

玉米育种行业创新现状与发展趋势

赵久然¹, 王 帅¹, 李 明², 吕慧颖², 王道文², 葛毅强³, 魏 琰³, 杨维才²

(¹北京市农林科学院玉米研究中心/玉米 DNA 指纹及分子育种北京市重点实验室, 北京 100097;

²中国科学院遗传与发育生物学研究所/种子创新研究院, 北京 100101;

³中国农村技术开发中心, 北京 100045)

摘要:玉米是全世界也是我国种植范围最广、用途最多、总产量最高的作物。发展玉米生产对保障我国粮食安全和满足市场需要发挥着至关重要的作用。本文分析和阐述了我国玉米生产的现状、现阶段的主要问题及未来的发展趋势, 并提出了相应的对策和建议。此外, 对 2017 年玉米主要研究进展进行了总结。

关键词:玉米; 玉米生产; 粮食安全; 发展对策; 研究进展

Current Status and Perspective of Maize Breeding

ZHAO Jiu-ran¹, WANG Shuai¹, LI Ming², LV Hui-ying², WANG Dao-wen²,

GE Yi-qiang³, WEI Xun³, YANG Wei-cai²

(¹Maize Research Center, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Beijing Key Laboratory of

Maize DNA Fingerprinting and Molecular Breeding, Beijing 100097;

²Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences/Innovative Academy of Seed Design, Beijing 100101;

³China Rural Technology Development Center, Beijing 100045)

Abstract: Maize is the most widely cultivated, used and highest yield crop in the world and China. The development of maize production plays a vital role in ensuring food security and matching the market requirement in China. We analyze and expound the current situation of maize production and breeding in China, the main problems at present stage and future trend of development, and forwards countermeasures and suggestions. In addition, the main maize research developments in 2017 were summarized.

Key words: maize; development of maize production; food security; countermeasures; research developments

1 我国玉米生产现状

1.1 玉米是全球也是我国第一大作物, 是我国粮食安全和稳产增产的主力军

全球玉米总产已多年保持在 10 亿 t 以上, 是全球总产量最大的粮食作物。同时, 玉米还是种植范围最广、单产潜力最高、用途最多的作物, 也是杂交种应用最早最普及的作物之一, 全球主要跨国种业巨头公司都已进入中国开展玉米研发和参与市场竞

争, 玉米种业均是各大种业巨头公司的主营业务。

我国玉米生产包括子粒玉米、鲜食玉米和青贮玉米。2017 年籽粒玉米面积 5.32 亿亩, 总产 2.16 亿 t, 为仅次于美国的全球第 2 大玉米生产国; 我国子粒玉米生产正面临较大的库存压力和农民种植玉米经济效益偏低等突出问题。鲜食玉米约 1800 万亩, 包括甜玉米约 500 万亩, 糯玉米 1000 多万亩, 甜加糯型玉米 200 多万亩, 我国已成为全球第一大鲜食玉米生产国和消费国; 我国的鲜食糯玉米在全球

收稿日期: 2018-03-08 修回日期: 2018-04-09 网络出版日期: 2018-04-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20180417.1043.016.html>

基金项目: 中国农村技术开发中心“农作物育种行业动态专题研究”项目

第一作者主要从事玉米遗传育种研究。E-mail: maizezhao@126.com

具有领先优势,生产上使用的所有鲜食糯玉米品种都是我国自主选育的,并已经走出国门,在一带一路走出去的战略中将发挥更重要作用。

例如京科糯2000不仅多年来一直是我国种植面积最大的鲜食玉米品种,同时在越南每年种植已经达到100多万亩,成为越南的主导品种。青贮玉米生产在当前我国供给侧结构性改革、玉米优化品种结构、粮改饲大背景下正在得到快速发展。2017年度,我国全株青贮玉米面积也已2000多万亩。但我国全株青贮玉米产业还处于初级发展阶段,未来将进入一个快速发展时期。

1.2 我国玉米产业面临激烈的国际市场竞争

我国历经2004-2015年连续12年的增产,积累了较大的玉米库存,以及玉米生产在劳动力、土地流转、农资投入等成本增加的多重影响下,成本偏高,子粒玉米在国际市场竞争力偏弱。我国自2016年取消了东北玉米的保底收购,玉米价格降到1.40元/kg以下,基本与国外进口玉米价格持平。2015年度和2016年度我国每年进口玉米及其替代品如饲用高粱、大麦、木薯干、玉米干酒糟等累计都在3000多万t以上,对我国玉米生产冲击较大。

1.3 我国玉米生产水平同美国等发达国家相比还有较大差距

美国是全球第一大玉米生产国和消费国,同时也是玉米研发和生产水平最高的国家,美国玉米种植面积保持在5.5亿亩左右,全国平均亩产已达700kg以上。我国2017年平均亩产为406kg,与美国还有较大差距。造成这种差距是多方面的,除了品种和种子因素以外,还有美国的气候适宜、土地肥沃以及规模化和全程机械化,并且已基本实现了转基因品种覆盖也是一个重要因素。

2 我国玉米未来发展趋势

玉米仍将保持粮食稳产增产主力军和第一大作物地位。由于畜牧养殖业发展对饲料的刚性需求和工业加工需求的增长,我国年需求玉米量在2.2亿t以上,并呈进一步增长态势,这就需要我国子粒玉米种植面积保持在5.5亿亩左右,最低不能够少于5亿亩,亩产保持在400kg以上;同时鲜食玉米和青贮玉米也会根据市场需求得到进一步发展,呈增长趋势。鲜食玉米保持在约2000万亩,未来对青贮玉米的需求潜力或可达1亿亩,但需要有一个逐步发展的过程,不宜盲目扩种,并应以粮饲通用型或粮饲兼用型品种为主。多抗广适、高产稳产型品种仍将

是生产和市场最为需求的。突破子粒机收技术瓶颈,实施全程机械化是发展方向。节本增效、提质增效、提高玉米生产的综合效益和市场竞争能力,是玉米生产和产业最需要坚持的。节水节肥的资源高效利用和减少农药使用的绿色生产技术将在玉米生产上得到进一步大力发展。转基因和基因编辑技术应在玉米上首先实现产业化。信息化和智能装备在玉米生产上得到进一步应用。

3 我国玉米发展的对策

根据我国玉米产业发展现状、未来发展趋势和所面临的机遇,我国玉米发展应采取如下对策。

3.1 进一步优化区域布局和品种结构

保持和进一步优化我国玉米生产已经形成的“四区两专”格局,四区就是四大优势产区:东北春玉米区、黄淮海夏玉米区、西南山地玉米区、西北灌溉玉米区;两专即专用青贮玉米和鲜食玉米。充分发挥自然禀赋,实施绿色增产发展模式。保持子粒玉米5.0亿~5.5亿亩之间,最低不能够低于5.0亿亩,以基本保障保持我国玉米的市场需求。

3.2 以节本增效、提质增效、提高综合效益和市场竞争能力为主线,创新选育优良品种,集成推广适用配套技术

(1)选育多抗广适、高产稳产品种。为玉米的高产稳产,稳定供给提供保障;(2)集成推广全程机械化技术,可以大幅度提高生产效率,降低人工成本;(3)选育抗旱节水、耐瘠薄高肥效品种,提高资源高效利用,同时提高秸秆还田的比率。

3.3 提高种业创新能力和提升种子的科技含量

(1)挖掘抗病虫性状,选育抗病、抗虫品种,减少农药使用和农药残留;(2)资源高效利用,提高对水、肥等资源的高效利用;(3)提高种子发芽率和种子活力,提高大田生产的整齐度和一致性;(4)加强种子真实性检测鉴定,提高对品种知识产权的保护。

4 2017年国内外玉米研究主要进展

4.1 我国科学家在玉米雄性不育技术领域取得重要进展

4.1.1 第3代杂交育种技术——玉米多控不育技术领域取得重要进展

玉米雄性不育应用于玉米杂交育种和制种中,可以免除人工或机械去雄、降低制种成本、提高制种纯度和产量,具有非常重要的应用前景。然而,目前玉米雄性不育基因的克隆与功能研究还很有限。

2011年,先锋公司采用转基因方法成功解决了玉米雄性核不育自然保持难题,开发出玉米雄性核不育制种(SPT)技术。在杂合恢复系导入一个与可育基因紧密连锁、与不育基因不连锁的致死基因,产生1:1可育和不育两种花粉,自交后代一半为不育系、另一半为保持系,再利用常规育种将一个红色果皮带荧光基因与可育基因紧密连锁,即保持系子粒为红果皮带荧光,不育系为普通黄色,可通过色选机将不育系子粒与保持系完全分开,生产纯合的不育系。该技术既可免除人工或机械去雄程序,又克服了细胞质雄性不育受叶斑病害、育性恢复等缺陷困扰,制种成本和风险大幅降低,制种质量显著提高。

2017年,北京科技大学万向元教授团队与北京市农林科学院赵久然研究员团队合作,通过系统的遗传学、细胞学、分子生物学等技术途径,对玉米隐性核不育基因 *ms7* 及其恢复基因 *ZmMs7* 进行了图位克隆,结果显示 *ZmMs7* 基因编码一个 PHD-Finger 转录因子,对调节玉米雄性发育起关键作用。同时,将转基因技术、花粉灭活技术、荧光种子技术、除草剂筛选技术与常规育种技术相结合,成功地创建了玉米多控不育技术体系。其技术体系原理是通过构建含有5个功能元件(1个育性恢复基因 *ZmMs7*、2个花粉自我降解基因 *ZmAA* 和 *Dam*、1个红色荧光基因 *DsRed2* 或 *mCherry* 和1个抗除草剂基因 *Bar*) 的表达载体,转化玉米获得中间材料,然后通过回交转育将含有上述5个元件的 T-DNA 区段导入进玉米隐性核不育材料 *ms7* 中,并进一步与不同遗传背景的玉米骨干自交系结合,从而创造出比国外同类技术(SPT)更安全、更稳定的多控不育保持系和多控不育系。该研究首次报道了玉米隐性核不育基因 *ZmMs7* 的图位克隆和功能研究,为玉米雄花发育的分子机理研究提供了重要线索;同时,首次提出了作物多控不育技术系统(Multi-Control Sterility System)的概念,利用该技术体系生产的玉米不育系和杂交种都不含任何转基因成分,可规避转基因对食品安全的困扰。该研究利用 *ZmMs7* 基因及其突变体(*ms7ms7*)成功创建了玉米多控不育技术体系,在玉米不育系创制与杂交种生产上具有重要应用价值^[1]。

4.1.2 新型 CMS-S 型不育系的应用 北京市农林科学院玉米研究中心以 CMS-S 型不育系 MD32 为胞质不育基因供体,经过回交转育和分子标记辅助选择,获得了花粉彻底败育的 S 型不育系京 724。

研究发现,在 S 型京 724 回交转育过程中,存在部分穗行花粉败育不彻底。利用育性不稳定株的近等基因系群体(BC_4F_1),通过基因定位和花粉差异表达基因的功能分析,在第2条染色体的短臂上锁定了6个与 CMS-S 育性稳定性相关的候选基因。亚细胞定位预测,发现 *GRM-362* 和 *GRM-173* 编码蛋白靶向线粒体,推测可能参与了对细胞质不育基因表达的调控过程。根据候选基因开发 SNP 标记,在分离群体各选取 50 个单株进行验证,结果发现与表型共分离^[2]。

目前,S 型不育系京 724 已成功地应用于京科 968 的不育化制种,并获得 7 项相关发明专利。开发的共分离标记用于 S 型京 724 回交转育过程中的辅助选择,减小了由于不育系中恢复株花粉污染,带来制种成本增加和制种种子不纯的问题。京科 968 的不育化年制种面积已达 2 万亩以上,生产杂交种子 1000 万 kg 以上,极大地推动了我国玉米主推品种的 S 型细胞质雄性不育化制种进程。

4.2 中国科学家首创玉米 EMS 诱变突变体库

玉米是全球种植范围最广、产量最大的谷类作物,其显著的高产性能和功能的多样性特征在促进国民经济发展和国家的粮食生产中占有重要地位。同时,玉米也是遗传学研究的重要模式物种。

中国农业科学院生物技术研究所张春义团队、北京市农林科学院玉米研究中心赵久然团队、齐鲁师范学院玉米功能基因组路小铨团队共同合作完成了首个玉米 EMS 突变体库的开发和测序。该研究通过乙基甲酸盐(EMS)处理 B73 获得玉米突变体,并通过结合外显子捕获技术和新一代测序技术来检测全部的突变位点在基因中的位置,分析这些位点对基因造成的影响,从而得到了大规模的玉米的突变体库。该研究共完成了 1086 个 M1 突变株的测序,并鉴定出 195268 个启动子及终止子的获得或丢失、错误拼接、各种非同义的蛋白质突变等由 CG 变为 TA 的点突变,这些突变类型都是能潜在导致蛋白发生变化的突变。平均每个突变株有 180 个突变位点,分布在 32069 个基因上,覆盖了 82% 的玉米基因组中可预测的蛋白质编码基因,平均每个基因就含有 6.1 个这种能导致基因编码的蛋白发生改变的突变位点。有多达 27214 个突变位点,分布在 14101 个基因的起始密码子、终止密码子的突变或错误拼接位置,这些类型的突变一定能导致基因编码蛋白的功能的丧失。利用该突变体库,研究人员还开发了结合正向遗传学和反向遗传学,快速的、低

成本的鉴定基因功能的新方法,并通过鉴定在赤霉素的生物合成途径中编码内根-贝壳杉烯合成酶这种关键酶的基因作为实例,证明了该方法的可靠性,从而验证了该突变体库的实用性。研究团队构建了突变体库的网站,提供了查询功能(网址为:www.elabcaas.cn/memd/),并与 MaizeGDB 合作,向全世界发放突变体以助力玉米功能基因组学的研究^[3]。

该研究用 EMS 突变的方法构建了基于 B73 品种的玉米突变体库,并结合外显子组捕获和新一代测序技术挖掘到突变位点的精准位置,为国内外从事玉米功能基因组学研究的科研人员研究玉米重要农艺性状的关键基因提供了重要的材料平台,将会大大加快功能基因组学研究的步伐,对我国乃至全世界玉米种质的遗传基础研究具有重要理论意义和现实意义。

4.3 玉米基因组测序研究进展

4.3.1 利用三代测序技术获得玉米基因组详细图谱 玉米是生物学研究中的重要模式植物。2009年,美国冷泉港实验室研究人员和爱荷华州立大学等机构研究人员合作,完成了对玉米自交系 B73 的基因组序列的测定,轰动一时。但当时使用的测序技术并不完备,无法解决玉米基因组中大量的重复序列,错过了基因间的大量区域,也无法准确捕捉到诸多细节。

2017年,美国冷泉港实验室研究员 Doreen Ware 和太平洋生物科学公司 David R. Rank 研究员合作利用新一代测序(第3代测序)技术再对玉米自交系 B73 进行测序,得到了新的、更详细的基因组图谱。此次研究使用单分子实时测序和高分辨率光学制图技术,通过解读长测序,构建了新的、更详细的 B73 基因组图谱。新技术让研究人员能对玉米基因间区域进行详细的观察,从而了解这些基因是如何受调控的。而新的基因组图谱也显示出前所未有的细节,让研究人员对玉米基因表达的变异性有了更深刻的认识^[4]。

通过比较新的 B73 系基因组图谱与在不同气候条件下生长的 W22 系和 Ki11 系基因组图谱,研究人员发现,后两个品系的基因组与 B73 的基因组差异巨大,平均只有 35% 的部分匹配一致。这种差异不仅表现在基因序列变化方面,还表现在基因表达的时间、位点以及表达水平方面。这表明,玉米基因组具有良好的表型可塑性,也意味着其环境适应能力极强。

研究人员指出,卓越的表型可塑性意味着玉米

可以使用更多的组合来适应环境变化,这是育种者的福音。在全球人口不断增加、气候变化问题不断加剧的背景下,玉米作为主要粮食作物,仍有巨大的潜力可挖。

4.3.2 华中农业大学严建兵团队解析野生大刍草对玉米遗传改良的贡献 现代栽培玉米是大约一万年由生长在低海拔地区的野生大刍草(*Zea mays* ssp. *parviglumis*)驯化而来。众所周知,驯化过程极大地降低了作物的多样性,大量优异的基因资源被丢失。利用野生资源进行作物的遗传改良越来越受到育种学家的重视。恰好,另外一种生长在高原地区的大刍草(*Zea mays* ssp. *mexicana*)可以与现代栽培玉米自由杂交。这表明,玉米野生近缘种大刍草和现代栽培玉米之间存在一定基因渗透,为现代栽培玉米遗传改良提供了一种新思路。但是目前,育种学家对两者间基因渗透的范围以及对现代玉米遗传改良的贡献还知之甚少。一个重要的原因是:野生大刍草和现代玉米的基因组大小类似,都高度复杂,有超过 85% 的重复序列,基因组组装非常困难。

华中农业大学严建兵教授团队和陈玲玲教授团队合作,基于中国农业大学李建生教授团队之前建立的玉米 Mo17 与大刍草类蜀黍的回交重组自交系群体,通过遗传设计把复杂的玉米和类蜀黍的基因组分成 100 多个小的区段,从而大大降低了基因组复杂性。结合二代和三代测序技术,通过混合组装,组装出了较高质量的玉米和类蜀黍基因组。比较基因组学的分析发现,栽培和野生玉米基因组之间存在大量的结构变异,包括 3 个百万碱基级别的结构变异,还在第 9 号染色体上发现一个包含 3 千万个碱基的倒位,该倒位可以引起玉米叶型等农艺性状的变化。利用公共发表数据,通过对数百个玉米自交系和数十个野生大刍草材料进行比较分析,发现几乎每个玉米材料中都存在少量野生大刍草的基因组片段,总体来看有超过 10% 的玉米基因组与野生大刍草基因组存在基因渗透,野生大刍草基因组对玉米的适应性,尤其是从平原到高原的适应和改良存在着显著贡献,这些结果值得进一步的深入研究。

基于这种遗传设计,该研究还第一次准确估计出玉米每自交一代可以发生 49~89 个点突变,其中有害突变更倾向于在近着丝粒区域富集^[5]。该研究为下一步深入挖掘来自野生玉米材料中的优异基因,构建玉米泛基因组和玉米的遗传改良提供了宝贵资源和新的思路。

4.4 玉米单倍体诱导机制的解析

单倍体诱导具有巨大的商业育种价值,对玉米来说,常规的杂交育种所需周期长,利用单倍体诱导产生单倍体然后加倍产生纯合的二倍体,可以大大加快育种进程,助力作物的遗传改良,已经在美国杜邦先锋、孟山都、德国 KWS 等跨国公司的玉米育种中得到大规模的应用。在我国,多家单位也在进行单倍体诱导工作。中国农业大学陈绍江教授团队“玉米单倍体育种高效技术体系的创建及应用”,将技术发明与应用基础研究和育种实践紧密结合,创建了玉米单倍体育种高效技术体系,独创了高油诱导系及单倍体子粒自动化鉴别技术,促进了玉米杂交育种技术的转型升级,并荣获了“大北农科技奖”,具有重大的科学意义与应用价值。北京市农林科学院玉米研究中心作为该项研究成果的共享单位,也开展了大量的工作:(1)创制出具有诱导率高、结实性好等优良特性的玉米单倍体诱导系 6 个,并率先利用和选育出 3 个单交种型诱导系;集成创新一套链条式流水线作业的工程化玉米单倍体育种技术体系,实现规模化创制优良 DH 系 5 万余份,育种效率极大提高。(2)建立以单倍体育种技术为核心,以 DH 系为载体,信息技术和 DNA 指纹分子技术紧密结合的单倍体育种平台,实现育种资源共享与利用;协议发放优良 DH 系 2 万多份次,并向国家种质资源库和国家玉米重大良种攻关协作组提供 3000 份 DH 系;协作单位利用所提供的 DH 系和技术已组配出大量组合,其中已有 50 多个品种通过审定。(3)创新选育出系列优良玉米品种 11 个,并利用单倍体育种技术快速解决多个主推品种缺陷,实现和促进新品种、新技术的大规模产业化和大规模应用。选育的 MC278、MC703、MC670 等优良品种通过国家或省级审定;并纯化和优化浚单 29、农华 101 等多个主推品种。

尽管玉米单倍体育种取得了较大的进展,但其遗传机制一直没有明晰,存在多种假设。之前的研究团队提出假设:是否花粉中的染色体异常导致了受精后染色体消除从而诱导单倍体产生?

华中农业大学玉米团队严建兵课题与中国农业大学金危危课题合作,利用显微观察的方法发现诱导系花粉减数分裂过程中染色体行为并无异常。严建兵团队则发展一种分离诱导系 CAU5 成熟花粉单核和分离常规自交系单精子的方法,通过对单核及单细胞样品进行高通量测序和拷贝数变异分析,证明诱导系的花粉在减数分裂期之后会产生染色体的

片段化现象,单倍体诱导的发生可能和花粉精核的非整倍性变异相关。也就是说,染色体的片段化是单倍体诱导的潜在原因之一,而且是一个持续发生的过程,当染色体已片段化的精核和卵细胞结合后,就可能发生父源染色体的消除,从而诱导产生单倍体。这个结果不仅支持单倍体诱导的双受精假说,同时也为解析单倍体诱导机制提供了新的视角和手段,在诱导系的培育和改良方面具有潜在的利用价值^[6]。

4.5 玉米单产潜力得到进一步挖掘和提高

2017 年 12 月 18 日,美国玉米高产竞赛(NCYC)结果公布,最高亩产量达 2267.39kg,再次刷新全球玉米最高产记录。所使用品种为杜邦先锋提供的 P1197AM;2017 年 10 月 12 日,中国农业科学院作物科学研究所作物栽培与生理创新团队首席专家李少昆研究员牵头的新疆玉米密植高产全程机械化示范田,经农业部玉米专家指导组、全国玉米栽培学组组织专家进行实测验收,结果显示最高亩产达到 1517.11 kg,刷新了我国玉米单产纪录。所使用品种为北京市农林科学院玉米研究中心选育的 MC670。

4.5.1 华中农业大学玉米团队系统解析玉米产量与株型遗传机理 在过去的 80 年里,玉米产量提高了 8 倍多,而其中有一半以上得益于育种家对玉米直接产量性状(如子粒的籽长、粒宽与粒厚等)与株型的选择育种。玉米子粒性状与株型性状在玉米育种过程中发生了显著的变异,而其变异的遗传机理在广泛的遗传背景下并没有完全被解析。华中农业大学玉米团队严建兵课题组前期构建了来自 14 个具有广泛遗传变异的自交系亲本的 10 个重组自交系群体(ROAM 群体),并对该群体进行了 5~12 个点的多年田间试验与表型鉴定,获得了可用于解析复杂数据性状遗传机理的高通量基因型与表型数据^[7]。

(1)华中农业大学玉米团队李青课题组主要从事玉米表观遗传变异以及其对玉米产量性状的调控机理研究。基于严建兵课题组前期的玉米子粒数据,合作利用 3 种遗传统计方法,对玉米子粒性状遗传变异的机理进行剖分,鉴定到 729 个控制玉米子粒大小变异的 QTL,其中 22 个为主效的 QTL 位点。玉米与水稻的子粒性状比较功能基因组分析发现,近 80% 的玉米与水稻子粒大小同源基因都共定位于玉米子粒大小 QTL 区域。进一步的分子生物学实验验证了一个水稻在玉米中的子粒大小同

源基因 *ZmINCW1*, 其在玉米中行使相同的功能, 控制着玉米子粒大小与粒重的变异^[8]。这些结果表明, 尽管控制子粒大小变异的遗传机制复杂, 但在玉米和水稻中具有相对保守的调控机制。该研究加深了人们对禾本科作物子粒大小变异的遗传机理理解。

(2) 华中农业大学玉米团队李林课题组主要从事玉米株型与系统生物学研究。该课题与严建兵课题组合作, 基于前期收集的玉米株型变异高通量数据, 首次在多个来源具有广泛遗传变异的大群体中进行 10 个株型性状的表型分析与遗传剖分。该研究发现, 10 个玉米株型性状之间具有较强的表型相关, 可聚为三大类, 其中雄穗分支数与叶夹角变异最大。有意思的是, 雄穗分枝数与叶夹角也是玉米育种的最为重要的选择靶标。遗传定位分析共鉴定到了近 800 个控制玉米株型变异的 QTL 位点, 其中绝大多数(92%) 为稀有位点, 只在一个遗传群体中检测到, 说明遗传群体的广泛变异以及稀有功能位点的普遍性。同时, 该研究还对相关度较高的性状进行遗传分析, 发现定位到的大量“一因多效性” QTL 可以很好地解释表型相关。进一步, 该研究还验证了 5 个主效的 QTL 并精细定位了一个位于第 3 号染色体上的株高主效 QTL^[9]。该研究对玉米株型变异进行了系统剖析, 为玉米理想株型育种提供了靶标。

4.5.2 提高玉米产量新方法 编码细胞色素 P450 蛋白 CYP78A1 的 *ZmPLA1* (*PLASTOCHRON1*) 基因在叶片基部尤其是分生区表达量很高。该基因过表达后玉米叶片增大明显、生物量增加, 但是营养生长到生殖生长的转换被抑制, 玉米不能正常开花结实, 细胞水平的分析表明玉米叶片增大是细胞分裂增加的结果。植株的生长是由细胞分裂和细胞扩张协同增加的结果, 单方面的分裂增加会造成极端的表型而不能在整体上增加植物的生物量。

因此, 国外研究团队克隆了在从细胞分裂到细胞扩张转换中高效表达的 *ZmGA2ox* 基因启动子, 用该启动子驱动 *ZmPLA1* 的转基因玉米植株发育正常, 而且叶片大小和株高明显增加, 导致最终的生物量和产量大幅提升^[10]。

4.6 玉米子粒研究取得重大进展

4.6.1 *UBL1* 基因调控玉米子粒发育的分子机制

玉米作为一种重要的粮食和饲料作物, 在世界农业生产中扮演着越来越重要的角色。从基因层面上研究玉米子粒发育, 不仅有助于认识其发育的分子

机制, 而且有可能为玉米分子改良提供新的方法和途径。转录后水平的基因表达调控在生物体发育过程中具有至关重要的作用, 但在植物中目前相关研究报道还较少。

中国农业科学院作物科学研究所王国英研究员科研团队发现玉米 *UBL1* 基因影响 mRNA 前体的剪接, 在玉米子粒和幼苗发育中发挥着关键作用。研究表明 *UBL1* 基因具有核酸外切酶的活性, 功能缺失导致细胞内剪接体复合物的重要组分 U6 snRNA 的总量减少及部分 3' 末端修饰异常, 从而造成 mRNA 的剪接障碍。转录组测序分析进一步证实了其突变体中部分基因存在内含子滞留^[11]。研究成果对揭示玉米子粒发育和产量形成的分子基础具有重要意义。

4.6.2 维生素 B6 (VB6) 在玉米子粒发育过程中的作用 维生素 B6 作为一种重要的辅酶和抗氧化物质, 对植物的生长发育及应对外界胁迫起着重要的作用。

山东大学谭保才教授团队鉴定并克隆了一个影响玉米子粒发育的基因 *Smk2*, 该基因编码 VB6 合成途径中的谷氨酰胺酶。*Smk2* 的突变严重阻碍了胚的发育, 但对胚乳发育影响较小。分析表明, *smk2* 突变体胚和胚乳中都含有微量 VB6, 说明种子中 VB6 的含量对胚的发育十分关键, 而对胚乳发育的影响相对较小。微量的 VB6 可能是母体组织向子粒运输的, 但这些 VB6 不足以维持种子正常发育, 大量 VB6 需要种子自身合成。研究还发现, VB6 可能以磷酸吡哆胺的形式累积在胚乳中^[12]。

4.6.3 华中农业大学玉米团队克隆解析玉米子粒发育新基因 *Emp10*、*Emp11* 调控机理 PPR 蛋白家族在玉米、水稻中有数百个家族成员, 对植物的生长发育发挥重要作用。华中农业大学玉米团队邱法展老师课题组克隆并解析了两个玉米新的 PPR 蛋白家族成员 *Emp10* 和 *Emp11* 对玉米子粒发育的调控机理, 对阐释玉米子粒发育机制具有重要意义。*Emp10* 编码一个靶向线粒体的 P 型 PPR 蛋白, 该基因的突变导致线粒体基因 *nad2* 的第一个内含子不能被正常剪切, 导致了线粒体复合体 1 的组装缺陷, 最终导致子粒的胚和胚乳发育缺陷, 形成空皮表型^[13]。*Emp11* 编码一个含有 16 个 PPR 重复基序的 P 型 PPR 蛋白, 该基因影响线粒体基因 *nad1* 四个内含子的剪切, *nad1* 是线粒体复合体 1 的中心组分, 同样的, *Emp11* 的突变也使得线粒体复合体 1 不能正常组装, 线粒体供能受阻, 导致子粒的缺陷表型,

RNAi 阳性转化事件的表型同样证实了该基因对子粒发育的影响^[14]。

4.6.4 利用转座子标签法获得玉米子粒缺陷突变体,阐述协同伴侣蛋白在种子发育中的作用 Ac/Ds 转座子系统是研究玉米功能基因组学的重要工具。Ac/Ds 转座子系统以其在基因组中的低拷贝、倾向插入基因外显子、可以在同一基因不同位点造成突变等独特优势,在构建玉米突变体库和进行基因功能鉴定方面具有重要应用前景。

国外研究人员通过改造的转座子标签系统使得转座元件在转座酶存在时可以在基因组中发生连续跳跃,引起突变,使得通过少量转基因操作即可获得大量突变体材料,该方法解决了玉米转化效率低的瓶颈问题,而且转座元件中插入 GFP 报告基因以便追踪转座元件的去向并进行共分离分析,同时在转座元件切离时,两侧 8bp 的重复序列会部分地保留,从而留下切除足迹,造成移码或不移码的突变以证明表型,并能够在致死突变中获得正常植株。通过对子粒表型的筛选,发现了一个子粒缺陷的隐性致死突变体,进一步分析表明 *GRMZM2G048851* 基因的突变导致了子粒缺陷的表型。通过蛋白序列比对发现其与酵母和哺乳动物的协同分子伴侣 TTI2 (Tel2-interacting protein 2) 同源。功能研究表明,与哺乳动物类似,玉米中的 TTI2 会与 TEL2 (Telomere maintenance 2) 和 TTI1 (Tel2-interacting protein 1) 形成 TTT 复合体并进一步调节细胞内 PIKKs 蛋白 (phosphatidylinositol 3-kinase-related kinases) 的含量^[15]。该研究首次揭示了协同伴侣蛋白在种子发育中的作用。

4.7 玉米抗性研究取得多个突破性进展

4.7.1 中国农业大学蒋才富团队在玉米耐盐基因的作用机理研究取得进展 维持组织中 Na^+ 、 K^+ 稳态及 K^+/Na^+ 比率平衡对植物抗盐十分重要。已有的研究表明,当生长在盐胁迫条件下,不同玉米自交系叶片中积累的 Na^+ 浓度以及 K^+/Na^+ 比率存在显著差异,但到目前为止还没有相关 QTL 基因被克隆。

中国农业大学蒋才富团队以 Zheng58/Chang7-2 RIL 群体为材料,克隆了调控叶片 Na^+ 含量的主效 QTL 基因 *Na + Content1* (*ZmNCL1*)。 *ZmNCL1* 编码一个 Na^+ 选择性的离子转运蛋白 *ZmHKT1*,它主要在根中柱表达,通过减少木质部导管中的 Na^+ 浓度来抑制 Na^+ 由根往地上部的运输,从而促进玉米抗盐^[16]。玉米抗盐 QTL 基因 *ZmNCL1/ZmHKT1* 的克

隆和功能解析为玉米抗盐性的改良提供了理论支撑和筛选靶点。

4.7.2 中国农业大学徐明良等团队在玉米抗病毒基因的作用机理取得进展 据统计,每年我国玉米病害造成的产量损失达总产的 10% 以上。因此如何减少生物和非生物胁迫对玉米产量影响成为育种家们主要研究方向之一。玉米矮花叶病是世界范围内普遍发生的一种病毒性病害,在我国和欧美等国家地区都曾发生不同程度大流行,对玉米产量造成严重损失。在我国该病主要由玉米甘蔗花叶病毒引起,很难通过药剂防治达到很好的效果。因此,挖掘抗病基因,培育抗病品种是控制玉米矮花叶病最经济有效的措施之一。

中国农业大学徐明良教授研究团队与美国爱荷华州立大学 Thomas Lübberstedt 教授团队合作,通过大量的遗传研究,研究团队发现玉米抗矮花叶病有两个一致性的主效抗性位点 *Scmv1* 和 *Scmv2*,分别位于第 6 号染色体短臂和第 3 号染色体的着丝粒附近,2 个位点共同存在时表现出高抗。两个研究团队通过合作已经克隆了 *Scmv1* 位点的抗病基因-*ZmTrxh*,该基因编码非典型的 H 型硫氧还蛋白,通过抑制病毒 RNA 的积累,在侵染的早期表现出抗病^[17]。

位于第 3 号染色体的 *Scmv2* 效应较小,主要在抗病的后期发挥作用。经过多年的抗病 QTL 精细定位确定了候选基因,通过转基因功能互补和 RNAi 干扰等证明 *Scmv2* 位点上的抗病基因为 *ZmABP1*,编码生长素结合蛋白 1。抗、感等位基因在转录区序列有差异,包含第一内含子上一个 524bp 的插入/缺失和第一外显子上的两个 SNP,研究证明这些差异对 *ZmABP1* 的抗性和定位没有任何影响。表达谱分析表明抗病近等基因系中 *ZmABP1* 基因的表达量显著高于感病近等基因系,并且在病毒侵染后期呈显著上调表达,从而增强了玉米对 SCMV 的抗性。同样,在 RNAi 干扰,功能互补以及缺失型中间载体等转基因后代中 SCMV 抗性与 *ZmABP1* 的表达水平呈显著正相关,表现出剂量效应。启动子活性分析表明等位基因间启动子序列的差异影响 *ZmABP1* 基因的表达,从而导致抗感差异。通过酵母双杂、蛋白互作验证等证实了 *ZmABP1* 与 *ZmR-bCS* 互作,并证明了 *ZmABP1* 对病毒 RNA 的积累没有影响,推测 *ZmABP1* 可能影响了病毒粒子的系统移动^[18]。本研究首次报道了 *ZmABP1* 可以在玉米抗甘蔗花叶病毒病中起作用,揭示了 *ABP1* 新的

功能。

4.7.3 中国农业大学周涛团队在解析玉米与甘蔗

花叶病毒互作方面取得重要进展 玉米矮花叶病在世界玉米产区危害严重,在我国和欧洲主要由甘蔗花叶病毒(SCMV, sugarcane mosaic virus) 侵染引起,近年来在SCMV种群变异、抗病基因定位、与寄主蛋白互作、影响寄主因子表达等方面有了较多进展,但关于SCMV增殖和侵染致病过程中所调控的寄主蛋白及所需要的寄主因子鉴定方面缺少较为系统和全面的研究。此外,玉米不同功能叶片在响应病毒侵染中有何差别尚无研究和报道。

中国农业大学植物保护学院周涛课题,在观察和分析SCMV系统侵染玉米表型的基础上,基于病毒在玉米不同发育阶段的叶片细胞中利用相同的寄主因子进行增殖这一现象,利用蛋白组学技术iTRAQ,通过鉴定和比较在SCMV系统侵染的源叶和库叶中引起的显著差异蛋白,分析差异蛋白的生物学功能和亚细胞定位,比较源叶和库叶对SCMV侵染所表现的不同的响应模式,并测定相关生物学过程参数,明确了源叶和库叶对SCMV侵染的响应;鉴定了在源叶和库叶中SCMV侵染调控的、具有相同表达模式的玉米蛋白;利用VIGS技术快速研究表达模式发生相同变化的玉米蛋白在SCMV侵染、致病中的功能,构建了蛋白组学分析和VIGS技术相结合的技术系统用于高通量筛选鉴定参与SCMV——玉米互作中的重要功能基因,成功鉴定了玉米蛋白ZmPDI、ZmPGK和ZmPAO在SCMV增殖中的功能^[19]。本研究为深入揭示玉米与SCMV相互作用的机制提供了重要数据,对解析SCMV致病机理、提出抗病新策略具有重要的理论意义和应用前景,也为研究其他主要作物-病毒互作提供了重要参考和借鉴。

4.7.4 玉米中真菌诱导的蛋白超乙酰化分析研究

进展 赖氨酸乙酰化是一种重要的翻译后修饰,参与调控一系列生物过程的多种蛋白质。组蛋白乙酰化在植物防御中的作用已经明确,病原效应蛋白编码的乙酰转移酶可以直接乙酰化宿主蛋白以改变其免疫力。然而,植物内源性酶在免疫应答过程中是否可以调节蛋白乙酰化尚不清楚。

美国爱荷华州立大学植物病理学与微生物学系研究团队研究发现,效应分子HC-毒素(HCT,一种由真菌病原菌玉米圆斑病菌种1产生的组蛋白脱乙酰酶抑制剂)通过改变蛋白乙酰化促进在玉米中的毒性。质谱分析结果表明,乙酰化是一种广泛的翻

译后修饰,并且影响许多已深入研究的由玉米基因编码的蛋白质。此外,外源HCT的应用研究表明,植物编码的酶(组蛋白脱乙酰酶)的活性可被调节,以改变免疫应答过程中非组蛋白的乙酰化^[20]。

4.8 玉米品质及改良研究进展

4.8.1 中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所巫永睿团队发现植物新转录因子家族

PLATZ参与玉米胚乳发育与灌浆 玉米胚乳的发育与产量、品质形成密切相关,通过开展相关基因的克隆与功能解析,揭示调控胚乳发育的新机制,拓展优质蛋白玉米育种的分子路径。

floury3 是一个经典玉米胚乳半显性突变体,千粒重比野生型下降近60%,但营养和生殖生长没有明显影响。中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所巫永睿研究团队克隆了*Floury3* 基因,发现该基因编码一个PLATZ家族蛋白。*fl3* 蛋白的PLATZ结构域的Asn/His氨基酸替换导致了显性突变。*fl3* 特异在胚乳组织中表达,并且约90%以上的转录本来自于母本,偏离在胚乳中正常的母本父本之比为2:1。同时父本基因组中的*fl3* 基因启动子也被发现具有更高的甲基化水平。这些结果证明*fl3* 是一个新发现的玉米印迹基因,主要由母本表达,所以导致*fl3* 的显性突变表现为半显性遗传效应。利用酵母双杂交筛选,该研究组发现*FL3* 可以与RNA聚合酶III转录复合体中的RPC53和TFC1互作。RNA聚合酶III下游的5S rRNA和tRNA的转录本在突变体中也显著降低,说明突变*fl3* 蛋白直接参与并负面影响了RNA聚合酶III的转录。对*fl3* 胚乳进行转录组分析发现营养物质储藏相关基因的表达在突变体受到严重影响^[21]。PLATZ是植物特有转录因子家族,自2001年在豌豆中该家族第一个基因序列被克隆以来^[22],这个转录因子家族的遗传突变体和功能始终未见报道。我们发现*FL3* 和其他PLATZ成员可能存在功能冗余,*fl3* 突变体能被克隆和进行功能研究得益于该基因的显性突变,这是遗传上研究功能冗余最有效的方法之一。

4.8.2 提高玉米甲硫氨酸含量改良家禽饲料营养

品质 玉米胚乳中占70%的储存蛋白是缺乏多种必需氨基酸(如赖氨酸、色氨酸和甲硫氨酸)的醇溶蛋白,所以玉米子粒蛋白的营养品质很差。虽然饲料可以通过补充大豆来提高赖氨酸含量,但大豆也缺乏甲硫氨酸。家禽缺乏甲硫氨酸会导致肉鸡生长减缓和鸡蛋产量下降。肉鸡喂养实验证明转基因玉米相较普通玉米可显著提高肉鸡体重。

中国科学院植物生理生态研究所巫永睿、美国罗格斯大学 Thomas Leustek 和 Joachim Messing 团队合作,以源流库为理论依据,通过组织特异性表达甲硫氨酸代谢途径的关键基因,从而提高了储藏器官胚乳中的甲硫氨酸含量^[23],并且能够被肉鸡有效利用,为改良玉米营养品质提供了新的候选基因和材料,对后续研究和改良玉米子粒具有重要指导意义。

4.8.3 玉米直链淀粉含量的遗传结构研究 淀粉是玉米子粒中含量最丰富的碳水化合物,主要包含了 25% 直链和 75% 左右的支链淀粉。跟总淀粉含量不同的是,直链和支链淀粉各自所占的百分含量决定了食品原料和工业应用中不同的加工性能。越来越多的研究兴趣转移到遗传控制单个直链或支链淀粉含量上,而它们生物合成的酶反应机器仍不完全清楚。

上海交通大学王文琴与中国科学院上海植物生理生态研究所巫永睿研究组以及沈阳农业大学黄瑞东研究组合作,利用了 454 株玉米子粒中表型直链淀粉的含量,以及对应的 9007194 个 SNPs 的基因型,进行连锁不平衡的全基因组关联分析,筛选出了与直链淀粉合成相关的 27 个 SNPs 以及有潜力的 39 个候选基因^[24],这些结果初步阐明了直链淀粉合成的调控网络,对后续研究和改良玉米子粒具有重要指导意义。

4.8.4 玉米子粒发育基因调控网络的解析 转录因子(TFs)对其靶基因的调控在空间和时间上存在复杂的特异性,这对于所有细胞过程的控制都是至关重要的。河南农业大学杜春光、杨青华团队利用生物信息学分析构建了玉米发育子粒的基因调控网络(GRN),以期揭示具有重要作用的 TFs 及其互作基因。首先利用 78 套玉米转录组数据构建了一个 GRN,然后研究了基因集以及可能的交互作用模式,进而揭示了高度交织的网络群体。一个群体是由大部分与 opaque2、脆性 endosperm1 和 shrunken2 相互作用的未知的与种子表型有关的基因。另一个群体大部分是由基础胚乳转移层表达的基因组成,它们可能负责营养运输。进一步把不同的种子隔室和不同的发育阶段和途径下推断的 GRNs 与基因表达模式整合在了一起,阐释了 GRNs 的生物学意义。针对 GRN 研究中发现的 8 个 TF-靶基因启动子互作,研究者通过酵母单杂交分析验证了其中的 6 个。这项研究精确定位了可能对玉米种子发育至关重要的交织网络群体中的高综合影响力的关键基因^[25]。

4.9 玉米遗传转化方面的研究进展

4.9.1 Bbm 转录因子提高转化效率和调控胚状体发生取得重要进展 (1) 农杆菌介导的单子叶植物的转化受基因型的影响很大,极大的限制了转基因作物开发。2016 年,杜邦先锋联合巴斯夫和陶氏益农公司在玉米中发现了两个对转化效率影响的基因 *Baby boom*(*Bbm*) 和 *Wuschel2*(*Wus2*),超表达这两个基因可提高转化效率到 25% ~ 50%^[26]。

美国密苏里大学转基因植物研究中心主任张展元团队与罗德岛大学 Kausch AP 团队合作,选择商业价值很高但转化效率很低的 B73 玉米材料和高粱 P898012 材料做为受体。利用玉米干旱诱导型启动子 RAB17 驱动 CRE/lox 剪切系统,*NOS* 启动子和 *UBI* 启动子分别驱动 *Wus2* 和 *Bbm* 基因。在愈伤诱导阶段,*Wus2* 和 *Bbm* 基因的表达促进了出愈率和愈伤状态的提升;在分化之前,干燥的条件可以诱导 *CRE* 基因的表达,促使 LoxP 位点发生重组,从而将 *CRE:Wus2:Bbm* 串联表达盒切除,避免其对后期产品开发的影响。

利用该系统,B73 的转化效率可以达到 15%,P898012 的转化效率可达到 11%^[27]。这无疑证明了 *Bbm* 和 *Wus2* 基因的发现和应用给植物功能基因组研究带来新的机遇。

(2) BABY BOOM (BBM)、LEAFY COTYLEDON1 (LEC1) 和 LEC2 转录因子是植物细胞多能性的主要调节因子,在没有任何外源生长调节因子情况下异源过表达其中任何一个转录因子均可以诱导胚状体的发生,美国密苏里大学转基因植物研究中心主任张展元团队与罗德岛大学 Kausch AP 团队合作,利用 *Bbm* 和 *Wus2* 基因,成功建立了玉米自交系 B73 和高粱 P898012 的高效无标记转化系统。

有研究表明,LEC 和 BBM 参与调控同一个发育过程,但是其分子途径是否相同尚未知晓。荷兰瓦赫宁根大学 Kim Boutilier 团队研究人员发现 BBM 可以转录调控 *LEC1* 和 *LEC2*,*FUSCA3* (*FUS3*) 和 *ABI INSENSITIVE3* (*ABI3*) 等基因,LEC2 和 *ABI3* 定量调节 BBM 介导的胚胎发生,*FUS3* 和 *LEC1* 是该过程重要组成部分^[28]。

4.9.2 半胱氨酸提高农杆菌介导的玉米幼胚转化效率机理的系统解析 最近几年,玉米的遗传转化效率不断提高,其中抗氧化剂半胱氨酸可明显提高玉米幼胚的农杆菌转化效率,但其机理尚不明确。

中国农业大学王建华和中国农业科学院刘允军团队,通过在共培养培养基中添加半胱氨酸可以明

显提高 HiII 和 Z31 两个品种的农杆菌转化效率,半胱氨酸处理后的幼胚活性氧的含量要高于对照组。通过转录组测序进一步研究证明,半胱氨酸处理后 939 个基因表达上调,这些基因主要参与氧化还原反应过程,另外有 549 个基因表达下调,主要参与细胞壁和细胞膜代谢过程^[29]。

4.10 适合杂种优势利用作物的全基因组关联分析新方法

全基因组关联分析(GWAS)近年来已被广泛应用于重要农艺性状的基因定位和候选基因挖掘。目前 GWAS 大多局限于纯系个体或其构成的自然群体。这类群体比较适合于自花授粉作物的遗传研究。而对于利用杂种优势的作物如玉米等,由于生产上利用的是杂种,基于自交系等纯系所获得的研究结果并不能直接推广应用到由自交系所产生的杂种,对于配合力和杂种优势等性状更是只能依赖杂种才能进行研究。基于杂种的 GWAS,并不能通过对纯系分析方法的简单套用来实现,成为杂种优势利用作物 GWAS 的一大障碍。

中国农业科学院作物科学研究所“玉米分子育种技术和应用”创新团队发展的一种基于多杂种的 GWAS 分析群体——多杂种群体(MHP, multiple hybrid population),即由杂交产生的多杂种所组成的群体。产生这类群体的最基本杂交方式是双列杂交及其各种变形,包括北卡罗来纳设计 II,实际应用于 GWAS 的多杂种群体可以是各类交配方式所产生的不同杂种的混合体。多杂种群体 GWAS 分析方法的发展丰富了性状-标记关联分析的理论和方法,可以用于包括配合力和杂种优势等在内的重要农艺性状的遗传解析、基因挖掘和表型预测。

与经典数量遗传和育种中广泛应用的杂种群体相比,用于 GWAS 的多杂种群体规模大,交配方式灵活,多种交配设计可以单独或混用使用,容许特定交配设计中存在大量杂种缺失。与纯系群体相比,多杂种群体用于 GWAS 具有如下优点:一是同时适合于自花授粉和杂种优势作物的配合力、杂种优势、杂种性状的遗传分析。二是通过分享亲本可以非常容易地分享大规模的杂种群体,合作者利用 n 个分享的具有高密度分子标记信息的纯系可以产生最多 $n(n-1)/2$ 个杂种,而这些杂种的基因型可以通过亲本(纯系)的基因型推断出来。三是杂种的配制和选择具有很大的灵活性,采用同样的一套纯系,可以根据需要配制适合不同研究目标的杂种群体。四

是杂种具有比纯系更强的环境适应性,因而可以在更大范围内分享遗传材料、开展合作研究,特别适合于不同环境条件下非生物胁迫的研究。五是可以利用一部分杂种的 GWAS 来预测可能配组的所有其他杂种的表现,实现对杂种表现、配合力和杂种优势的全基因组预测。

“玉米分子育种技术和应用”创新团队利用 28 个玉米温带自交系和 23 个热带自交系,通过双列和北卡罗来纳设计 II,配制了 724 个杂种 F_1 ,组成多杂种群体。利用 55 K SNP 芯片产生的基因型数据和开花性状(播种-抽雄的天数、播种-吐丝的天数、播种-开花的天数、开花-吐丝的间隔期)进行 GWAS 分析。采用适合杂种的 PEPIS 软件进行分析,其非上位性模型的结果得到了适合纯系的 TASSEL 分析方法的验证。鉴定出与开花性状有关的 5 个基因组区域,并用于候选基因和数量性状核苷酸的挖掘。同时对 51 个玉米自交系进行深度重测序,获得了 790 万个 SNP 标记,为更高分辨率的 GWAS 打下了基础。利用这些自交系,理论上可以产生 1275 个杂种,也可以利用已有的 724 个杂种的结果,对其余杂种进行表型预测。用于构建多杂种群体的 51 份自交系及其深度重测序数据将提供给国内外合作者开展不同性状的 GWAS 和配合力/杂种优势预测^[30]。

4.11 玉米重要农艺性状相关基因的克隆与功能研究

4.11.1 玉米种子活力研究领域获得新进展

棉子糖是由半乳糖、果糖和葡萄糖结合而成的一种三糖,其在玉米种子内的含量仅次于蔗糖。由于受到研究材料和研究方法的限制,棉子糖能否调控种子活力长期不能确定。肌醇半乳糖苷合成酶(GOLS, Galactinol Synthase)和棉子糖合成酶(RS, Raffinose Synthase)是棉子糖合成的关键酶。

西北农林科技大学赵天永教授和中国农科院作物所王国英教授团队合作,克隆了玉米中唯一一个棉子糖合成酶基因(*ZmRS*)。该基因玉米突变体(*zmrs*)植株和种子中棉子糖(Raffinose)完全缺失,种子活力及耐老化能力下降。

拟南芥种子除 Raffinose 外,还有高聚 RFOs (HDP RFOs)累积。相关遗传转化研究表明在拟南芥中超表达 *ZmGOLS2* 或共超表达 *ZmGOLS2/ZmRS* 基因能改变种子中碳分配,显著提高拟南芥种子活力。RFOs 总量、RFOs 各组分的分配及其与蔗糖(Sucrose)的质量比例共同参与了拟南芥种子活力

的形成,且 HDP-RFOs 对种子活力建成的贡献大于 Raffinose。植物 RFOs 合成通路在进化过程中可能分为两类:(1)以 Raffinose 为合成终点的物种;(2)能够合成累积 HDP-RFOs 的物种。对于前者,Raffinose 绝对含量控制种子活力高低。而对于后者,多个 RFOs 成员与 Sucrose 之间的碳分配比例控制种子活力高低^[31]。该研究首次证明了 RFOs 是控制种子活力的关键因素,并提出 RFOs 不同成员(Raffinose 与 HDP-RFOs)可能在种子活力建成中发挥不同功能的新观点。

4.11.2 控制玉米节间发育的调控基因克隆 植物的茎具有支撑地上部分、运输养料和水分等重要作用。因此针对茎的改良工作对于作物育种具有重大意义,例如:矮秆、抗倒伏、理想株型作物的培育等。但目前对茎的发育过程和分子机理方面知之甚少。

加利福尼亚大学伯克利分校植物与微生物研究团队在玉米中发现了拟南芥 *PENNYWISE* 的两个同源基因 *BLH12* 和 *BLH14*,这两个基因在顶端分生组织中表达较高,其编码蛋白可与节间发育蛋白 KN1 (*KNOTTED1*)发生互作。这两个基因的双突变体玉米植株的节间变短,植株矮小,侧枝和雌穗数减少,雄穗的分枝数增多。但是,突变体的居间分生组织缺失和茎形成层的过早成熟导致了植株叶腋缺失以及侧枝降低^[32]。该研究结果表明了 TALE 类转录因子在影响茎的维管系统和节间形态中起到的重要作用。

4.11.3 中国农业大学国家玉米改良中心田丰教授等团队解析玉米适应高纬度地区的分子机制 开花时间是作物适应环境的重要因素之一。玉米起源于热带的墨西哥西南部,在美洲地区广泛分布,这有悖于作物难以跨纬度扩散的规律,因此玉米如何适应不同纬度的气候环境还尚未十分明确。

中国农业大学国家玉米改良中心田丰教授团队和美国威斯康星大学麦迪逊分校 John F. Doebley 教授团队合作,通过图位克隆和关联做图方法克隆到一个控制开花时间的数量性状位点,该基因座是位于 CCT 转录因子基因 (*ZmCCT9*) 上游 57 kb 处的 Harbinger-like 转座元件,该元件通过顺式作用抑制 *ZmCCT9* 的表达,从而促进玉米在长日照条件下开花。CRISPR/Cas9 敲除 *ZmCCT9* 基因可使长日照条件下玉米开花提前。*ZmCCT9* 通过负调控成花素基因 *ZCN8* 的表达,进而延迟玉米在长日照条件下的开花时间。群体遗传学分析结果表明,*ZmCCT9* 中 Harbinger-like 转座子的插入和另一个 CCT 同源基

因 *ZmCCT10* 中 CACTA 类转座子的插入,是遗传驯化的选择位点,进而使玉米适应高纬度的生态环境^[33]。该研究揭示了转座子插入的功能变异是玉米适应不同纬度地区的重要原因。

4.12 中国农业科学院作物科学研究所开发新型玉米分子育种芯片

中国农业科学院作物科学研究所开发了一款新型玉米 55K 分子育种芯片,在提高基因组覆盖率的同时,加入了多种类型的功能性标记,将有助于提高基因挖掘和分子育种的效率。

该项研究对玉米 55K 分子育种芯片进行了一系列改进:一是从现有的两款芯片(Illumina MaizeSNP50 BeadChip, 600 K Affymetrix Axiom Maize Genotyping Array)和 368 份玉米的转录组测序数据中均匀挑选在温、热带玉米群体中均具有较高多态性的 SNP 位点。二是结合尚未公开发表的重测序数据,筛选来自于非 B73 参考基因组的 4067 个 SNP 位点。三是挑选了 734 个用于划分玉米杂种优势群和 451 个与玉米重要农艺性状相关的 SNP 位点。四是根据玉米中已公开的转基因事件开发的 132 个 SNP 位点^[34]。

参考文献

- [1] Zhang D, Wu S, An X, et al. Construction of a multi-control sterility system for a maize male-sterile line and hybrid seed production based on the *ZmMs7* gene encoding a PHD-finger transcription factor[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 16(2):459-471
- [2] Su A, Wei S, Xing J, et al. Identification of genes potentially associated with the fertility instability of S-type cytoplasmic male sterility in maize via Bulk Segregant RNA-Seq [J]. *Plos One*, 2016, 11(9):e0163489
- [3] Lu X, Liu J, Ren W, et al. Gene-indexed mutations in maize (*Zea mays*) [J]. *Molecular Plant*, 2017, 11(3):496-504
- [4] Jiao Y, Peluso P, Shi J, et al. Improved maize reference genome with single-molecule technologies [J]. *Nature*, 2017, 546(7659):524
- [5] Yang N, Xu X, Wang R, et al. Contributions of *Zea mays* subspecies mexicana haplotypes to modern maize. [J]. *Nature Communications*, 2017, 8(1):1874
- [6] Xiang L, Meng D, Chen S, et al. Single nucleus sequencing reveals spermatid chromosome fragmentation as a possible cause of maize haploid induction [J]. *Nature Communications*, 2017, 8(1):991
- [7] Pan Q, Li L, Yang X, et al. Genome-wide recombination dynamics are associated with phenotypic variation in maize [J]. *New Phytologist*, 2016, 210(3):1083
- [8] 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
- [9] Pan Q, Xu Y, Li K, et al. The genetic basis of plant architecture in 10 maize recombinant inbred line populations [J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(2):858
- [10] Sun X, Cahill J, Van H T, et al. Altered expression of maize *PLASTOCHRON1* enhances biomass and seed yield by extending cell division duration [J]. *Nature Communications*, 2017, 16(8):14752
- [11] Li J, Fu J, Chen Y, et al. The U6 Biogenesis-Like I plays an im-

- portant role in maize kernel and seedling development by affecting the 3' end processing of U6 snRNA [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3):470-482
- [12] Yang Y, Ding S, Wang Y, et al. Small kernel2 encodes a glutaminase in vitamin B6 biosynthesis essential for maize seed development [J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(2):1127
- [13] Cai M, Li S, Sun F, et al. Emp10 encodes a mitochondrial PPR protein that affects the *cis*-splicing of nad2 intron 1 and seed development in maize [J]. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2017, 91(1):132
- [14] Ren X, Pan Z, Zhao H, et al. TEMPTY PERICARP11 serves as a factor for splicing of mitochondrial nad1 intron and is required to ensure proper seed development in maize [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 20(68):4571-4581
- [15] Garcia N, Li Y, Dooner HK, et al. Maize defective kernel mutant generated by insertion of a Ds element in a gene encoding a highly conserved TTI2 cochaperone [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 114(20):5165
- [16] Zhang M, Cao Y, Wang Z, et al. A retrotransposon in an HKT1 family sodium transporter causes variation of leaf Na⁽⁺⁾ exclusion and salt tolerance in maize [J]. *New Phytologist*, 2017, 217(3):1161-1176
- [17] Liu Q, Liu H, Gong Y, et al. An atypical thioredoxin imparts early resistance to sugarcane mosaic virus in maize [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3):483-497
- [18] Leng P, Ji Q, Asp T, et al. Auxin binding protein 1 reinforces resistance to sugarcane mosaic virus in maize [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(10):1357-1360
- [19] Chen H, Cao Y, Li Y, et al. Identification of differentially regulated maize proteins conditioning Sugarcane mosaic virus systemic infection [J]. *New Phytologist*, 2017, 215(3):1156
- [20] Walley J W, Shen Z, McReynolds M R, et al. Fungal-induced protein hyperacetylation in maize identified by acetylome profiling [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 115(1):210-215
- [21] Li Q, Wang J, Ye J, et al. The Maize Imprinted Gene Floury3 Encodes a PLATZ Protein Required for tRNA and 5S rRNA Transcription Through Interaction with RNA Polymerase III [J]. *Plant Cell*, 2017, 29(10):2661-2675
- [22] Nagano Y, Furuhashi H, Inaba T, et al. A novel class of plant-specific zinc-dependent DNA-binding protein that binds to A/T-rich DNA sequences [J]. *Nucleic Acids Research*, 2001, 29(20):4097-105
- [23] Xiang X, Wu Y, Planta J, et al. Overexpression of serine acetyltransferase in maize leaves increases seed-specific methionine-rich zeins [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017(9):1-11
- [24] Li C, Huang Y, Huang R, et al. The genetic architecture of amylose biosynthesis in maize kernel [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 16(2):688-695
- [25] Xiong W, Wang C, Zhang X, et al. Highly interwoven communities of a gene regulatory network unveil topologically important genes for maize seed development [J]. *Plant J*. 2017, 92(6):1143-1156
- [26] Lowe K, Wu E, Wang N, et al. Morphogenic regulators Baby boom and Wuschel improve monocot transformation [J]. *Plant Cell*, 2016, 28(9):1998-2015
- [27] Mookkan M, Nelsonvasilchik K, Hague J, et al. Selectable marker independent transformation of recalcitrant maize inbred B73 and sorghum P898012 mediated by morphogenic regulators BABY BOOM and WUSCHEL2 [J]. *Plant Cell Reports*, 2017, 36(9):1477-1491
- [28] Horstman A, Li M, Heidmann I, et al. The BABY BOOM transcription factor activates the LEC1-ABI3-FUS3-LEC2 network to induce somatic embryogenesis [J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(2):848
- [29] Liu Y, Zhang Z, Fu J, et al. Transcriptome analysis of maize immature embryos reveals the roles of Cysteine in improving agrobacterium infection efficiency [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 17(8):1778
- [30] Wang H, Xu C, Liu X, et al. Development of a multiple-hybrid population for genome-wide association studies; theoretical consideration and genetic mapping of flowering traits in maize [J]. *Scientific Reports*, 2017, 10(7):40239
- [31] Li T, Zhang Y, Wang D, et al. Regulation of seed vigor by manipulation of raffinose family oligosaccharides in maize and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(12):1540-1555
- [32] Tsuda K, Abrahamjuaez M J, Maeno A, et al. KNOTTED1 cofactors, BLH12 and BLH14, regulate internode patterning and vein anastomosis in maize. [J]. *Plant Cell*, 2017, 29(5):1105-1118
- [33] Huang C, Sun H, Xu D, et al. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 115(2):e334-e341
- [34] Xu C, Ren Y, Jian Y, et al. Development of a maize 55 K SNP array with improved genome coverage for molecular breeding [J]. *Molecular Breeding*, 2017, 37(3):20