文章编号: 1005-0906(2025)04-0034-08

DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20250405

调控超甜玉米种子贮藏物质利用率 GWAS分析及候选基因挖掘

余育林,刘杰,王东兴,孙涛,崔妮妮,陈磊,程昕昕,余海兵 (安徽科技学院农学院,安徽凤阳 233100)

摘 要:利用玉米56K基因芯片获得的SNP标记,采用MLM(Q+K)模型,对种子贮藏物质利用率进行全基因组 关联分析(GWAS)及候选基因挖掘,揭示超甜玉米种子贮藏物质利用率的遗传特性。结果表明,共定位到6个调控 种子贮藏物质利用率显著关联的SNP位点,贡献率范围在14.5%~23.8%、表型变异解释率在1.1%~20.0%,其中 2个SNP位点距前人定位关联SNP位点0.7 Mb的范围内。在显著SNP位点上下游200 kb的置信区间内,共检测到 184个候选基因,其中已注释基因62个,占比为33.7%。结合文献资料分析筛选出18个候选基因调控种子贮藏物质 利用率,主要参与激素合成与信号转导、细胞分裂、蛋白质和酶合成等过程,为深入理解超甜玉米种子贮藏物质利用 率的遗传机制提供线索,有助于进一步研究种子贮藏物质利用率相关性状基因的定位和克隆。

关键词:超甜玉米;种子贮藏物质利用率;全基因组关联分析;候选基因中图分类号: S513.035.3 文献标识码: A

GWAS Analysis and Identification of Candidate Genes for Regulating the Utilization of Storage Material in Super Sweet Corn Seeds

YU Yu-lin, LIU Jie, WANG Dong-xing, SUN Tao, CUI Ni-ni, CHEN Lei, CHENG Xin-xin, YU Hai-bing (College of Agriculture, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China)

Abstract: To elucidate the genetic characteristics of seed storage substance utilization in super sweet corn, this study utilized SNP markers obtained from the maize 56K gene chip and employed the MLM(Q+K) model to conduct genome-wide association studies(GWAS) and identify candidate genes. The results showed that total of 6 SNPs loci significantly associated with regulating seed storage material utilization were detected, with the contribution rates ranged from 14.5% to 23.8% and phenotypic variance explained rates ranged from 1.1% to 20.0%. The explained phenotypic variance ranged from 1.1% to 20.0%, with two SNP loci within 0.7 Mb of the previous locus-associated SNP locus. A total of 184 genes were detected within the 200 kb confidence interval upstream and downstream of the significant SNPs loci, among which 62 genes were annotated, accounting for 33.7%. Based on literature analysis, 18 genes were screened out to regulate the utilization rate of seed storage material, which are mainly involved in the pathways of hormone synthesis and signal transduction, cell division, protein and enzyme synthesis, providing important indication for understanding the genetic mechanism of seed storage material utilization in super sweet corn. This provides important indication for understanding the genetic mechanism of seed storage material utilization, related trait genes.

Key words: Super sweet corn; Seed reserve utilization efficiency; Genome-wide association analysis; Candidate gene

- 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)
- 作者简介:余育林(2000-),男,安徽岳西人,硕士,研究方向为玉米 遗传育种。E-mail:13955610656@163.com 程昕昕为本文通信作者。 E-mail:chengxin0901@163.com

甜玉米,又称水果玉米、蔬菜玉米或甜质型玉 米,是玉米属(Zea mays L.)的一个类型^[1],其子粒中含 有较多水溶性多糖、粗脂肪、淀粉以及富含人体所需 的多种氨基酸和纤维素等^[2]。在种子成熟过程中, 由于控制糖分的基因发生突变,致使胚乳中糖类积 累增加,淀粉含量减少,种子干瘪,发芽率低^[3-4]。因

录用日期: 2024-04-18

此解析调控甜玉米种子萌发机制已成为产业发展的关键因素之一。

在种子萌发过程中,种子经历胚的萌动、生长及 贮藏物质的动员等一系列生理形态过程^[5]。种子内 的贮藏物质在酶的作用下不断分解和合成,表现为 动态变化过程,并最终转移到胚中以支持胚的迅速 生长^[6]。因此贮藏物质的代谢和遗传物质的转化成 为研究者们的焦点之一。目前,种子萌发物质利用 率的研究主要集中在水稻、小麦、玉米等植物上,主 要涉及生理及品质方面。程昕昕分析指出,在萌发 期间,种子物质利用率主要受糖含量的影响^[7]。张 自阳等研究表明,在干旱胁迫下种子贮藏物质利用 效率较高^[8]。在种子萌发过程中,物质利用率逐渐 减少,种子重量对物质利用率影响较小^[9]。

近年来,全基因组关联分析(GWAS)是广泛用于 研究复杂性状的有效方法之一¹⁰¹。关联分析又称连 锁不平衡作图(Linkage Disequilibrium),是近年来用 于研究植物数量性状和育种的一种分析方法^[11]。目 前,GWAS被广泛应用于玉米^[12]、水稻^[13]、小麦^[14]、油 菜¹⁵¹等作物的基因筛选。在育种方面,张坤¹¹⁶等鉴 定到14个SNP位点与根系性状关联,并挖掘到49个 候选基因。MEI等¹¹⁷定位到139个SNP位点与子粒 性状相关,并鉴定出15个候选基因。在种子贮藏物 质利用方面,李敏^[18]利用56110个SNP标记对222份 自交系进行GWAS分析,关联定位到12个显著SNP 与种子贮藏物质利用率相关,并预测到25个候选基 因。目前,有关甜玉米种子贮藏物质利用率全基因 组关联分析研究较少,需要进一步探索其遗传基础 和分子机制。因此,本研究以100份超甜玉米自交 系为试验材料,对甜玉米种子萌发期贮藏物质利用 率进行相关测定和表型分析,利用玉米56K基因芯 片进行全基因组关联分析(GWAS),并对其显著位点 进行主效位点挖掘及候选基因定位,寻找控制种子 贮藏物质利用率的基因,提高种子萌发时物质的利 用率,促进种子萌发和幼苗的生长发育,进一步为超 甜玉米分子育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料及相关性状测定

本研究所用的100份甜玉米自交系材料均由安徽科技学院玉米创新团队提供¹⁹。该样品是由30粒形态完整且大小一致的种子组成,用重量差异法测定种子含水量,重复8次后取平均种子含水量(Moisture content, MC)。干子粒浸泡前,用天平分别称取干子粒重量记为起始种子重(Initial seed weight,

ISW);然后用蒸馏水冲洗后进行纸床发芽,置于发芽 箱内,暗培养7d,温度控制在28℃±1℃,调查每天 发芽情况,在7d后清洗幼苗。将幼苗和剩余种子分 別取下,置于80℃±1℃的烘箱内烘至恒重后称取样 品重量,分别为幼苗干重(Seedling dry weight,SDW) 和剩余种子干重(Residual seed dry weight,RSDW), 统计起始种子干重(Initial seed dry weight,RSDW), 统计起始种子干重(Initial seed dry weight,RSDW), 不可定藏物质动用量(Weight of the mobilized seed reserve,WMSR)和种子贮藏物质利用率(Seed reserve utilization efficiency,SRUE)^[20]。试验设3次重复,每 次重复进行1次抽样鉴定。

ISDW=ISW×(1-MC); WSMR=ISDW-RSDW; SRUE=SDW/WMSR。

1.2 表型数据分析

借助 Microsoft Excel 2019 和 IBM SPSS Statistics 24.0 统计分析软件对 100 份甜玉米子粒的种子贮藏 物质利用率进行相关的数据分析,具体包括计算变 幅、标准差、平均数、偏度、峰度和变异系数。

1.3 全基因组关联分析

本文基于徐运林和王长进^[21]等在群体结构研究 方面所取得的研究成果,使用Tassel 5.2软件中的混 合线性模型(MLM),利用玉米 56K 基因芯片获得的 37 297个 SNP标记,以Q和K作为协变量,对超甜玉 米种子萌发期贮藏物质利用率进行全基因组关联分 析。以-log10(P)≧3.5 为显著性阈值,筛选出与种子 贮藏物质利用率显著关联的 SNP 位点。采用线性回 归方法^[22]计算关联 SNP 的表型变异解释率(PVE)。 使用 R 语言中的 CMplot 和 qqman 工具包绘制 Manhattan 图和 Q-Q 图。

1.4 基因功能注释

根据显著性SNP标记,结合MaizeGDB(https:// maizegdb.org/)数据库中B73(RefGen_v3)及Zm-B73-REFERENCE-NAM-5.0参考基因组数据,提取上下 游200 kb区间内的候选基因^[23]。使用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,结合文 献分析筛选出最有可能的候选基因,使用OmicShare 数据库(https://www.omicshare.com/)对候选基因进行 富集分析。

1.5 单倍型分析及候选基因预测

利用 Tassel 5.0 软件计算群体连锁不平衡(LD) 衰减距离,设定 r²=0.2 时,所对应的物理距离为群体 LD 衰减距离,提取显著 SNP上下游 200 kb 范围内的 基因数据^[24],利用微生信在线作图平台(https://www. bioinformatics.com.cn/)对LD结果进行可视化。

2 结果与分析

2.1 超甜玉米自交系表型分析

统计分析表明,超甜玉米种子中约0~0.821 g/g 的贮藏物质用于幼苗生长,平均种子贮藏物质中幼

苗利用为0.252 g/g,标准差为0.180,偏度为0.705, 峰度为0.475,变异系数为71.4%,其偏度值和峰度 值绝对值小于1,正态性分布检验 P=0.012(P< 0.05)。说明种子贮藏物质利用率出现连续分布。 结合频率分布图可以判断,种子贮藏物质利用率呈 现正态分布的趋势(图1)。



Fig.1 Frequency distribution of seed storage material utilization of 100 corn inbred lines



Fig.2 Manhattan-plot and Q-Q-Plot of genome-wide association analysis for regulating the utilization of seed storage material

^{18.2} Manhattan plot and Q Q Thot of genome wide association analysis for regulating the utilization of seed storage materia

表 1	种子贮藏物质利用率显著关联SNP位点

Table 1 SNP sites were significantly associated with seed storage material utilization

标 记 Marker	染色体 Chromosome	位置(bp) Position	P值 P value	贡献率(%) <i>R</i> ²	表型变异解释率(%) PVE
Affx-90946674	1	272 886 193	2.85E-05	23.6	5.3
Affx-90897152	5	7 403 302	3.07E-05	23.8	20.0
Affx-91345521	1	273 417 484	2.37E-04	18.4	8.0
Affx-91139466	3	42 007 980	2.38E-04	20.5	10.2
Affx-90413391	4	18 772 519	2.66E-04	14.5	14.9
Affx-90336071	10	146 538 961	2.75E-04	18.0	1.1

果表明,设定-log10(P)≥3.5为显著性阈值,关联定位 到6个与种子贮藏物质利用率显著关联的SNP位 点,分别位于1、3、4、5和10号染色体上,其中1号染 色体上存在2个显著SNP位点,P值最低的位点为 Affx-90946674。6个显著SNP位点贡献率范围在 14.5%~23.8%、表型变异解释率范围在1.1%~ 20.0%,其中,Affx-90897152位点的贡献率最高,表 型变异解释率也最高(表1)。

2.3 基因功能注释及 KEGG 分析

为深入挖掘影响种子贮藏物质利用率的关键基因,基于显著SNP位点,通过MaizeGDB网站共找到

184个候选基因。功能注释分析表明,在全基因组上,已注释基因62个,占比33.7%;未注释的基因有115个,占比66.3%。注释的62个基因分别富集到28条GO显著条目中,其中参与生物过程(BP)的基因有49个、参与细胞组分(CC)的基因有49个、分子功能(MF)的有52个。进一步分析发现,在BP中,基因主要参与细胞的生物合成、对激素的反应、有机物代谢等过程;在CC中,基因主要参与细胞内部结构合成、组织分类命名以及细胞器的合成等过程;在MF中,候选基因主要在离子结合、化合物结合等方面起调节作用(图3)。





Fig.3 Functional annotation analysis of genes related to storage material utilization in sweet corn seeds





候洗基因 KEGG 分析结果表明,在已注释的基 因中,有19个基因富集在24条通路中,其中,与种子 贮藏物质利用率相关的候选基因在叶酸生物合成、 氨基酸代谢、次生代谢产物的生物合成、淀粉和蔗糖 代谢以及核糖体生物合成等通路中显著富集。进一 步分析表明,候洗基因 Zm00001eb169580 编码的二 氢叶酸还原酶通过核苷酸、嘧啶代谢等途径合成磷 酸:Zm00001eb432940 编码的GTP环水解酶IA 通过 参与核苷酸合成代谢等途径,将GTP转化为磷酸: Zm00001eb214870、Zm00001eb214880 编码的 β-葡 糖苷酶通过参与次生代谢产物的生物合成等途径合 成丙酸:Zm00001eb056340编码的葡萄糖-1-磷酸腺 苷基转移酶通过参与淀粉和蔗糖等代谢途径从而合 成 葡萄糖; Zm00001eb056350、 ADP Zm00001eb433140基因编码的核糖核酸相关蛋白, 主要参与核糖体生物合成等通路(图4)。

2.4 单倍型和等位变异效应分析

对多态性位点之间进行连锁不平衡分析(LD), 用不同的颜色表示不同多态性位点之间的*R*²和*P* 值。由图5可知,多个区段相邻的多态性位点处于 高度连锁状态,其中,Affx-91139466等与其相邻的 位点高度连锁;Affx-90946674与Affx-90413391等 位点分别与相邻的位点连锁强度较高。从整体来 看,大多数位点之间连锁强度不高,其原因可能是不 同位点之间存在较大的基因型差异。

结合表型数据,对6个显著相关的SNP位点分 析其等位变异效应。由图5可知,Affx-90946674位 点可导致表型差异呈显著水平:Affx-90413391、 Affx-91345521、Affx-91139466、Affx-90897152位点 能导致表型差异呈极显著水平:Affx-90336071位点 的基因差异表现为不显著。其中,Affx-90946674、 Affx-90336071、Affx-90413391位点的T/T等位变异 的平均种子贮藏物质利用率比C/C等位变异提高 0.036~0.242 g/g,因此T/T为优异等位变异;Affx-90897152、Affx-91345521位点的G/G等位变异平均 种子贮藏物质利用率比T/T等位变异提高0.092~ 0.501 g/g,因此G/G为优异等位变异;Affx-91139466 位点的 A/A 等位变异平均种子贮藏物质利用率比 G/G等位变异提高 0.131 g/g,因此 A/A 为优异等位变 异。这3个优异等位变异均具有提高种子贮藏物质 利用率的特性。



图5 显著SNP位点LD热图及等位变异效应分析



2.5 候选基因分析

候选基因分析表明,在上下游200kb的置信区 间内,共发现184个候选基因,其中已注释的基因数 量为62个。根据前期研究结果得出,控制玉米分生 组织、淀粉合成、根毛生长、激素信号、转录因子、光 敏色素合成等相关基因对于调控种子贮藏物质利用 率具有重要作用^[24]。在置信区间内共筛选到18个候选基因,进一步分析显示,有 Zm00001eb215020、Zm00001eb432920、Zm00001eb432920、Zm00001eb433020、Zm00001eb433020、Zm00001eb128650这6个候选基因参与激素的合成与信号转导过程; Zm00001eb056130、

 Zm00001eb056220、Zm00001eb056340这3个候选基因参与酶的合成;Zm00001eb056320、

 Zm00001eb056350、

 Zm00001eb056350、

 Zm00001eb433090这4个候选基因参与蛋白质的生物合成;Zm00001eb214910、Zm00001eb215000、

Zm00001eb169610这3个候选基因参与细胞分裂调 控过程; Zm00001eb056180 候选基因参与控制基因 表达; Zm00001eb433010 候选基因参与转录因子 调控(表2)。

表2 显著SNP对应的候选基因及功能注释

标记名称	染色体	位置(bp)	候选基因	功能注释
SNP	Chr.	Position	Candidate gene	Annotation
Affx-90946674	1	272 711 753	Zm00001eb056130	Calcium-transporting ATPase 3
		272 866 057	Zm00001eb056180	Core-2/I-Branching enzyme
		272 907 940	Zm00001eb056220	Metalloendopeptidase / zinc ion binding protein
Affx-90897152	5	7 279 716	Zm00001eb214910	[FeFe]-hydrogenase-like protein
		7 367 257	Zm00001eb214950	Novel myosin isoform
		7 531 913	Zm00001eb215000	His-to-Asp Phosphorelay Circuitry
		7 595 319	Zm00001eb215020	Serine/threonine-protein kinase STY13
Affx-90336071	10	146 376 654	Zm00001eb432920	Auxin-responsive protein SAUR
		146 444 575	Zm00001eb432990	IQ-DOMAIN 32 protein
		146 494 874	Zm00001eb433010	WUS2 protein
		146 553 165	Zm00001eb433020	Auxin response factor 11
		146 618 827	Zm00001eb433090	Trafficking protein particle complex subunit 3
		146 622 956	Zm00001eb433100	Kinesin–like protein KIN–14I
Affx-91345521	1	273 439 062	Zm00001eb056320	Endoplasmic oxidoreductin–1
		273 514 151	Zm00001eb056340	Plastid ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit
		273 602 182	Zm00001eb056350	WD repeat-containing protein PCN
Affx-91139466	3	42 104 656	Zm00001eb128650	Protein kinase domain
Affx-90413391	4	18 610 095	Zm00001eb169610	MCM2 protein

|--|

3 结论与讨论

本研究主要利用玉米 56K 基因芯片,结合 MLM 模型对超甜玉米萌发期种子贮藏物质利用率进行全 基因组关联分析。研究结果显示,共关联定位到控 制种子贮藏物质利用率的6个显著 SNP位点。在显 著 SNP位点上下游 200 kb 的置信区间内,共发现 184个候选基因,通过对候选基因进行功能注释分 析和结合文献资料,筛选出18个调控种子贮藏物质 利用率相关的候选基因。这些基因主要涉及蛋白质 合成、酶合成、激素合成及信号传导过程、细胞分裂 调控、转录因子调控等途径。

3.1 种子贮藏物质利用率的定位结果分析

GWAS分析是一种用于检测基因组和性状之间 关联的方法。田润苗等^[25]关联定位到15个与玉米 种子萌发相关性状显著关联的SNP,并推断出1个 候选基因 *GRMZM2G148411*。Li等^[26]关联定位到 58个与萌发性状相关的SNP位点,并鉴定出36个候 选基因参与种子萌发。Chen等^[27]定位了19个与子 粒性状相关的SNP,共鉴定出95个候选基因。本研 究共鉴定出6个调控种子贮藏物质利用率显著位 点。目前,对于甜玉米种子贮藏物质利用率的研究 较少,仅发现本实验获得的Affx-90946674和Affx-91345521显著SNP位点与李敏定位获得的PZE-101221687、PZE-101222338显著SNP位点高度接 近,其SNP的物理位置距离在0.7 Mb范围以内,且 都处于1号染色体上,互相位于置信区间内。

3.2 候选基因分析

本研究对已注释的62个基因进一步筛选,共发现18个与种子贮藏物质利用率密切相关的候选基因,主要包括激素相关基因,如细胞分裂素(CTK)、生长素(IAA)、赤霉素(GA)等;蛋白质相关基因,如核糖体蛋白、结合蛋白、XI类肌球蛋白等;酶相关基因,如过氧化物酶、ATP酶、转座酶等^[28]。结果显示,在候选区间内存在较多与种子贮藏物质利用率相关的候选基因,如Affx-90946674位点的候选基因

Zm00001eb056130编码P2A型Ca²⁺ATP酶。Mills等^[29] 发现, P2A型Ca²⁺ATP 酶能参与锰和钙的营养和稳 态,当植物生长缺Mn时,芽和根的生长会受到强烈 阻碍,因此推测该基因通过调节 Mn含量来间接影 响种子贮藏物质利用率。Affx-90897152位点的候 洗基因 Zm00001eb214910 编码含 FeaSa 的蛋白。 Samuel 等^[30]分析指出, FeFe 氢化酶基因能编码含 Fe_4S_4 的蛋白质,其中,GOLLUM基因对植物发育和细 胞周期进程至关重要,因此,推断该候选基因可能通 过促进细胞增殖,从而加速幼苗生长,进而影响种子 贮藏物质利用率。Affx-90336071位点的候选基因 Zm00001eb432990 编码 IO67-domain(IOD) 蛋白。 Katharina 等^[3]发现, 拟南芥中 IQD 蛋白的表达受到 生长素的调节,该蛋白在细胞生长素和钙信号中起 枢纽功能,能调节植物的生长和发育,由此推测该基 因能通过生长素等植物激素,促进幼苗生长发育,从 而提高种子贮藏物质利用率。Affx-91345521位点 的候选基因Zm00001eb056350编码1个在胚胎发育 和胚胎发育后表达的WD-40蛋白。Xiang等^[32]发 现,该蛋白在生长素通路中起作用,将生长素信号整 合到SAM和RAM的组织和维持中,从而影响子叶 和胚胎的发育。由此推测,Zm00001eb056350能通 过调节生长素来影响子叶和胚胎发育,进而影响萌 发期物质的利用率。Affx-91139466位点的候选基 因Zm00001eb128650编码MLK1和MLK2激酶蛋白。 Han等^[33]研究发现,在拟南芥中,MLK1和MLK2激酶 蛋白通过介导GAs和生物钟之间的相互作用来调节 拟南芥下胚轴的伸长,当该激酶蛋白缺失时,下胚轴 变短。因此,推测基因 Zm00001eb128650 能促进下 胚轴的伸长,从而提高种子贮藏物质利用率。Affx-90413391 位点的 Zm00001eb169610 编码 MCM 蛋 白。An等¹³⁴研究表明,该蛋白可能在细胞周期中起 作用,还参与DNA复制,在胚胎发育和根分生组织 功能中起重要作用。因此,推测该基因能通过调节 细胞周期长短或某些分生组织的形成,促进胚胎发 育和根系生长,从而对提高萌发期物质的利用率起 重要作用。

参考文献:

- SHANKAR S R, PRIYA B P, BHADRU D, et al. Assessment of genetic variation and character association among yield and yield attributing traits in sweet corn(*Zea mays L.*) saccharata inbred lines[J]. International Journal of Environment and Climate Change, 2023, 13 (10): 1146–1154.
- [2] 李 坤,李高科,肖颖妮,等.甜玉米品质遗传改良研究进展[J]. 广东农业科学,2020,47(11): 70-77.

LI K, LI G K, XIAO Y N, et al. Research progress on genetic im-

provement of sweet corn quality[J]. Guangdong Agricultural Science, 2020, 47(11): 70–77. (in Chinese)

- [3] CHENG X X, XIONG F, WANG C J, et al. Seed reserve utilization and hydrolytic enzyme activities in germinating seeds of sweet corn [J]. Pakistan Journal of Botany, 2018, 50(1): 111–116.
- [4] CHEN B, FENG S L, HOU J F, et al. Genome-wide transcriptome analysis revealing the genes related to sugar metabolism in kernels of sweet corn[J]. Metabolites, 2022, 12(12): 1254-1266.
- [5] 刘 莉.盐胁迫下植物激素对水稻种子萌发及幼苗根系生长的 调控机理研究[D].武汉:华中农业大学,2019.
- [6] 乔志新,张杰道,王 雨,等.干旱胁迫下冬小麦不同品种萌发特 性差异的研究[J].作物学报,2024,50(6):1568-1583. QIAO Z X, ZHANG J D, WANG Y. Study on the difference of germination characteristics of different varieties of winter wheat under drought stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2024, 50(6): 1568-1583. (in Chinese)
- [7] 程昕昕.水稻种子萌发期物质利用相关性状QTL定位[D].南京: 南京农业大学,2016.
- [8] 张自阳,王智煜,刘明久,等.千旱胁迫对不同年代小麦品种种子 萌发特征的影响[J].河南农业科学,2018,47(3):23-28,33. ZHANG Z Y, WANG Z Y, LIU M J, et al. Effects of drought stress on seed germination characteristics of wheat varieties in different years[J]. Henan Agricultural Sciences, 2018, 47(3): 23-28, 33. (in Chinese)
- [9] 程昕昕,刘言龙,牛永胜,等.普甜玉米种子萌发期糖代谢和水解 酶活性动态变化[J].广西植物,2015,35(3):348-353. CHENG X X, LIU Y L, NIU Y S, et al. Dynamic changes of sugar metabolism and hydrolase activity during seed germination of sweet corn[J]. Guangxi Plants, 2015, 35(3): 348-353. (in Chinese)
- [10] JIN Y T, LI D, LIU M L, et al. Genome-wide association study identified novel SNPs associated with chlorophyll content in maize [J]. Genes, 2023, 14(5): 1010–1030.
- [11] DANG D D, GUAN Y, ZHENG H J, et al. Genome-wide association study and genomic prediction on plant architecture traits in sweet corn and waxy corn[J]. Plants, 2023, 12(2): 303–317.
- [12] MATHEUS B, MATTHEW M, WU D, et al. Genome-wide association study suggests an independent genetic basis of zinc and cadmium concentrations in fresh sweet corn kernels[J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2021, 11(8): 186–200.
- [13] YANG T F, DONG J F, ZHAO J L, et al. Genome-wide association mapping combined with gene-based haplotype analysis identify a novel gene for shoot length in rice(*Oryza sativa* L.)[J]. TAG. Theoretical and Applied Genetics, 2023, 136(12): 251-263.
- [14] ZHANG Z C, PENG C J, XU W L, et al. Genome-wide association study of agronomic traits related to nitrogen use efficiency in Henan wheat[J]. BMC Genomics, 2024, 25(1): 7–15.
- [15] NAZIR A, SANI I, KUAN L Q, et al. Integrating genome-wide association study with transcriptomic data to predict candidate genes influencing Brassica napus root and biomass-related traits under low phosphorus conditions[J]. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts, 2023, 16(1): 149–166.
- [16] 张 坤,王艺雄,杨金丹,等.玉米自交系苗期根系形态鉴定及 候选基因发掘[J].植物遗传资源学报,2024,25(1):84-99.

ZHANG K, WANG Y X, YANG J D, et al. Identification of seedling root morphology and candidate gene discovery in maize inbred lines[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, 25(1): 84–99. (in Chinese)

- [17] MEI J Y, JI C Z, YING J K, et al. Effect and mechanism of safranal on ISO-induced myocardial injury based on network pharmacology [J]. Journal of Ethnopharmacology, 2022, 305: 116103–116118.
- [18] 李 敏.玉米自交系种子萌发期间物质利用率差异及全基因组 关联分析[D].泰安:山东农业大学,2020.
- [19] 徐运林,房 浩,周柏宇,等.甜玉米种质资源种子性状全基因 组关联分析[J].江苏农业学报,2021,37(2):289-295.
 XU Y L, FAN H, ZHOU B Y, et al. Genome-wide association analysis of seed traits in sweet corn germplasm resources[J]. Jiangsu Journal of Agriculture, 2021, 37(2): 289-295. (in Chinese)
- [20] CHENG X X, HE S, GENG G H. Dynamic QTL analysis of seed reserve utilization in sh₂ sweet corn germination stages[J]. Genetics and Molecular Research: GMR, 2016, 15(3): 183–193.
- [21] 王长进,徐运林,程昕昕,等.甜玉米种子营养品质主要性状全基因组关联分析[J].浙江农业学报,2020,32(3):383-389.
 WANG C J, XU Y L, CHENG X X, et al. Genome-wide association analysis of major traits of nutritional quality in sweet corn seeds[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2020, 32(3): 383-389. (in Chinese)
- [22] 马 娟,曹言勇,李会勇.玉米穗轴粗全基因组关联分析[J].作物学报,2021,47(7):1228-1238.
 MA J, CAO Y Y, LI H Y. Genome-wide association analysis of maize cob thickness[J]. Acta Agronomica Sinica, 2021, 47(7): 1228-1238. (in Chinese)
- [23] 刘文童,赵永锋,郭晋杰,等.玉米种子活力相关性状的全基因组关联分析[J].河北农业大学学报,2020,43(6):6-14.
 LIU W T, ZHAO Y F, GUO J J, et al. Genome-wide association analysis of seed vigour-related traits in maize[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 2020, 43(6): 6-14. (in Chinese)
- [24] 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.
 MA Y J, GAO Y X, LI Y P, et al. Genetic basis and molecular mechanism of plant height and ear height in maize[J]. China Biotechnology, 2021, 41(12): 61-73. (in Chinese)
- [25] 田润苗,张雪海,汤继华,等.玉米种子萌发相关性状的全基因 组关联分析[J].作物学报,2018,44(5):672-685.

TIAN R M, ZHANG X H, TANG J H, et al. Genome-wide association analysis of germination-related traits in maize seeds[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(5): 672-685. (in Chinese)

- [26] LI Y T, LIANG Y M, LIU M L, et al. Genome-wide association studies provide insights into the genetic architecture of seed germination traits in maize[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 930438-930448.
- [27] CHEN W W, CUI F Q, ZHU H, et al. Genome-wide association study of kernel colour traits and mining of elite alleles from the major loci in maize[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 25–31.
- [28] 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.
 MA Y J, BAO J X, GAO Y X, et al. Genome-wide association analysis of plant height and ear height traits in maize[J]. Acta Agronomica Sinica, 2023, 49(3): 647-661. (in Chinese)
- [29] MILLS F R, LOUISE M D, LOPEZ-MARQUES R L, et al. ECA3, a Golgi-localized P2A-type ATPase, plays a crucial role in manganese nutrition in Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2008, 146(1): 116-128.
- [30] SAMUEL M, AURORE L, VIVIANE C, et al. GOLLUM [FeFe]-hydrogenase-like proteins are essential for plant development in normoxic conditions and modulate energy metabolism[J]. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(1): 54–69.
- [31] KATHARINA B, DIPAN M, JAKOB Q. Functions of IQD proteins as hubs in cellular calcium and auxin signaling: A toolbox for shape formation and tissue-specification in plants[J]. Plant Signaling & Behavior, 2017, 12(6): 25–34.
- [32] XIANG D Q, YANG H, PRAKASH V, et al. POPCORN functions in the auxin pathway to regulate embryonic body plan and meristem organization in Arabidopsis[J]. The Plant Cell, 2011, 23(12): 4348-4367.
- [33] HAN Z, FEI Z, SHI L W, et al. MLK1 and MLK2 coordinate RGA and CCA1 activity to regulate hypocotyl elongation in Arabidopsis thaliana[J]. The Plant Cell, 2018, 30(1): 67–82.
- [34] AN D N, ROSANGELA S, SOPHIE B, et al. The Arabidopsis MCM2 gene is essential to embryo development and its over-expression alters root meristem function[J]. The New Phytologist, 2009, 184(2): 311-322.

(责任编辑:朴红梅)