

引用格式: 陈勇, 骆遥, 沈晓斌, 等. 322 份玉米种质生育期性状的全基因组关联分析[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 43(X): 1-11. CHEN Yong, LUO Yao, SHEN Xiaobin, *et al.* Genome-wide association study of growth traits in 322 maize germplasms[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, 43(X): 1-11.

322 份玉米种质生育期性状的全基因组关联分析

陈勇¹, 骆遥², 沈晓斌³, 朱凯¹, 任赞¹, 赵光武¹, 韩庆辉¹, 王洋¹

(1. 浙江农林大学 现代农学院 全省浙南作物育种重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 义乌玉米科技小院, 浙江 义乌 322000; 3. 义乌市农业开发有限公司, 浙江 义乌 322000)

摘要: 【目的】玉米 *Zea mays* 生育期是从播种到成熟的完整生长周期, 其关键表征性状包括抽雄期、散粉期和吐丝期等。发掘调控玉米生育期的关键基因对于优化玉米生产, 促进产业提质增效具有重要意义。【方法】2022 和 2023 年, 利用 322 份玉米种质资源在浙江东阳、海宁对抽雄期、散粉期和吐丝期等性状进行调查, 并结合基因型重测序数据对上述性状进行全基因组关联分析。【结果】抽雄期、散粉期和吐丝期性状频率分布呈单峰型曲线, 符合正态分布。全基因组关联分析发现: 在抽雄期, 322 份玉米种质 2022 年东阳、2022 年海宁、2023 年东阳、2023 年海宁 4 个试点分别定位到单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP) 相关位点 61、27、281、57 个, 解释表型变异范围为 7.26%~10.68%, 在 10 条染色体上均有分布; 在散粉期, 分别定位到相关位点 51、26、424、58 个, 解释表型变异范围为 7.25%~11.80%, 主要分布在 1、2、3、7、8、9、10 号染色体上; 在吐丝期, 分别定位到相关位点 47、277、212、1 169 个, 解释表型变异范围为 7.25%~41.26%, 主要分布在 1、2、3、4、7、8、10 号染色体上。4 个试点中分别定位到抽雄期、散粉期、吐丝期重叠的 SNP 位点 49、53、24 个, 综合 SNP 位点信息、基因注释、基因组织表达谱等, 最终筛选到 6 个玉米生育期关键候选基因。【结论】抽雄期、散粉期和吐丝期性状均呈正态分布, 并定位到大量环境特异性及重叠 SNP 位点, 最终筛选出 6 个生育期关键候选基因, 为玉米生育期遗传改良及产业高质量发展提供了重要基因资源。图 8 表 3 参 44

关键词: 玉米; 生育期; 全基因组关联分析 (GWAS); 候选基因

中图分类号: S330 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2025)00-0001-11

Genome-wide association study of growth traits in 322 maize germplasms

CHEN Yong¹, LUO Yao², SHEN Xiaobin³, ZHU Kai¹, REN Zan¹, ZHAO Guangwu¹,
HAN Qinghui¹, WANG Yang¹

(1. Provincial Key Laboratory of Crop Breeding in Southern Zhejiang, College of Advanced Agricultural Sciences, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. Yiwu Maize Science and Technology Academy, Yiwu 322000, Zhejiang, China; 3. Yiwu Agricultural Development Co., Ltd., Yiwu 322000, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] Maize (*Zea mays*) growth period refers to the complete growth cycle from sowing to maturity, with key representative traits including tasseling stage, anthesis stage, and silking stage. Identifying key genes regulating maize growth period is of great significance for optimizing maize production and promoting industrial quality and efficiency improvement. [Method] In 2022 and 2023, phenotypic investigations of traits such as tasseling stage, anthesis stage, and silking stage were conducted on 322 maize germplasm resources at 2 locations (Dongyang and Haining, Zhejiang Province). Genome-wide association

收稿日期: 2025-03-19; 修回日期: 2025-10-29

基金项目: 浙江省农业农村厅种质资源精准鉴定与评价 (2022-2024); 国家自然科学基金资助项目 (31501394); 浙江农林大学科研发展基金 (2020FR058); 浙江省玉米育种专项 (2021C02064-4-3)

作者简介: 陈勇 (ORCID: 0009-0003-0808-5504), 从事玉米种质资源功能挖掘研究。E-mail: 1214218246@qq.com。

通信作者: 王洋 (ORCID: 0009-0007-8362-2508), 副教授, 博士, 从事玉米遗传育种研究。E-mail: wangyang@zafu.edu.cn

study (GWAS) was performed on the above traits combined with genotypic resequencing data. **[Result]** The frequency distribution of tasseling stage, anthesis stage, and silking stage traits showed a unimodal curve, consistent with a normal distribution. GWAS results revealed: for the tasseling stage, 61, 27, 281, and 57 SNP-associated loci were identified in the 4 experimental sites (Dongyang and Haining in 2022, Dongyang and Haining in 2023) across 322 maize germplasms, explaining phenotypic variation ranging from 7.26% to 10.68% and distributed on all 10 chromosomes. For the anthesis stage, 51, 26, 424, and 58 related loci were identified, explaining phenotypic variation from 7.25% to 11.80% and mainly distributed on chromosomes 1, 2, 3, 7, 8, 9, and 10. For the silking stage, 47, 277, 212, and 1 169 related loci were identified, explaining phenotypic variation from 7.25% to 41.26% and mainly distributed on chromosomes 1, 2, 3, 4, 7, 8, and 10. A total of 49, 53, and 24 overlapping SNP loci were detected for tasseling stage, anthesis stage, and silking stage among the 4 experimental sites, respectively. Through comprehensive analysis of SNP locus information, gene annotation, and gene tissue expression profiles, 6 key candidate genes for maize growth period were finally screened out. **[Conclusion]** Tasseling stage, anthesis stage, and silking stage traits showed a normal distribution, and a large number of environment-specific and overlapping SNP loci were identified. Ultimately, 6 key candidate genes for growth period were screened out, providing important genetic resources for the genetic improvement of maize growth period and the high-quality development of the industry. [Ch, 8 fig. 3 tab. 44 ref.]

Key words: maize (*Zea mays*); growth period; genome-wide association study (GWAS); candidate genes

玉米 *Zea mays* 是中国种植面积最大、产量最高的作物，既是保障国家粮食安全的核心基石，也是饲料生产和工业加工的关键原料^[1]。生育期作为玉米生长周期的核心性状，直接决定品种的生态适应性和产量潜力，其中抽雄期、散粉期和吐丝期作为生育期的关键表征性状，既关乎品种熟期早晚，又与结实率及产量密切相关^[2-3]。生育期受多基因协调调控，属于典型数量性状，在遗传分离群体中呈连续变异分布^[4]。适宜生育期是玉米育种的核心目标之一，优化生育期对于提升玉米生产质量与效率具有重要意义。

数量性状位点 (quantitative trait locus, QTL) 定位是揭示复杂数量性状和鉴定候选基因的有效植物育种方法^[5]。近年来，国内外学者利用不同玉米群体定位到了大量生育期相关数量性状位点。魏海忠等^[6]研究表明：生育期相关 QTL 在染色体上呈“成簇”分布特征，且高贡献率 QTL 可调控多个相关性状。韩娅楠等^[7]以自交系 N6 和 BT-1 为亲本构建重组自交系 (recombinant inbred line, RIL) 群体，在 1 号染色体 *umc1676~umc1590* 区间和 2 号染色体 *umc1422~umc1776* 区间鉴定到稳定调控抽雄期、吐丝期及散粉期的共同 QTL 位点。陈俊宇等^[8]以玉米自交系 LDC-1 和 TS501 构建的 186 个重组自交系为材料，共检测到 32 个生育期相关的 QTL。

浙江省地处东南沿海，独特的地理环境和气候条件孕育了丰富的玉米地方种质资源^[9]，但受国内外优良品种竞争冲击，且本地种质表型及基因型鉴定的精细度和系统性不足，致浙江地方种质的基因挖掘、分子育种及商业化开发利用程度低，遗传潜力未充分释放。当前，玉米生育期研究集中于 QTL 定位，深入挖掘生育期相关功能基因的研究仍较薄弱。本研究以浙江特色地方种质为核心，选取 322 份代表性玉米种质为材料，采用全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS) 技术，结合单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP) 标记技术，对玉米生育期性状开展系统解析，旨在揭示玉米种质生育期性状的遗传差异，挖掘生育期相关关键位点及候选基因，以为玉米新品种精准选育提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

玉米供试材料为 227 份浙江省地方种质资源 (自交 4 代) 和 145 份国内外骨干自交系构成的群体^[10]。该群体于 2022—2023 年分别种植于浙江省东阳市 (29°28'N, 120°33'E, 海拔为 161 m) 和海宁市

(30°15'N, 120°41'E, 海拔为 5 m)。2022—2023 年, 受极端气候的影响, 最终仅获 322 份玉米种质的完整生育期表型数据。

1.2 试验方法

1.2.1 田间试验和取样 322 份玉米供试材料于 2022—2023 年分别种植于浙江东阳和海宁, 每个试点采用 3 次随机区组重复设计。小区种植 2 行, 行距 65 cm, 株距 33 cm, 每行定植 20 株。2022 年于浙江东阳繁殖阶段, 待玉米植株生长至五叶一心期时, 选取 322 份种质的第三片功能叶单独采样, 置于-80 ℃冰箱保存后, 送至北京诺禾致源科技股份有限公司进行基因组重测序, 用于构建基因型图谱。

1.2.2 玉米生育期测定 抽雄期、散粉期及吐丝期的调查测定参照《玉米种质资源描述规范和数据标准》^[11] 执行, 于各性状对应关键生育期开展观测。调查对象为各试验小区全部植株, 判定标准如下: 抽雄期记为小区内 50% 植株雄穗尖端露出顶叶的日期; 散粉期记为小区内 50% 植株雄穗开始开花散粉的日期; 吐丝期记为小区内 50% 植株雌穗花丝从苞叶吐出的日期。

1.2.3 数据分析 采用 Excel 2016 和 SPSS 对不同环境下的玉米生育期表型数据进行统计分析。首先剔除异常值, 随后计算最大值、最小值、平均值、标准差及变异系数, 绘制群体频率分布及描述性图表, 并对玉米生育期性状进行方差分析。利用 R 语言 4.3.3 分析群体生育期最佳线性无偏预测 (best linear unbiased prediction, BLUP)。BLUP 可整合多环境表型数据, 剔除环境干扰效应, 获得个体稳定遗传的表型值。

1.3 全基因组关联分析

采用的基因型数据源自基因组变异数据库 GVM (<https://ngdc.cncb.ac.cn/gvm/getProjectDetail?Project=GVM000819>), 该数据库含 22 642 752 个 SNP 标记, 平均密度为 107 312 个·Mb⁻¹^[10]。经 322 份自交系 SNP 位点筛选后, 获得 56 101 个高质量 SNP 标记用于后续关联分析。采用 Tassel 5.0 软件的混合线性模型 (mixed linear model, MLM), 结合主成分分析 (principal component analysis, PCA) 和亲缘关系矩阵 **K**, 对多试点生育期表型数据及 BLUP 值开展关联分析; 其中亲缘关系通过 Tassel 5.0 评估, PCA 由 R 软件 SNP Related 包构建。以 $P<0.05$ 为标准, 设定动态阈值 ($0.05/n$, n 为 SNP 标记数) 为标准, 进行显著关联 SNP 位点鉴定, 采用 Excel 2016、R 软件及 ggplot2 包进行数据分析和绘图, 通过绘制曼哈顿图 (GLM 模型) 验证并筛选最优模型。最终筛选出多试点及 BLUP 值均显著关联的 SNP 位点, 通过匹配重叠位点鉴定稳定且环境依赖性低的核心位点。

2 结果与分析

2.1 表型数据分析

由表 1 可见: 2023 年东阳的玉米抽雄期、散粉期及吐丝期均值均为最大, 分别达 74.74、78.17、79.22 d。2022 年东阳玉米散粉期极差最大, 为 43.00 d, 2022 年海宁玉米吐丝期极差最小, 为 22.00 d。2022 年海宁玉米抽雄期、散粉期及吐丝期的变异系数最大, 均为 0.10, 2023 年海宁玉米吐丝期变异系数最小, 为 0.06。

通过对 322 份玉米供试材料 4 个试点的生育期核心性状表型数据联合分析 (表 2) 显示: 抽雄期平均

表 1 玉米生育期核心性状在不同试点与年份的表型描述性统计数据

Table 1 Descriptive statistical data of phenotypes for core traits of maize growth period across different experimental sites and years												
项目	抽雄期/d				散粉期/d				吐丝期/d			
	2022年		2023年		2022年		2023年		2022年		2023年	
	东阳	海宁	东阳	海宁	东阳	海宁	东阳	海宁	东阳	海宁	东阳	海宁
最大值	73.00	71.00	94.00	84.00	80.00	74.00	97.00	86.00	68.00	74.00	99.00	86.00
最小值	34.00	46.00	55.00	49.00	37.00	49.00	59.00	51.00	36.00	52.00	60.00	52.00
极差	39.00	25.00	39.00	35.00	43.00	25.00	38.00	35.00	32.00	22.00	39.00	34.00
平均值	52.81	58.16	74.74	67.39	55.93	60.79	78.17	69.75	56.82	62.81	79.22	71.45
标准差	4.88	6.04	5.38	4.70	4.89	6.23	5.60	4.74	4.71	6.17	5.54	4.61
变异系数	0.09	0.10	0.07	0.07	0.09	0.10	0.07	0.07	0.08	0.10	0.07	0.06

值为 63.49 d, 极差为 60.00, 变异系数为 0.16; 散粉期平均值为 66.41 d, 极差为 60.00, 变异系数为 0.16; 吐丝期平均值为 67.78 d, 极差为 63.00, 变异系数为 0.15。3 个性状的平均值随抽雄期—散粉期—吐丝期依次递增, 与玉米生育期自然发育进程一致; 变异系数介于 0.15~0.16, 极差为 60.00~63.00, 整体变异跨度较大, 表明供试群体生育期性状遗传多样性丰富, 变异范围宽泛。

由图 1~3 表明: 所有试点的生育期表型数据及性状 BLUP 值频率分布均呈正态分布, 满足全基因组关联分析的基本要求。在抽雄期, 2022 年东阳试点主要分布于 54 和 56 d, 海宁试点主要分布于 58、60 和 68 d; 2023 年东阳试点集中在 76、78 和 80 d, 海宁试点以 68 和 70 d 为主; BLUP 值集中在 63~66 d (图 1)。在散粉期, 2022 年东阳试点集中于 58 d, 海宁试点分布于 60 和 70 d; 2023 年东阳试点主要在 78、80 和 82 d, 海宁试点集中于 70 和 72 d; BLUP 值集中在 66~68 d (图 2)。在吐丝期, 2022 年东阳试点主要分布于 58 和 60 d, 海宁试点集中在 62、70 和 72 d; 2023 年东阳试点以 80~82 d 为主, 海宁试点集中于 62、70 和 72 d; BLUP 值集中在 68 和 69 d (图 3)。

表 2 玉米生育期核心性状多试点多年份联合描述性统计分析

Table 2 Combined descriptive statistical analysis of core traits of maize growth period across multiple experimental sites and years

项目	抽雄期/d	散粉期/d	吐丝期/d
最大值	94.00	97.00	99.00
最小值	34.00	37.00	36.00
极差	60.00	60.00	63.00
平均值	63.49	66.41	67.78
标准差	10.38	10.53	10.50
变异系数	0.16	0.16	0.15

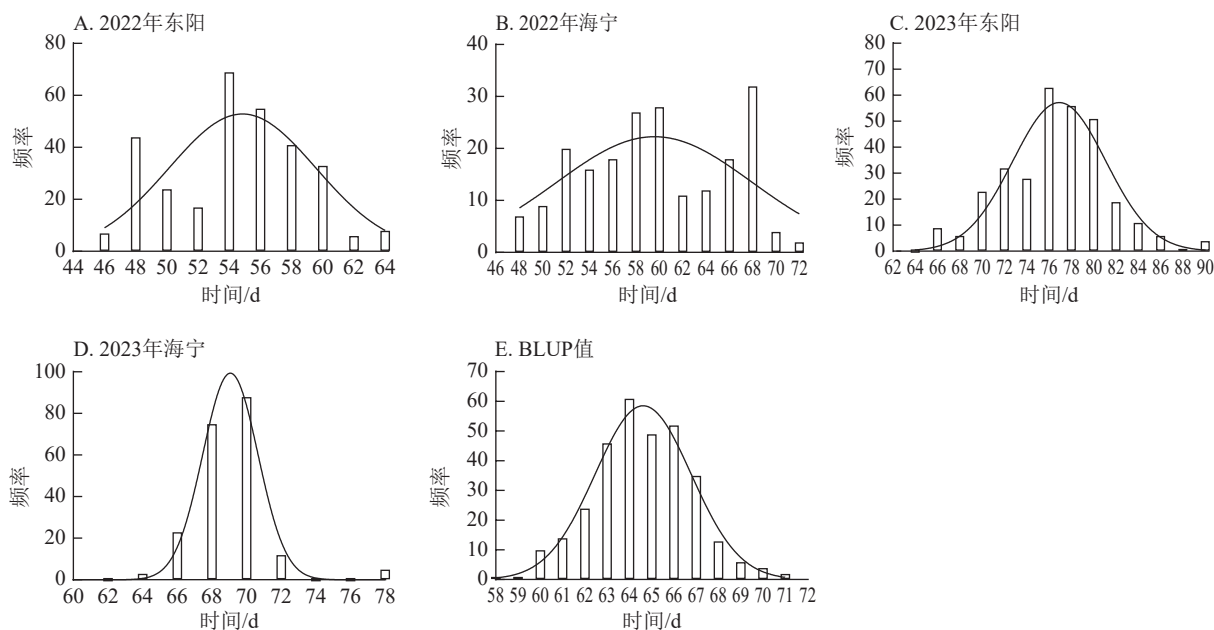


图 1 不同试点抽雄期表型数据及 BLUP 值频率分布

Figure 1 Frequency distribution of tasseling stage phenotypic data and BLUP values across different experimental sites

2.2 不同试点玉米生育期核心性状表型数据联合方差分析

从表 3 可见: 不同变异来源对各性状的影响存在差异。在抽雄期, 品种效应极显著 ($P < 0.001$), 品种×环境互作效应显著 ($P < 0.01$), 而环境效应不显著; 在散粉期, 品种效应极显著 ($P < 0.001$), 品种×环境互作效应极显著 ($P < 0.001$), 环境效应不显著; 在吐丝期, 品种效应极显著 ($P < 0.001$), 品种×环境互作效应极显著 ($P < 0.001$), 环境效应显著 ($P < 0.05$)。综上表明供试材料 3 个生育期性状差异主要由遗传因素决定, 且遗传效应受环境调控的程度因性状而异。

2.3 全基因组关联分析和候选基因挖掘

由图 4 显示: 2022 年东阳、海宁试点及 2023 年东阳、海宁试点分别鉴定到抽雄期显著关联 SNP 位点 61、27、281、57 个, 平均表型变异解释率依次为 7.87%、7.94%、8.01%、7.94%; 基于 BLUP 值的分析共检测到 241 个显著位点, 平均表型变异解释率为 7.97%。

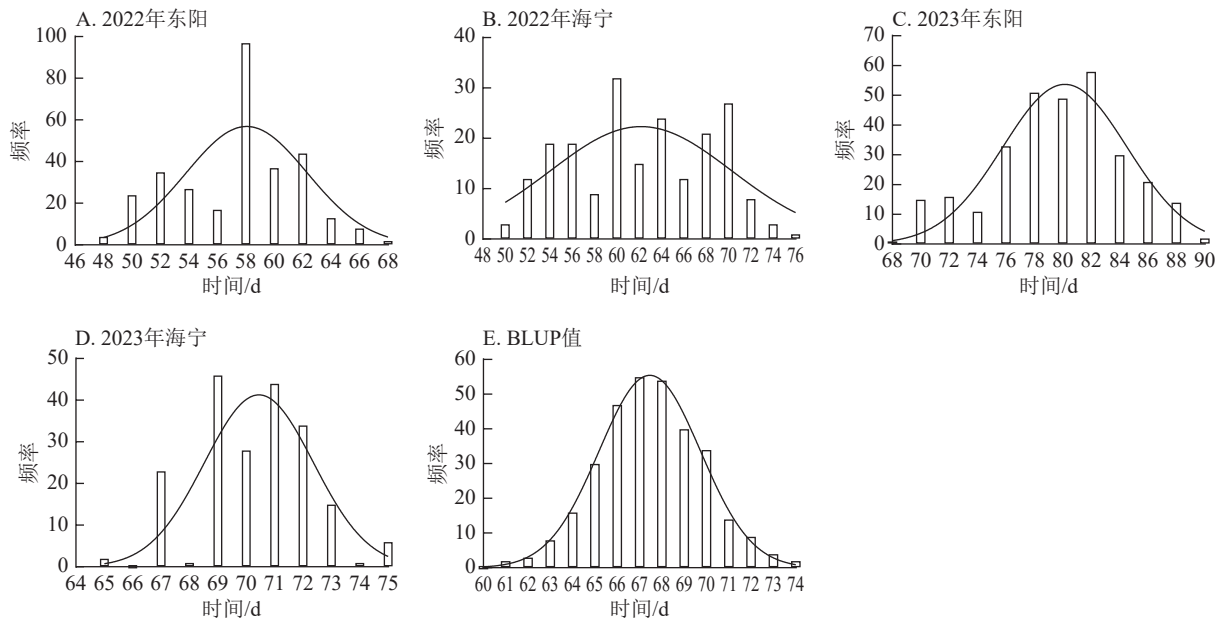


图 2 不同试点散粉期表型数据及 BLUP 值频率分布

Figure 2 Frequency distribution of anthesis stage phenotypic data and BLUP values across different experimental sites

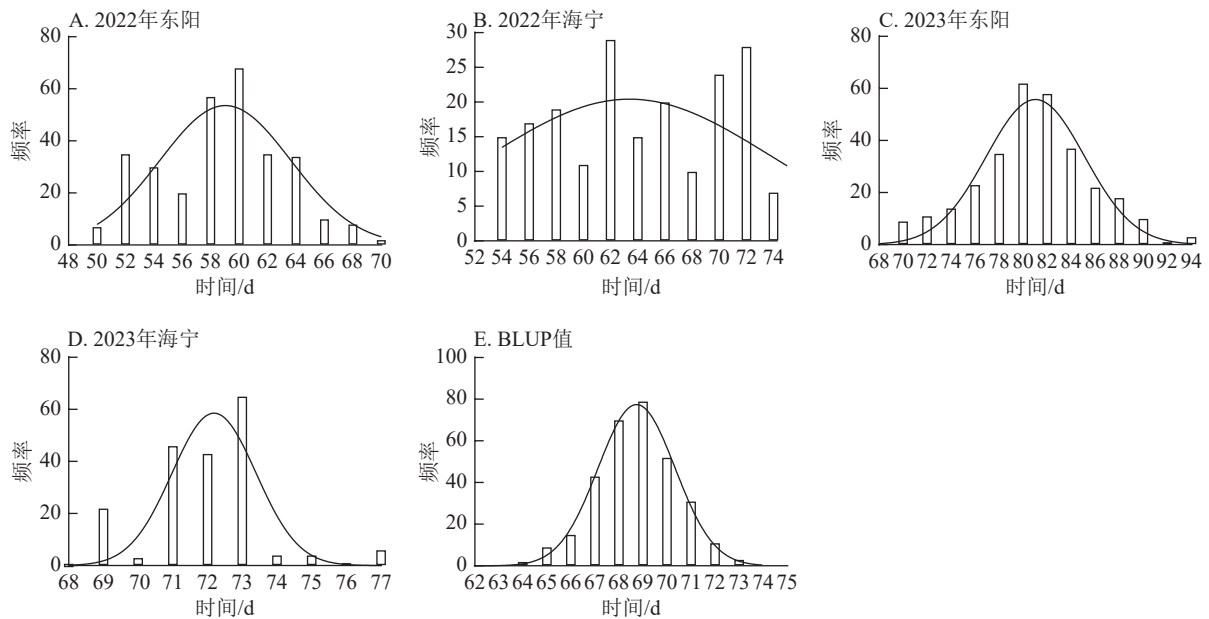


图 3 不同试点吐丝期表型数据及 BLUP 值频率分布

Figure 3 Frequency distribution of silking stage phenotypic data and BLUP values across different experimental sites

图 5 显示：2022 年东阳、海宁分别检测到 51、26 个散粉期性状显著位点，平均表型变异解释率分别为 7.70%、7.89%；2023 年东阳、海宁分别检测到 424、58 个显著位点，平均表型变异解释率分别为 8.12%、7.97%；基于 BLUP 值分析共检测到 220 个显著位点，平均表型变异解释率为 7.98%。

图 6 显示：2022 年东阳、海宁分别检测到 47、277 个吐丝期性状显著位点，平均表型变异解释率为 7.79%、8.39%；2023 年东阳、海宁分别检测到 212、1 169 个显著位点，平均表型变异解释率为 8.54%、9.13%；基于 BLUP 值分析共检测到 243 个显著位点，平均表型变异解释率为 7.95%。

对各试点生育期性状关联的显著 SNP 位点进行重叠性分析(图 7)发现：抽雄期共检测到 49 个重叠显著 SNP 位点，主要分布于 1、3、4、5、6、7、8、9、10 号染色体，表型变异解释率为 7.26%~12.07%，其中 5 号染色体上的 *S5_4607205* 表型变异解释率最高 (12.07%)。这些位点附近共鉴定出 43 个候选基因，分布于 1、3、4、5、7、8、9、10 号染色体，含 1 个位于基因内部的 SNP 位点。功能注释显示：候

选基因主要参与蛋白翻译、膜运输及细胞周期调控等生物学过程，其中 *S10_11955883*、*S3_160561791*、*S3_196947385*、*S4_102188497*、*S4_79045396*、*S9_17461941* 附近的 *Zm00001d023611*、*Zm00001d042314*、*Zm00001d043335*、*Zm00001d050577*、*Zm00001d050293*、*Zm00001d045268* 已有相关研究报道^[12-17]。

散粉期共检测到 53 个重叠显著 SNP 位点，主要分布于 1、2、3、4、5、8、9、10 号染色体，表型变异解释率为 7.25%~11.55%，其中 *S5_4607205* 表型变异解释率最高 (11.55%)。这些位点附近共鉴定出 38 个候选基因，分布于 1、2、3、4、5、7、8、9、10 号染色体，含有 4 个位于基因内部的 SNP 位点。功能注释表明：候选基因主要涉及细胞离子平衡、信号传导及催化作用等生物学过程，其中 *S10_11955883*、*S4_79045396* 附近的 *Zm00001d023611*、*Zm00001d050293* 与抽雄期候选基因重叠，且已有研究报道^[12, 15]，提示散粉期与抽雄期可能共享部分调控机制。

表 3 玉米生育期核心性状表型数据的多试点联合方差分析结果

Table 3 Results of combined analysis of variance for phenotypic data of core traits of maize growth period across multiple experimental sites

性状	变异来源	均方差	<i>F</i>	<i>P</i>
抽雄期	品种	2469.700	58.167	<0.001***
	环境	74.292	1.750	0.155
	品种×环境	127.541	3.004	0.002**
散粉期	品种	2473.762	51.700	<0.001***
	环境	109.079	2.280	0.078
	品种×环境	158.809	3.319	<0.001***
吐丝期	品种	2425.037	47.884	<0.001***
	环境	150.411	2.970	0.031*
	品种×环境	172.716	3.410	<0.001***

说明：**P*<0.05；***P*<0.01；****P*<0.001。

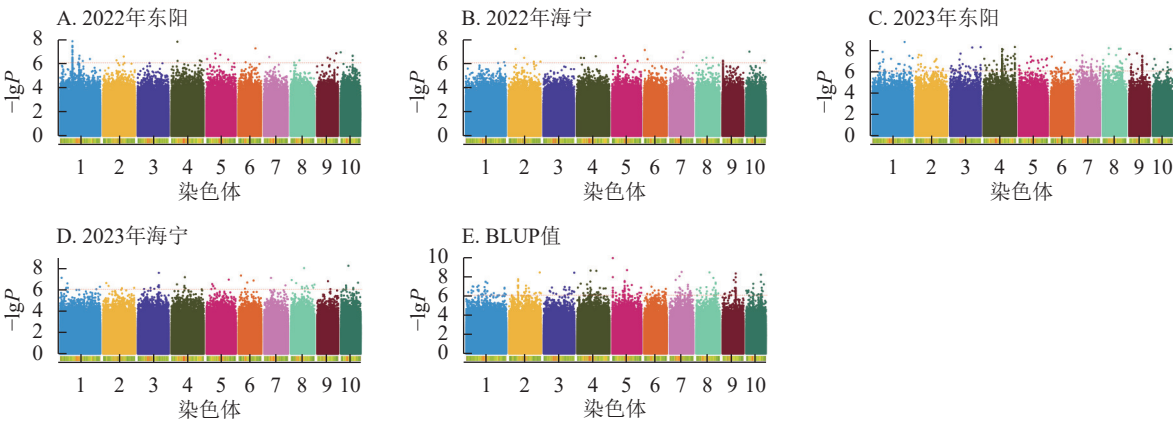


图 4 抽雄期性状在多试验点的显著关联 SNP 曼哈顿图

Figure 4 Manhattan plots of significantly associated SNPs for tasseling stage trait across multiple experimental sites

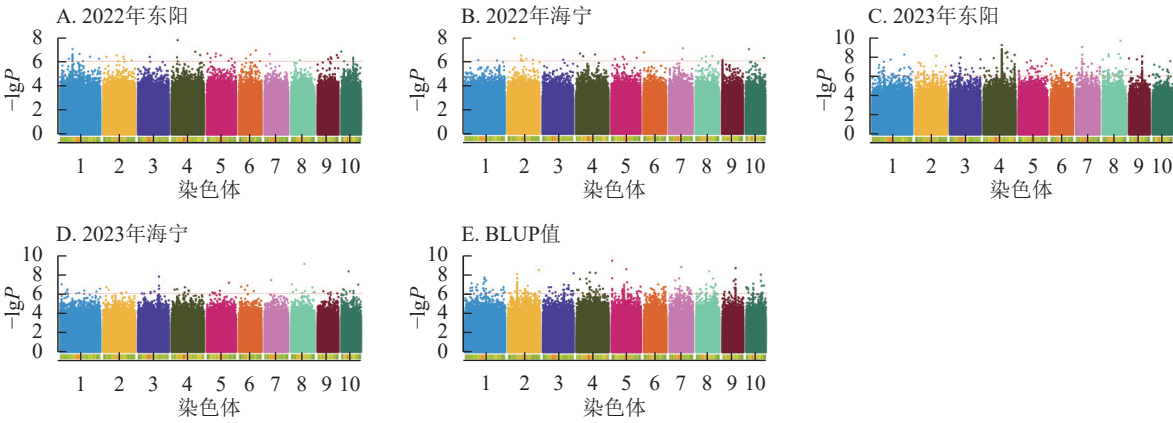


图 5 散粉期性状在多试点的显著关联 SNP 曼哈顿图

Figure 5 Manhattan plots of significantly associated SNPs for anthesis stage trait across multiple experimental sites

吐丝期共检测到 24 个重叠显著 SNP 位点，主要分布于 1、2、4、5、7、8 号染色体，表型变异解释率为 7.26%~11.35%，其中 4 号染色体上的 *S4_201865940* 表型变异解释率最高 (11.35%)。这些位点附近

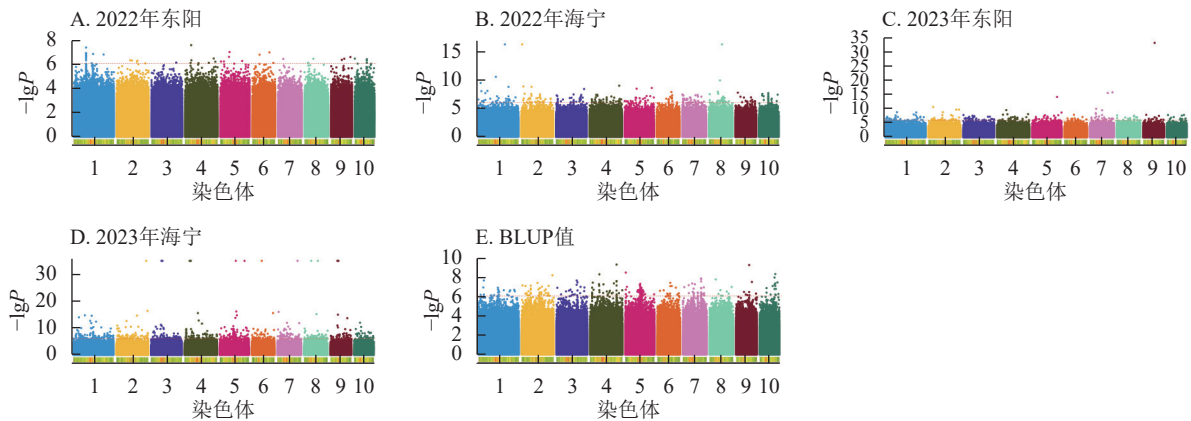


图 6 吐丝期性状在多试点的显著关联 SNP 曼哈顿图

Figure 6 Manhattan plots of significantly associated SNPs for silking stage trait across multiple experimental sites

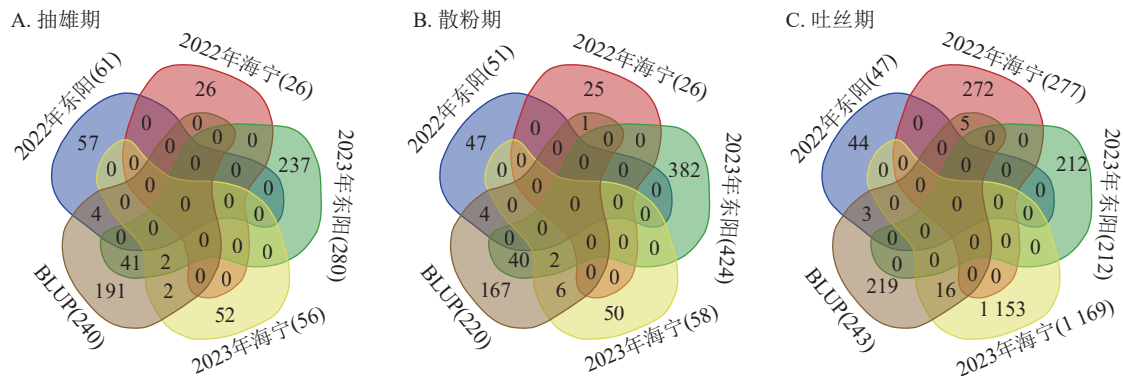


图 7 生育期核心性状多试点重叠显著关联 SNP 位点数量统计

Figure 7 Statistics of the number of overlapping significantly associated SNP loci for core growth period traits across multiple experimental sites

共鉴定出 9 个候选基因，分布于 2、4、5、7、8 号染色体，功能注释显示：这些候选基因主要参与植物生长控制与信号传导等生物学过程，其中 *S3_118445252*、*S7_81942899* 附近的 *Zm00001d004568*、*Zm00001d004571*、*Zm00001d019983* 已有相关研究报道^[18-19]。

通过公共数据库 (https://qteller.maizegdb.org/generate_figures_B73v4.php) 查询抽雄期候选基因的组织表达谱发现：*Zm00001d042314*、*Zm00001d043335*、*Zm00001d050577*、*Zm00001d050293*、*Zm00001d045268*、*Zm00001d004568* 等基因在生育期相关组织中表达量较高，提示其可能参与玉米生育期性状的调控 (图 8)。

3 讨论

李玉玲等^[20]以普通玉米自交系丹 232 和爆裂玉米自交系 N04 为亲本构建家系群体，在 1 号染色体 *umc1403~phi001* 区域检测到控制抽雄期的 QTL，在 1 号染色体 *bnlg1429~umc1403* 区域检测到抽雄期和吐丝期的 QTL，在 5 号染色体 *bhlgl565~umc1389* 区域同时检测到控制抽雄期和散粉期的 QTL。本研究通过全基因组关联分析，在 1 号染色体 *umc1403~phi001* 区间内定位到 *S1_34410222* 等 14 个 SNP 位点，在 *bnlg1429~umc1403* 区域定位到 *S1_17532310* 等 22 个 SNP 位点，在 5 号染色体 *bhlgl565~umc1389* 区域定位到 *S5_143819515* 等 66 个 SNP 位点。韩娅楠等^[7]以自交系 N6 和 BT-1 为亲本构建重组自交系群体，发现 1 号染色体 *umc1676~umc1590* 区域和 2 号染色体 *umc1422~umc1776* 区域存在共同控制抽雄期、吐丝期和散粉期的稳定 QTL。本研究在上述 2 个区域分别定位到与生育期相关的 *S1_151244200* 等 47 个 SNP 位点和 *S2_1015268* 等 15 个 SNP 位点，这与前人研究结果高度一致^[7,20]，因此证实了本研究关联 SNP 位点的可靠性。此外，本研究还新增定位相关 SNP 位点抽雄期 49 个、散粉期 53 个、吐丝期 24 个，为玉米生育期性状的遗传调控研究提供了重要补充。

开花期是影响玉米生长发育的关键时期。马拴红等^[21]研究发现：*Zm00001d034036*、*Zm0000*

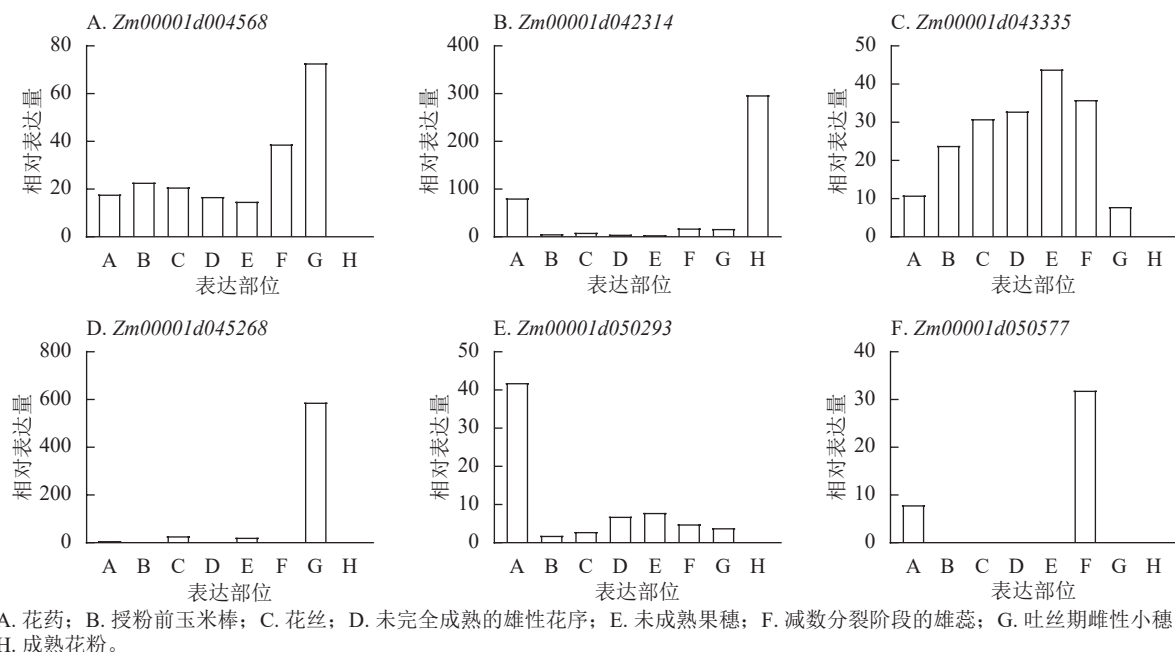


图 8 玉米生育期候选基因在不同组织部位的相对表达谱分析

Figure 8 Analysis of relative expression profiles of candidate genes for maize growth period in different tissue parts

ld020364、*Zm00001d047269* 等早花蛋白基因受到 ARF、MYB 和 NAC 转录因子调控, 通过下游基因表达调控玉米开花期。本研究中, SNP 位点 *S1_280457376* 位于 *Zm00001d034036* 附近, *S7_109168545*、*S7_109927283* 位于 *Zm00001d020364* 附近。党昆泰^[22] 研究表明: *ZmHB53*、*ZmMADS6*、*ZmMYB43*、*ZmMYB93*、*ZmCCD7* 等基因与玉米开花时间、结实以及激素信号响应密切相关, 是受 IAA29-ARF 蛋白质复合物影响的关键下游基因。本研究定位到的 *S6_140804982*、*S6_140809095* 位点位于 *ZmMYB93* 附近, 进一步验证了本研究生育期相关候选基因的可靠性。

对多试点抽雄期、散粉期、吐丝期重叠位点的分析显示: 42 个 SNP 位点在 3 个性状中共同存在, 提示可能存在同时调控这 3 个生育期性状的候选基因。结合全基因组关联分析筛选的 SNP 重叠位点、Maize GDB 数据库的功能注释及组织表达谱结果, 本研究筛选到 5 个抽雄期候选基因 (*Zm00001d042314*、*Zm00001d043335*、*Zm00001d050577*、*Zm00001d050293*、*Zm00001d045268*), 1 个散粉期候选基因 (*Zm00001d050293*), 1 个吐丝期候选基因 (*Zm00001d004568*)。郭爽等^[23] 预测发现: 12 个开花期相关候选基因主要参与编码蛋白质丝氨酸/苏氨酸激酶活性, 沈辰^[24] 研究发现: 丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶基因都与山核桃 *Carya cathayensis* 雌雄花分化有关, 而本研究初步筛选的散粉期候选基因 *Zm00001d005501* 编码蛋白与之功能一致, 且该基因在玉米中尚未见报道, 提示其可能为调控玉米生育期的新候选基因。

YI 等^[25] 发现经典 H3 基因 *ZmH3-a* 和 *ZmH3-b* 在玉米穗期高表达。本研究中, *Zm00001d042314* 编码含胱硫醚 β 合酶 (CBS) 结构域的蛋白, FANG 等^[26] 及 KUSHWAHA 等^[27] 研究表明: 含 CBS 结构域的蛋白质可能参与生殖发育调控, 虽其在玉米中的功能尚未明确, 但推测其可能通过该结构域影响植株生长发育, 进而调控生育期。*Zm00001d043335* 在生育期相关组织中高表达, 提示其可能为调控生育期的关键基因。*Zm00001d050577* 编码糖转运蛋白 15a, 且在生育期相关组织中高表达; GENDRON 等^[28] 研究发现: 拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 在诱导性长日照条件下, 茎尖附近韧皮部中的蔗糖含量会出现短暂上升^[29], 推测 *Zm00001d050577* 可能通过参与糖转运过程影响生育期调控。*Zm00001d050293* 编码糖-海藻糖-6-磷酸 (T6P), 作为重要信号分子, T6P 水平与蔗糖含量在光暗周期中密切关联^[30]。在拟南芥中, T6P 合成减少会导致 *FT* 基因表达, 过量合成则会促进短日照和长日照条件下的开花^[31], 表明 T6P 可介导碳水化合物状态与光周期性开花的关联, 为光合周期与开花调控搭建桥梁。据此推测, *Zm00001d050293* 可能通过调控光暗周期中蔗糖与 T6P 的关联, 影响玉米生育进程。*Zm00001d045268* 在生育期相关组织中高表达, 提示其可能参与玉米生育期调控。此外, 本研究筛选的候选基因还包括编码

膜丝氨酸/苏氨酸激酶 BRI1 蛋白、茉莉酸钠诱导蛋白的基因。当油菜素类固醇 (BR) 被跨膜丝氨酸/苏氨酸激酶 BRI1 感知时, BRI1 被激活并通过下游蛋白磷酸化转导信号^[32]; 油菜素类固醇不敏感 2 (BIN2) 作为油菜素类固醇信号通路的负调节因子, 在无油菜素类固醇存在时可磷酸化转录因子 BZR1 和 BES1, 抑制其活性^[33–37], 进而影响植物生长发育。

玉米 *ZmDWARF8* 等基因通过调控植株从营养生长到生殖生长的转换过程, 影响开花时期^[38–39], *ZCN8* 基因作为玉米光周期调节途径的关键基因, 对开花过程具有促进作用^[40–42], 本研究表明: 不同玉米品种间生育期存在显著差异, 其中普通玉米品种的极差最大, 可能与该类品种样本量较大有关; 不同试点间生育期亦存在明显差异, 如 2023 年浙江东阳与海宁试点的散粉期平均值相差 8.42 d。LI 等^[43]发现: 玉米抽穗发育的分子调控与早期营养生长阶段的水分亏缺胁迫有关; 刘月娥^[44]研究表明: 环境对生育期相关性状的影响显著, 本研究方差分析结果亦显示: 环境间效应及环境与品种的互作效应均达到显著水平。2022 年 2 个试点的生育期较 2023 年更短, 推测与 2022 年播种期较晚, 生育期内总体气温较高有关, 进一步证实生育期与气温存在密切关联。

4 结论

本研究新鉴定出抽雄期、散粉期、吐丝期多试点重叠显著 SNP 位点分别为 49、53、24 个, 筛选到 5 个抽雄期、1 个散粉期及 1 个吐丝期候选基因。其中, *Zm00001d042314* 可能参与生殖发育调控生育期, *Zm00001d043335* 或通过调控叶绿体影响光合途径进而作用于生育期, *Zm00001d050293* 可通过关联光暗周期中蔗糖水平介导光合周期与开花的联系; 这些候选基因分别在成熟花粉、未成熟果穗、未授粉叶片及吐丝期雌性小穗等生育期相关组织中高表达, 与性状表现高度契合, 为玉米生育期性状相关基因挖掘提供了重要参考。

5 参考文献

- [1] 杨张钰, 陈小央, 李燕, 等. 517 份玉米种质容重与其他品质性状相关性分析及候选基因挖掘[J]. *浙江农林大学学报*, 2024, **41**(4): 669–678. YANG Zhangyu, CHEN Xiaoyang, LI Yan, *et al.* Correlation analysis of test weight and other quality traits and candidate gene mining in 517 maize germplasms [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2024, **41**(4): 669–678. DOI: [10.11833/j.issn.2095-0756.20240145](https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20240145).
- [2] 兰进好. 玉米开花期相关性状的 QTL 分析[J]. *西北植物学报*, 2010, **30**(3): 471–480. LAN Jinhao. QTL analysis on the flowering related traits in maize [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, **30**(3): 471–480.
- [3] 刘志斋, 郭荣华, 石云素, 等. 中国玉米地方品种核心种质花期相关性状的表型多样性研究[J]. *中国农业科学*, 2008, **41**(6): 1591–1602. LIU Zhizhai, GUO Ronghua, SHI Yunsu, *et al.* Phenotypic diversity of flowering-related traits of maize landraces from the core collection preserved in China national genebank [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, **41**(6): 1591–1602. DOI: [10.3864/j.issn.0578-1752.2008.06.004](https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2008.06.004).
- [4] HALLAUER A R, MIRANDA FILHO J B. *Quantitative Genetics in Maize Breeding* [M]. Ames: Iowa State University Press, 1981. DOI: [10.1007/978-1-4419-0766-0](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0766-0).
- [5] 刘飞, 黄娟, 杜千禧, 等. 苦荞重组自交系的 RS 和 GABA 的 QTL 定位及候选基因分析[J]. *浙江农林大学学报*, 2025, **42**(4): 703–713. LIU Fei, HUANG Juan, DU Qianxi, *et al.* QTL mapping and candidate gene analysis of RS and GABA based on the recombinant inbred lines (RILs) of *Fagopyrum tataricum* [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, **42**(4): 703–713. DOI: [10.11833/j.issn.2095-0756.20240570](https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20240570).
- [6] 魏海忠, 商伟, 钟世宜, 等. 利用重组自交系群体定位玉米生育期相关性状 QTL[J]. *玉米科学*, 2014, **22**(1): 49–55. WEI Haizhong, SHANG Wei, ZHONG Shiyi, *et al.* Mapping of growth period related traits in maize using recombinant inbred lines [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2014, **22**(1): 49–55. DOI: [10.13597/j.cnki.maize.science.2014.01.011](https://doi.org/10.13597/j.cnki.maize.science.2014.01.011).
- [7] 韩娅楠, 刘福建, 王瑞霞, 等. 玉米生育期 QTL 定位及上位性互作效应的遗传研究[J]. *华北农学报*, 2010, **25**(2): 84–87. HAN Ya'nan, LIU Fujian, WANG Ruixia, *et al.* QTL mapping and epistasis analysis of flowering related traits in maize [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2010, **25**(2): 84–87.
- [8] 陈俊宇, 卢峰, 陈婉莹, 等. 玉米生育期相关性状 QTL 定位[J]. *江苏农业科学*, 2022, **50**(8): 63–68. CHEN Junyu, LU Feng, CHEN Wanying, *et al.* QTL mapping of growth period related traits in maize [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*,

- 2022, **50**(8): 63–68. DOI: [10.15889/j.issn.1002-1302.2022.08.012](https://doi.org/10.15889/j.issn.1002-1302.2022.08.012).
- [9] 王美兴, 任梦云, 黄益峰, 等. 浙江省玉米种质资源调查收集与鉴定评价[J]. *浙江农业科学*, 2022, **63**(12): 2785–2790. WANG Meixing, REN Mengyun, HUANG Yifeng, *et al.* Collection and indentification of maize germplasm resources in Zhejiang Province [J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2022, **63**(12): 2785–2790. DOI: [10.16178/j.issn.0528-9017.20220003](https://doi.org/10.16178/j.issn.0528-9017.20220003).
- [10] 周洋, 陈小央, 李燕, 等. 基于 GWAS 对 348 份玉米种质资源的籽粒容重性状的分析[J]. *中国农业大学学报*, 2025, **30**(1): 14–26. ZHOU Yang, CHEN Xiaoyang, LI Yan, *et al.* A GWAS-based research on ketest weight in 348 maize germplasm resources [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, **30**(1): 14–26. DOI: [10.11841/j.issn.1007-4333.2025.01.02](https://doi.org/10.11841/j.issn.1007-4333.2025.01.02).
- [11] 石云素. 玉米种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006. SHI Yunsu. *Descriptors and Data Standard for Maize (Zea mays L.)* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006.
- [12] MAN J, GALLAGHER J P, BARTLETT M. Structural evolution drives diversification of the large *LRR-RLK* gene family [J]. *New Phytologist*, 2020, **226**(5): 1492–1505. DOI: [10.1111/nph.16455](https://doi.org/10.1111/nph.16455).
- [13] MAZAHERI M, HECKWOLF M, VAILLANCOURT B, *et al.* Genome-wide association analysis of stalk biomass and anatomical traits in maize [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, **19**(1): 45. DOI: [10.1186/s12870-019-1653-x](https://doi.org/10.1186/s12870-019-1653-x).
- [14] EVANS D E, MERMET S, TATOUT C. Advancing knowledge of the plant nuclear periphery and its application for crop science [J]. *Nucleus*, 2020, **11**(1): 347–363. DOI: [10.1080/19491034.2020.1838697](https://doi.org/10.1080/19491034.2020.1838697).
- [15] PINTO V B, FERREIRA P G, VIDIGAL P M P, *et al.* Uncovering the transcriptional response of popcorn (*Zea mays* L. var. *everta*) under long-term aluminum toxicity [J]. *Scientific Reports*, 2021, **11**: 19644. DOI: [10.1038/s41598-021-99097-z](https://doi.org/10.1038/s41598-021-99097-z).
- [16] GANGURDE S S, XAVIER A, NAIK Y D, *et al.* Two decades of association mapping: insights on disease resistance in major crops [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 1064059. DOI: [10.3389/fpls.2022.1064059](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1064059).
- [17] KUANG Tianhui, HU Can, SHAW R K, *et al.* A potential candidate gene associated with the angles of the ear leaf and the second leaf above the ear leaf in maize [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, **23**(1): 540. DOI: [10.1186/s12870-023-04553-9](https://doi.org/10.1186/s12870-023-04553-9).
- [18] MA Juan, CAO Yanyong. Genetic dissection of grain yield of maize and yield-related traits through association mapping and genomic prediction [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, **12**: 690059. DOI: [10.3389/fpls.2021.690059](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.690059).
- [19] ZENDA T, LIU Songtao, WANG Xuan, *et al.* Key maize drought-responsive genes and pathways revealed by comparative transcriptome and physiological analyses of contrasting inbred lines [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, **20**(6): 1268. DOI: [10.3390/ijms20061268](https://doi.org/10.3390/ijms20061268).
- [20] 李玉玲, 李学慧, 董永彬, 等. 利用相同来源 $F_{2:3}$ 和 BC_2S_1 群体定位玉米生育期 QTL[J]. *华北农学报*, 2007, **22**(6): 38–43. LI Yuling, LI Xuehui, DONG Yongbin, *et al.* QTL mapping of developmental stages using $F_{2:3}$ and BC_2S_1 populations derived from the same cross in maize [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2007, **22**(6): 38–43.
- [21] 马拴红, 万炯, 梁瑞清, 等. 玉米开花期转录因子候选基因的关联分析[J]. *中国农业科学*, 2022, **55**(1): 12–25. MA Shuanhong, WAN Jiong, LIANG Ruiqing, *et al.* Candidate gene association analysis of maize transcription factors in flowering time [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, **55**(1): 12–25. DOI: [10.3864/j.issn.0578-1752.2022.01.002](https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2022.01.002).
- [22] 党昆泰. ZmIAA29 调控玉米生育期的分子机制研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2023. DANG Kuntai. *Study on the Molecular Mechanism of ZmIAA29 Regulating the Growth Period of Maize* [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2023. DOI: [10.27117/d.cnki.ghenu.2023.000204](https://doi.org/10.27117/d.cnki.ghenu.2023.000204).
- [23] 郭爽, 王栋, 聂蕾, 等. 玉米开花期相关性状的 QTL 定位与候选基因分析[J]. *种子*, 2023, **42**(6): 1–8. GUO Shuang, WANG Dong, NIE Lei, *et al.* QTL mapping and candidate gene analysis on related traits of maize at flowering stage [J]. *Seed*, 2023, **42**(6): 1–8. DOI: [10.16590/j.cnki.1001-4705.2023.06.001](https://doi.org/10.16590/j.cnki.1001-4705.2023.06.001).
- [24] 沈辰. 山核桃 COPI 等成花相关基因的克隆及其表达特性分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014. SHEN Chen. *Cloning and Expression Analysis of FLOWERING Genes in Carya cathayensis* [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2014.
- [25] YI Fei, GU Wei, CHEN Jian, *et al.* High temporal-resolution transcriptome landscape of early maize seed development [J]. *The Plant Cell*, 2019, **31**(5): 974–992. DOI: [10.1105/tpc.18.00961](https://doi.org/10.1105/tpc.18.00961).
- [26] FANG Lei, HOU Xingliang, LEE L Y C, *et al.* AtPV42a and AtPV42b redundantly regulate reproductive development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PLoS One*, 2011, **6**(4): e19033. DOI: [10.1371/journal.pone.0019033](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019033).
- [27] KUSHWAHA H R, SINGH A K, SOPORY S K, *et al.* Genome wide expression analysis of CBS domain containing proteins

- in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh and *Oryza sativa* L. reveals their developmental and stress regulation [J]. *BMC Genomics*, 2009, **10**: 200. DOI: [10.1186/1471-2164-10-200](https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-200).
- [28] GENDRON J M, STAIGER D. New horizons in plant photoperiodism [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2023, **74**: 481–509. DOI: [10.1146/annurev-arplant-070522-055628](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070522-055628).
- [29] BERNIER G, HAVELANGE A, HOUSSA C, *et al.* Physiological signals that induce flowering [J]. *The Plant Cell*, 1993, **5**(10): 1147–1155. DOI: [10.1105/tpc.5.10.1147](https://doi.org/10.1105/tpc.5.10.1147).
- [30] FIGUEROA C M, LUNN J E. A tale of two sugars: trehalose 6-phosphate and sucrose [J]. *Plant Physiology*, 2016, **172**(1): 7–27. DOI: [10.1104/pp.16.00417](https://doi.org/10.1104/pp.16.00417).
- [31] WAHL V, PONNU J, SCHLERETH A, *et al.* Regulation of flowering by trehalose-6-phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Science*, 2013, **339**(6120): 704–707. DOI: [10.1126/science.1230406](https://doi.org/10.1126/science.1230406).
- [32] LI Jianming, CHORY J. A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction [J]. *Cell*, 1997, **90**(5): 929–938. DOI: [10.1016/S0092-8674\(00\)80357-8](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80357-8).
- [33] LI J, NAM K H, VAFEADOS D, *et al.* BIN2, a new brassinosteroid-insensitive locus in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2001, **127**(1): 14–22. DOI: [10.1104/pp.127.1.14](https://doi.org/10.1104/pp.127.1.14).
- [34] LI Jianming, NAM K H. Regulation of brassinosteroid signaling by a GSK3/SHAGGY-like kinase [J]. *Science*, 2002, **295**(5558): 1299–1301. DOI: [10.1126/science.1065769](https://doi.org/10.1126/science.1065769).
- [35] HE Junxian, GENDRON J M, YANG Yanli, *et al.* The GSK3-like kinase BIN2 phosphorylates and destabilizes BZR1, a positive regulator of the brassinosteroid signaling pathway in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, **99**(15): 10185–10190. DOI: [10.1073/pnas.152342599](https://doi.org/10.1073/pnas.152342599).
- [36] WANG Zhiyong, NAKANO T, GENDRON J, *et al.* Nuclear-localized BZR1 mediates brassinosteroid-induced growth and feedback suppression of brassinosteroid biosynthesis [J]. *Developmental Cell*, 2002, **2**(4): 505–513. DOI: [10.1016/S1534-5807\(02\)00153-3](https://doi.org/10.1016/S1534-5807(02)00153-3).
- [37] YIN Yanhai, WANG Zhiyong, MORA-GARCIA S, *et al.* *BES1* accumulates in the nucleus in response to brassinosteroids to regulate gene expression and promote stem elongation [J]. *Cell*, 2002, **109**(2): 181–191. DOI: [10.1016/S0092-8674\(02\)00721-3](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(02)00721-3).
- [38] COLASANTI J, TREMBLAY R, WONG A Y M, *et al.* The maize INDETERMINATE1 flowering time regulator defines a highly conserved zinc finger protein family in higher plants [J]. *BMC Genomics*, 2006, **7**: 158. DOI: [10.1186/1471-2164-7-158](https://doi.org/10.1186/1471-2164-7-158).
- [39] COLASANTI J, YUAN Zhuang, SUNDARESAN V. The *indeterminate* gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize [J]. *Cell*, 1998, **93**(4): 593–603. DOI: [10.1016/S0092-8674\(00\)81188-5](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)81188-5).
- [40] MUSZYNSKI M G, DAM T, LI Bailin, *et al.* *Delayed flowering1* Encodes a basic leucine zipper protein that mediates floral inductive signals at the shoot apex in maize [J]. *Plant Physiology*, 2006, **142**(4): 1523–1536. DOI: [10.1104/pp.106.088815](https://doi.org/10.1104/pp.106.088815).
- [41] MENG Xin, MUSZYNSKI M G, DANILEVSKAYA O N. The FT-like ZCN8 gene functions as a floral activator and is involved in photoperiod sensitivity in maize [J]. *The Plant Cell*, 2011, **23**(3): 942–960. DOI: [10.1105/tpc.110.081406](https://doi.org/10.1105/tpc.110.081406).
- [42] GUO Li, WANG Xuehan, ZHAO Min, *et al.* Stepwise *cis*-regulatory changes in *ZCN8* contribute to maize flowering-time adaptation [J]. *Current Biology*, 2018, **28**(18): 3005–3015. e4. DOI: [10.1016/j.cub.2018.07.029](https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.029).
- [43] LI Wenzong, HAO Zhuanfang, PANG Junling, *et al.* Effect of water-deficit on tassel development in maize [J]. *Gene*, 2019, **681**: 86–92. DOI: [10.1016/j.gene.2018.09.018](https://doi.org/10.1016/j.gene.2018.09.018).
- [44] 刘月娥. 玉米对区域光、温、水资源变化的响应研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2013. LIU Yue'e. *Study on the Response of Maize to the Changes of Regional Light, Temperature and Water Resources* [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013.