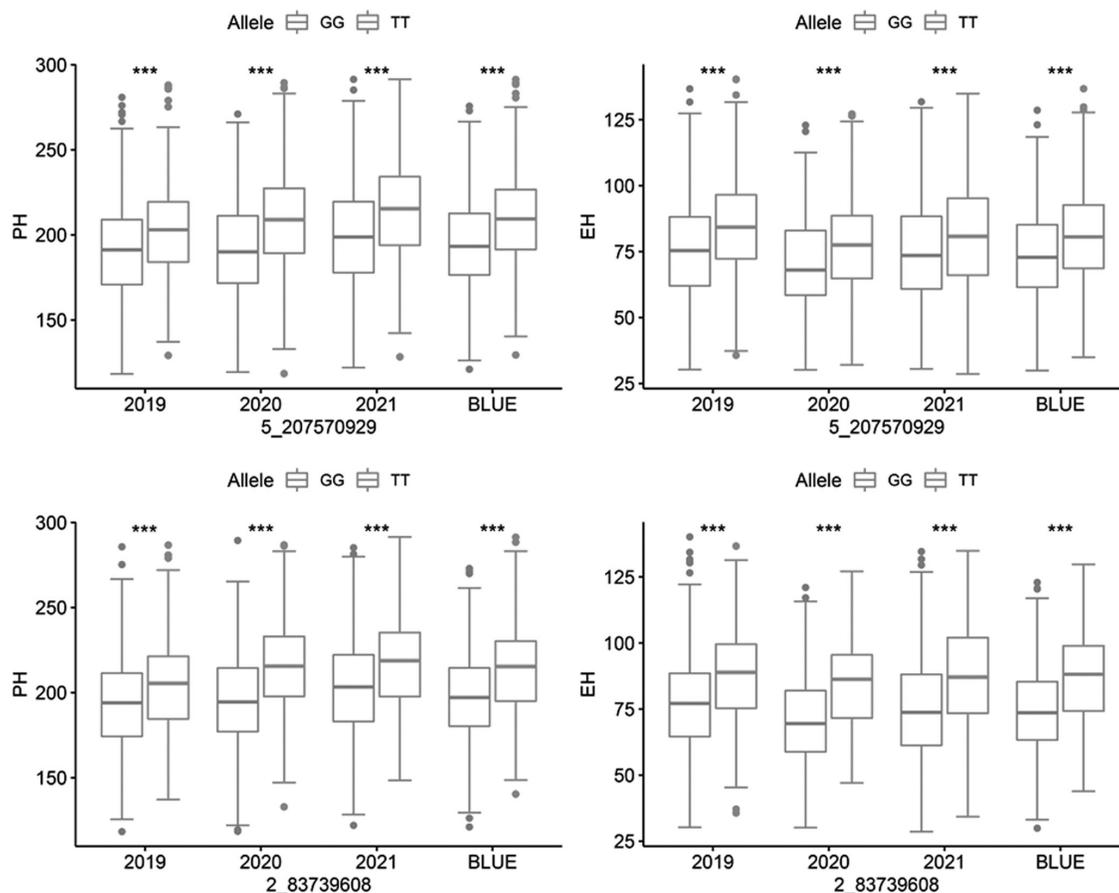


图4 株高和穗位高性状之间共定位SNP标记等位基因效应分析

Fig.4 Analysis of allelic effects of colocalized SNP between plant and ear height traits

## 2.6 候选基因分析

基于该群体LD衰减距离440 kb( $r^2=0.1$ )和共定位的SNPs,比对到B73\_RefGen\_v4参考基因组,在显著标记上下游440 kb范围内查找相关候选基因,共检测到76个基因,利用MaizeGDB和NCBI对查到的基因进行功能注释,其中66个基因有注释。GO富集分析表明,共有53个基因得到分类,这些基因可归类到20类生物过程、10类分子功能、8类细胞组成,在生物过程部分候选基因多集中于细胞进程和代谢过程,在细胞组成部分的候选基因多集中于细胞和细胞组分,在分子功能部分的候选基因多集中于催化活性和结合(图5)。

综合基因功能注释和GO注释结果分析,筛选到7个可能与株高和穗位高相关的候选基因(表4),*Zm00001d042611*编码赤霉素20-氧化酶3(gibberellin 20-oxidase3),*Zm00001d021592*编码钾高亲和和转

运蛋白14(potassium high-affinity transporter14),*Zm00001d017811*编码五肽重复序列超家族蛋白(Pentatricopeptide repeat superfamily protein, PPR),*Zm00001d019270*编码果胶甲酯酶抑制剂20(pectin methylesterase inhibitor20),*Zm00001d019271*编码果胶甲酯酶抑制剂27(pectin methylesterase inhibitor27),*Zm00001d019274*编码果胶甲酯酶抑制剂9(pectin methylesterase inhibitor9),*Zm00001d048084*编码甘露糖转运蛋白GONST3(GDP-mannose transporter GONST3)。

## 3 结论与讨论

株高和穗位高在玉米株型的构成中起着重要作用,也是影响玉米产量的重要性状,合理的株型才能保证产量的稳定与提升。深入挖掘影响株高和穗位高的功能性SNPs位点及进一步候选基因的功能验

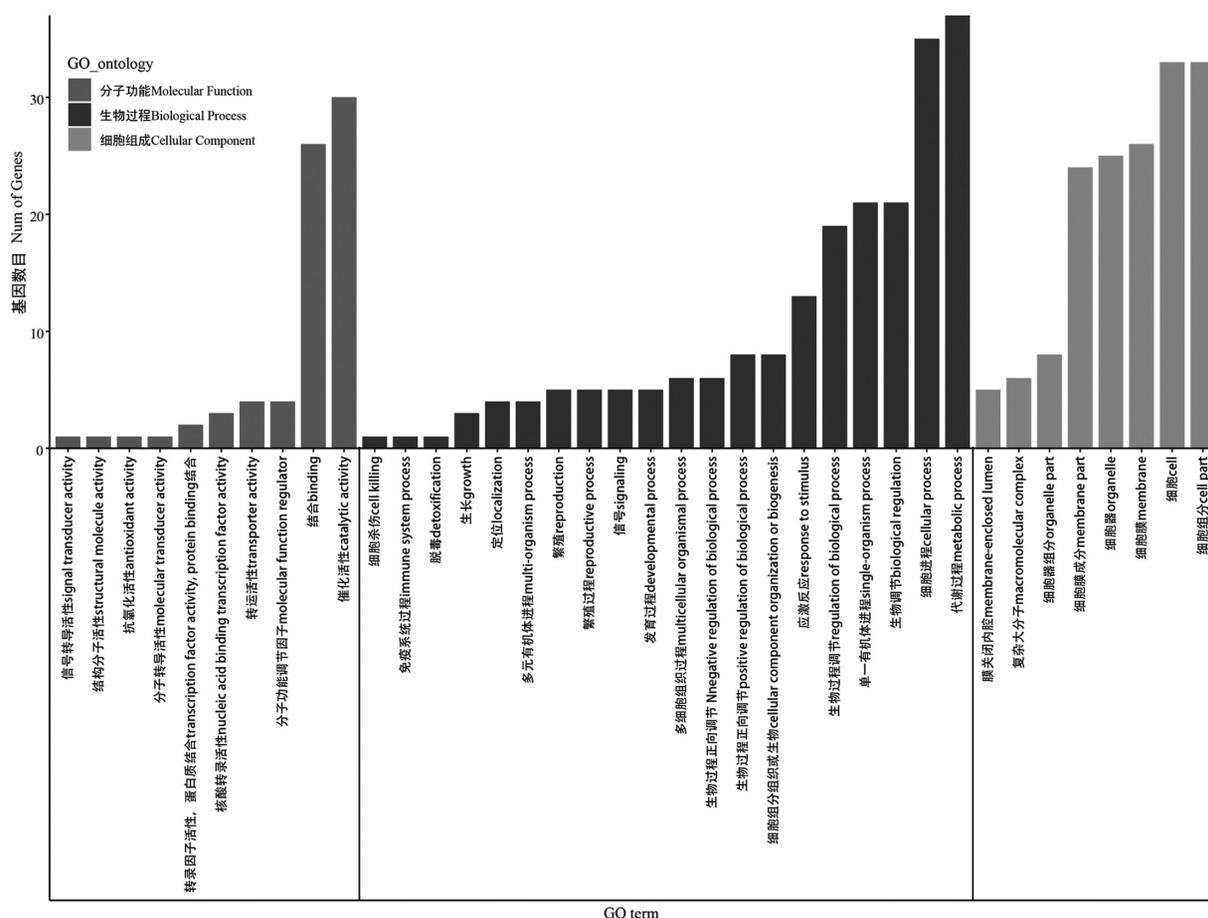


图5 候选基因GO二级分类

Fig.5 GO-second analysis of candidate genes

表4 株高和穗位高性状可能的候选基因及功能注释

Table 4 Possible candidate genes and functional annotations for plant and ear height traits

性状 Trait	标记 SNP	基因 Gene	功能注释 Annotation
PH	3_173520569	Zm00001d042611	赤霉素20-氧化酶3
PH	7_157639029	Zm00001d021592	钾高亲和转运蛋白14
PH、EH	5_207570929	Zm00001d017811	五肽重复序列超家族蛋白
EH	7_25178512	Zm00001d019270	果胶甲酯酶抑制剂20
		Zm00001d019271	果胶甲酯酶抑制剂27
		Zm00001d019274	果胶甲酯酶抑制剂9
		Zm00001d048084	甘露糖转运蛋白GONST3
EH	9_149776998	Zm00001d048084	甘露糖转运蛋白GONST3

证,可为当前了解玉米表型性状的遗传提供理论参考。

本研究利用580份遗传背景丰富的玉米自交系构成的自然群体进行全基因组关联分析,共检测到多环境(2个环境以上)共定位SNPs标记6个。与前人定位结果相比,本研究检测到的株高相关标记3\_173520569与申涛<sup>[16]</sup>、兰进好<sup>[17]</sup>、郑克志<sup>[18]</sup>、李博<sup>[19]</sup>等定位到的株高主效QTL同位于bin3.06区段内;标

记5\_207570929与李凯等定位的株高SNP标记(PZE-105165920)同位于bin5.07区段内;标记7\_157639029与宋方威<sup>[20]</sup>等定位到的株高主效QTL同位于bin7.04区段内。穗位高相关标记7\_25178512与李凯等定位的穗位高SNP标记(SYN31586)以及李清超<sup>[21]</sup>、Pan<sup>[22]</sup>等定位到的穗位高主效QTL同位于bin7.02区段内;标记9\_149776998与李凯、Weng、李清超等定位到的穗位高主效QTL或SNP标记同位

于bin9.07区段内<sup>[23]</sup>。通过共定位SNPs等位基因效应分析,本研究检测到的6个共定位SNPs不同等位基因变异均造成性状表型显著差异,表明关联结果具有一定的准确性,共定位SNPs在调控株高和穗位高的分子标记开发方面具有一定的研究意义。

本研究筛选出7个可能与株高和穗位高性状相关的候选基因,*Zm00001d042611*编码赤霉素20-氧化酶3(gibberellin 20-oxidase3),赤霉素20-氧化酶3(GA20ox3)属于赤霉素双加氧酶基因家族,在调节植物发育中起着重要作用<sup>[24]</sup>。已有研究证实,GA20ox3会造成玉米矮秆表型。Paciorek等<sup>[25]</sup>发现,选择性地降低*ZmGA20ox3*和*ZmGA20ox5*基因的表达玉米植株高度降低。Zhang等利用CRISPR/Cas9基因编辑技术对*ZmGA20ox3*进行基因编辑,生成无转基因半矮秆玉米植株<sup>[26]</sup>。*Zm00001d021592*编码钾高亲和转运蛋白14(potassium high-affinity transporter14),高亲和钾转运蛋白(HAK)基因家族构成了植物中钾转运蛋白的最大家族,对植物进行生命活动的各种细胞进程很重要<sup>[27]</sup>。钾不仅是植物必需的营养元素,也是一种重要的细胞溶质,钾的缺失会限制细胞扩张,HAK转运蛋白通过对钾的影响植物的生长发育<sup>[28]</sup>。在水稻中,*OsHAK5*基因影响株型变化,*OsHAK5*基因超表达或敲除后的水稻与野生型相比株高降低<sup>[29]</sup>。*Zm00001d017811*编码五肽重复序列超家族蛋白,PPR是一种三角状五肽重复结构域,PPR蛋白家族在植物生长发育过程中发挥着重要作用,参与植物种子萌发、茎伸长、开花等受光周期调节的生长发育过程<sup>[30]</sup>。PPR家族成员编码的蛋白质可通过参与RNA加工修饰调节植物的正常生长发育,如拟南芥PPR基因*OTP43*突变导致植株明显的发育延缓、花期延迟、植株矮小<sup>[31]</sup>;*RIP1*基因突变导致植株矮化<sup>[32]</sup>。水稻*OGR1*编码1个DYW亚家族的PPR蛋白,在其纯合突变体中,植株生长受限、矮化和不育<sup>[33]</sup>。*Zm00001d019270*、*Zm00001d019271*和*Zm00001d019274*分别编码果胶甲酯酶抑制子20(pectin methylesterase inhibitor20)、果胶甲酯酶抑制子27(pectin methylesterase inhibitor27)和果胶甲酯酶抑制子9(pectin methylesterase inhibitor9)。在玉米中*PMEI9*、*PMEI20*和*PMEI27*同属于PMEI(pectin methylesterases inhibitor)基因家族,参与细胞壁修饰和果胶分解代谢过程<sup>[34]</sup>。植株的高矮是通过细胞壁的伸展程度来控制细胞的生长快慢确定的,细胞壁合成相关基因突变也会造成植株矮化<sup>[35]</sup>。果胶是植物细胞壁的主要成分,果胶甲酯酶(PME)和PMEI的调控和相互作用,改变果胶甲酯度,对植物细胞壁性

质有重要影响,在植物茎秆伸长中起着重要作用<sup>[36]</sup>。*Zm00001d048084*编码GDP-甘露糖转运蛋白GONST3(GDP-mannose transporter GONST3),GDP-甘露糖转运蛋白可能参与将GDP-甘露糖从细胞质导入高尔基体腔的过程<sup>[37]</sup>。研究表明,拟南芥中的同源基因*GONST3(At1g76340)*可能编码高尔基体定位的GDP-L-半乳糖转运蛋白1(*GGLT1*),*GGLT1*表达降低的植物具有生长缺陷,植株矮小<sup>[38]</sup>。7个可能与玉米株高和穗位高性状相关的候选基因中,*Zm00001d042611*编码GA20ox3已经证实在玉米中与株高有关,其余6个基因只在拟南芥或水稻的同源基因中有报道与植株高度或株型相关,但尚未在玉米中得到证实。因此,仍需继续研究,进一步解析各基因在玉米中的功能作用与遗传机理。

#### 参考文献:

- [1] GODFRAY H C, BEDDINGTON J R, CRUTE I R, et al. Food security: the challenge of feeding 9 billion people[J]. *Science*, 2010, 327(5967): 812-818.
- [2] DONALD C M. The breeding of crop ideotypes[J]. *Euphytica*, 1968, 17: 385-403.
- [3] 胡德升,谢旭东,张向歌,等. 利用单片段代换系测交群体定位玉米株高和穗位高的杂种优势位点[J]. *河南农业大学学报*, 2016, 50(1): 8-13.  
HU D S, XIE X D, ZHANG X G, et al. Heterotic loci detection for plant height and ear height in maize using CSSLs test population[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2016, 50(1): 8-13. (in Chinese)
- [4] 梁士博,刘佳莹,刘杰,等. NGS技术在作物基因组研究中的应用[J]. *中国生物工程杂志*, 2017, 37(2): 111-120.  
LIANG S B, LIU J Y, LIU J, et al. Application of NGS technology in crop genome research[J]. *China Biotechnology*, 2017, 37(2): 111-120. (in Chinese)
- [5] 姜洪真,马伯军,钱前,等. 全基因组关联分析(GWAS)在作物农艺性状研究中的应用[J]. *农业生物技术学报*, 2018, 26(7): 1244-1257.  
JIANG H Z, MA B J, QIAN Q, et al. The Application of Genome-wide association study(GWAS) in crop agronomic traits[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2018, 26(7): 1244-1257. (in Chinese)
- [6] JENSEN J. Estimation of recombination parameters between a quantitative trait locus(QTL) and two marker gene loci[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1989, 78(5): 613-618.
- [7] 刘坤,张雪海,孙高阳,等. 玉米株型相关性状的全基因组关联分析[J]. *中国农业科学*, 2018, 51(5): 821-834.  
LIU K, ZHANG X H, SUN G Y, et al. Genome-wide association studies of plant type traits in maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 5(5): 821-834. (in Chinese)
- [8] 李凯,张晓祥,管中荣,等. 玉米株高和穗位高的全基因组关联分析[J]. *玉米科学*, 2017, 25(6): 1-7.  
LI K, ZHANG X X, GUAN Z R, et al. Genome-wide association analysis of plant height and ear height in maize[J]. *Journal of Maize*

- Sciences, 2017, 25(6): 1-7. (in Chinese)
- [9] ZHANG Y, LI Y X, WANG Y, et al. Stability of QTL across environments and QTL-by-environment interactions for plant and ear height in maize[J]. Agricultural Sciences in China, 2010, 9(10): 1400-1412.
- [10] ZHOU Z Q, ZHANG C S, ZHOU Y, et al. Genetic dissection of maize plant architecture with an ultra-high density bin map based on recombinant inbred lines[J]. BMC Genomics, 2016, 17: 178.
- [11] WENG J F, XIE C X, HAO Z F, et al. Genome-wide association study identifies candidate genes that affect plant height in Chinese elite maize(*Zea mays* L.) inbred lines[J]. PLoS One, 2011, 6(12): e29229.
- [12] 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.  
ZHOU W Q, LIAN X R, LIU Z X, et al. Research progress on the mechanism of controlling maize plant height and ear height[J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(23): 7965-7976. (in Chinese)
- [13] 刘忠祥. 玉米株高主效 QTL 定位研究综述[J]. 甘肃农业科技, 2018(9): 62-69.  
LIU Z X. A review of research on major QTL mapping for plant height in corn[J]. Gansu Agricultural Science and Technology, 2018 (9): 62-69. (in Chinese)
- [14] KNAPP S J, STROUP W W, ROSS W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis[J]. Crop Science, 1985, 25(1): 192-194.
- [15] 刘小磊. 一种交替运用固定效应和随机效应模型优化全基因组关联分析的算法开发[D]. 华中农业大学, 2016.
- [16] 申 涛, 谭 康, 李春红, 等. 玉米株型相关性状的 QTL 定位[J]. 分子植物育种, 2022, 20(1): 155-162.  
SHEN T, TAN K, LI C H, et al. QTL mapping for plant type related traits in maize[J]. Molecular Plant Breeding, 2022, 20(1): 155-162. (in Chinese)
- [17] 兰进好, 褚 栋. 玉米株高和穗位高遗传基础的 QTL 剖析[J]. 遗传, 2005(6): 69-78.  
LAN J H, CHU D. Study on the Genetic basis of plant height and ear height in maize(*Zea mays* L.) by QTL dissection[J]. Hereditas, 2005(6): 69-78. (in Chinese)
- [18] 郑克志, 李 元, 瞿 会, 等. 玉米株高和穗位高的 QTL 定位[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(5): 61-63.  
ZHENG K Z, LI Y, QU H, et al. QTL mapping of plant height and ear height in maize[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2015, 43(5): 61-63. (in Chinese)
- [19] 李 博, 张焕欣, 杨小艳, 等. 玉米穗位高全基因组关联分析及其候选基因预测[J]. 作物杂志, 2013(2): 27-32.  
LI B, ZHANG H X, YANG X Y, et al. Genome-wide association study and candidate gene prediction of ear height in maize(*Zea mays* L.)[J]. Crops, 2013(2): 27-32. (in Chinese)
- [20] 宋方威, 彭惠茹, 刘 婷, 等. 利用三重测交群体剖析玉米株高与穗位高杂种优势的遗传学基础[J]. 作物学报, 2011, 37(7): 1186-1195.  
SONG F W, PENG H R, LI T, et al. Heterosis for plant height and ear position in maize revealed by quantitative trait loci analysis with triple testcross design[J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37 (7): 1186-1195. (in Chinese)
- [21] 李清超, 李永祥, 杨钊钊, 等. 基于多重相关 RIL 群体的玉米株高和穗位高 QTL 定位[J]. 作物学报, 2013, 39(9): 1521-1529.  
LI Q C, LI Y X, YANG Z Z, et al. QTL mapping for plant height and ear height by using multiple related RIL populations in maize [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(9): 1521-1529. (in Chinese)
- [22] PAN Q, XU Y, LI K, et al. The genetic basis of plant architecture in 10 maize recombinant inbred line populations[J]. Plant Physiol, 2017, 175(2): 858-873.
- [23] 李 真, 刘文童, 杨 硕, 等. 玉米花期性状的全基因组关联分析[J]. 分子植物育种, 2020, 18(1): 37-45.  
LI Z, LIU W T, YANG S, et al. Genome-wide association analysis of flowering time related traits in maize(*Zea mays* L.)[J]. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(1): 37-45. (in Chinese)
- [24] CI J B, WANG X Y, WANG Q, et al. Genome-wide analysis of gibberellin-dioxygenases gene family and their responses to GA applications in maize[J]. PLoS One, 2021, 16(5): e0250349.
- [25] PACIOREK T, CHIAPELLI B J, WANG J Y, et al. Targeted suppression of gibberellin biosynthetic genes *ZmGA20ox3* and *ZmGA20ox5* produces a short stature maize ideotype[J]. Plant Biotechnol Journal, 2022, 20(6): 1140-1153.
- [26] ZHANG J J, ZHANG X F, CHEN R R, et al. Generation of transgene-free semidwarf maize plants by gene editing of Gibberellin-Oxidase20-3 Using CRISPR/Cas9[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1048.
- [27] ZHANG Z B, ZHANG J E, CHEN Y J, et al. Genome-wide analysis and identification of HAK potassium transporter gene family in maize(*Zea mays* L.)[J]. Molecular Biology Reports, 2012(8): 8465-8473.
- [28] 苏 文, 刘 敬, 王 冰, 等. 植物高亲和钾离子转运蛋白 HAK 功能研究进展[J]. 生物技术通报, 2020, 36(8): 144-152.  
SU W, LIU J, WANG B, et al. Research progress on the HAK function of plant high affinity potassium ion transporter[J]. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(8): 144-152. (in Chinese)
- [29] 杨天元. 水稻高亲和钾离子转运蛋白基因 *OsHAK5* 的功能研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [30] 丁安明, 屈 旭, 李 凌, 等. 植物 PPR 蛋白家族研究进展[J]. 中国农学通报, 2014, 30(9): 218-224.  
DING A M, QU X, LI L, et al. The progress of PPR protein family in plants[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2014, 30(9): 218-224. (in Chinese)
- [31] DE LONGEVIALLE A F, MEYER E H, ANDRÉS C, et al. The pentatricopeptide repeat gene *OTP43* is required for trans-splicing of the mitochondrial *nad1* Intron 1 in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell, 2007, 19(10): 3256-65.
- [32] BENTOLILA S, HELLER W P, SUN T, et al. *RIP1*, A member of an arabidopsis protein family, interacts with the protein RARE1 and broadly affects RNA editing[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109 (22): E1453-1461.
- [33] KIM S R, YANG J I, MOON S, et al. Rice *OGR1* encodes a pentatricopeptide repeat-DYW protein and is essential for RNA editing in mitochondria[J]. Plant Journal, 2009, 59(5): 738-749.

- 种纯度高通量检测技术[J]. 棉花学报, 2016, 28(3): 227-233.
- KUANG M, WANG Y Q, ZHOU D Y, et al. High-throughput genotyping assay technology for cotton hybrid purity based on Single-copies SNP markers[J]. Cotton Science, 2016, 28(3): 227-233. (in Chinese)
- [26] 尹祥佳, 李 晶, 王雅琳, 等. 基于SNP分子标记的玉米杂交种基因型分析与纯度鉴定[J]. 现代农业研究, 2021, 27(6): 102-104.
- YIN X J, LI J, WANG Y L, et al. The genotype analysis and purity identification by SNP markers in maize (*Zea mays* L.) Hybrids[J]. Modern Agriculture Research, 2021, 27(6): 102-104. (in Chinese)
- [27] 白占兵, 李雪峰, 谭新跃, 等. 辣椒杂交种纯度快速鉴定体系建立与应用分析[J]. 中国农学通报, 2012, 28(16): 277-281.
- BAI Z B, LI X F, TAN X Y, et al. Rapid identification of hybrid pepper purity establishment and application system[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(16): 277-281. (in Chinese)
- [28] 张爽爽, 张 悦, 王健鹏, 等. ‘吉椒15号’和‘吉椒16号’辣椒种子纯度SSR分子标记鉴定体系的初步建立[J]. 辣椒杂志, 2020, 18(2): 18-21.
- ZHANG S S, ZHANG Y, WANG J L, et al. Preliminary establishment of seed purity identification system for pepper varieties ‘Jilin pepper15’ and ‘Jilin pepper16’ using SSR markers[J]. Journal of China Capsicum, 2020, 18(2): 18-21. (in Chinese)
- [29] 姚艳梅. 甘蓝型油菜青杂7号实验室快速纯度鉴定技术体系的建立[J]. 青海大学学报(自然科学版), 2015, 33(3): 32-35.
- YAO Y M. Construction of seed purity inspection technology system of rapeseed hybrid (*Brassica napus* L.) Qingza No.7[J]. Journal of Qinghai University, 2015, 33(3): 32-35. (in Chinese)
- (责任编辑: 朴红梅)

(上接第73页)

- [34] ZHANG P P, WANG H, QIN X E, et al. Genome-wide identification, phylogeny and expression analysis of the PME and PME1 gene families in maize[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 19918.
- [35] 陈晶晶, 胡玉林, 胡会刚, 等. 植物矮化相关基因的研究进展[J]. 广东农业科学, 2014, 41(15): 126-132.
- CHEN J J, HU Y L, HU H G, et al. Research advances on dwarfing genes in plants[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(15): 126-132. (in Chinese)
- [36] WORMIT A, USADEL B. The multifaceted role of pectin methyl-esterase inhibitors(PMEIs)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(10): 2878.
- [37] HANDFORD M G, SICILIA F, BRANDIZZI F. et al. Arabidopsis thaliana expresses multiple Golgi-localised nucleotide-sugar transporters related to GONST1[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2004, 272(4): 397-410.
- [38] SECHET J, HTWE S, URBANOWICZ B, et al. Suppression of arabidopsis *GGLT1* affects growth by reducing the L-galactose content and borate cross-linking of rhamnogalacturonan-II[J]. Plant Journal, 2018, 96(5): 1036-1050.
- (责任编辑: 朴红梅)