

玉米自交系苗期根系形态鉴定及候选基因发掘

张坤^{1,2}, 王艺雄¹, 杨金丹¹, 张正², 董春林², 任志强², 王创云¹, 常建忠²

(¹山西农业大学农学院, 太原 030031; ²山西农业大学山西有机旱作农业研究院/农业农村部

有机旱作农业重点实验室(省部共建)/有机旱作山西省重点实验室, 太原 030031)

摘要: 以134份玉米自交系为试验材料,对玉米的9个苗期根系性状进行表型鉴定,并利用分布于玉米基因组的44935个SNP标记,基于FarmCPU模型进行全基因组关联分析(GWAS, genome-wide association study)。结果表明9个根系性状表型变异范围在10.86%~55.96%之间,大部分表型间相关性达极显著水平($P < 0.001$),侧根长和总根长相关系数最高,为0.996,其次为侧根数与总根数达到0.993。共鉴定到32个显著关联的SNP位点($P = 1.01e^{-11} \sim 9.74e^{-05}$),表型贡献率在0.54%~22.34%之间,主根长、总根长、最大根长、侧根长分别检测到4、8、3、9个显著的SNP位点;总根数、侧根数、不定根数分别检测到10、7、1个显著SNP位点;14个SNP位点同时与多个根系性状关联。12个显著关联位点位于已知根系相关性状QTL(Quantitative trait locus)区间内。共发掘49个根系候选基因,其中GRMZM2G028386(ABI4)、GRMZM2G135713(PUB23)、GRMZM5G870592(MYB98)、GRMZM2G156861(LOX1)、GRMZM2G160005(AUX16)、GRMZM2G126936(NAC2)等是重要的根系候选基因。本研究为克隆玉米根系发育相关基因,解析玉米根系发育分子机制提供了参考。

关键词: 玉米自交系;根系;抗旱性;全基因组关联分析;基因挖掘

Root Morphological Identification and Candidate Gene Discovery of Maize Inbred Lines at Seedling Stage

ZHANG Kun^{1,2}, WANG Yixiong¹, YANG Jindan¹, ZHANG Zheng², DONG Chunlin²,

REN Zhiqiang², WANG Chuangyun¹, CHANG Jianzhong²

(¹College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031; ²Shanxi Institute of Organic Dry Farming Agriculture, Shanxi Agricultural University/Key Laboratory of Organic Dry Farming Agriculture of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs (Jointly Built by Provinces and Departments)/Shanxi Provincial Key Laboratory of Organic Dry Farming, Taiyuan 030031)

Abstract: In this study, 134 maize inbred lines were used as experimental materials to identify phenotypic variations at nine root traits at seedling stage, followed by the genome-wide association study (GWAS) using FarmCPU model based on 44935 SNP markers. The results showed that the phenotypic variations at nine root traits ranged from 10.86% to 55.96%, and the correlation between most phenotypes reached a highly significant level ($P < 0.001$). The correlation coefficient between lateral root length and total root length was the highest (0.996), followed by that between the number of lateral roots and total roots (0.993). A total of 32 significantly associated SNPs were identified (P value arranged from $1.01e^{-11}$ to $9.74e^{-5}$), with phenotypic contribution rates

收稿日期: 2023-06-19 修回日期: 2023-07-23 网络出版日期: 2023-08-11

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230619001>

第一作者研究方向为玉米分子育种, E-mail: 1871442673@qq.com

通信作者: 常建忠, 研究方向为玉米分子育种, E-mail: cjzyfx@163.com

王创云, 研究方向为玉米分子育种, E-mail: wrwcy@139.com

基金项目: 山西省重点研发计划(202102140601002-1); 山西省科技重大专项计划子课题(202201140601025-1-03); 山西省现代农业产业技术体系建设专项资金资助(2023CYJSTX01-09); 中央引导地方发展资金项目(YDZJSX2022A036); 山西农业大学生物育种工程(YZGC146)

Foundation projects: Key R&D Plan of Shanxi Province (202102140601002-1); Sub-project of Shanxi Provincial Science and Technology Major Special Project (202201140601025-01-03); Funding Support for the Modern Agricultural Industry Technology System in Shanxi Province (2023CYJSTX01-09); Central Guiding Local Development Fund Project (YDZJSX2022A036); Biological Breeding Engineering Project of Shanxi Agricultural University (YZGC146)

ranging from 0.54% to 22.34%. Four, eight, three and nine significant SNPs were detected for main root length, total root length, maximum root length and lateral root length, respectively. Ten, seven and one significant SNPs were detected for total root number, lateral root number and adventitious root number, respectively. Fourteen SNPs were identified associating with multiple root traits. Twelve significant association sites were located within the intervals where root-related QTL (Quantitative trait locus) were reported. Forty-nine root-associated candidate genes were annotated, including formerly-identified *GRMZM2G028386* (*ABI4*), *GRMZM2G135713* (*PUB23*), *GRMZM5G870592* (*MYB98*), *GRMZM2G156861* (*LOX1*), *GRMZM2G160005* (*AUX16*), *GRMZM2G126936* (*NAC2*) and other important root candidate genes. Thus, this study provided reference for future cloning genes related to root development and analyzing the molecular mechanisms of root development in maize.

Key words: maize inbred line; root system; drought resistance; genome-wide association analysis; gene identification

玉米(*Zea mays* L.)是旱地作物中需水量较大,对水分胁迫较为敏感的作物之一^[1]。干旱是制约玉米产量、威胁粮食安全的重要非生物胁迫之一。作物根系的表型特征评价是研究其抗旱性的重要手段^[2]。已经证明与抗旱性相关的根系表型性状有根系长度、根系生长角度、根系生物量、总根数、根分支数、根系木质部直径等^[3]。如Wasson等^[4]研究表明根系越长、越深且径向水流导度较大的小麦品种在干旱条件下更容易吸取深层水分获得高产;Uga等^[5]在研究水稻*DRO1*基因的功能时发现通过改善作物根系的构型(根系生长角度)可以提高作物抗旱性;Brown^[6]等发现根毛对于维持极端磷胁迫和干旱胁迫条件下大麦的产量至关重要。因此,解析玉米根系结构形成的遗传基础,挖掘玉米根系相关性状的优异等位基因,对进一步提高玉米抗旱性具有重要意义。目前,玉米根系性状相关位点发掘方面已取得重大进展,Wang等^[7]揭示了玉米初生根的生长依赖于类黄酮的生物合成和生长素的信号转导,并鉴定到*rtcs*和*Zm00001d012781*两个候选基因。Burton等^[8]对玉米根系数目、长度、方向及分支进行QTL定位,共鉴定出到15个QTL,单个QTL表型变异解释率在0.44%~13.5%之间。Song等^[9]鉴定到控制初生根长、种子根长和总根数的QTL18、24和20,表型变异解释率在1.6%~11.6%之间。Guo等^[10]通过比较部分抗旱及干旱敏感品种转录组数据,从中分别鉴定出343个和177个共同差异表达基因(DEGs, differentially expressed genes),并鉴定了参与两个重要相关模块的10个中心基因。

全基因组关联分析(GWAS, genome-wide association study)是系统解析复杂数量性状遗传机制的重要工具^[11]。目前,GWAS分析已经发掘出多个

与玉米根系性状、抗旱性相关的位点。Wang等^[12]对玉米苗期耐旱性进行GWAS分析,确定了42个候选基因,过表达其中的*ZmVPP1*基因能够增强玉米植株的光合效率,促进根系发育,从而提高玉米耐旱性。Wu等^[13]通过GWAS分析获得了4个重要候选基因:*GRMZM2G099797*, *GRMZM2G354338*, *GRMZM2G085042*和*GRMZM5G812926*,可用于玉米根系遗传改良。张小琼等^[14]利用GWAS分析挖掘到与根系显著关联的26个SNP位点,其中11个SNP位于前人已报道根系相关QTL区间内。Liu等^[15]对玉米的根毛长度的遗传结构进行解析,从中检测到14个与根毛显著关联的SNP位点。尽管前人已定位到一些玉米根系相关性状QTL,但是由于根系是受多基因调控的复杂数量性状,已有研究仅能从各自研究群体中检测到有限的遗传位点,因此仍需对玉米根系相关性状进行遗传解析,加深对玉米根系性状变异分子机制的理解。

本研究利用134份玉米自交系构建关联群体,通过对玉米苗期根系的9个表型进行鉴定,结合覆盖玉米全基因的44935个SNP标记进行全基因组关联分析,发掘玉米根系性状显著关联位点,并预测候选基因。本研究结果可为玉米根系相关性状分子育种(MAS, marker-assisted selection)提供重要遗传位点,为精细定位和克隆玉米根系发育相关基因提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

136份玉米自交系来自山西农业大学山西有机旱作农业研究院分子育种研究室育种群体及国内外收集的部分材料(详见<https://doi.org/10.13430/j>).

cnki.jpgr.20230619001,附表1)。试验于2021年12月11-31日和2022年06月1-21日重复两次进行苗期培养、根系表型鉴定试验,每个实验3次生物学重复。

1.2 玉米苗期培养

本试验全程无菌操作,从136份玉米自交系中挑选出籽粒饱满、无病虫害种子6~8粒,放入灭菌培养皿中,通过20 mL 1%的氯化汞溶液,灭菌15 min。将灭菌后的种子放入培养皿中,加入20 mL无菌蒸馏水,待种子吸胀萌发,将其移至无菌育种袋中,种子间隔1 cm左右,胚根朝下。育种袋中加入灭菌蒸馏水至20 cm刻度线,放入光照培养箱(RDN-300E-4)中培养(光照培养箱参数:第一阶段,光照10000 Lx,温度28℃,湿度35% RH,12 h;第二阶段,光照0 Lx,温度28℃,湿度35% RH,12 h)。种子生长过程中,维持水线在20 cm左右,培养14 d后进行表型鉴定。

1.3 表型鉴定及分析

利用EPSON根系扫描仪(J221A)扫描幼苗根部图像,利用WinRHIZO软件测量根系长度、数目、表面积等9个表型性状(表1)。利用Microsoft Excel 2003进行描述性统计分析,使用SPSS软件(V26)对136份玉米自交系的9个表型数据进行皮尔逊相关性分析,利用R语言程序包Performance-Analytics将相关性结果可视化。使用R语言ape程序包中层次聚类算法对136份玉米自交系根系性状进行聚类分析,并绘制聚类树状图。

1.4 全基因组关联分析

采用高通量DNA提取试剂盒(EasyPure® Plant Genomic DNA Kit)提取玉米自交系基因组DNA,用1%琼脂糖凝胶电泳分析DNA纯度和完整性,用Qubit对DNA进行定量。采用45 K液相芯片进行基因分型(石家庄博瑞迪生物技术有限公司),芯片有效标记数为44935个,将原始标记按照最小等位基因频率 ≥ 0.01 ,缺失率 $\leq 50\%$ 过滤,利用beagle(V4.1)将过滤后的基因型数据进行填补,利用Tassel 5(v5.2.77)对最小等位基因频率 < 0.05 的SNP(Single nucleotide polymorphism)标记进行过滤,最终筛选到43034个高质量SNP标记用于后续分析。本研究利用FarmCPU(Fixed and random model circulating probability unification)模型进行全基因组关联分析。使用R语言程序包GAPIT 3中FarmCPU软件模型对表型数据进行全基因组关联分析。表型贡献解释率采用Shim等^[16]提出的算法

进行计算。使用R语言软件包CMplot绘制Q-Q plot图及曼哈顿图,以 $P < 0.0001$ 为阈值,筛选与9个根系表型显著关联的SNP位点。

1.5 根系相关候选基因预测

使用Tassel 5软件计算SNP之间连锁不平衡衰减距离,计算 r^2 平均值并绘制连锁不平衡衰减距离图。基于9个根系性状显著关联SNP位点在参考基因组(B73参考基因组v3版本,http://plants.ensembl.org/)中的物理位置,在SNP位点上下游LD距离范围内筛选候选基因。根据玉米遗传学和基因组学数据库(https://www.maizegdb.org/)中的动态转录组数据,筛选出与玉米根系发育相关的候选基因。

根据检测到的SNP位点上下游LD范围内的候选基因,结合在MaizeGDB数据库下载玉米自交系B73授粉后玉米根系发育18个不同位置及时期^[17]的动态转录组数据,以 $FPKM \geq 1$ ^[18]为候选基因表达的标准,筛选与根系发育相关的目的基因,通过公式 $\log_2(FPKM+1)$ ^[19]将目的基因表达量进行标准化,利用R语言软件包Pheatmap包绘制目的基因表达模式热图,并进行分类。通过MaizeGDB、NCBI(https://blast.ncbi.nlm.nih.gov)、Uniprot(https://www.uniprot.org/)等数据库网站对候选基因进行功能注释,通过DAVID(https://david.ncifcrf.gov/)、KOBAS(http://kobas.cbi.pku.edu.cn/)等数据库网站对候选基因进行富集分析,最终从中筛选出与根系相关的候选基因。

2 结果与分析

2.1 根系表型统计分析

玉米自交系根系存在着丰富的表型变异(图1、表1),9个表型的变异系数范围在10.86%~55.96%之间,其中侧根数变异系数最大,为55.96%,变异系数是其余性状的1.28~5.15倍,其次为总根数,变异系数为43.59%,根直径差异性最小,变异系数为10.86%。相关性分析表明(图2),除不定根数与总根数、根直径、最大根长外,其余性状间均存在较程度的相关性($P < 0.05$),其中侧根长和总根长之间的相关性最高,相关系数为0.996($P < 0.001$),其次是侧根数与总根数,相关系数为0.993($P < 0.001$),不定根数与侧根长、总根长相关系数相对较低,分别为0.22和0.19($P < 0.05$);根直径与其他性状之间均呈显著负相关,相关系数在-0.74~-0.064之间($P < 0.01$);不定根数与侧根长和总根长之间呈负相关,相关系数分别为-0.28和-0.26。

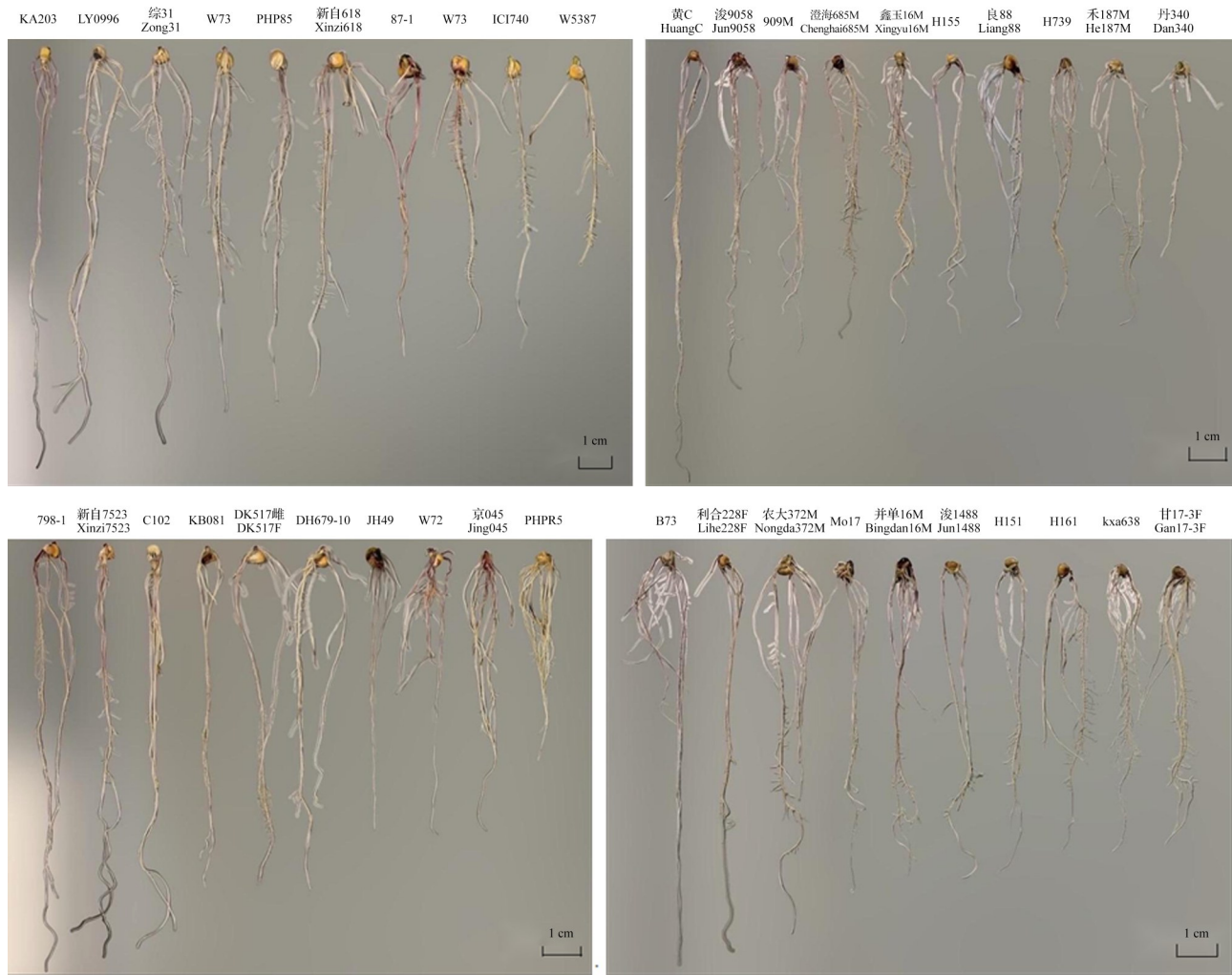


图1 玉米自交系部分材料根系对比图

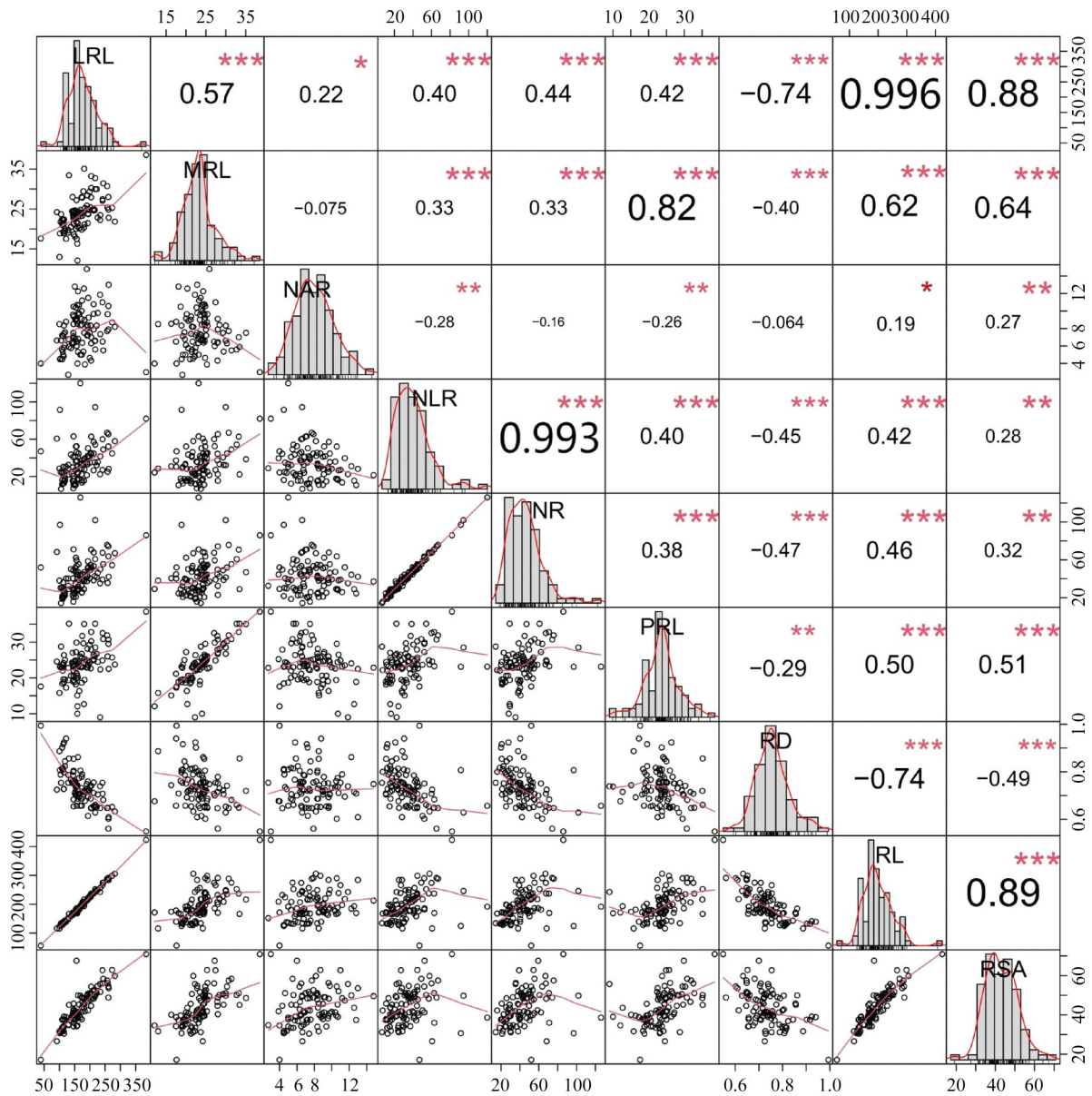
Fig. 1 Comparison diagram of root system of selected maize inbred lines

表1 玉米根系表型基本统计分析

Table 1 Basic statistical analysis of root phenotypes in maize

根系性状 Root traits	性状描述 Trait descriptions	均值 Mean	最大值 Max.	最小值 Min.	峰度 KURT.	偏度 SKEW.	标准差 SD	变异系数 (%) CV
主根长(cm)PRL	以厘米为单位的主根长度	23.84	38.54	9.00	0.98	-0.04	5.19	21.78
侧根长(cm)LRL	主根延伸出的侧根总长	171.84	384.54	38.86	2.11	0.81	51.44	29.93
总根长(cm)RL	以厘米为单位的所有根总长	195.68	423.08	56.46	2.31	0.86	53.85	27.52
最大根长(cm)MRL	根系的最大根长	23.79	38.54	12.07	1.35	0.51	4.36	18.32
根表面积(cm ²)RSA	整个根系的表面积	43.86	70.94	17.16	0.50	0.30	9.11	20.78
根直径(cm)RD	根系的平均直径	0.73	0.99	0.55	0.92	0.61	0.08	10.86
不定根数(cm)NAR	除主根延伸之外的侧根数目	7.71	14.80	2.71	0.06	0.41	2.35	30.46
总根数NR	所有根的总数	43.65	126.00	14.30	3.44	1.42	19.03	43.59
侧根数NLR	主根延伸出的侧根数目	34.94	120.00	6.67	3.61	1.48	19.55	55.96

PRL: Primary root length; LRL: Lateral root length; RL: Root length; MRL: Maximum root length; RSA: Root surface area; RD: Root diameter; NAR: Number of adventitious roots; NR: Number of roots; NLR: Number of lateral roots; The same as below



图中对角线方框为根系性状的柱状图,字母代表不同的根系性状,上三角为相关系数和显著性程度。*、**、***分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平上差异显著。下三角为玉米根系表型数据的散点图,纵横坐标数值代表横向及纵向对应表型的表型数据
In the figure, the diagonal box is the column chart of root traits, the letters represent different root traits, and the upper triangle is the correlation coefficient. *, **, *** indicate significant differences at the $P<0.05$, $P<0.01$, and $P<0.001$ levels, respectively.

The lower triangle is a scatter plot of maize root phenotype data, and the transverse and longitudinal values represent the phenotypic data corresponding to the horizontal and vertical phenotypes

图2 9个玉米根系表型相关性分析

Fig. 2 Correlation analysis of 9 maize root phenotypes

2.2 根系表型性状聚类分析

聚类分析将134份玉米自交系分为3个类群(图3),每个类群特征各异(表2)。类群Ⅲ除根直径外,其他根系性状均大于类群Ⅰ和类群Ⅱ,其中侧根长、总根长和根表面积与其他类群的差异均达到极显著水平($P<0.001$),该类群包含PHW5、黄C、新自3113等14份材料,其中黄C表现最为突出,在所

有自交系材料中,其主根长、侧根长、最大根长、总根长、根表面积最大。类群Ⅰ根直径均显著大于类群Ⅱ和Ⅲ($P<0.001$),其他根系性状均小于其他类群,该类群包含包括京17、昌7-2、新自7523、DK517父本和母本等共77份材料。类群Ⅱ属于中间类型,其根系表型值均介于类群Ⅰ和类群Ⅲ之间,包括W72、综31、黄早四、909M等共43份材料。



图3 134份玉米自交系根系性状聚类分析图

Fig. 3 Cluster analysis map of root traits of 134 maize inbred lines

表2 不同类群自交系根系表型统计分析

Table 2 Statistical analysis of root phenotypes of inbred lines in different groups

类群 Group	主根长(cm) PRL	侧根长(cm) LRL	总根长(cm) RL	最大根长(cm) MRL	根表面积(cm ²) RSA
I	18.44±6.42Bb	155±34.6Cc	173.44±35.46Cc	22.44±3.97Bb	40.35±7.13Cc
II	21.96±5.71Aa	222.08±33.91Bb	244.04±34.01Bb	25.5±3.51Aa	50.94±8.16Bb
III	22.99±5.34Aa	319.71±47.5Aa	342.7±49.33Aa	26.43±4.21Aa	61.58±9.6Aa

类群 Group	根直径(cm) RD	不定根数(cm) NAR	侧根数 NLR	总根数 NR
I	0.76±0.09Aa	7.6±2.5Bb	21.86±12.74Bb	30.45±11.9Bb
II	0.67±0.08Bb	8.22±1.99ABab	38.56±15.73ABab	47.78±14.75ACbc
III	0.58±0.09Cc	9.69±2.95Aa	46.2±16.65Aa	56.89±14.27Aa

表中大写字母表示 $P < 0.01$ 显著水平,小写字母表示 $P < 0.05$ 显著水平

Uppercase letters in the table represent a significance level of $P < 0.01$, while lowercase letters represent a significance level of $P < 0.05$

2.3 根系性状全基因组关联分析

利用 Tassel 5.0 对 44935 个 SNP 标记进行质控, 并计算关联群体的 LD 衰减距离。关联群体的 LD 分析结果表明(图 4), 连锁不平衡参数 r^2 值随着物理距离的增加不断下降, 当 r^2 达到 0.2 时, LD 系数达到基线水平, 此时群体的连锁不平衡衰减距离约为 200 kb, 该点可作为该群体的遗传不平衡衰减距离。

对 136 份玉米自交系的 9 个根系性状进行全基因组关联分析, 共检测到 32 个显著 SNP 位点 ($P=9.74e^{-5} \sim 1.01e^{-11}$), 除 5 号染色体上未检测到显著位点, 其余染色体上均有分布(图 5)。根系长度相关性状: 主根长、总根长、最大根长、侧根长分别检测到 4、8、3、9 个显著的 SNP, 表型贡献率在 5.28%~22.34% 之间; 根数目相关性状: 总根数、侧根数、不定根数分别检测到 10、7、1 个显著 SNP, 表型贡献率在 0.54%~14.98% 之间; 除此之外, 根直径检测到 3 个(表型贡献率=13.43%~13.61%)、根表面积检测到

5 个显著位点(表型贡献率=13.43%~18.1%)。其中部分显著位点与多个根系性状关联, 如位于第 10 号染色体的 10_76817153 同时与主根长、侧根长和根表面积关联; 位于第 1 号染色体的 1_49125460 同时与总根数和侧根数关联。

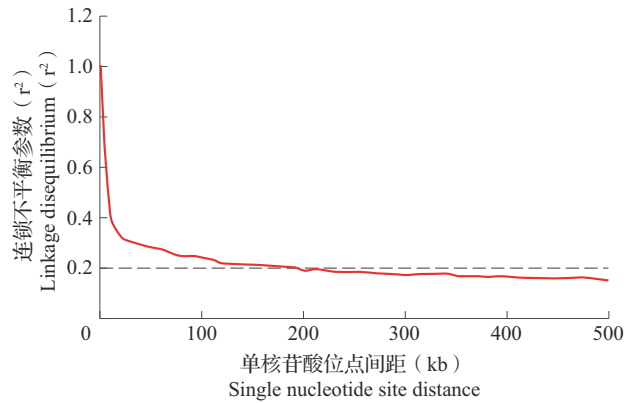
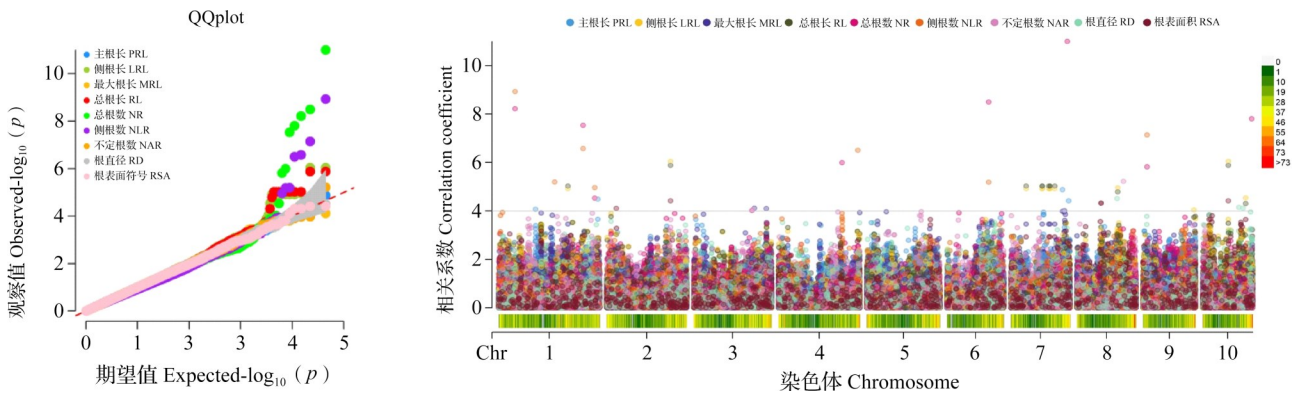


图 4 群体连锁不平衡

Fig. 4 Population linkage disequilibrium



曼哈顿图右上色块及数字代表每一条染色体颜色区段内单核苷酸多态性位点个数
The upper right color block and numbers on the Manhattan map represent the number of single nucleotide polymorphic sites within each chromosomal color range

图 5 根系相关性状显著SNP的QQ图和曼哈顿图

Fig.5 QQ-plots and Manhattan plots of significant SNPs for root-related traits

2.4 根系性状候选基因分析

32 个显著 SNP 位点范围内共获得根系发育候选基因 252 个, 利用 NCBI、Uniprot 和 MaizeGDB 等数据库对检测到的 252 个基因进行功能注释, 其中 140 个基因有注释信息, 根据其注释信息, 筛选出可能涉及根系发育相关的基因, 如植物激素应答、细胞分裂、对环境胁迫反应等相关的共 49 个基因作为候选基因(表 3), 并对其在 18 个根系发育不同的时期及部位的表达模式进行了分析(图 6)。表达模式聚类将候选基因分为 5 组(G1~G5): G1 组在根系中表达水平较高, 平均水平为 30.196, 涉及 11 个候选

基因, 包括 *GRMZM2G080858* (WAT1 相关蛋白)、*GRMZM2G053338* (吡啶-3-乙酸-酰胺合成酶 GH3.8) 等, 此类基因与多个根长度和数量表型相关, 其中 *GRMZM2G166176*、*GRMZM2G009045*、*GRMZM2G024196* 在初生根中的表达量较高, 对玉米苗期根系生长影响较大。G2 组表达水平较低, 平均水平为 4.687, 包括 *GRMZM2G019363* (细胞分裂素核苷 5'-单磷酸磷酸核糖水解酶)、*GRMZM2G028386* (乙烯响应因子) 等共 17 个候选基因。G3 组表达水平最高, 平均水平达 6246.5, 涉及 2 个候选基

因,分别为 *GRMZM2G156861* (亚油酸 9S-脂氧合酶 1, *LOX1*)、*GRMZM5G827266* (核糖体蛋白 S26),这两个基因在关联位点 3_173595394 和 8_121430225 的 LD 衰减范围内,与主根的长度和数量相关联。G4 组基因在不同时期表达差异较大,包括 *GRMZM2G124785* (烟酰胺合酶 2) 和 *GRMZM2G030036* (烟酰胺合酶 2),二者均在关联位点 1_49125460 的 LD 衰减范围内,与侧根数量相关,在种子播种后的

多个时期表达显著:根冠 V7 时期^[17]、播种后 7 天初生根等 10 个时期平均表达量达 1295.4,其他时期平均表达量为 4.219。G5 组共涉及 17 个候选基因,在根系生长发育的各个时期均有一定的表达,且表达量相对均一,其中包括 *GRMZM2G074122* (磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 3)、*GRMZM2G047855* (CK2 蛋白激酶 $\alpha 2$) 等,平均表达量为 158.44。

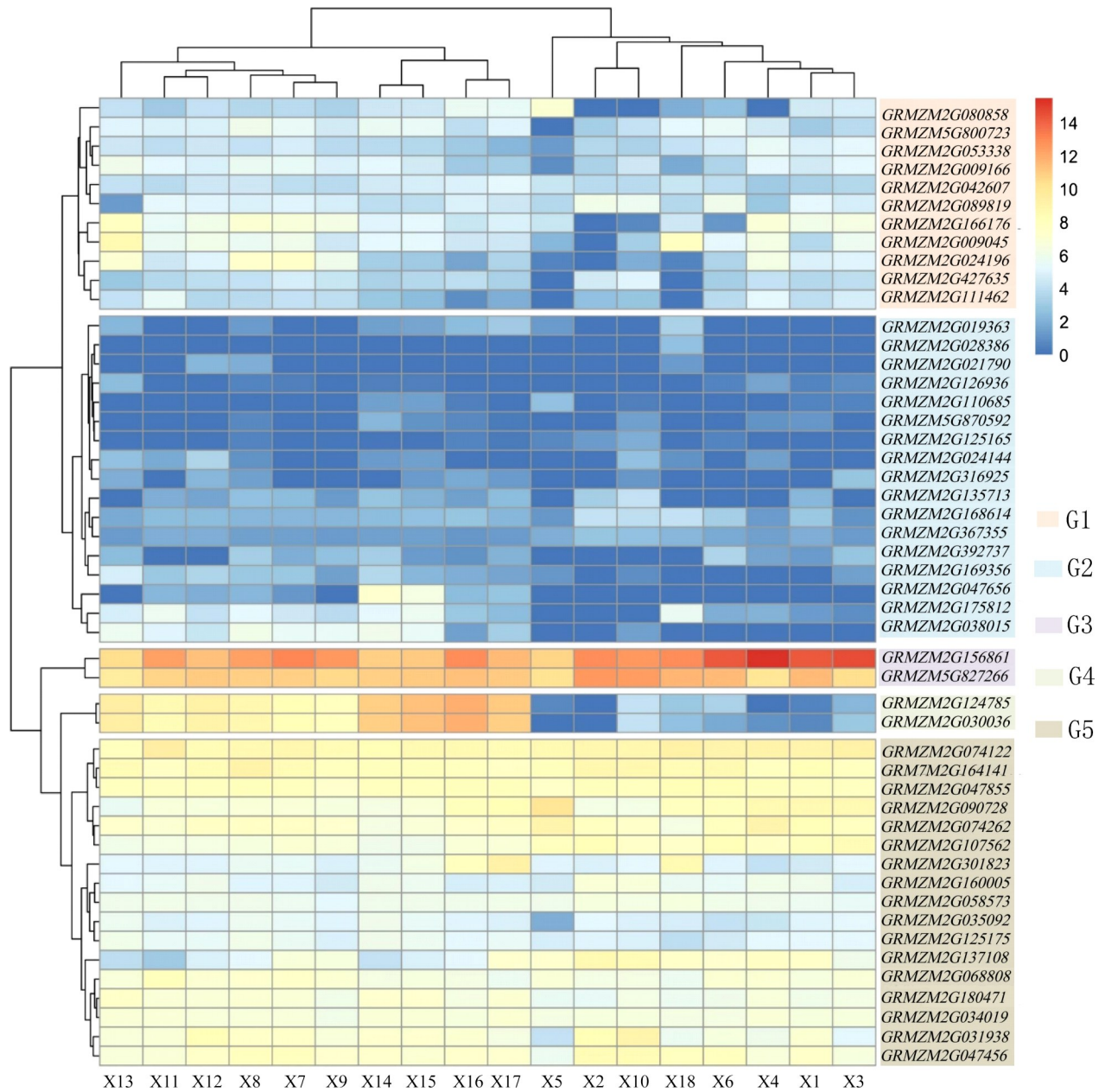
表 3 玉米根系相关性状候选基因及功能注释

Table 3 Candidate genes and functional annotation of root-related traits in maize

位点编号 SNP ID	染色体 Chr.	性状 Traits	表型贡献率 (%) R ²	P 值 P-Value	候选基因 Candidate genes	基因注释 Gene annotation
1_166981206	1	侧根数	9.17	6.41e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G427635</i>	L-古洛内酯氧化酶 6
1_206385096	1	总根长	18.97	9.52e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G028386</i>	乙烯反应性转录因子; <i>ABI4</i>
		侧根长	18.41	1.20e ⁻⁰⁵		
1_251200157	1	总根数	6.42	2.95e ⁻⁰⁸	<i>GRMZM5G800723</i>	跨膜转运蛋白
		侧根数	6.57	2.67e ⁻⁰⁷	<i>GRMZM2G031938</i>	跨膜转运蛋白
1_286398761	1	总根数	3.89	2.96e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G047656</i>	过氧化物酶 50
		侧根数	5.14	1.10e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G047456</i> <i>GRMZM2G047855</i>	过氧化物酶 73 CK2 蛋白激酶 $\alpha 2$
1_295620562	1	主根长	9.12	3.28e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM5G870592</i>	转录因子; <i>MYB98</i>
1_49125460	1	总根数	13.75	6.05e ⁻⁰⁹	<i>GRMZM2G038015</i>	bZIP 转录因子 53
		侧根数	13.21	1.18e ⁻⁰⁹	<i>GRMZM2G301823</i>	卡尔文循环蛋白; <i>CP12-1</i>
					<i>GRMZM2G124785</i> <i>GRMZM2G030036</i>	烟酰胺合成酶 2 烟酰胺合成酶 2
2_28772500	2	根表面积	18.10	7.96e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G024196</i>	金属烟酰胺转运蛋白; <i>YSL13</i>
3_173595394	3	总根数	0.54	9.57e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G156861</i>	亚麻酸盐 9S-环氧合酶 1; <i>LOX1</i>
					<i>GRMZM2G035092</i>	MADS-box 转录因子家族蛋白
3_180962923	3	最大根长	19.26	7.75e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G135713</i>	E3 泛素蛋白连接酶; <i>PUB23</i>
					<i>GRMZM2G164141</i>	尿酸酶
					<i>GRMZM2G074262</i>	丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶; <i>Nek5</i>
3_216403250	3	最大根长	16.97	8.09e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G024144</i>	脂质磷酸酶 2
4_188926542	4	总根数	5.47	1.01e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G090728</i>	蛋白质毛状体双折射样 34; <i>TBL34</i>
					<i>GRMZM2G089819</i>	油菜素甾体 LRR 受体激酶
4_235769853	4	侧根数	0.78	3.17e ⁻⁰⁷	<i>GRMZM2G074122</i>	磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 3
6_123944395	6	总根数	3.29	3.22e ⁻⁰⁹	<i>GRMZM2G137108</i>	NOD26 样膜固有蛋白 2; <i>ZmNIP2</i> ;2.
		侧根数	3.20	6.52e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G042607</i>	β -1,3-半乳糖基转移酶

表 3 (续)

位点编号 SNP ID	染色体 Chr.	性状 Traits	表型贡献率 (%) R ²	P 值 P-Value	候选基因 Candidate genes	基因注释 Gene annotation
7_113008838	7	总根长	18.97	9.52e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G169356</i>	蛋白质 ODRANT1
		侧根长	18.41	1.20e ⁻⁰⁵		
7_130676775	7	总根长	18.97	9.52e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G009045</i>	线粒体磷酸载体蛋白 3
		侧根长	18.41	1.20e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G009166</i>	G 型凝集素 S-受体类丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶
7_153461125	7	主根长	9.55	1.34e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G019363</i>	胞激肽核糖核苷 5'-单磷酸核糖水解酶
					<i>GRMZM2G168614</i>	根毛特异性 17
7_159618471	7	最大根长	15.62	9.74e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G175812</i>	III 型聚酮合酶 B
7_168310521	7	总根数	11.15	1.01e ⁻¹¹	<i>GRMZM2G107562</i>	铜氧还蛋白超家族蛋白
7_171777378	7	主根长	5.28	3.82e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G053338</i>	吡啶-3-乙酰酰胺合成酶 GH3.8
7_45582095	7	总根数	4.63	9.52e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G125175</i>	硫酯酶家族蛋白
		主根长	7.10	1.20e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G125165</i>	卤酸脱卤酶 TATA 盒结合蛋白假基因
7_93417920	7	总根长	18.97	9.52e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G110685</i>	受体样蛋白激酶假基因
		侧根长	18.41	1.20e ⁻⁰⁵		
7_93692133	7	总根长	18.97	9.52e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G367355</i>	含五肽重复序列的蛋白质
		侧根长	18.41	1.20e ⁻⁰⁵		
8_118898293	8	根直径	13.43	3.10e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G166176</i>	甘油-3-磷酸酰基转移酶 5
8_121430225	8	总根长	17.71	1.64e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G034019</i>	PLAC8 家族蛋白
		侧根长	18.13	1.11e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM5G827266</i>	40S 核糖体蛋白 S26 类
8_138238391	8	不定根数	14.98	6.03e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G080858</i>	WAT1 相关蛋白
8_71505879	8	根表面积	16.54	4.83e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G021790</i>	乙烯反应性转录因子; <i>ERF094</i>
9_12377378	9	总根数	13.28	1.51e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G160005</i>	生长素反应因子 16; <i>AUX16</i>
		侧根数	12.73	7.26e ⁻⁰⁸		
9_151903531	9	侧根长	19.81	9.24e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G126936</i>	含 NAC 结构域的蛋白 2; <i>NAC2</i>
					<i>GRMZM2G392737</i>	MAP 激酶家族蛋白
10_120515728	10	根直径	13.61	7.72e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G316925</i>	钙结合蛋白; <i>CML25/26</i>
10_128348759	10	总根长	19.03	4.97e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G111462</i>	ABC 转运蛋白 B 家族成员 15
		侧根长	19.47	2.92e ⁻⁰⁵	<i>GRMZM2G058573</i>	NAD 依赖性蛋白脱乙酰酶; <i>SRT1</i>
10_146012678	10	总根数	1.58	1.58e ⁻⁰⁸	<i>GRMZM2G180471</i>	蛋白磷酸酶 2C9
10_76817153	10	总根长	22.01	1.31e ⁻⁰⁶	<i>GRMZM2G068808</i>	烯丙基二磷酸合成酶
		侧根长	22.34	9.09e ⁻⁰⁷		
		根表面积	16.79	3.86e ⁻⁰⁵		



比例尺表示标准化的基因表达水平, X1~X18 代表根系发育的不同时期和取材部位, 分别表示播种 3 天后的初生根、初生根分生组织和伸长区、初生根分化带、根皮质薄壁组织、根维管柱、播种 6 天后的初生根、播种 7 天后的根系、初生根、种子根、初生根 Z1 区、初生根 Z2 区、初生根 Z3 区、初生根 Z4 区、V7 时期地下节根 Nodes1-3、V7 时期地下节根 Node4、V7 时期地下节根 Node5、V13 时期地下节根 Node5 和 V13 时期地上节根 6, 详见文献[17]

The scale bars indicate the normalized gene expression levels, X1-X18 represent the 18 different stages and sample sites of maize root, Primary_Root_3DAS, Root_MZ_and_EZ_3DAS, Root_DZ_3DAS, Root_CP_3DAS, Root_SteLe_3DAS, Primary_Root_GH_6DAS, Root_System_7DAS, Primary_Root_7DAS, Seminal_Roots_7DAS, Primary_Root_Z1_7DAS, Primary_Root_Z2_7DAS, Primary_Root_Z3_7DAS, Primary_Root_Z4_7DAS, Crown_Roots_Nodes1-3_V7, Crown_Roots_Node4_V7, Crown_Roots_Node5_V7, Crown_Roots_Node5_V13 and Brace_Roots_Node6_V13, See references[17] for details; DAS: Days after sowing; MZ: Meristematic zone; EZ: Elongation zone; DZ: Differentiation zone; CP: Cortical parenchyma; GH: Greenhouse

图 6 49 个玉米根系性状候选基因的动态表达模式

Fig. 6 Dynamic expression patterns of 49 candidate genes for maize root traits

3 讨论

本研究共发掘到32个根系性状SNP位点($P=1.01e^{-11}\sim 9.74e^{-5}$),大部分表型贡献率较低,未出现受强烈选择的主效位点,这与前人根系相关研究结果类似^[20-21],主要由于根系相关表型受微效多基因控制^[22-23]。在显著SNP中,有12个位于已定位到根系相关QTL的染色体区间内,证明这些位点具有较高的可信性,如7_130676775与总根长和侧根长显著关联,表型贡献率分别为18.97%和18.41%,为主效SNP,位于bin 7.03, Burton等^[22]在该区间定位到控制玉米种子根数量的QTL位点。3_180962923是控制最大根长的主效SNP(表型贡献率=19.26%),位于bin 3.06,该区域检测到一个控制根冠总长的QTL^[24]。1_295620562和8_121430225是与根长显著关联的位点,分别位于bin 1.02和bin 8.05,对主根长表型贡献率为9.12%和17.71%, Ju等^[25]利用Zong3×Yu87-1构建的RIL群体定位玉米幼苗根系相关QTL,在bin 1.02和bin 8.05分别检测到控制根体积和根面积的QTL。7_113008838、2_28772500、8_138238391、7_45582095、4_188926542、1_166981206和3_216403250与总根长、侧根长、主根长等性状显著关联,表型贡献率在4.63%~16.97%,分别位于bin 7.03、bin 2.04、bin 8.05、bin 7.02、bin 4.08、bin 1.05和bin 3.09; Liu等^[26]利用3种方法鉴定了玉米苗期根系表型并进行了QTL分析,在上述区间也发现了控制根系性状的位点。以上这些位点附近可能含有在不同环境稳定调控根系性状的基因,是后续克隆根系发育相关基因的重要位点。此外,本研究还定位到20个与根系性状相关的新位点,这是由于玉米根系性状受微效多基因控制,受定位方法和群体遗传背景等因素限制,特定研究很难定位到所有相关微效基因,因此,利用新群体开展根系相关性状的全基因组关联分析,可为玉米根系性状的遗传解析提供新参考。

从32个与玉米根系性状显著关联的SNP位点内共挖掘出了49个候选基因。*GRMZM2G028386*(*ABI4*)为乙烯响应因子,是主效SNP 1_206385096的候选基因,研究表明乙烯可以激发根系表皮细胞生长素的合成和运输,从而调控植物根系发育^[27]。*GRMZM2G024196*(*YSL13*)为金属烟酰胺转运体,研究表明该基因在水稻中的同源基因*OsYSL13*在Fe的转运过程中发挥重要作用,能够将根系吸收的Fe转运到籽粒和嫩叶中^[28]。*GRMZM2G156861*(*LOX1*)

为亚油酸9S-脂氧合酶1,研究发现,单线态氧能够清除组氨酸对根系生长的抑制,在拟南芥下调*LOX1*的表达能够抑制单线态氧的形成,促进渗透胁迫下根系的生长^[29];黄瓜*LOX1*在受到菌株*Bccm103*激活后,表达量会明显上调,该基因在黄瓜根腐病中有着正向调节作用^[30]。*GRMZM2G135713*(*PUB23*)为E3泛素-蛋白连接酶,为控制根长的主效SNP 3_180962923的候选基因,在拟南芥中*PUB22/23*与砷胁迫响应有关,其双突变体植株根系变长^[31]。*GRMZM2G090728*(*TBL34*)为主根长候选基因,是SNP 4_188926542,已定位到根干重QTL区间内,拟南芥*TBL34*和*TBL35*在根-下胚轴和木质部细胞特意表达,参与木聚糖乙酰化^[32]。*GRMZM2G042607*(*GALT1*)为 β -1,3-半乳糖基转移酶,在棉花中*GALT1*基因参与植物细胞壁果胶的生物合成,过表达该基因可促进根系生长^[33]; *GRMZM2G126936*(*NAC2*)为*NAC*家族中一个重要转录因子,其同源基因在大豆^[34]、豇豆^[35]、丹参^[36]、辣椒^[37]等作物受到干旱胁迫上调表达,拟南芥*AtNAC2*基因作为乙烯和生长素信号通路下游的转录因子,参与响应盐胁迫和侧根发育^[38]。*GRMZM2G038015*(*bZIP53*)可受赤霉素诱导从而调控*CesA1*基因在玉米籽粒中的表达^[39],未见其根系发育相关功能报道,但杨树*bZIP53*能够与*IAA4*结合调节不定根发育^[40];拟南芥*bZIP53*与*bZIP1*共同调节根系碳、氮代谢,从而提高植株对盐胁迫的耐受性^[41]。以上基因是控制玉米苗期根系发育的重要候选基因,此外,还有*GRMZM2G137108*(*ZmNIP2;2*)编码玉米水通道蛋白,参与硅的运输^[42],*GRMZM2G019363*为细胞分裂素核苷5'-单磷酸磷酸核糖水解酶,*GRMZM2G168614*为根毛特异性基因17,*GRMZM2G160005*(*AUX16*)为生长素响应因子,*GRMZM2G021790*(*ERF094*)为乙烯响应转录因子等,这些基因也为发掘玉米苗期根系发育相关基因提供了重要参考。

参考文献

- [1] Liu Y, Zhang J, Pan T, Ge Q. Assessing the adaptability of maize phenology to climate change: The role of anthropogenic-management practices. *Journal of Environmental Management*, 2021, 293: 112874
- [2] 严四英, 翁白莎, 景兰舒, 毕吴瑕. 干旱及旱后复水对夏玉米根系生长的影响. *节水灌溉*, 2022 (3): 75-81, 91
Yan S Y, Weng B S, Jing L S, Bi W X. Effects of drought and post-drought rehydration on root growth of summer maize. *Water Saving Irrigation*, 2022 (3): 75-81, 91
- [3] Comas L H, Becker S R, Cruz V M, Byrne P F, Dierig D A.

- Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 2013(4): 442
- [4] Wasson A P, Richards R A, Chatrath R, Misra S C, Prasad S V, Rebetzke G J, Kirkegaard J A, Christopher J, Watt M. Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63: 3485-3498
- [5] Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, Rane J, Ishitani M, Hara N, Kitomi Y, Inukai Y, Ono K, Kanno N, Inoue H, Takehisa H, Motoyama R, Nagamura Y, Wu J, Matsumoto T, Takai T, Okuno K, Yano M. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*, 2013, 45: 1097-1102
- [6] Brown L K, George T S, Thompson J A, Wright G, Lyon J, Dupuy L, Hubbard S F, White P J. What are the implications of variation in root hair length on tolerance to phosphorus deficiency in combination with water stress in barley (*Hordeum vulgare*)? *Annals of Botany*, 2012, 110 (2): 19-28
- [7] Wang Y, Sun H, Wang H, Yang X, Xu Y, Yang Z, Xu C, Li P. Integrating transcriptome, co-expression and QTL-seq analysis reveals that primary root growth in maize is regulated via flavonoid biosynthesis and auxin signal transduction. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72 (13): 4773-4795
- [8] Burton A L, Johnson J M, Foerster J M, Hirsch C N, Buell C R, Hanlon M T, Kaeppeler S M, Brown K M, Lynch J P. QTL mapping and phenotypic variation for root architectural traits in maize (*Zea mays* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127 (11): 2293-311
- [9] Song W, Wang B, Hauck A L, Dong X, Li J, Lai J. Genetic dissection of maize seedling root system architecture traits using an ultra-high density bin-map and a recombinant inbred line population. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58 (3): 66-79
- [10] Guo J, Li C, Zhang X, Li Y, Zhang D, Shi Y, Song Y, Li Y, Yang D, Wang T. Transcriptome and GWAS analyses reveal candidate gene for seminal root length of maize seedlings under drought stress. *Plant Science*, 2020, 292: 110380
- [11] Pasam R K, Sharma R, Malosetti M, van Eeuwijk F A, Haseneyer G, Kilian B, Graner A. Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection. *BMC Plant Biology*. 2012, 12: 16
- [12] Wang X, Wang H, Liu S, Ferjani A, Li J, Yan J, Yang X, Qin F. Genetic variation in ZmVPP1 contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nature Genetics*, 2016, 48 (10): 33-41
- [13] Wu B, Ren W, Zhao L, Li Q, Sun J, Chen F, Pan Q. Genome-wide association study of root system architecture in maize. *Genes (Basel)*, 2022, 13(2):181
- [14] 张小琼, 郭剑, 代书桃, 任元, 李凤艳, 刘京宝, 李永祥, 张登峰, 石云素, 宋燕春, 黎裕, 王天宇, 邹华文, 李春辉. 玉米花期根系结构的表型变异与全基因组关联分析. *中国农业科学*, 2019, 52 (14): 2391-2405
- Zhang X Q, Guo J, Dai S T, Ren Y, Li F Y, Liu J B, Li Y X, Zhang D F, Shi Y S, Song Y C, Li Y, Wang T Y, Zou H W, Li C H. Phenotypic variation and genome-wide association analysis of maize root structure at flowering stage. *Chinese Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 52 (14): 2391-2405
- [15] Liu L, Jiang L G, Luo J H, Xia A A, Chen L Q, He Y. Genome-wide association study reveals the genetic architecture of root hair length in maize. *BMC Genomics*, 2021, 22 (1): 664
- [16] Shim H, Chasman D I, Smith J D, Mora S, Ridker P M, Nickerson D A, Krauss R M, Stephens M. A multivariate genome-wide association analysis of 10 LDL subfractions, and their response to statin treatment, in 1868 Caucasians. *PLoS ONE*, 2015, 10 (4): e0120758
- [17] Stelpflug S C, Sekhon R S, Vaillancourt B, Hirsch C N, Buell C R, de Leon N, Kaeppeler S M. An expanded maize gene expression atlas based on RNA sequencing and its use to explore root development. *Plant Genome*, 2016, 9 (1) : 27898762
- [18] Sharifi Alishah M, Darvishzadeh R, Ahmadabadi M, Piri Kashtiban Y, Hasanpur K. Identification of differentially expressed genes in salt-tolerant oilseed sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotype by RNA sequencing. *Molecular Biology Reports*, 2022, 49 (5): 3583-3596
- [19] Gao C, Gao K, Yang H, Ju T, Zhu J, Tang Z, Zhao L, Chen Q. Genome-wide analysis of metallothionein gene family in maize to reveal its role in development and stress resistance to heavy metal. *Biological Research*, 2022, 55 (1): 1
- [20] Wang H, Wei J, Li P, Wang Y, Ge Z, Qian J, Fan Y, Ni J, Xu Y, Yang Z. Integrating GWAS and gene expression analysis identifies candidate genes for root morphology traits in maize at the seedling stage. *Genes (Basel)*, 2019, 10(10):773
- [21] Li C, Jia Y, Zhou R, Liu L, Cao M, Zhou Y, Wang Z. GWAS and RNA-seq analysis uncover candidate genes associated with alkaline stress tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 963874
- [22] Burton A L, Johnson J M, Foerster J M, Hirsch C N, Buell C R, Hanlon M T, Kaeppeler S M, Brown K M, Lynch J P. QTL mapping and phenotypic variation for root architectural traits in maize (*Zea mays* L.). *Theoretical And Applied Genetics*, 2014, 127 (11): 2293-311
- [23] Li P, Chen F, Cai H, Liu J, Pan Q, Liu Z, Gu R, Mi G. A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits in maize as revealed by QTL analysis. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(11): 3175-3188
- [24] Adewale S A, Badu-Apraku B, Akinwale R O, Paterne A A, Gedil M, Garcia-Oliveira A L. Genome-wide association study of Striga resistance in early maturing white tropical maize inbred lines. *BMC Plant Biology*, 2020, 20 (1): 203
- [25] Ju C, Zhang W, Liu Y, Gao Y, Wang X, Yan J, Yang X, Li J. Genetic analysis of seedling root traits reveals the association of root trait with other agronomic traits in maize. *BMC Plant*

- Biology, 2018, 18 (1): 171
- [26] Liu Z, Gao K, Shan S, Gu R, Wang Z, Craft E J, Mi G, Yuan L, Chen F. Comparative analysis of root traits and the associated QTLs for maize seedlings grown in paper roll, hydroponics and vermiculite culture System. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:436
- [27] Vaseva I I, Qudeimat E, Potuschak T, Du Y, Genschik P, Vandenbussche F, Van Der Straeten D. The plant hormone ethylene restricts *Arabidopsis* growth via the epidermis. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The USA*, 2018, 115 (17): 4130-4139
- [28] Liu Z Y, Li X P, Zhang T Q, Wang Y Y, Wang C, Gao C Q. Overexpression of ThMYB8 mediates salt stress tolerance by directly activating stress-responsive gene expression. *Plant Science*, 2021, 302: 110668
- [29] Chen T, Cohen D, Itkin M, Malitsky S, Fluhr R. Lipoxygenase functions in IO2 production during root responses to osmotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 185 (4): 1638-1651
- [30] Kamel S M, Elgobashy S F, Omara R I, Derbalah A S, Abdelfatah M, El-Shaar A, Al-Askar A A, Abdelkhalek A, Abd-Elsalam K A, Essa T, Kamran M, Elsharkawy M M. Antifungal activity of copper oxide nanoparticles against root rot disease in cucumber. *Journal of Fungi (Basel)*, 2022, 8 (9): 911
- [31] Ahn M Y, Seo D H, Kim W T. PUB22 and PUB23 U-box E3 ubiquitin ligases negatively regulate 26S proteasome activity under proteotoxic stress conditions. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64 (3): 625-631
- [32] Yuan Y, Teng Q, Zhong R, Ye Z H. Roles of *Arabidopsis* TBL34 and TBL35 in xylan acetylation and plant growth. *Plant Science*, 2016, 243: 120-30
- [33] Qin L X, Rao Y, Li L, Huang J F, Xu W L, Li X B. Cotton GalT1 encoding a putative glycosyltransferase is involved in regulation of cell wall pectin biosynthesis during plant development. *PLoS ONE*, 2013, 8 (3): 59115
- [34] Pereira S S, Guimarães F C, Carvalho J F, Stolf-Moreira R, Oliveira M C, Rolla A A, Farias J R, Neumaier N, Nepomuceno A L. Transcription factors expressed in soybean roots under drought stress. *Genetics and Molecular Research*, 2011, 10 (4): 3689-701
- [35] Srivastava R, Kobayashi Y, Koyama H, Sahoo L. Cowpea NAC1/NAC2 transcription factors improve growth and tolerance to drought and heat in transgenic cowpea through combined activation of photosynthetic and antioxidant mechanisms. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65 (1): 25-44
- [36] Zhang H, Xu J, Chen H, Jin W, Liang Z. Characterization of NAC family genes in *Salvia miltiorrhiza* and NAC2 potentially involved in the biosynthesis of tanshinones. *Phytochemistry*, 2021, 191: 112932
- [37] Guo W L, Wang S B, Chen R G, Chen B H, Du X H, Yin Y X, Gong Z H, Zhang Y Y. Characterization and expression profile of CaNAC2 pepper gene. *Frontiers Plant Science*, 2015, 6: 755
- [38] He X J, Mu R L, Cao W H, Zhang Z G, Zhang J S, Chen S Y. AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development. *The Plant Journal*, 2005, 44 (6): 903-16
- [39] Lv H, Li X, Li H, Hu Y, Liu H, Wen S, Li Y, Liu Y, Huang H, Yu G, Huang Y, Zhang J. Gibberellin induced transcription factor bZIP53 regulates *CesA1* expression in maize kernels. *PLoS ONE*, 2021, 16 (3): 0244591
- [40] Zhang Y, Yang X, Cao P, Xiao Z, Zhan C, Liu M, Nvsvrot T, Wang N. The bZIP53-IAA4 module inhibits adventitious root development in *Populus*. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71 (12): 3485-3498
- [41] Dietrich K, Weltmeier F, Ehlert A, Weiste C, Stahl M, Harter K, Dröge-Laser W. Heterodimers of the *Arabidopsis* transcription factors bZIP1 and bZIP53 reprogram amino acid metabolism during low energy stress. *Plant Cell*, 2011, 23 (1): 381-95
- [42] Ma J F, Tamai K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara M, Ishiguro M, Murata Y, Yano M. A silicon transporter in rice. *Nature*, 2006, 440: 688-691

附表1 136份玉米自交系材料名称及来源

Schedule 1 Number and material names of 136 maize inbred lines

序号	材料名	来源	序号	材料名	来源
NO.	Name	Source	NO.	Name	Source
1	87-1	甘肃省农业科学院	69	PHW5	美国自交系
2	新自 618	新疆农业科学院粮食	70	F118	山西大丰种业有限公司
3	郑 58	河南省农科院粮作所	71	PH4CV	铁岭先锋种子研究有限公司
4	W5387	山西农业大学玉米研究所	72	KH128	内蒙古科河种业科技有限公司
5	KA203	西北农林科技大学	73	LYA52	山西潞玉种业有效公司
6	LY0996	甘肃省农科院作物所	74	909F	山西农业大学玉米研究所
7	ICI740	不详	75	P13	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
8	综 31	中国农业大学	76	X178	山东登海种业股份有限公司
9	W73	杨凌高科技发展有限公司	77	齐 319	山东省农业科学院玉米研究所
10	PHP85	不详	78	沈 137	沈阳市农业科学院
11	DH509-9	甘肃金源种业股份有限公司	79	E28	丹东农业科学院
12	KA105	西北农林科技大学	80	黄早四	中国农业科学院作物科学研究所
13	F141	山西大丰种业有限公司	81	良 88	不详
14	昌 7-2	安阳市农业科学院	82	丹 340	丹东农业科学院
15	3280M	不详	83	909M	山西农业大学玉米研究所
16	L314SL	新疆农业科学院	84	H739	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
17	KA103	西北农林科技大学	85	H155	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
18	DH230-2	甘肃金源种业股份有限公司	86	禾 187M	不详
19	K12	甘肃省农业科学院	87	鑫玉 16M	河南地丰种业有限公司
20	京 17	北京农林科学院	88	黄 C	中国农业大学
21	11430	山西农业大学山西有机旱作农业研究院	89	浚 9058	鹤壁市农科院
22	掖 478	山东登海种业股份有限公司	90	澄海 685M	山东登海种业股份有限
23	DK517F	DK517 父本	91	并单 16M	山西农业大学农学院
24	ICI441	不详	92	kxa638	美国自交系
25	DHJ026-12	甘肃金源种业股份有限公司	93	H151	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
26	京 MT028	北京市农林科学院	94	H161	山西农业大学山西有机旱作农业研究院

27	RP06	山西农业大学玉米研究所	95	浚 1488	甘肃省农业科学院
28	JL133	九圣禾种业股份有限公司	96	甘 17-3F	甘肃省农业科学院
29	LH149	不详	97	228F	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
30	PH6WC	铁岭先锋种子研究有限公司	98	农大 372M	中国农业大学
31	新自 7523	新疆农业科学院	99	Mo17	美国自交系
32	PHPR5	美国自交系	100	B73	美国自交系
33	京 045	北京农林科学院	101	571	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
34	DH679-10	甘肃金源种业股份	102	659	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
35	798-1	甘肃省农业科学院	103	666	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
36	JH49	九圣禾种业股份有限公司	104	673	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
37	DK517M	DK517 母本	105	677	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
38	C102	西北农林科技大学	106	682	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
39	W72	杨凌高科技发展有限公司	107	685	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
40	KB081	西北农林科技大学	108	689	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
41	DH814-3,-1	甘肃金源种业股份有限公司	109	706	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
42	C40	西北农林科技大学	110	724	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
43	KB102	西北农林科技大学	111	730	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
44	KB020	西北农林科技大学	112	736	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
45	PHM49	美国自交系	113	742	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
46	LYA49	山西潞玉种业有效公司	114	743	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
47	PHR32	美国自交系	115	755	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
48	K10-140	山西农业大学玉米研究所	116	766	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
49	PHR47	美国自交系	117	770	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
50	DH164-22	甘肃金源种业股份有限公司	118	783	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
51	35S	甘肃省敦煌种业集团股份有限公司	119	798	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
52	DHJ030-11	甘肃金源种业股份有限公司	120	806	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
53	DH218-9	甘肃金源种业股份有限公司	121	829	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
54	P138	中国农业大学	122	851	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
55	DH775-13	甘肃金源种业股份有限公司	123	857	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
56	长 S25	山西大丰种业有限公司	124	889	山西农业大学山西有机旱作农业研究院

57	JL230	九圣禾种业股份有限公司	125	991	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
58	新自 3113	新疆农业科学院	126	1006	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
59	09B-6	甘肃金源种业股份有限公司	127	1019	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
60	LYB92	山西潞玉种业有效公司	128	1052	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
61	DH133-1	甘肃金源种业股份有限公司	129	1097	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
62	京 1472	北京市农林科学院	130	1103	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
63	W74	杨凌高科技发展有限公司	131	1105	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
64	YCZ1862	宁夏农林科学院	132	1107	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
65	Y06088	九圣禾种业股份有限公司	133	1110	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
66	PHK52	美国自交系	134	1113	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
67	DH604-17	甘肃金源种业股份有限公司	135	1175	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
68	KW9F534	美国自交系	136	1180	山西农业大学山西有机旱作农业研究院
