DOI:10.13880/j.cnki.65-1174/n.2026.23.019 文章编号:1007-7383(2026)05-0632-09

基于染色体片段代换系的玉米百粒重 QTL 定位

安木热古丽·吐地[1],徐建伟[1],李娟[2],陈果[2],后斌[1],修彦伟[1],王润泽[1],朱月[1],腾峰[3],张泽[1],陈晨[1],贾海涛[3],潘振远[1*]

(1 石河子大学农学院, 新疆 石河子 832003;2 新疆维吾尔自治区农业科学院生物育种实验室, 新疆 乌鲁木齐 830091;3 湖北省农业科学院粮食作物研究所, 湖北 武汉 430064)

摘要:玉米百粒重是一个复杂的数量性状,受多个微效基因调控。截至目前,影响玉米百粒重的数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)已有报道,然而,玉米百粒重的遗传基础依然不清楚。本研究以大粒地方品种'白马牙'为供体亲本,以小粒玉米自交系 B73 为轮回亲本,构建了一个包含 318 个家系的染色体片段代换系(chromosomal segment substitution lines, CSSLs)群体。为了鉴定该群体的百粒重遗传变异特性,在 2 个环境进行了百粒重鉴定与统计分析,结果表明,该性状存在较为广泛的遗传变异,且在不同环境中相对稳定,遗传力为 84.86%。利用 10 K 玉米单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)芯片对该群体进行基因型鉴定,结合其 2 个环境百粒重表型、最佳线性无偏预测值(best linear unbiased prediction, BLUP)数据进行玉米百粒重 QTL 定位,共检测到 4 个与玉米百粒重有关 QTL 位点,分别位于 3、4 和 5 号染色体,对数优势值(logarithm of odds, LOD)值范围为 2.59~3.11,表型变异贡献率(phenotypic variation explained, PVE)范围为 0.64%~4.93%,加性效应(additive effects, ADD)范围为 0.42~1.59。其中 *qHKW3.04* 和 *qHKW4.05* 在谷城和 BLUP 中被共同检测到,*qHKW3.04* 位于 3 号染色体上,区间为 3_13471669~3_19266199,平均 LOD 值为 2.65,平均 PVE 为 4.08%,平均 ADD 为 0.58;*qHKW4.05* 位于 4 号染色体上,区间为 4_82802932~4_82919355,平均 LOD 值为 2.93,平均 PVE 为 4.50%,平均 ADD 为 0.60。对效应值较大且候选区间较小的 *qHKW4.05* 进行候选基因筛选,结果显示,该区间共包含 3 个候选基因,其中 *Zm00001d050400* 编码了 R2R3-MYB 转录因子家族蛋白 MYB28,且其同源基因被报道参与玉米籽粒中淀粉合成来影响玉米籽粒大小,因此将该基因作为 *qHKW4.05* 关键候选基因。此外,2 个主效 QTL(*qHKW3.04* 和 *qHKW4.05*)优异等位基因的聚合显著提高了玉米的百粒重 0.72 g。本研究可为分子标记辅助选择育种提供有效遗传位点,为精细定位和克隆百粒重相关基因提供参考。

关键词:玉米;染色体片段代换系;百粒重;QTL

中图分类号:S531 **文献标志码**:A

Identification of QTL for hundred-kernel weight based on the chromosomal segment substitution lines in maize

TUDI·Anmureguli[1], XU Jianwei[1], LI Juan[2], CHEN Guo[2], HOU Bin[1], XIU Yanwei[1], WANG Runze[1], ZHU Yue[1], TENG Feng[3], ZHANG Ze[1], CHEN Chen[1], JIA Haitao[3], PAN Zhenyuan[1*]

(1 College of Agricultural, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; 2 Biological Breeding Laboratory of Xinjiang Uygur Autonomous Region Academy of Agricultural Sciences, Urumqi, Xinjiang 830091, China; 3 Food Crops Institute, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan, Hubei 430064, China)

Abstract: Hundred-kernel weight (HKW) of maize is a complex quantitative trait regulated by multiple minor-effect genes. To date, although quantitative trait loci (QTL) associated with HKW in maize have been reported, while the genetic basis of HKW of maize is still unclear. Based on this, a population of 318 chromosomal segment substitution lines (CSSLs) was developed, with the large-kernel londrace Baimaya as the donor parent and the small-kernel inbred line B73 as the recurrent parent. In order to identify the genetic variation characteristics of HKW in the population, HKW identification and statistical analysis were carried out in two environments. The

收稿日期:2025-12-20

基金项目:国家自然科学基金项目(32160475)

作者简介:安木热古丽·吐地(2000—),女,硕士研究生,专业方向为作物育种。

*通信作者:潘振远(1990—),男,副教授,从事玉米遗传育种研究,e-mail:panzhenyuandawood@163.com。

results show that this trait exhibits a wide genetic variation, and it is relatively stable in different environments, with a heritability of 84.86%. At the same time, the genotype of this population was identified using 10 K maize single nudeotide polymorphism (SNP) array. To identify the QTL related to HKW, the phenotype data of the two environments, best linear unbiased prediction (BLUP) data of the two environments, and the genotype were combined. As a result, a total of four QTLs related to HKW were detected, located on chromosomes 3, 4 and 5, respectively, with logarithm of odds (LOD) scores ranging from 2.59 to 3.11, phenotypic variation explained (PVE) values ranging from 0.64% to 4.93%, and additive effects (ADD) ranging from 0.42 to 1.59. Among them, *qHKW3.04* and *qHKW4.05* were detected simultaneously in Gucheng and BLUP. *qHKW3.04* is located on chromosome 3, with the interval ranging from 3_13471669 to 3_19266199, and the average LOD value is 2.65, the average PVE is 4.08%, and the average ADD is 0.58. *qHKW4.05* is located on chromosome 4, with the interval ranging from 4_82802932 to 4_82919355, and the average LOD value is 2.93, the average PVE is 4.50%, and the average ADD is 0.60. Then, candidate gene sceening was conducted for *qHKW4.05* with large effect value and small candidate interval. The results show that this interval contained three candidate genes, among which, *Zm00001d050400* encodes an R2R3-MYB transcription factor family protein MYB28, and its homologous gene has been reported to affect the size of maize kernels by participating in the starch synthesis process during grain development. Therefore, this gene is regarded as the key candidate gene for *qHKW4.05*. In addition, the polymerization of the favorable alleles of the two major QTLs (*qHKW3.04* and *qHKW4.05*) significantly increased the HKW of maize by 0.72 g. This study can provide an effective genetic locus for molecular marker-assisted selection breeding, and offers a reference for fine mapping and cloning of HKW-related genes.

Key words: maize; chromosomal segment substitution lines; hundred-kernel weight; QTL

玉米(*Zea mays* L.)的种植面积于 2002 年和 2007 年分别超过小麦和水稻,成为我国种植规模最大的粮食作物;产量于 1998 年稳定超过小麦,并于 2012 年超过水稻,成为我国第一大粮食作物[1];2025 年玉米种植面积达 4 493.33 万公顷,总产量约 3.01 亿吨(国家统计局)[2]。作为食品、饲料、化工和能源等领域的重要原料,玉米在我国粮食安全中占据核心地位,对保障国家粮食安全与农业经济稳定具有不可替代的作用[3]。高产依然是玉米育种的首要目标[4],玉米的产量由单位面积有效穗数、穗粒数和粒重三要素构成,其中粒重可以通过百粒重、千粒重的形式来体现。因此,增加玉米的百粒重是提升玉米产量的重要措施之一。同时,百粒重也是衡量玉米籽粒大小和饱满程度的关键指标[5],主要受籽粒形状或大小的影响,通过籽粒长度、宽度和厚度来衡量[6]。研究表明[7],玉米粒重是由多个基因座控制的复杂数量性状,且容易受到环境影响,因此,不能通过某个主效基因来对其进行快速的改良。

定位玉米百粒重的数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)不仅能为玉米分子育种提供靶标,而且也为研究玉米籽粒部发育的分子机制奠定了基础。到目前为止,已经定位了超过 100 个玉米百粒重 QTL[8]。赵小强等[9]利用大粒型玉米自交系 TS141 为共同亲本分别和 2 个小粒自交系杂交,构建了 2 个 F_2 群体,分别对 2 个 F_2 代果穗籽粒百粒重进行考察,并结合基因型进行连锁分析,均在 4 号染色体 Bin4.04 鉴定到一个控制百粒重的 QTL,其表型贡献率为 8.81%和 10.97%,基因作用方式均为加性,并且其增效等位基因均来自父本 TS141。詹晶晶等[10]以导入系 SL19-41 为材料,并与背景亲本 Ye478 杂交构建分离群体(F_2、$F_{2:3}$ 家系和 BC_1F_1),鉴定了 2 个百粒重 QTL,其中位于第 4 染色体上的 *qKW4-1* 在 3 个环境下均被检测到,可解释的表型变异为 6.74%~17.81%。丁永福等[11]对 186 份玉米自交系进行关联分析,检测到 3 个 SSR(simple sequence repeats, SSR)标记(bnlg1484、umc2337、umc2221)与百粒重显著关联,这些标记对百粒重表型变异的解释率为 2.11%~21.59%。Zhao 等[12]利用 SG-5×SG-7 衍生的 $F_{2:3}$ 群体,鉴定出多个与百粒重相关的稳定 QTL,并结合籽粒发育转录组数据预测了 8 个可能控制籽粒大小或重量的候选基因。Li 等[13]通过利用近等基因系回交,筛选重组单株,构建候选区间跨叠系,通过跨叠系子代测验将控制玉米百粒重的主效 QTL——*qhkw5-3* 从 5 号染色体的初定位区间(SYM033—SYM108)逐步精细定位至 125.3 kb 的物理区间(InYM20—InYM36)。何玥等[14]以热带玉米骨干自交系 T32 和 QR273 构建的 $F_{2:3}$ 家系为材料,共定位到 11 个百粒重相关 QTL,其中在 2 个主效 QTL 区间内筛选出 3 个控制籽粒相关性状的候选基因 *Zm00001d020100*、*Zm00001d023914*、*Zm00001d020418*,它们可能通过参与和调控植物体内各项生理活动和信号传导从而影响籽粒的大小。奉杰等[15]以玉米骨干自交系 ZNC442 和 SCML0849 为亲本构建的 131 份 $F_{2:3}$ 家系为材料,共定位到 20 个百粒重相关 QTL,并筛选出 3 个控制籽粒相关性状的候选基因:*Zm00001d018839*、*Zm00001d018863*、

Zm00001d050868,通过参与苯丙烷生物合成和生长素、油菜素内酯信息传导,影响籽粒生长发育。张坤等[8]以100份玉米自交系为材料,对百粒重进行全基因组关联分析(genome-wide association study,GWAS),共鉴定到25个与百粒重显著关联的单核苷酸多态性(single nudeotide polymorphism,SNP),其中,关联位点1_274302441、1_298518163和9_32699254位于已定位粒重QTL的bin内,进一步筛选出了重要的百粒重候选基因*GRMZM2G116640*(乙酰氨基葡萄糖转移酶)、*GRMZM2G048733*(脱落酸受体蛋白)、*GRMZM2G106424*(14-3-3类蛋白)和*GRMZM2G024104*(谷氨酰胺合成酶)。党冬冬等[16]利用甜玉米自交系SHL03和SHL01为亲本构建的$F_{2:3}$群体,共定位到5个百粒重QTL,其中*qHKW7*贡献率为11.44%,为主效QTL。Yang等[17]在Zheng58×SK群体中鉴定到8个百粒重QTL,*qHKW1*解释了18.4%的表型变异,并将其精细定位到一个约177 kb的区域,其候选基因*ZmBAM1d*编码CLAVATA1(CLV1)/BARELY ANY MERISTEM(BAM)类受体激酶蛋白。Shi等[18]利用多亲本群体在1号染色体上鉴定到控制百粒重的主效候选基因*Zm00001d028188*,编码半乳糖醛酸基转移酶GAUT1,参与细胞壁合成。综上所述,鉴于玉米百粒重对玉米产量的重要贡献,由于采用试验材料的不同,依然有新的QTL位点产生。因此,采用新的材料玉米百粒重QTL定位可以挖掘出新的控制百粒重的QTL主效位点,为玉米百粒重遗传改良提供重要靶标。

玉米百粒重是一个复杂的数量性状,到目前为止,通过QTL图位克隆的策略鉴定到的影响玉米籽粒发育的基因相对较少。Huang等[19]利用近等基因系对控制玉米粒重主效QTL——*qKW9*进行精细定位,鉴定到一个编码一个DYW基序PPR蛋白,通过调控叶绿体基因*ndhB*的RNA编辑影响光合作用效率,该基因突变导致光合产物供应不足,进而引起籽粒重量和大小显著降低。Sun等[20]构建小籽粒染色体片段替换系H15-6-2,并精细定位了一个解释百粒重23%表型变异的主效QTL——*qHKW3*,该基因编码ATHB-4转录因子,发现该基因启动子变异导致籽粒灌浆速率改变,进而影响籽粒大小和粒重,并在513份材料的关联群体中验证了其效应。

通过传统的QTL图位克隆得到的控制玉米百粒重基因很有限,然而通过突变体和反向遗传学的策略能得到一批影响玉米籽粒大小的基因。Xie等[21]通过*dek219*突变体,克隆了控制玉米籽粒发育基因*HSF17*,该基因通过抑制靶基因*DE18*的表达来调控籽粒长度。Chen等[22]通过玉米籽粒缺陷突变体*dek701*克隆了一个新的影响玉米籽粒发育基因,该基因编码RNA聚合酶Ⅰ/Ⅱ/Ⅲ的共有亚基,影响RNA聚合酶活性,进而干扰细胞增殖、激素稳态和淀粉积累,从而影响玉米籽粒的发育。Chen等[23]通过小粒玉米突变体*smk501*克隆了一个编码RUBylation激活酶E1亚基的基因,该基因功能缺失突变影响激素信号、细胞周期和淀粉积累,导致胚和胚乳细胞数量减少、籽粒变小。Pan等[24]通过小粒玉米突变体*smk9*克隆了一个编码一个线粒体定位的P型PPR蛋白,该基因调控线粒体基因*nad5*内含子剪接影响到线粒体的结构和功能,进而影响到玉米籽粒的发育。

此外,利用反向遗传学,已克隆获得了一批调控玉米籽粒大小的基因。如Li等[25]鉴定到一个新型DELLA样转录调控因子*ZmGRAS11*,该基因受Opaque2调控,通过协同调控胚乳细胞扩张与籽粒灌浆,正向调控玉米籽粒大小和粒重。Qing等[26]鉴定了转录因子*ZmEREB167*通过转录抑制活性直接靶向*OPAQUE2*、*ZmNRT1.1*、*ZmIAA12*、*ZmIAA19*和*ZmbZIP20*等重要基因,显著增加籽粒大小、粒重及淀粉和蛋白质含量。Xu等[27]鉴定了*ZmCEP1*(C末端编码肽)在雌穗维管束中高表达并作为负调控因子影响籽粒发育,CRISPR/Cas9敲除*ZmCEP1*能显著增大籽粒并提高百粒重,而过表达则反之,*ZmCEP1*通过抑制氮代谢、糖运输和生长素响应通路相关基因来限制籽粒发育。Wang等[28]采用同源克隆的策略验证了玉米*ZmGS5*基因功能,该基因通过上调*EXPA*和*SWEET*基因来增强籽粒灌浆过程,过表达*ZmGS5*能显著增加籽粒大小与重量。

总之,玉米百粒重相关基因/QTL定位和克隆在玉米中取得了很多进展,为玉米的高产遗传改良提供了重要的基因资源。继续挖掘到新的基因/QTL特别是挖掘玉米产量重要基因位点,对于分子标记辅助高产玉米的遗传改良,培育高产玉米新品种具有重要意义,本研究以北方优良地方品种白马牙为供体亲本,以B73作为轮回亲本构建了一个包含318个家系的染色体片段代换系(chromosomal segment substitution lines, CSSLs)群体,并结合10 K玉米SNP芯片基因型数据,进行玉米百粒重的QTL定位。本研究结果将为培育出高产玉米新品种提供基因资源和遗传改良的分子标记。

1　材料与方法

1.1　试验材料

本研究以大粒玉米地方品种白马牙为供体亲本，以小粒玉米自交系 B73 轮回亲本，构建了包含 318 个系的 CSSLs 群体，其中白马牙来源于第三次全国种质资源普查，收集于湖北竹山县。

1.2　田间试验及性状考察

318 份 CSSLs 在 2022 年种植在湖北省黄冈市（30.44° N，114.87° E）和湖北省谷城县（32.26° N，111.65° E），共计 2 个试验环境。田间采用随机区组试验设计，2 次重复，行长 3 m，行距 0.70 m，株距 0.25 m，双行区，每行种植 12 株，管理方式为常规大田管理。

试验材料成熟期收获，取结实饱满的长势一致的玉米果穗进行晾晒风干后利用单穗脱粒机脱粒，随机数取 100 粒种子称重，重复 3 次并计算均值。

1.3　表型数据分析

采用 Microsoft Excel 2019 对 CSSLs 群体百粒重进行初步处理；利用 SPSS 27（IBM，美国）对其平均值、最大值、最小值、均方差、变异系数、峰度、偏度等基本参数进行统计分析；进一步利用 Rstudio 4.0 获得了最佳线性无偏预测值（best linear unbiased prediction，BLUP）、相关性图（ggplot2）和遗传力（R/lme4）。其中遗传力计算公式：

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_{ge}^2}{e} + \frac{\sigma_e^2}{r \cdot e}},$$

式中：H^2 为广义遗传力，e 为环境的数目（此处 $e=2$），r 为每个环境中重复的数目，σ_g^2 为基因型方差，σ_e^2 为误差方差，σ_{ge}^2 为基因型与环境的互作方差。

1.4　QTL 定位分析

通过采用 10 K 的玉米 SNP 芯片对该群体进行基因型分型，并构建了遗传连锁图谱[29]。采用 QTL Ici Mapping V4.2（64 位）软件结合 CSSLs 群体的表型和基因型数据进行 QTL 定位，LOD 值设为 2.5。对定位到的 QTL，根据其所在染色体编号和所在的 bin 或占比最大的 bin 进行命名，如在定位到 2 个 5 号染色体上的 QTL，命名为 *qHKW5.04* 和 *qHKW5.07*。

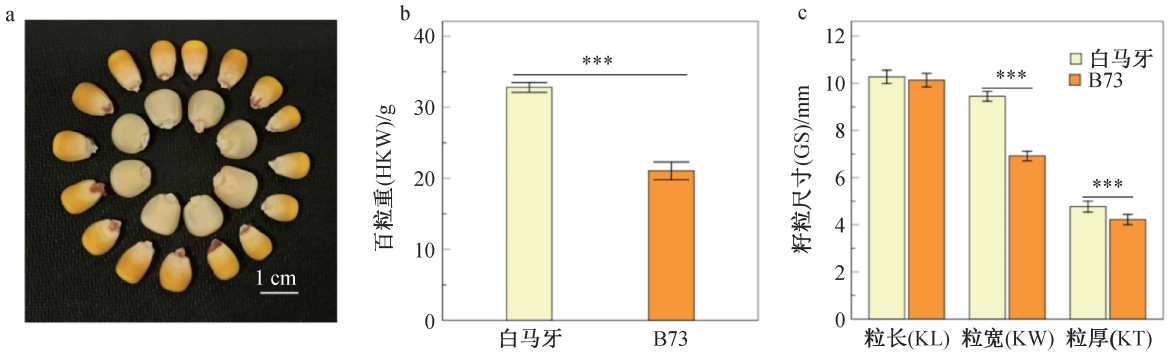
1.5　候选基因预测

根据所检测到 QTL 的侧翼标记，在玉米遗传学与基因组学数据库（MAIZE GENETICS AND GENOMICS DATABASE，maizeGDB，http://maizegdb.org）中，基于玉米自交系 B73 参考基因组 RefGen_v3，筛选标记区间内可能控制百粒重的候选基因。基因注释功能及相关信息参照 maizeGDB 及美国国家生物技术信息中心（National Center for Biotechnology Information，NCBI，https://www.ncbi.nlm.nih.gov/）。

2　结果与分析

2.1　白马牙和 B73 的籽粒相关性状分析

通过对比白马牙和 B73 成熟籽粒发现，B73 籽粒呈现黄色，而白马牙呈现出白色，并且白马牙的籽粒显著的大于 B73（如图 1a）。对 B73 和白马牙的百粒重、粒长、粒宽、粒厚等性状进行考察，结果显示：白马牙的百粒重是 32.83 g，B73 的平均百粒重是 21.05 g，显著小于白马牙（图 1b）；白马牙的粒长和 B73 的粒长不存在显著差异（图 1c）；白马牙的粒宽为 9.45 mm，B73 的粒宽为 6.92 mm，显著小于白马牙（图 1c）；白马牙的粒厚为 4.76 mm，B73 的粒



a—白马牙(内)和B73(外)的籽粒表型　b—白马牙和B73成熟籽粒百粒重(HKW)对比分析　c—白马牙和B73籽粒性状

GS：籽粒尺寸；*** ：$P<0.001$。

图 1　白马牙和 B73 籽粒性状表型分析

Figure 1　Phenotypic analysis of kernel traits in Baimaya and B73

厚为 4.22 mm,显著小于白马牙(图 1c)。综上,白马牙的粒宽与粒厚显著大于 B73,导致其百粒重显著大于 B73。

2.2 CSSLs 群体的表型分析

基于白马牙和 B73 较大的百粒重差异,我们构建了以白马牙为供体亲本,B73 为轮回亲本的 CSSLs,用于玉米百粒重的遗传分析。在 2022 年,将群体种植在湖北的黄冈(HG)和谷城(GC)2 个环境进行百粒重考察,并对 2 个环境的表型数据及其 BLUP 数据进行统计分析,结果显示,群体的百粒重的分布范围为 10.09~25.37 g,平均百粒重分别为 17.12 g、17.84 g 和 18.59 g,变异系数分别为 7.08%,10.92%和 11.38%(表 1),表明该群体的百粒重表型存在较为丰富的遗传变异,适合做遗传基础解析;峰度和偏度可以衡量表型分布特征的参数,群体百粒重在 2 个环境及 BLUP 中峰度分别为 0.92、1.92 和 1.33,偏度分别为 -0.08、0.93 和 0.36,呈正态分布,符合数量性状的特征(表 1,图 2)。为了进一步了解该性状在 2 个环境中的稳定性,对 2 个环境及 BLUP 中的百粒重表型进行相关性分析,结果表明百粒重在谷城与黄冈的相关系数为 0.58,谷城与 BLUP 的相关系数为 0.92,黄冈与 BLUP 的相关系数为 0.89(图 2)。

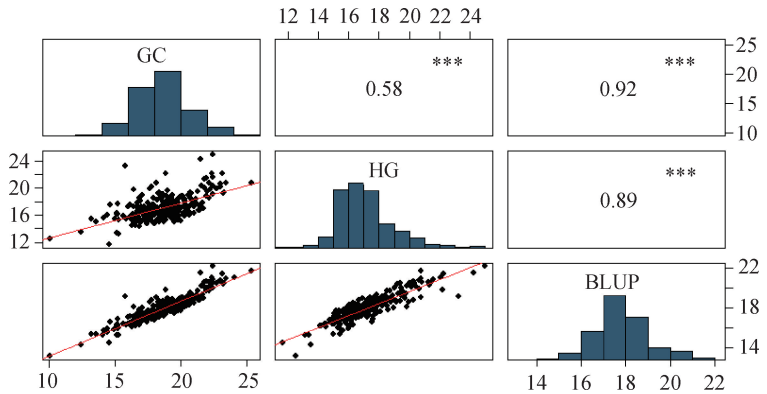
最后计算百粒重的广义遗传力,结果显示为 84.86%(表 1),表明该群体的百粒重在 2 个试验环境中具有较高的遗传力,适合做遗传基础解析。

表 1 不同环境下的玉米 CSSLs 群体的百粒重统计分析

Table 1 Statistical analysis of HKW of maize CSSLs populations under different environments

环境	均值/g	标准差	范围/g	变异系数/%	峰度	偏度	遗传力/%
GC	18.59	2.12	10.09~25.37	11.38	0.92	-0.08	
HG	17.12	1.87	11.68~24.95	10.92	1.92	0.93	84.86
BLUP	17.84	1.26	13.06~22.11	7.08	1.33	0.36	

注:GC:谷城,HG:黄冈;BLUP:最佳线性无偏预测值。



百粒重的频率分布以蓝色直方图的形式显示在中央对角线上;每个环境的散点图显示在对角线下方的区域;对角线上方区域显示了环境之间的数值相关系数; *** :$P<0.001$;GC:谷城,HG:黄冈;BLUP:最佳线性无偏预测值。

图 2 玉米 CSSLs 百粒重在两种环境及 BLUP 的分布及相关性分析

Figure 2 Distributions and correlations of HKW of maize CSSLs in two environments and BLUP

2.3 玉米百粒重 QTL 定位

结合 CSSLs 群体在 HG、GC、BLUP 百粒重数据和基因型进行连锁分析,共检测到了 4 个百粒重 QTL,分别位于 3、4 和 5 号染色体,LOD 值范围为 2.63~3.11,表型贡献率的范围为 0.64%~4.93%,加性效应范围为 0.42~1.59。其中,*qHKW3.04* 和 *qHKW4.05* 在谷城和 BLUP 被共同检测到,*qHKW3.04* 位于 3 号染色体上,区间为 3_13471669~3_19266199,平均 LOD 值为 2.65,平均 PVE 为 4.08%,平均 ADD 为 0.58;*qHKW4.05* 位于 4 号染色体上,区间为 4_82802932~4_82919355,平均 LOD 值为 2.93,平均 PVE 为 4.50%,平均 ADD 为 0.60(表 2)。

接下来对效应值较大且候选区间较小的 *qHKW4.05* 进行候选基因筛选,结果显示,该区间共包含 3 个候选基因:*Zm00001d050395*,*Zm00001d050396* 和 *Zm00001d050400*。*Zm00001d050395* 编码了 GDT1-like 蛋白 4,*Zm00001d050396* 编码了 Radical SAM 超家族蛋白,*Zm00001d050400* 编码了 R2R3-MYB 转录因子家族蛋白(表 3)。

2.4 优异等位基因频率分布及聚合有利等位基因材料的筛选

本研究鉴定出的 4 个 QTL 中,仅 *qHKW3.04* 和

qHKW4. 05 在 GC 及 BLUP 中均能稳定检测到，认为是稳定的主效 QTL。为评估这 2 个 QTL 优异等位基因的聚合效应，筛选出携带不同数量优异等位基因的材料：其中 23 份材料携带 2 个优异等位基因，120 份材料携带 1 个优异等位基因，175 份材料不携带优异等位基因。通过比较携带不同数目优异等位基因数量材料的百粒重发现，随着有利等位基因数量的增加，百粒重呈现显著上升趋势，从 17. 7 g 增至 18. 48 g（图 3a、3b）。上述结果表明，优异等位基因的聚合对提高玉米百粒重有重要作用。

表 2　不同环境下的玉米 CSSLs 群体百粒重 QTL

Table 2　QTL of HKW of maize CSSLs under different environments

环境	数量性状位点	染色体	左标记	右标记	LOD	PVE/%	ADD
GC	*qHKW3. 04*	3	3_13471669	3_19266199	2. 66	4. 26	0. 72
GC	*qHKW4. 05*	4	4_82802932	4_82919355	3. 11	4. 93	0. 77
HG	*qHKW5. 04*	5	5_210354193	5_56242113	2. 59	4. 56	1. 59
HG	*qHKW5. 07*	5	5_208123765	5_208353925	3. 0	0. 64	0. 85
BLUP	*qHKW3. 04*	3	3_13471669	3_19266199	2. 63	3. 89	0. 43
BLUP	*qHKW4. 05*	4	4_82802932	4_82919355	2. 75	4. 07	0. 42

注：GC：谷城，HG：黄冈；BLUP：最佳线性无偏预测值；LOD：检测限；PVE：表型变异贡献率；ADD：加性效应。

表 3　*qHKW4. 05* 候选基因的筛选

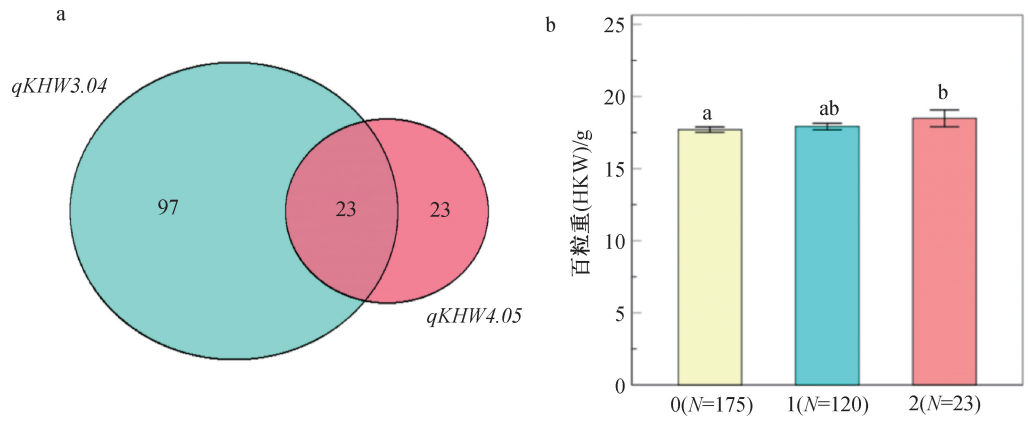
Table 3　Screening of the candidate gene of *qHKW4. 05*

基因名称	功能注释
Zm00001d050395	GDT1-like protein 4
Zm00001d050396	Radical SAM superfamily protein
Zm00001d050400	MYB28-MYB-transcription factor 28

3　讨论与结论

3. 1　本研究筛选到的候选基因在玉米籽粒发育过程中发挥重要功能

本研究通过连锁分析，在玉米第 4 号染色体上鉴定到一个主效的百粒重 QTL，即 *qHKW4. 05*。



a：包含 2 个 QTL 位点材料的维恩图分布；b：不同利等位基因数量材料的百粒重比较；不同小写字母表示组间差异达到显著水平（$P<0.05$）。

图 3　聚合含有利等位基因的材料及不同利等位基因数量材料百粒重比较

Figure 3　Screening of polymeric materials with favorable alleles, and comparison of KHW of materials with different numbers of favorable alleles

区间内我们发现了 3 个候选基因：其中 *Zm00001d050395* 编码的 GDT1-like 蛋白 4，与拟南芥的 *AT1G68650*（GDT1-like 蛋白 5）同源，GDT1 家族蛋白主要参与细胞内的钙离子（Ca^{2+}）转运[30]，可能涉及 Ca^{2+}/H^{+}交换机制[31]，对植物应对盐胁迫等逆境有重要作用。*Zm00001d050396* 编码的 Radical SAM 超家族蛋白与拟南芥的 *AT2G39670* 同源，这类蛋白常催化 RNA 或 DNA 的修饰反应[32]，影响翻译效率和保真度，可能对植物生长发育及适应环境压力至关重要。*Zm00001d050400* 编码 R2R3-MYB 转录因子家族蛋白 MYB28 与拟南芥的 *AT3G01140* 和 *AT5G15310* 同源。在玉米中，多个 MYB 转录组因子被报道参与玉米籽粒发育，如 *ZmMYB*155 是一个定位于细胞核和细胞质中的典型 R2R3-MYB 转录因子，参与调控淀粉合成和 BETL 发育，从而影响到籽粒灌浆和籽粒大小[33]。Han 等[34]利用 341 个玉米自交系，使用 GWAS 鉴定到一个控制玉米籽粒淀粉含量基因 *ZmMYB71*，该基因负调控籽粒淀粉的合成。Long 等[35]对 238 份玉米自交系进行 GWAS、单倍型分析和转基因籽粒表型分析等鉴定到一个控制

玉米籽粒大小的基因 *ZmMYB127*,该基因通过整合调节玉米内胚乳中淀粉、玉米素和生长素合成途径来调节籽粒质地和大小。*ZmMYBR29* 转录因子在基底胚乳细胞化胚乳中特异性表达,影响与胚发育相关的基因表达,进而影响粒填充率和粒重[36]。在水稻中,*OsMYB73* 通过调节胚乳贮藏物质积累介导的生长素生物合成信号通路影响水稻的粒重和垩白度[37]。*OsMYB44* 通过抑制淀粉合成,从而负向调控水稻的籽粒重量及产量[38]。一个水稻粒长主效 QTL *SG3* 编码一个 R2R3-MYB 蛋白,对水稻谷粒长度起负向调控作用[39]。基于此,我们推测本研究鉴定到的控制百粒重关键基因 *Zm00001d050400* 也可能通过参与籽粒灌浆等过程来影响籽粒的大小和百粒重,然而起作用机制还需要进一步的解析。

3.2 分子标记辅助选择进行百粒重相关 QTL 聚合是提升玉米百粒重的有效策略

玉米百粒重是产量构成关键因素之一,然而百粒重是多基因控制的数量性状,导致百粒重变异的遗传基础较为复杂。在现代玉米育种实践中,分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)可以为提升百粒重提供有力的技术支持。通过对玉米基因组的深入研究,已定位到多个与百粒重相关的 QTL。利用 MAS,可精准地将这些有利的百粒重相关 QTL 进行聚合。最近的研究已经阐明了与百粒重相关的众多 QTL。然而,单个 QTL 只能使百粒重增加很少。例如,张伟强等[40]以豫 82×沈 137 组配的 229 个 $F_{2:3}$家系为试验材料,采用复合区间作图法进行 QTL 定位分析,发现了 4 个百粒重相关 QTL 分别是 *q100-KW1a*、*q100-KW1b*、*q100-KW9a* 和 *q100-KW9b*,联合贡献率为 39.0%,单个贡献率为 8.8%~11.7%,能够让百粒重增加 0.4~1.69 g。李晶晶等[41]以昌 7-2 为轮回亲本,自交系郑独青为供体亲本,采用回交和定向选择的方法构建高代导入系群体,通过玉米 56 K 芯片对极端株系进行基因分型,发现了控制百粒重的 2 个 QTL 分别在第 9、10 染色体上的 *qHGW9* 和 *qHGW10*,*qHGW9* 加性效应来源昌 7-2,且对百粒重增效 2.84 g;*qHGW10* 加性效应来源郑独青,对百粒重增效 1.91 g。穆志生等[42]以玉米自交系 B73 与 CML277 构建的重组自交系群体为试验材料,应用基于测序的基因分型技术构建高精度遗传图谱,在第 1、2、5、9 染色体上检测到 4 个百粒重 QTL,单个 QTL 可以解释的表型变异在 5.51%~15.84%之间,除 *qHKW5* 增效等位基因来源于 B73 外,其余 QTL 增效等位基因均来源于 CML277,其加性效应值为 0.460~0.781 g。在这项研究中,我们使用连锁分析鉴定了 4 个与百粒重相关的 QTL,其中 2 个 QTL(*qHKW3.04* 和 *qHKW4.05*)在 2 个环境中被定位,加性效应值分别为 0.43 g 和 0.42 g。2 个有利等位基因的聚合可以使行数增加 0.78 g,且 2 个有利等位基因来源于白马牙,表明白马牙对玉米百粒重遗传改良具有潜在的价值。此外,也表明通过聚合多个优异等位基因来实现百粒重这种复杂数量性状是有效的。因此,后期百粒重的遗传改良可以通过聚合更多已知的 QTL 来实现。

3.3 结论

本研究利用一个 CSSLs 群体结合其芯片基因型数据共鉴定到 4 个与玉米百粒重相关的 QTL,其中 2 个 QTL,*qHKW3.04* 和 *qHKW4.05* 在单环境和 BLUP 值中被共同检测到。此外,在 *qHKW4.05* 鉴定到一个控制玉米百粒重关键基因 *Zm00001d050400*,该基因编码一个 MYB 转录因子,可能通过参与籽粒灌浆过程来调控玉米籽粒大小。2 个主效 QTL(*qHKW3.04* 和 *qHKW4.05*)优异等位基因的聚合显著提高了玉米的百粒重。研究结果可为分子标记辅助选择育种提供有效遗传位点,为精细定位和克隆百粒重相关性状基因提供参考。

致谢 感谢新疆农作物生物技术重点实验室开放课题(xjnkywdzc-2025002-07-01)和石河子大学新品种培育专项项目(YZZX202402)对该论文的资助。

参考文献(References)

[1] 陈印军,王琦琪,向雁. 我国玉米生产地位、优势与自给率分析[J]. 中国农业资源与区划, 2019, 40(1): 7-16.
Chen Yinjun, Wang Qiqi, Xiang Yan. Analysis on the status, superiority and self-sufficiency ratio of maize in China[J]. Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning, 2019, 40(1): 7-16.

[2] 国家统计局. 国家统计局关于 2025 年粮食产量数据的公告[R]. 北京: 国家统计局, 2025.

[3] 樊有鹤,岳思妤,南志标,等. 我国玉米种业与产业政策演进及其对草地农业发展的启示[J]. 草业学报, 2025, 34(3): 189-203.
Fan Youhe, Yue Siyu, Nan Zhibiao, et al. The evolution of China's maize seed industry, relevant industrial policies and implications for grassland agriculture development[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(3): 189-203.

[4] 张在一,毛学峰,杨军. 站在变革十字路口的玉米:主粮还是饲料粮之论?[J]. 中国农村经济, 2019

(6): 38-53.
Zhang Zaiyi, Mao Xuefeng, Yang Jun. Maize at the crossroads: Staple food grain or feed grain? [J]. Chinese Rural Economy, 2019(6): 38-53.

[5] Veldboom L R, Lee M. Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTLs for grain yield and yield components[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 89(4): 451-458.

[6] Peng B, Li Y X, Wang Y, et al. QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize across multi-environments [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(7): 1305-1320.

[7] 张玉娜,张强,潘芳芳,等. 玉米产量相关性状的 QTL 定位与剖析(英文)[J]. 复旦学报(自然科学版), 2017, 56(4): 421-430.
Zhang Yuna, Zhang Qiang, Pan Fangfang, et al. Detection of quantitative trait loci for maize grain yield and kernel-related traits [J]. Journal of Fudan University (Natural Science), 2017, 56(4): 421-430.

[8] 张坤,张正,张伟,等. 玉米百粒重全基因组关联分析[J]. 玉米科学, 2024,32(1): 39-47.
Zhang Kun, Zhang Zheng, Zhang Wei, et al. Genome-wide association study of 100-kernel weight in maize [J]. Journal of Maize Sciences, 2024, 32(1): 39-47.

[9] 赵小强,方鹏,彭云玲,等. 基于两个相关群体的玉米 6 个穗部性状 QTL 定位[J]. 农业生物技术学报, 2018, 26(5): 729-742.
Zhao Xiaoqiang, Fang Peng, Peng Yunling, et al. QTL mapping for six ear-related traits based on two maize (*Zea mays*) related populations[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2018, 26(5): 729-742.

[10] 詹晶晶,邢文慧,田玉焕,等. 基于掖 478 导入系的玉米百粒重 QTL 鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(5): 955-960.
Zhan Jingjing, Xing Wenhui, Tian Yuhuan, et al. Identification of QTL for 100-kernel weight based on introgression line in maize[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(5): 955-960.

[11] 丁永福,王纪良,陈奋奇,等. 玉米自交系 SSR 多样性与穗部性状的关联分析[J]. 草业学报, 2020, 29(7): 143-153.
Ding Yongfu, Wang Jiliang, Chen Fenqi, et al. Correlation between SSR diversity and ear traits of maize inbred lines[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(7): 143-153.

[12] Zhao X Q, Zhang J W, Fang P, et al. Comparative QTL analysis for yield components and morphological traits in maize (*Zea mays* L.) under water-stressed and well-watered conditions[J]. Breeding Science, 2019, 69(4): 621-632.

[13] Li W L, Bai Q H, Zhan W M, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of *qhkw*5-3, a major QTL for kernel weight in maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(9): 2579-2589.

[14] 何玥,聂蕾,郭爽,等. 基于 $F_{2:3}$家系的玉米籽粒相关性状 QTL 定位与候选基因分析[J]. 种子, 2024, 43(5): 119-124,156.
He Yue, Nie Lei, Guo Shuang, et al. QTL mapping and candidate gene analysis of kernel related traits by using maize $F_{2:3}$ family lines[J]. Seed, 2024,43(5): 119-124,156.

[15] 奉杰,刘鹏飞,涂亮,等. 玉米籽粒相关性状的 QTL 定位与候选基因分析[J]. 种子, 2023, 42(1): 18-24.
Feng Jie, Liu Pengfei, Tu Liang, et al. QTL mapping and candidate gene analysis of maize kernel related traits [J]. Seed, 2023,42(1): 18-24.

[16] 党冬冬,秦涛,于典司,等. 利用 $F_{2:3}$群体对甜玉米籽粒性状的 QTL 定位[J]. 分子植物育种, 2024, 22(16): 5317-5325.
Dang Dongdong, Qin Tao, Yu Diansi, et al. QTL mapping for kernel related traits using sweet corn $F_{2:3}$ populations[J]. Molecular Plant Breeding, 2024, 22(16): 5317-5325.

[17] Yang N, Liu J, Gao Q, et al. Genome assembly of a tropical maize inbred line provides insights into structural variation and crop improvement[J]. Nature Genetics, 2019, 51(6): 1052-1059.

[18] Shi M F, Jiang F Y, Shaw R K, et al. Genetic dissection of hundred-kernel weight through combined genome-wide association study and linkage analysis in tropical maize[J]. BMC Genomics, 2025, 26(1): 496.

[19] Huang J, Lu G, Liu L, et al. The kernel size-related quantitative trait locus *qKW*9 encodes a pentatricopeptide repeat protein that affects photosynthesis and grain filling [J]. Plant Physiology, 2020, 183(4): 1696-1709.

[20] Sun Q, Hu A Q, Mu L Y, et al. Identification of a candidate gene underlying *qHKW*3, a QTL for hundred-kernel weight in maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(5): 1579-1589.

[21] Xie S D, Tian R, Liu H M, et al. DEK219 and HSF17 collaboratively regulate the kernel length in maize[J]. Plants (Basel, Switzerland), 2024, 13(12): 1592-1592.

[22] Chen Q Q, Guo Y M, Zhang J, et al. RNA polymerase common subunit *ZmRPABC5b* is transcriptionally activated by Opaque2 and essential for endosperm development in maize [J]. Nucleic Acids Research, 2023, 51(15): 7832-7850.

[23] Chen Q Q, Zhang J, Wang J, et al. *Small kernel* 501 (*smk*501) encodes the RUBylation activating enzyme E1 subunit ECR1 (E1 C-TERMINAL RELATED 1) and is essential for multiple aspects of cellular events during kernel development in maize[J]. New Phytologist, 2021, 230(6): 2337-2354.

[24] Pan Z Y, Liu M, Xiao Z Y, et al. *ZmSMK*9, a pentatricopeptide repeat protein, is involved in the cis-splicing of nad5, kernel development and plant architecture in maize[J]. Plant Science, 2019, 288:110205.

[25] Li D D, Zhou Z Q, Lu X H, et al. Genetic dissection of hybrid performance and heterosis for yield-related traits in maize[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 774478.

[26] Qing X Y, Li J R, Lin Z, et al. Maize transcription factor *ZmEREB*167 negatively regulates starch accumulation and kernel size[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2025, 52(3): 411-421.

[27] Xu R B, Li Y F, Sui Z P, et al. A C-terminal encoded peptide, *ZmCEP*1, is essential for kernel development in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(15): 5390-5406.

[28] Wang J, Zhang M L, Dong R, et al. Heterologous expression of *ZmGS*5 enhances organ size and seed weight by regulating cell expansion in *Arabidopsis thaliana*[J]. Gene, 2021, 793: 145749.

[29] 李召锋,后斌,桑志勤,等. 基于玉米CSSLs群体的苗期抗旱性QTL定位[J/OL]. 分子植物育种,(2024-01-03)[2026-10-15]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240102.1707.018.
Li Zhaofeng, Hou Bin, Sang Zhiqin, et al. Quantitative Trait Loci Mapping of drought resistance at seedling stage based on CSSLs of maize[J/OL]. Molecular Plant Breeding,(2024-01-03)[2026-10-15]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240102.1707.018.

[30] Wu C X, Guo Z K, Zhang M R, et al. Golgi-localized calcium/manganese transporters *FgGdt*1 and *FgPmr*1 regulate fungal development and virulence by maintaining Ca^{2+} and Mn^{2+} homeostasis in *Fusarium graminearum*[J]. Environ Microbiol, 2022, 24(10): 4623-4640.

[31] Deschamps A, Thines L, Colinet A S, et al. The yeast Gdt1 protein mediates the exchange of H^{+} for Ca^{2+} and Mn^{2+} influencing the Golgi pH[J]. The Journal of biological chemistry, 2023, 299(5): 104628.

[32] Hoffman B M, Broderick W E, Broderick J B. Mechanism of radical initiation in the radical SAM enzyme superfamily[J]. Annu Rev Biochem, 2023, 92: 333-349.

[33] Li X, Zhao X Q, Sun S Q, et al. Genetic architecture and meta-QTL identification of yield traits in maize (*Zea mays* L.)[J]. Plants, 2025, 14(19): 3067.

[34] Han J N, Li R, Zhang Z, et al. Genome-wide association and co-expression uncovered *ZmMYB71* controls kernel starch content in maize[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2025, 24(12): 4496-4514.

[35] Long T D, Wang Y Y, Liu Z, et al. *ZmMYB127* modulates maize kernel texture and size by integrating the synthesis of starch, zein proteins and auxin[J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(2):810-827.

[36] Wu J W, Wang X Y, Yan R Y, et al. A MYB-related transcription factor *ZmMYBR29* is involved in grain filling[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 458-458.

[37] Liu S, Wu J M, Mawia A M, et al. A novel transcription factor *OsMYB*73 affects grain size and chalkiness by regulating endosperm storage substances′ accumulation-mediated auxin biosynthesis signalling pathway in rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(4): 1021-1038.

[38] Liu Y C, Wang M M, Wang Y J, et al. The transcription factor MYB44 suppresses starch synthesis to negatively regulate grain weight and yield in wheat and rice[J]. Molecular Plant, 2025, 18(7): 1193-1209.

[39] Li Q P, Lu L, Liu H Y, et al. A minor QTL, SG3, encoding an R2R3-MYB protein, negatively controls grain length in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(8): 2387-2399.

[40] 张伟强,库丽霞,张君,等. 玉米出籽率、籽粒深度和百粒重的QTL分析[J]. 作物学报, 2013,39(3): 455-463.
Zhang Weiqiang, Ku Lixia, Zhang Jun, et al. QTL analysis of kernel ratio, kernel depth, and 100-kernel weight in maize (*Zea mays* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(3): 455-463.

[41] 李晶晶,王利锋,马娟,等. 基于昌7-2导入系发掘干旱胁迫下玉米产量相关QTL位点[J]. 玉米科学, 2019, 27(4): 64-70.
Li Jingjing, Wang Lifeng, Ma Juan, et al. Identification QTL loci for related yield traits under drought stress based on Chang 7-2 introgression lines in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(4): 64-70.

[42] 穆志生,汤彬,陈林,等. 玉米籽粒相关性状遗传解析及主效位点 *qKW2.04* 精细定位[J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(11): 1923-1933.
Mu Zhisheng, Tang Bin, Chen Lin, et al. The genetic analysis of kernel-related traits and fine mapping of a major QTL *qKW2.04* in maize[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, 25(11): 1923-1933.

(责任编辑:唐慧 郭芸婕)