文章编号：1005-0906(2026)01-0017-07 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20260103

玉米雄穗相关性状的GWAS分析及候选基因预测

柳赫轩,李春翔,周于阳,王佳浩,张慧兰,
周 羽,张 林,王振华,邸 宏
(东北农业大学/寒地粮食作物种质创新与生理生态教育部重点实验室/黑龙江省寒地玉米种质资源创新工程技术研究中心,哈尔滨 150030)

摘 要：以214份玉米自交系构成的自然群体为试验材料,调查雄穗分枝数、一级侧枝数目、主轴长、最高位侧枝以上主轴长度、最低位侧枝以上主轴长度、分枝与主轴角度等雄穗相关性状,结合41 101个SNPs基因型数据进行全基因组关联分析(GWAS)。结果表明,参试材料在6个性状间差异显著,表现出数量性状特点,性状间显著相关($P<0.05$)。检测出与雄穗分枝数、主轴长、最高位侧枝以上主轴长度、最低位侧枝以上主轴长度性状显著相关的15个SNP位点,预测到13个候选基因,其中10个基因有功能注释。筛选出3个重要的候选基因,包括*Zm00001d019875*、*Zm00001d023945*和*Zm00001d023950*,可能通过信号转导、蛋白质的折叠与降解、氨基酸代谢、糖生物合成与代谢、脂质代谢等途径影响玉米雄穗结构。

关键词：玉米;雄穗相关性状;全基因组关联分析;候选基因预测
中图分类号：S513.035.3 **文献标识码**：A

Genome-wide Association Analysis and Candidate Gene Prediction of Tassel Related Traits in Maize

LIU He-xuan, LI Chun-xiang, ZHOU Yu-yang, WANG Jia-hao, ZHANG Hui-lan,
ZHOU Yu, ZHANG Lin, WANG Zhen-hua, DI Hong
(*Northeast Agricultural University/Key Laboratory of Crop Germplasm Innovation and Physiology-Ecology in Cold Region, Ministry of Education/Engineering Technology Research Center of Maize Germplasm Resources Innovation on Cold Land of Heilongjiang Province, Harbi*n 150030, China)

Abstract: In this study, a natural population of 214 maize inbred lines was used as experimental material. Phenotypic traits including tassel branch number, primary lateral branch number, main axis length, the length of the main axis above the highest lateral branch, the length of the main axis above the lowest lateral branch, and the angle between branches and the main axis were investigated. Combined with genotypic data from 41 101 SNPs, a genome-wide association study(GWAS) was conducted. The results showed significant differences among the tested materials for the six traits, which exhibited characteristics of quantitative traits, with significant correlations between traits($P<0.05$). Fifteen SNPs significantly associated with tassel branch number, main axis length, the length of the main axis above the highest lateral branch, and the length of the main axis above the lowest lateral branch were identified. Thirteen candidate genes were predicted, among which 10 had functional annotations. Three key candidate genes (*Zm00001d019875*, *Zm00001d023945*, and *Zm00001d023950*) were prioritized. These genes may regulate maize tassel architecture through pathways such as signal transduction, protein folding and degradation, amino acid metabolism, glycan biosynthesis and metabolism, and lipid metabolism.

Key words: Maize; Tassel related trait; GWAS; Candidate gene

录用日期：2025-02-14
基金项目：黑龙江省重点研发计划项目(2022ZX02B01)
作者简介：柳赫轩(2003-),男,硕士,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:liuhexuan11121@163.com
邸 宏为本文通信作者。E-mail:dihongdh@163.com

我国玉米种植面积已超过0.44亿hm^2，产量达到29 491.7万t[1]，在保障粮食安全、饲料供应及工业原料需求中占据核心地位。玉米是雌雄同株、异花授粉作物，雄穗作为雄性生殖器官，其结构(如分枝数、主轴长度、侧枝夹角等)直接影响花粉产量与散布效率[2]，进而决定授粉成功率及最终子粒产量。解析雄穗相关性状的遗传机制对优化玉米育种策略具有重要意义。

雄穗相关性状是由多基因控制的数量性状，受多基因协同调控[3]。研究者利用不同的亲本自交系创制不同规模的遗传群体，如F_2群体、$F_{2:3}$群体、NAM群体等，定位到相关QTL。Xie等以包含148个体的F_2群体为研究对象，检测到与雄穗分枝数、穗重等性状相关的14个QTL[4]。Zhao等采用单一环境作图和复合区间作图方法，在两个$F_{2:3}$群体中检测到与雄穗分枝数、穗数等性状相关的19个QTL[5]。Brown等利用NAM群体，使用连锁分析方法，最终定位到76个与雄穗相关的QTL[6]。全基因组关联分析(GWAS)凭借其高通量、高分辨率的优势，成为解析复杂性状遗传基础的有效手段。此前，利用GWAS分析挖掘玉米雄穗相关性状关联位点和候选基因的相关报道较少。Cao等利用包含182个玉米自交系的关联群体，检测到21个玉米雄穗主轴长相关QTLs，并预测到51个候选基因[7]。

本研究以214份具有广泛遗传背景的玉米自交系为材料，系统调查雄穗分枝数、雄穗一级侧枝数目、雄穗主轴长、雄穗最高位侧枝以上主轴长度、雄穗最低位侧枝以上主轴长度及分支与主轴角度等6个关键性状。结合基因型数据，进行全基因组关联分析(GWAS)，挖掘与雄穗相关显著关联的SNP位点，并预测候选基因，为玉米株型育种提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以包含214份具有代表性玉米自交系构成的自然群体为试验材料，由中国农业科学院作物科学研究所提供。该群体具有广泛的遗传基础，包含6个重要亚群的自交系PA、旅大红骨、PB、唐四平头、BSSS和Lancaster等[8]。

1.2 试验方法

1.2.1 表型性状的田间采集和分析

试验材料于2020年和2021年种植在东北农业大学向阳实验基地，随机区组设计，3行区，行长3 m，行距65 cm，株距25 cm，3次重复。常规田间管理方式，散粉后15 d每个小区中间行从第3株开始连续取5株调查雄穗相关性状，包括雄穗分枝数、一级侧枝数目、主轴长、最高位侧枝以上主轴长度、最低位侧枝以上主轴长度、分枝与主轴角度等6个性状，测定方法见表1。用Excel2019对田间测定数据进行整理，运用SPSS19.0软件对每个性状进行标准差、标准误、平均值和频率分布等描述性统计分析，并进行正态分布和Kolmogorov-Smirnov检验，利用R语言进行方差分析和相关分析。

表1 玉米雄穗相关性状的调查方法

Table 1 Survey of the correlation between the tassel related traits

性 状 Trait	调查方法 Method	单 位 Unit
雄穗分枝数(TBN)	测量着生在主轴上的分枝数目	个
雄穗一级侧枝数目(TPCN)	测量着生在分枝上的分枝总和	个
雄穗主轴长(TTL)	测量雄穗的最下分枝节点至主轴顶点之间的距离	cm
雄穗最高位侧枝以上主轴长度(LMAAHLB)	测量雄穗最顶点到上主轴起点之间的长度	cm
雄穗最低位侧枝以上主轴长度(LMAALLB)	测量雄穗最低的位置到主轴以上的长度	cm
分枝与主轴角度(ABAS)	测量枝与主轴的夹角均值	°

1.2.2 全基因组关联分析(GWAS)

参试材料利用Maize 50K SNP 50 Bead Chip进行测序分析，共获得平均分布在基因组上的41 101个多态性SNP的基因型数据。与玉米雄穗相关性状的表型数据相结合，使用TASSEL5.0软件的混合线性模块(MLM)进行全基因组关联分析，挖掘与玉米雄穗性状相关的SNP位点，并绘制Manhattan图和Q-Q图。

1.2.3 候选基因预测方法

对关联分析显著的SNP，基于LD衰减距离，映射到B73的Ref Gen_v4的基因组上，在SNP位点物理位置上下游寻找对应的距离范围内，利用Maize GDB(https://maizegdb.org/gbrowse/maize_v4) 和 NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)数据库搜索候选基因

并进行功能注释。1-10号染色体的LD衰变距离分别为55、60、110、100、60、45、80、70、60和110 kb[9]。

2　结果与分析

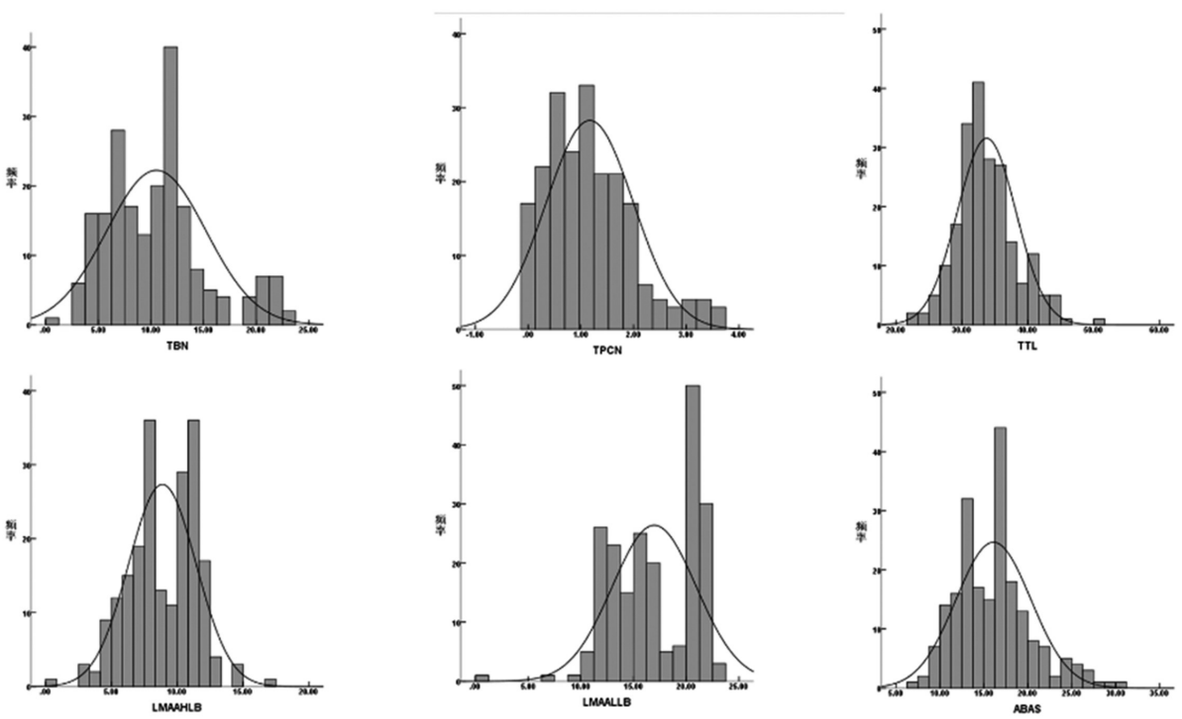
2.1　玉米雄穗相关性状的统计分析

参试214份玉米自交系的雄穗相关性状统计分析结果表明,雄穗分枝数(TBN)、一级侧枝数目(TPCN)、主轴长(TTL)、最高位侧枝以上主轴长度(LMAAHLB)、最低位侧枝以上主轴长度(LMAALLB)、分枝与主轴角度(ABAS)等6个性状均具有连续变异的特性,且变异范围比较大,变异系数在13.17%~70.74%,变异系数最小的是雄穗主轴长,最大的是雄穗一级侧枝数目。各性状的偏度和峰度的绝对值均小于1,可以近似看作正态分布(表2,图1)。以上结果说明,该群体的6个雄穗相关表型性状具有多样性,进行关联分析结果具有可信度。

表2　玉米雄穗相关性状的统计分析

Table 2　Census analysis of traits associated with maize tassels

性 状 Trait	均值±标准误 Mean±S.D.	变 幅 Range	标准差 Standard deviation	变异系数(%) CV	偏 度 Skewness	峰 度 Kurtosis
TBN(个)	10.52±0.33	0.00~23.56	4.73	44.96	0.71	0.27
TPCN(个)	1.17±0.06	0.00~3.72	0.83	70.74	0.91	0.60
TTL(cm)	33.76±0.31	22.67~50.39	4.80	13.17	0.53	0.79
LMAAHLB(cm)	8.87±0.18	0.00~16.78	2.57	28.93	−0.23	−0.00
LMAALLB(cm)	16.96±0.27	0.00~−22.78	3.99	23.51	−0.45	−0.03
ABAS(°)	16.10±0.29	6.67~30.50	5.91	26.51	0.72	0.68



注:横轴代表每一个性状的数目;纵轴代表各性状出现的频率

Note: The horizontal axis represents the number of each trait, and the vertical axis represents the frequency of occurrence of each trait

图1　玉米雄穗相关性状的频率分布直方图

Fig.1　Frequency distribution diagram of maize tassel-related traits

2.2　玉米雄穗性状的相关性分析

对6个雄穗相关性状进行相关性分析(图2)。结果表明,雄穗分枝数(TBN)与一级侧枝数目(TPCN)、最低位侧枝以上主轴长度(LMAALLB)呈极显著正相关(R=0.44、R=0.23),与最高位侧枝以上主轴长度(LMAAHLB)呈极显著负相关(R=−0.19);一级侧枝数

目(TPCN)与LMAALLB呈极显著正相关(R=0.19),与LMAAHLB呈极显著负相关(R=−0.31);主轴长(TTL)与LMAAHLB、LMAALLB呈极显著正相关(R=0.49、R=0.43);LMAAHLB与LMAALLB呈极显著正相关(R=0.39);LMAALLB与分枝与主轴角度(ABAS)呈极显著正相关(R=0.24);LMAALLB与其余5个性状均呈极显著正相关(R=0.23、R=0.19、R=0.43、R=0.39、R=0.24)。

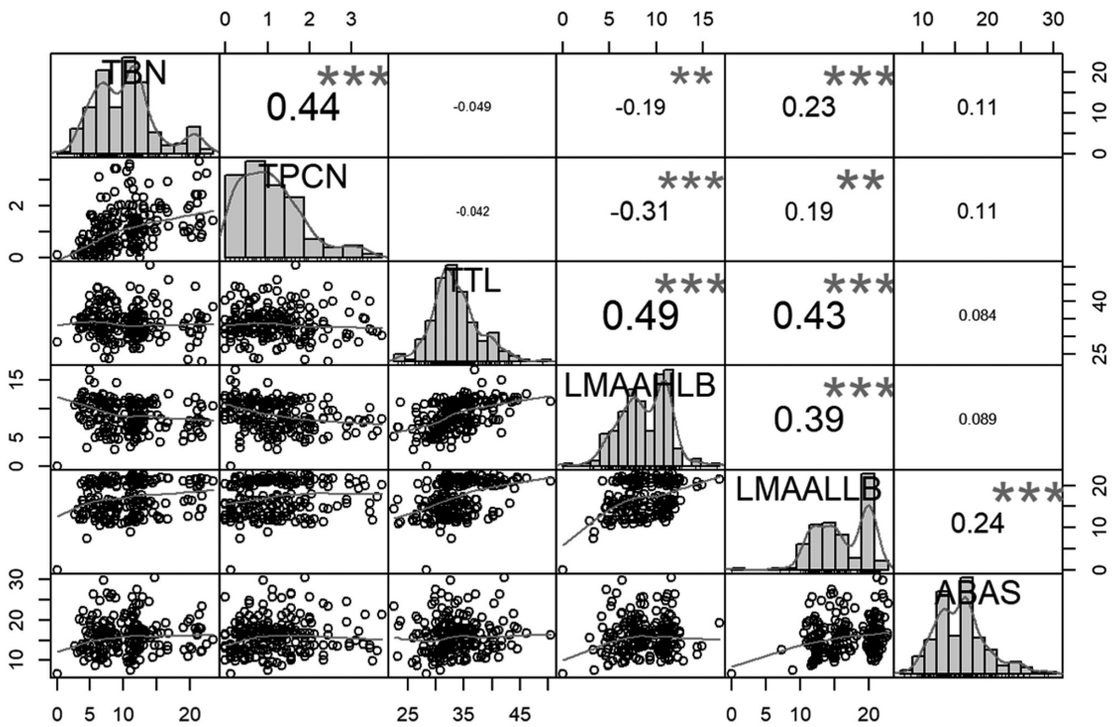


图2 玉米种群雄穗性状表型的相关性分析

Fig.2 Association analysis of tassel traits in maize population

2.3 玉米雄穗相关性状的全基因组关联分析

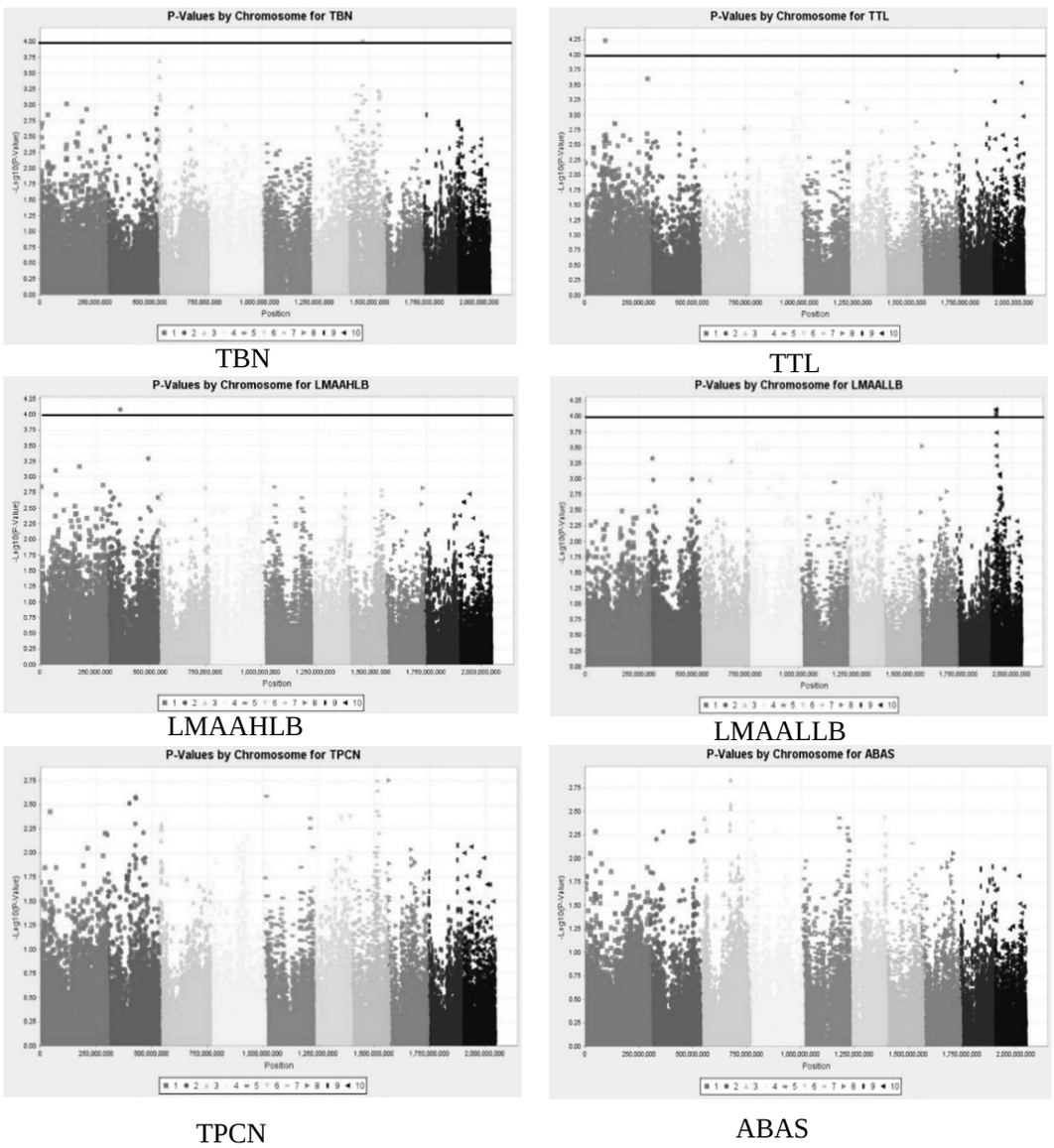
以214份玉米自交系雄穗相关性状为表型数据,利用Tassel软件中的混合线性模型(MLM)进行GWAS分析,以$-\log_{10}P$值大于4为阈值,挖掘显著相关的SNP位点。结果表明,共检测到与雄穗相关性状显著相关的15个SNP标记,分布在1、2、7、10号染色体上(图3、图4)。其中与雄穗分枝数(TBN)显著相关的标记有两个,分别为SYN28234(P=9.65E−05)和SYN28243(P=9.65E−05);与主轴长(TTL)显著相关的标记有1个,为PZE−101100633(P=5.84E−05);与最高位侧枝以上主轴长度(LMAAHLB)显著相关的标记有1个,为PZE−102080371(P=8.39E−05);与最低位侧枝以上主轴长度(LMAALLB)显著相关的标记有11个,分别为SYN26184(P=7.88E− 05)、PZE−110022180(P=7.88E−05)、PZE−110022181(P=7.88E−05)、PZE−110022187(P=7.88E−05)、PZE−110022191(P=8.84E− 05)、PZE− 110022194(P=9.76E− 05)、SYN32808(P=7.88E− 05)、SYN32809(P=7.88E− 05)、SYN32807(P=7.88E−05)、SYN32810(P=7.88E−05)和SYN32805(P=7.88E−05)。

2.4 玉米雄穗相关性状候选基因预测

以1−10号染色体上所对应的55、60、110、100、60、45、80、70、60和110 kb作为该群体的LD衰减距离,并在其LD范围内对15个SNP位点进行候选基因的预测,共预测到与4个性状相关的13个基因,其中10个基因注释功能(表3)。依据基因注释和前人报道,筛选出3个重要候选基因,包括SYN28234、SYN28243两个位点共同预测到的*Zm00001d019875*基因,编码单链核酸结合R_3H蛋白;PZE−110022187位点预测到的*Zm00001d023945*基因,编码丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶;SYN32805位点预测到的*Zm00001d023950*基因,编码葡萄糖醛酸木聚糖4−O−甲基转移酶。这些基因可能通过信号转导、蛋白质的折叠与降解、氨基酸代谢、糖生物合成与代谢、脂质代谢等途径起作用。

3 结论与讨论

在雄穗相关性状的研究中,关注点大多集中在雄穗分枝数(TBN)和主轴长(TTL)这两个性状上,利用不同群体在玉米10条染色体的很多区段都检测



注:横轴表示玉米10条染色体;纵轴表示经过负的常数对数转换观察到的*P*值

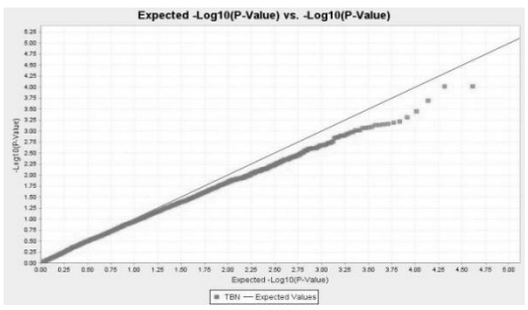
Note: The horizontal axis shows 10 chromosomes in maize, and the vertical axis shows −lg transformed observed *P* values

图3　玉米雄穗相关性状的全基因组关联曼哈顿图

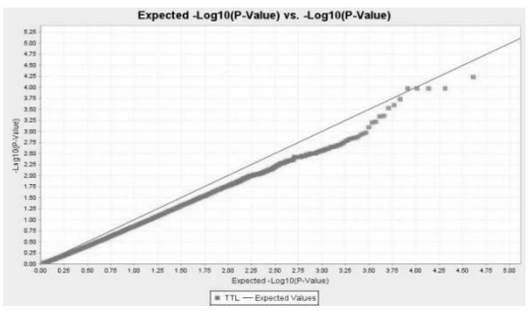
Fig.3　Manhattan plot for genome-wide association study of tassel-related traits in maize

到了QTLs。刘军霞等结合两种环境,定位到了TBN和TTL的QTL位点,包括4个分布在3号、5号、7号和9号染色体上的TBN相关QTLs,4个分布在2号、3号、9号和10号染色体上TTL相关QTLs,表型贡献率介于3.38%～17.01%[10]。Chen等利用BC_1S_1和RIL群体,在两种环境中定位到了21个TBN相关QTL位点,其中表型贡献率大于10%的主效QTLs有7个[11]。汤华等利用$F_{2:3}$群体定位到了5个TBN相关QTL位点,分布在1、3、9和10号染色体上[12]。在本研究中,以214份自然群体为试材进行的GWAS分析,鉴定的部分SNP位点与其他研究者报道的QTLs区段有交叠,如1号染色体上雄穗主轴长(TTL)关联位点PZE-101100633与张先创等定位到的雄穗主轴长相关QTL位置相近[13];7号染色体上两个雄穗分枝数相关位点SYN28234、SYN28243,其物理位置与Wang等的QTL位置相接近[14]。

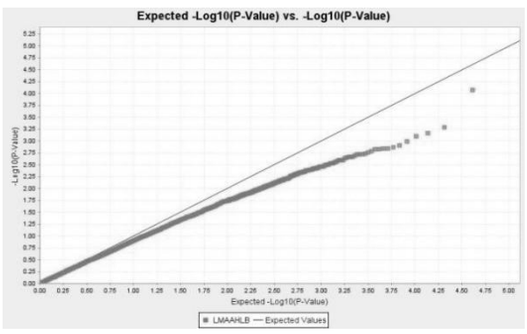
除了雄穗分枝数(TBN)和雄穗主轴长度(TTL)以外,本研究还鉴定到1个2号染色体与雄穗最高位侧枝以上主轴长度(LMAAHLB)显著相关的SNP位点,和11个位于10号染色体与雄穗最低位侧枝以上主轴长度(LMAALLB)显著相关的SNP位点,极大丰富了玉米雄穗相关遗传基础研究。



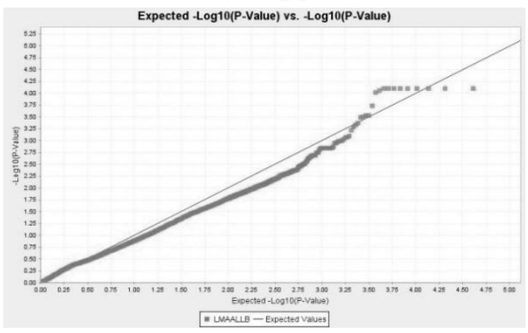
TB



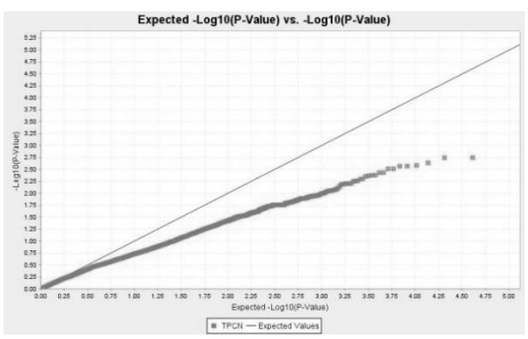
TT



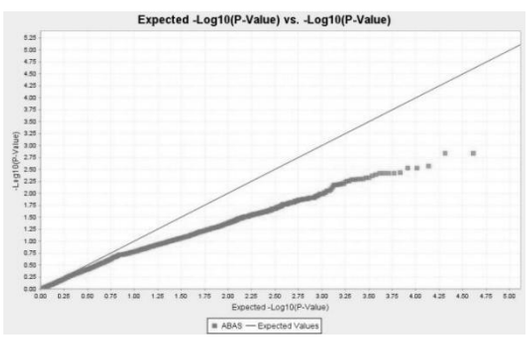
LMAAHLB



LMAALLB



TPCN



ABA

注:横轴表示经过负的常数对数转换的期望*P*值;纵轴表示经过负的常数对数转换观察到的*P*值

Note: The horizontal axis shows −lg transformed expected *P* values, and the vertical axis shows −lg transformed observed *P* values

图4 玉米雄穗相关性状的全基因组关联Q-Q图

Fig.4 Quantile-quantile plot for genome-wide association study of tassel-related traits in maize

表3 玉米雄穗相关性状的候选基因

Table 3 Candidate genes for tassel related traits in maize

序 号 No.	SNP标记 SNP marker	性状 Trait	染色体 Chr	物理位置 Position	*P*值 *P* value	候选基因 Candidate gene	注释功能 Annotated function
1	PZE-101100633	TTL	1	95702287	5.84E-05	*Zm00001d029938*	Protein ARABIDILLO 1
2	PZE-102080371	LMAAHLB	2	63832145	8.39E-05	*Zm00001d003864*	SNF4
						Zm00001d003865	protein PYRICULARIA ORYZAE RESISTANCE 21
						Zm00001d003866	uncharacterized
3	SYN28234	TBN	7	72122606	9.65E-05	*Zm00001d019875*	R3H domain-containing protein 1
4	SYN28243		7	72122712			
5	SYN26184	LMAALLB	10	30973045	7.88E-05	*Zm00001d023943*	coatomer subunit delta
6	PZE-110022180	LMAALLB	10	30976295	7.88E-05	*Zm00001d023944*	Pentatricopeptide repeat- containing protein chloroplastic

续表3　Continued 3

序 号 No.	SNP标记 SNP marker	性状 Trait	染色体 Chr	物理位置 Position	*P*值 *P* value	候选基因 Candidate gene	注释功能 Annotated function
7	PZE-110022181			30976574			
8	PZE-110022187	LMAALLB	10	30979057	7.88E-05	*Zm00001d023945*	probable serine/threonine- protein kinase At1g09600
9	PZE-110022191	LMAALLB	10	30986211	8.84E-05	*Zm00001d023946*	uncharacterized
10	PZE-110022194	LMAALLB		30986939	9.76E-05		
11	SYN32808	LMAALLB	10	31271735	7.88E-05	*Zm00001d023949*	hypothetical protein
12	SYN32809			31271882			
13	SYN32805	LMAALLB	10	31271978	7.88E-05	*Zm00001d023950*	glucuronoxylan 4-O-methyltransferase 1
14	SYN32807	LMAALLB	10	31273852	7.88E-05	*Zm00001d023952*	Glycosyltransferase-like KOBITO 1
15	SYN32810	LMAALLB	10	31276312	7.88E-05	*Zm00001d023953*	uncharacterized

本研究以214份玉米自交系为试验材料，对雄穗分枝数(TBN)、一级侧枝数目(TPCN)、主轴长(TTL)、最高位侧枝以上主轴长度(LMAAHLB)、最低位侧枝以上主轴长度(LMAALLB)、分枝与主轴角度(ABAS)等6个雄穗相关性状进行全基因组关联分析，挖掘15个显著关联SNPs位点，预测到10个候选基因，其中3个重要候选基因分别为*Zm00001d019875*、*Zm00001d023945*和*Zm00001d023950*，可能通过信号转导、蛋白质的折叠与降解、氨基酸代谢、糖生物合成与代谢、脂质代谢等途径参与调控玉米雄穗相关性状。

参考文献：

[1] 张奥妮，曾庆平，田丰，等 . 1997-2020年中国玉米种植面积与产量变化分析[J] . 作物研究，2024，38(4)：329-333 .
ZHANG A N, ZENG Q P, TIAN F, et al. Analysis on the changes of maize sown area and yield in China from 1997 to 2020[J]. Crop Research, 2024, 38(4): 329-333. (in Chinese)

[2] 徐洪文，宋凤斌，童淑媛 . 玉米雌雄穗发生发展及生理特性研究进展[J] . 广东农业科学，2012，39(3)：22-24 .
XU H W, SONG F B, TONG S Y, et al. Research progress on development and physiological characteristics of ear and tassel in maize [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2012, 39(3): 22-24. (in Chinese)

[3] 徐翠，许理文，葛建镕，等 . 利用高密度SNP芯片定位玉米雄穗分枝数QTL[J] . 植物遗传资源学报，2022，23(3)：832-841 .
XU C, XU L W, GE J R, et al. QTL Mapping of the tassel branch number using high-density SNP array in maize[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(3): 832-841. (in Chinese)

[4] XIE Y, WANG X, Ren X, et al. A SNP-based high-density genetic map reveals reproducible QTLs for tassel-related traits in maize[J]. Tropical Plant Biology, 2019, 12(4): 244-254.

[5] ZHAO X, PENG Y, ZHANG J, et al. Mapping QTLs and meta-QTLs for two inflorescence architecture traits in multiple maize populations under different watering environments[J]. Molecular Breeding, 2017, 37(7): 91-109.

[6] BROWN P J, UPADYAYULA N, MAHONE G S, et al. Distinct genetic architectures for male and female inflorescence traits of maize [J]. PLoS Genetics, 2011, 7(11): e1002383.

[7] CAO X D, LU H, ZHAO Z W, et al. Mining candidate genes for maize tassel spindle length based on a genome-wide association analysis[J]. Genes, 2024, 15(11): 1413.

[8] LIU C L, HAO Z F, ZHANG D G, et al. Genetic properties of 240 maize inbred lines and identity-by-descent segments revealed by high-density SNP markers[J]. Molecular Breeding, 2015, 35: 146.

[9] ZHANG H, ZHANG J Y, XU Q Y, et al. Identification of candidate tolerance genes to low-temperature during maize germination by GWAS and RNA-seq approaches[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20 (1): 333.

[10] 刘军霞，何小娟，刘婷婷 . 不同环境下玉米雄穗分枝数和主轴长的QTL分析[J] . 分子植物育种，2018，16(10)：3219-3326 .
LIU J X, HE X J, LIU T T. QTL analysis of tassel branch number and total tassel length in maize under different environments[J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(10): 3219-3226. (in Chinese)

[11] CHEN Z J, YANG C, TANG D G, et al. Dissection of the genetic architecture for tassel branch number by QTL analysis in two related populations in maize[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16 (7): 1432-1442.

[12] 汤华，严建兵，黄益勤，等 . 玉米5个农艺性状的QTL定位[J] . 遗传学报，2005(2)：203-209 .
TANG H, YAN J B, HUANG Y Q, et al. QTL Mapping of five agronomic traits in maize[J]. Acta Genetica Sinica, 2005(2): 203-209. (in Chinese)

[13] 张先创 . 玉米雄穗相关性状的QTL定位[D] . 重庆：西南大学，2020 .

[14] WANG Y L, CHEN J, GUAN Z R, et al. Combination of multi-locus genome-wide association study and QTL mapping reveals genetic basis of tassel architecture in maize[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2019, 294(3): 1421-1440.

(责任编辑：李万良)