

玉米矮秆基因与矮秆育种研究

王天依 王荣焕 王夏青 张如养 徐瑞斌 焦炎炎 孙轩 王继东
宋伟 赵久然

(北京市农林科学院玉米研究所 玉米 DNA 指纹及分子育种北京市重点实验室, 北京 100097)

摘要: 株高是影响玉米株型和种植密度的重要农艺性状, 培育耐密植的矮秆/半矮秆新品种可为增产做贡献。但目前多数矮秆突变体单株产量损失较大, 难以在育种中应用。因此, 探究玉米株高的调控机制、挖掘株高基因的优良等位变异, 从而改善玉米株型结构、提高群体光能利用率、增强群体对水肥的耐性, 对提高玉米产量尤为重要。本文综述了目前挖掘到的株高数量性状位点, 阐述了株高相关基因主要受植物激素、微管结合蛋白以及成花因子调节; 概述了 *Brachytic2* (*Br2*) 基因在玉米矮秆育种研究中的应用及其局限性; 最后展望了矮秆有利等位基因及其分子标记和现代生物技术对矮秆种质资源创制中的重要价值。本文将为玉米株高的遗传机制解析以及矮秆玉米分子育种奠定基础。

关键词: 玉米; 矮秆; 分子机制; 育种

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0504

Research in Maize Dwarf Genes and Dwarf Breeding

WANG Tian-yi WANG Rong-huan WANG Xia-qing ZHANG Ru-yang XU Rui-bin JIAO Yan-yan
SUN Xuan WANG Ji-dong SONG Wei ZHAO Jiu-ran

(Maize Research Institute, Beijing Academy of Agriculture & Forestry Sciences, Beijing Key Laboratory of Maize DNA Fingerprinting and Molecular Breeding, Beijing 100097)

Abstract: Plant height is an important agronomic trait which affects maize architecture and planting density. Breeding plants with dwarf/semi-dwarf architectures could tolerate high-density planting and contribute to yield increase. However, most dwarf mutants have severely reduced yield and are difficult to be applied in breeding. Therefore, it is particularly important to explore the regulation mechanism of maize plant height and to find out the excellent allele variation in plant height genes. It can improve the plant-type of maize, increase the light use efficiency and enhance the tolerance of population to water and fertilizer. Here we reviewed the quantitative trait locus of plant height excavated so far. We also explained that the cloned genes related to plant height are mainly regulated by plant hormones, microtubule-associated proteins and flower factors. Then we summarized the application and limitations of *brachytic2* gene in maize dwarf breeding research, and looked forward to the important value of dwarf favorable alleles and their molecular markers, as well as modern biotechnology in the creation of dwarf germplasm resources. These efforts will promote the research on the genetic mechanism of maize plant height, and provide reference for the molecular breeding of dwarf maize.

Key words: maize; dwarf; molecular mechanism; breeding

玉米 (*Zea mays* L.) 为一年生禾本科作物, 起源于现在的墨西哥等中南美洲地区, 与水稻、小麦

并称为世界“三大主粮”, 在我国约有 500 年的栽培史。玉米籽粒中含有丰富的淀粉、蛋白质、油分等

收稿日期: 2023-05-26

基金项目: 北京学者计划项目 (BSP041), 北京市农林科学院青年基金 (QNJJ202231)

作者简介: 王天依, 女, 博士, 助理研究员, 研究方向: 玉米分子育种; E-mail: wangtianyi0709@163.com; 王荣焕为共同第一作者

通讯作者: 赵久然, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 玉米遗传育种; E-mail: maizeshao@126.com;

宋伟, 女, 博士, 研究员, 研究方向: 玉米分子育种; E-mail: songwei1007@126.com

营养物质,是重要的粮食作物。此外,玉米含有大量的碳水化合物,有效能值高,且富含维生素、不饱和脂肪酸和氨基酸,有着“饲料之王”的美誉。除食用和饲用外,玉米可被加工成黏合剂、工业酒精和燃料乙醇等工业品,亦是重要的化工原料^[1]。

我国对玉米的需求呈持续增长态势,在有限的耕地面积下提高玉米产量尤为重要。在过去的90年间,美国玉米的单株产量并未明显增加,亩产量却提升7倍有余,其主要归功于耐密植品种的选育及推广^[2]。然而高密度种植可能会加剧植株间光、水和养分等资源的竞争,造成植株徒长,并降低植株对生物和非生物胁迫的抵御能力,增加倒伏风险^[3-4]。株高是制约耐密育种的关键因素。适度降低株高,既能增加单位面积的种植株数、提高单位面积总产量,又能有效避免倒伏的发生,对增强植株的耐密性和抗倒伏性极为重要^[5]。株高性状的半矮化遗传改良已经成为玉米育种的重要方向之一^[6]。本文详述了调控玉米矮秆相关基因及其分子机制,并对玉米矮秆品种选育进行概述。对现代生物技术在矮秆品种遗传改良中的发展前景加以展望,以期对玉米矮秆遗传育种提供参考。

1 玉米矮秆基因的克隆

1.1 首个玉米矮秆基因

玉米株高通常指从地面到植株最顶端的距离,在一些研究中,玉米株高被定义为植株地上部到旗叶基部的距离,以排除雄穗变异对株高的影响^[7]。玉米株高由节间长度和节间数目共同决定,一般来说节间数目越少,节间长度越短,株高越矮。因此在一定生育期内,控制节间数目或节间伸长可以有效降低株高^[8]。

1935年,Emerson发现了第一个玉米矮秆基因 *Brachytic2* (*Br2*), *Br2* 的发现为玉米矮秆、半矮秆育种奠定了基础^[9]。*br2* 突变体茎秆细胞长度较野生型相比减少40%~50%,使得其节间缩短,尤其是果穗以下节间缩短更为显著,株高降低约50%。与茎秆长度相反,茎秆的周长明显增加,*br2* 突变体的茎秆表皮下方较野生型相比多形成了10余层薄壁细胞,极大增强了 *br2* 的茎秆强度。从农艺学角度, *br2* 的表型是极具高产潜力的:其上疏下密的株型有

助于通风透光,发达的根系使植株对水肥有着极强的耐性,而它最关键的优势则是对茎秆强度的协同效应,是公认的颇具商业价值的株高改良基因^[10]。目前已知的矮秆基因有60余个,其中大部分已被克隆(表1)。

1.2 玉米株高数量性状位点的研究

一般而言,单基因调控的矮秆突变体对其他农艺性状和产量的影响较为剧烈,数量性状位点对株高和产量的影响较为温和,在遗传改良中更具有应用价值。随着定位技术的不断发展,研究者也开展了许多与株高相关的遗传研究。

Peiffer等^[7]在13个环境下,对包括NAM群体在内的7300多份玉米自交系的株高、穗位高进行关联分析发现,株高的遗传力较高,达到90%,株高由强烈的遗传因素决定,但仍然微效多基因控制。Ku等^[42]将4个重组自交系(RIL)群体在两个不同的密度下种植,通过分析在高密度条件下鉴定的株高QTL,发现部分QTL成簇存在,推测株高可能受一些具有加性效应的共有变异决定。另外,Fernandez等^[43]研究表明株高与开花期、叶长、叶宽、茎节构造、小穗长度等性状相关,其中株高与开花期紧密相关,即晚花植物的株高较高。

目前,随着高通量测序技术、统计分析方法和遥感技术的快速发展,株高QTL的检出效率也随之增加。Yin等^[44]将全基因组关联分析与高分辨率连锁作图法相结合,通过NAM群体对玉米株高、穗位高相关QTL进行定位,共鉴定出105个SNPs和22个QTLs与株高和穗位高显著相关。Sa等^[45]利用Illumina Maize-SNP50芯片对玉米Mo17/KW7的RIL群体进行基因分型,检测到3个与株高相关的QTLs,表型变异范围为在16.01%~19.85%之间。Zhang等^[46]发明了一种新的统计分析方法——数量性状基因测序(QTG-seq)来对数量性状进行定位。即通过QTL性状分离、极端表型混池测序技术以及关联分析新方法smoothLOD相结合,快速鉴定株高的候选基因^[46]。Wang等^[47]采用无人机遥感技术,对玉米自然群体不同发育时期的株高性状进行全基因组关联分析,鉴定到涉及不同发育阶段株高的QTL,为玉米株高的高通量研究提供借鉴。

表 1 已克隆的玉米矮秆基因

Table1 Cloned genes related to dwarf maize

基因 Gene	全称 Full name	分子机制 Molecular mechanism
<i>An1</i> ^[11]	<i>Anther ear1</i>	赤霉素生物合成 Gibberellin biosynthesis
<i>An2</i> ^[12]	<i>Anther ear2</i>	赤霉素生物合成 Gibberellin biosynthesis
<i>Br2</i> ^[10]	<i>Brachytic2</i>	生长素极性运输 Polar auxin transport
<i>Brd1</i> ^[13]	<i>Brassinosteroid-deficient dwarf1</i>	油菜素内酯合成 Brassinosteroid biosynthesis
<i>BRI1a</i> ^[14]	<i>Brassinosteroid insensitive1a</i>	油菜素内酯信号转导 Brassinosteroid signaling
<i>Bv1</i> ^[15]	<i>Brevis plant1</i>	生长素信号转导 Auxin transport
<i>Cr4</i> ^[16]	<i>Crinkly4</i>	激素信号转导 Hormone signaling
<i>Ct2</i> ^[17]	<i>Compact plant2</i>	赤霉素生物合成 Gibberellin biosynthesis
<i>D1</i> ^[18]	<i>Dwarf plant1</i>	赤霉素合成最后一步 The final step of bioactive GA synthesis
<i>D2</i> ^[19]	<i>Dwarf plant 2</i>	赤霉素早期合成 Early step in GA biosynthesis
<i>D3</i> ^[20]	<i>Dwarf plant 3</i>	赤霉素早期合成 Early step in GA biosynthesis
<i>D5</i> ^[19]	<i>Dwarf plant 5</i>	赤霉素早期合成 Early step in GA biosynthesis
<i>D8</i> ^[21]	<i>Dwarf plant 8</i>	赤霉素信号转导 Gibberellin signaling
<i>D8-1023</i> ^[22]	<i>Dwarf8-1023</i>	赤霉素生物合成 Gibberellin biosynthesis
<i>D9</i> ^[21]	<i>Dwarf plant9</i>	赤霉素信号转导 Gibberellin signaling
<i>D11</i> ^[23]	<i>Dwarf11</i>	赤霉素生物合成 Gibberellin biosynthesis
<i>D2003</i> ^[24]	<i>Dwarf2003</i>	调控分生组织发育 Regulate meristem development
<i>Dil1</i> ^[25]	<i>Dwarf & irregular leaf1</i>	转录因子调控, 影响激素通路基因表达 Regulation of transcription factor, affect the expression of genes related to hormonal pathways
<i>GID1</i> ^[26]	<i>Gibberellin-insensitive dwarf1</i>	赤霉素信号转导 Gibberellin signaling
<i>Kn1</i> ^[27]	<i>Knotted1</i>	调控赤霉素分解代谢 Regulate of gibberellin catabolism
<i>Lil1</i> ^[28]	<i>Lilliputian1</i>	油菜素内酯合成 Brassinosteroid biosynthesis
<i>Na1</i> ^[29]	<i>Nana plant1</i>	油菜素内酯早期生物合成 Early step in brassinosteroid biosynthesis
<i>Na2</i> ^[30]	<i>Nana plant2</i>	油菜素内酯早期生物合成 Early step in brassinosteroid biosynthesis
<i>Rd2</i>	<i>Reduced plant2</i>	赤霉素信号响应 Responds to gibberellin
<i>Sdw3</i> ^[31]	<i>Semidwarf3</i>	乙烯生物合成 Ethylene biosynthesis
<i>Tan1</i> ^[32]	<i>Tangled1</i>	调控细胞骨架排布 Regulates cytoskeleton arrangement
<i>Td1</i> ^[33]	<i>Thick tassel dwarf1</i>	CLV-WUS 途径 CLV-WUS pathway
<i>Te1</i> ^[34]	<i>Terminal ear1</i>	生长素运输途径 Auxin transport pathway
<i>Vi2</i> ^[35]	<i>Vanishing tassel2</i>	生长素合成途径 Auxin biosynthesis pathway
<i>ZmCCD8</i> ^[36]	<i>Carotenoid cleavage dioxygenase8</i>	独脚金内酯合成途径 Strigolactone biosynthesis pathway
<i>ZmGLR</i> ^[37]	<i>Glutamic acid and lysine-rich</i>	油菜素内酯和生长素共同调控 Both brassinosteroid and auxin regulate
<i>ZmGRF10</i> ^[38]	<i>Growth-regulating factors10</i>	转录因子, 影响多种生物学途径 Transcription factor, affect multiple biological pathways
<i>ZmPIN1a</i> ^[39]	<i>PIN-formed1a</i>	生长素极性运输 Polar auxin transport
<i>ZmPHYC</i> ^[40]	<i>Phytochrome C</i>	响应光周期 Response photoperiod
<i>ZmRPH1</i> ^[41]	<i>Reducing plant height1</i>	微管细胞骨架排布 Microtubule cytoskeleton arrangement

Gramene 数据库资料显示 (<https://archive.gramene.org/qlt>), 截至今日, 已确定的调控玉米株高的 quantitative trait locus (QTLs) 共计 219 个, 它们分布在玉米的 10 条染色体上, 但在自然界中, 或许仍有很多 QTLs 位点尚未得到鉴定, 可能的原因有以下 4 方面: (1) 株高相关 QTLs 位点的检测效率

会受到群体结构的影响; (2) QTLs 表型受遗传背景的影响; (3) 对于具有拮抗多效性的基因, 在自然群体中难以检测到, 可以利用突变材料进行定位; (4) QTLs 定位受环境或受基因型与环境互作的影响^[48]。

2 矮秆玉米的分子调控机制

株高主要受植物激素调节, 研究发现, 生长素、

油菜素内酯、赤霉素、乙烯、独脚金内酯等激素的合成、转运以及信号转导相关基因突变, 均可影响玉米株高。另外, 有部分基因则通过改变微管骨架排布或影响成花转变来调控玉米株高。

2.1 激素途径

2.1.1 生长素对玉米株高的调控

生长素 (auxin, IAA) 是发现最早的一种植物激素, 它影响细胞分裂分化、器官生长、维管束分化、顶端优势等多个过程, 对植物生长发育具有广泛的调节作用^[49]。IAA 主要合成于茎尖分生组织、发育中的果实等细胞快速分裂的组织, 并通过多种途径向作用部位运输。

生长素的生物合成、极性运输和信号转导有关基因发生突变, 均会对株高造成影响。玉米 *Vanishing tassel2* (*Vt2*) 基因通过色氨酸依赖途径中的吡啶-3-丙酮酸途径参与 IAA 的生物合成, 突变后 IAA 含量下降, 雄穗、雌穗发育严重缺陷, 叶片数减少, 株高降低约 55%^[35]。*Terminal ear1* (*ZmTE1*) 是株高的关键调节因子, 通过介导 IAA 的极性运输来维持节间细胞伸长和居间分生组织形成。*ZmTE1* 突变后, IAA 的极性运输受到抑制, 从而影响细胞分裂和细胞伸长, 使玉米节间缩短、株高降低约 40%^[34]。而 *br2* 突变体则是由于 *ABC1/PGPI* 基因异常表达所致。该基因在茎尖表达, 将 IAA 从玉米节运输至节间部位; 突变后生长素极性运输受阻, 节间伸长被抑制, 从而使株高降低^[50]。研究表明, 玉米中的 *Brevis plant1* (*br1*) 基因与水稻矮秆基因 *D50* 同源, 编码具有 WD40 结构域的肌醇多磷酸 5-磷酸酶, 对生长素信号转导起关键作用^[51]。该基因突变会造成肌醇磷酸酶结构域的保守残基发生非同义替换, 使 IAA 介导的节间薄壁细胞排列异常, 从而导致节间缩短, 株高降低约 70%^[15]。

2.1.2 赤霉素对玉米株高的调控

19 世纪末, 日本的水稻中流行一种会使植株异常徒长的恶苗病, 科学家从患有恶苗病的水稻中分离出了这种引起稻苗徒长的物质并命名为赤霉素 (gibberellin, GA)^[52]。目前已有 130 余种赤霉素被报道, 分别参与了种子萌发、株高调控、花器官发育、结实等多个生物学过程^[53], 对调控植物生长发育以及应对生物和非生物胁迫方面发挥重要作用^[54]。

赤霉素的生物合成可分为 3 个阶段: 在质体中进行从异戊烯焦磷酸到贝壳杉烯阶段; 在内质网上进行从贝壳杉烯到 GA₁₂ 醛阶段; 在细胞质中进行将无活性的 GA₁₂ 醛转化成有活性 GA, 该过程需经过 GA20 氧化酶、GA3 氧化酶等催化^[55]。Teng 等^[55] 利用综 3 与其染色体片段代换系 SL15 杂交的群体, 在第 3 染色体上鉴定到一个与株高有关的主效 QTL qPH3.1。并进一步精细定位将候选基因确定为编码 GA3 β-羟化酶的 *ZmGA3ox2*, 其编码区大片段缺失会使 GA 合成受阻、植株变矮。与导致严重矮化的矮秆突变体不同, qPH3.1 将株高降低约 10%, 并且不影响产量相关性状和开花期, 因此 *ZmGA3ox2* 可用于玉米分子标记辅助选择育种^[55-56]。

赤霉素的信号转导主要受 DELLA 蛋白和 GID1 (GA-insensitive dwarf) 受体蛋白调控^[54]。玉米中的两个编码 DELLA 蛋白的基因座 *Dwarf8* (*D8*) 和 *Dwarf9* (*D9*) 影响 GA 的信号转导。二者突变后 DELLA 结构域的 N 端保守区均发生变异, 使得 GA-GID1-DELLA 复合体形成受阻, GA 信号转导被抑制, 从而造成玉米植株矮化^[21]。

2.1.3 油菜素内酯对玉米株高的调控

油菜素内酯 (brassinosteroid, BR) 参与茎秆细胞伸长、根系生长、维管束分化、叶片脱落等多个植物生长发育阶段。BR 的生物合成途径与赤霉素较为相似, 二者均以异戊烯焦磷酸为基本单位进行合成。从菜油甾醇开始, 经过 C-6 氧化途径, 最终形成 BR^[57]。*Nana plant2* (*Na2*) 编码 d24-甾醇还原酶, 参与 BR 早期的生物合成。*Na2* 功能缺失使 BR 合成途径中 24-亚甲基胆固醇还原为菜油甾醇的过程受阻, BR 含量下降, 导致植株分蘖减少、叶片直立、严重矮化^[30]。而 *Lilliputian1* (*Lill*) 和 *Brassinosteroid-deficient dwarf1* (*Brd1*) 则参与 BR 生物合成的最后一步, 二者互为等位基因, 均编码细胞色素 P450 蛋白家族的 BR C-6 氧化酶, 突变后植株体内油菜素内酯合成受到抑制, 株高降低^[13, 28]。

BRI1 是 BR 在质膜上感知信号的主要受体, 与 BAK1 相结合形成异源二聚体, 使 BR 信号传递到细胞核, 进而激活驱动细胞生长的 BR 响应基因的转录^[57]。BR 信号转导有关基因突变会使植株器官生长发育严重受损, 进而形成矮秆表型^[58]。玉米

Brassinosteroid insensitive1a (*ZmBR11a*) 基因编码一个富含亮氨酸的受体激酶,该激酶位于质膜上,含有一个与 BR 结合的胞外结构域,该基因功能缺失后会使 BR 的信号转导途径受抑制,减少细胞分裂和伸长,从而使节间缩短导致植株矮化^[14]。

2.1.4 其他激素对玉米株高的调节 近年来,除生长素、赤霉素和油菜素内酯途径调控株高,还发现乙烯、独脚金内酯 (strigolactone, SL) 等激素也对株高起到调节作用。独脚金内酯是 2008 年发现的,被称作第七类植物激素,由植物根系分泌的类胡萝卜素经过酶促反应后衍生而来,可以抑制侧芽生长^[59]。Guan 等^[36]发现玉米中编码类胡萝卜素裂解双加氧酶的基因 *Carotenoid cleavage dioxygenase8* (*ZmCCD8*) 敲除后影响 SL 的生物合成,使茎秆变细、节间缩短、根发育延迟、株高降低约 10%。Li 等^[31]研究表明,玉米半矮秆突变体 *Semidwarf3* (*Sdw3*) 株高降低的原因是乙烯生物合成途径中限速酶 *ZmACS7* 的 C 端结构发生了改变,提高了 *ZmACS7* 蛋白的稳定性,增加了 *Sdw3* 突变体中乙烯的含量,使得节间细胞的纵向伸长被抑制,最终形成矮化表型。

2.2 非激素途径

目前已克隆的大部分矮秆基因多受激素调控,而还有部分突变体通过改变微管骨架排布或影响成花转变来调控玉米株高。细胞骨架包含微管骨架和微丝骨架两部分,对植物生长发育起到调节作用。微管可以引导植物细胞向指定的方向极性生长,该过程受一系列微管结合蛋白 (microtubule-associated proteins, MAPs) 调控。玉米 *Reducing plant height1* (*ZmRPH1*) 基因编码一个 MAP 蛋白,过表达 *ZmRPH1* 使下胚轴和节间长度均有所缩短,植株呈现矮秆表型。过表达 *ZmRPH1* 材料根表皮细胞的横向微管比例不足 10%,与野生型 (93%) 相比显著减少,且节间表皮细胞和薄壁细胞长度也显著减少,表明 *ZmRPH1* 基因通过调节微管延伸方向来控制玉米株高^[41]。过表达 *ZmRPH1* 基因在降低玉米株高的同时没有显著减少玉米产量,可以将其应用到玉米矮秆品种改良中。

株高与开花期紧密相关,一般而言,开花期短则株高矮,反之亦然,因此,影响开花期的基因常

常影响株高。据报道,光敏色素在植物的光周期和开花期控制中发挥重要作用。当植物处在植被茂密的环境中,会感受到光竞争,从而引发避荫反应综合征 (SAS),表现为株高和穗位高增加、输送到籽粒的营养物质减少、吐丝-散粉间隔期延长、雄穗发育异常等,最终造成作物减产。因此,解析玉米中的 SAS 调控机制可以为选育耐密植的玉米品种提供指导。*Phytochrome C1* (*ZmPHYC1*)、*ZmPHYC2* 是玉米的两个光敏色素 C 基因,研究表明,*ZmPHYC1* 与 *ZmPHYC2* 双敲除突变体在长日照条件下表现出中度的早花表型,而过表达 *ZmPHYC2* 会使植株株高适度降低^[40]。*ZmPHYC1* 和 *ZmPHYC2* 可以作为玉米基因工程的潜在靶位点,为创制适合高密度种植的株型结构作出贡献。

3 玉米矮秆品种的选育

目前,玉米矮秆育种中研究利用最多的基因仍是 *Br2*。20 世纪 50 年代,墨西哥育种家率先利用 *br2* 种质资源培育出本雀·利比亚 AN-360 超矮秆玉米杂交种,在超高密度 (8 000 株/亩) 种植条件下能达到 1 000 kg 亩产量^[60]。然而这种超高密度的种植方式,在带来高产的同时也大大增加了农药、化肥等用量,不利于土地资源的可持续发展^[61]。我国在玉米矮化育种之路上也取得了一定成果。研究人员利用 *br2* 的矮生特性,经过连续 12 代的“高矮杂交、选择矮株”,以改善 *br2* 叶片重叠、结实率低等不利性状,育成了矮秆玉米杂交种矮单 268,该品种在 4 500 株/亩的种植密度下,平均亩产量为 636 kg,高产攻关田亩产量可达 903 kg^[62]。除了常规育种手段,育种家们也在挖掘与创造 *Br2* 的有利突变。Wei 等^[63]定位到了 *Br2* 的一个新等位基因 *qpa1*,该基因在最后一个外显子上存在 241 bp 缺失,突变后可以极大地改善株型结构,并对产量没有负面影响。*d129* 是通过 EMS 诱变技术获得 *Br2* 的等位突变,其第二个外显子上发生了 G-A 的碱基替换^[6]。而 *br2-sil* 则是通过太空育种产生的,在 *Br2* 的第 5 个外显子上存在着一个逆转录转座子的插入^[64]。这些优良等位变异将助力玉米矮秆品种选育。

相较于单基因矮秆突变体,多基因调控的矮秆表型是由数个基因共同作用所形成,效应更为温和,

是株型改良颇具潜力的遗传资源。沈阳农科院利用美国杂交种 3147 选育出的多基因矮生系 5003 及其姊妹系 5005, 是玉米优良核心种质, 目前育种中大面积应用的自交系郑 58 (株高 140 cm)、478 (株高 160 cm)、浚 9058 (株高 165 cm) 均为含有 5003 血缘的矮秆自交系^[65]。这些亲本育种材料都曾培育出具有代表性的玉米品种, 例如以 478 为母本育成的玉米杂交种掖单 13, 其株高在 250 cm 左右, 在现代育种历程中发挥着重要作用。

近 20 年来随着育种技术的发展, 我国育种家通过系谱法、分子标记辅助育种等技术, 选育出多个综合性状优良的株高小于 250 cm 的中矮秆品种。如登海 661、登海 1717、丰德存玉 22、金博士 825、鹏玉 35 等。北京市农林科学院玉米研究所创制培育的新一轮黄改血缘骨干亲本自交系——京 2416, 已组配育成国审品种 40 多个, 具有良好控制株高的效果。例如将京 92 与京 724 组配育成的京科 968 株高达 300 cm 以上, 而用京 2416 与京 724 组配育成的国审品种 MC738 的株高为 248 cm。随着越来越多矮化玉米自交系及杂交种的育成, 预示着我国或将进入玉米矮秆育种新阶段。

基于目前对玉米杂交种植株高度标准划分尚未进行明确界定, 本团队赵久然多年研究认为, 玉米株高可划分为 5 个等级: (1) 超高秆, >340 cm; (2) 高秆, 280–340 cm [(310 ± 30) cm]; (3) 中秆, 220–280 cm [(250 ± 30) cm], 其中 250–280 cm 可称为中高秆, 220–250 cm 可称为中矮秆; (4) 矮秆, 160–220 cm [(190 ± 30) cm]; (5) 超矮秆, <160 cm。目前, 我国近十年所育成的表现优异的矮化玉米新品种, 株高距矮秆标准尚有一定距离, 仍需加大玉米矮秆育种研究力度, 在矮秆有利等位基因鉴定、矮秆分子标记开发、矮秆种质资源创制等方面开展创新型研究^[41]。

4 总结与展望

在 20 世纪 60 年代, 世界人口迅速增加, 全球均面临着粮食短缺的危机^[66]。国际玉米小麦改良中心的 Norman Borlaug 利用两个 *Reduced plant height* (*Rht*) 半矮化基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*, 成功培育出一系列矮秆、高产、耐肥、抗倒伏的小麦新品种,

并迅速在墨西哥和印度广泛种植^[67]。同时期, 国际水稻研究所利用水稻矮秆基因 *Semidwarf1* (*SD1*) 育成半矮秆水稻新品种 IR8, 提高了水稻抗倒伏性, 进而提升了收获指数^[68]。这一系列通过矮化育种技术提高作物新品种产量的农技改革运动, 使世界粮食总产量得以大幅提升, 极大程度改善了粮食短缺问题, 被誉为“绿色革命”^[69]。推动绿色革命的 *SD1* 与 *Rht1* 基因在水稻和小麦育种中早已被大规模应用, 而玉米中的同源基因 *D8* 功能缺失后, 在降低株高的同时, 分蘖增加、延迟开花、雌穗着生花药, 这些农艺性状都是玉米生产的不利因素, 因此没有像水稻、小麦一样普遍应用。

目前已被克隆的玉米矮秆基因有近 40 个, 却仍未培育出突破性矮秆品种, 其可能原因如下: (1) 目前玉米中鉴定到的矮秆基因表型多为极端矮化, 对产量造成的负面影响较为严重^[10]; (2) 商业化的玉米品种几乎均为杂交种, 而株高性状的杂种优势较强, 杂交种很容易受双亲基因组间的遗传互作而表现出较高的株高, 遮盖亲本自交系中株高基因的效应; (3) 玉米矮秆基因可能与调控其他性状的基因紧密连锁, 这些矮秆基因突变时会产生很多育种中的不良性状, 密植后产能未得到明显提升, 无法直接应用于玉米育种中^[22]。

尽管玉米矮化育种充满挑战, 但是不可否认, 矮秆品种具有广阔的应用前景。以拜耳为代表的跨国种业公司已意识到耐密植玉米的潜力, 将矮秆玉米研究工作放在了首要位置, 计划今年推出系列玉米矮秆品种 (https://www.chinaseed114.com/news/25/news_122520.html)。通常来说, 玉米株高与产量呈正相关, 单基因矮秆突变体对产量影响剧烈, 难以得到较为理想的应用。可以将目标瞄准到多个群体共定位的主效 QTL 位点, 抑或通过多个株高 QTL 聚合的方式, 来创制开花期、抗逆性、产量、品质等综合性状优良的玉米矮秆品种。

随着人们对调控关键性状基因的认识与研究逐渐深入, 利用生物技术手段创制矮秆种质, 或许是助力作物绿色革命的一种新型选择。育种上许多重要性状的遗传变异发生在顺式调控区域, 通过采用基因编辑技术对该区域进行不同长度片段的遗传操控, 可对目标基因的表达量进行分级调控, 进而产

生目标表型变异广泛的突变体。Rodríguez-Leal 等^[70]利用 CRISPR/Cas9 技术,对番茄 *CLAVATA3* 基因的调控区域进行编辑,得到了多种果实大小不同的番茄突变体。我们可以将这种方法应用到玉米矮秆育种中,通过对控制株高基因的启动子区进行编辑,以实现对基因表达量的精细调控。这种突变方式可以对数量性状产生不同程度的影响,从而创造出一系列玉米株高连续变异的材料,以期挖掘出既能适度降低株高又可增加单株产量的育种材料。

自然界中存在一些极为稀有的株高变异类型,在地理分布范围较窄的自然群体中可能会因为等位基因频率较低而难以检测到,可以创建新型群体遗传材料,通过增加稀有等位基因的频率来提高 GWAS 的检出能力,从而鉴定出更多的矮秆 QTLs 位点。针对双亲群体鉴定到的株高基因,可通过基因组学的方法,将其在变异范围更广的自然群体或近缘物种间进行扫描,鉴定优异单倍型,进而开发出更有效的分子标记,以应用到玉米株高的分子标记辅助选择中,为种质创新和分子育种提供技术支持。

参考文献

- [1] Ranum P, Peña-Rosas JP, Garcia-Casal MN. Global maize production, utilization, and consumption [J] . *Ann N Y Acad Sci*, 2014, 1312: 105-112.
- [2] 赵久然, 王荣焕. 美国玉米持续增产的因素及其对我国的启示 [J] . *玉米科学*, 2009, 17 (5) : 156-159, 163.
Zhao JR, Wang RH. Factors promoting the steady increase of American maize production and their enlightenments for China [J] . *J Maize Sci*, 2009, 17 (5) : 156-159, 163.
- [3] 王文秀, 王磊. 玉米矮秆基因研究进展 [J] . *生物技术通报*, 2018, 34 (11) : 22-26.
Wang WX, Wang L. Research progress on maize dwarf genes [J] . *Biotechnol Bull*, 2018, 34 (11) : 22-26.
- [4] Sher A, Khan A, Ashraf U, et al. Characterization of the effect of increased plant density on canopy morphology and stalk lodging risk [J] . *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1047.
- [5] Duvick DN, Smith JSC, Cooper M. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program [M] // *Plant Breeding Reviews*. Oxford, UK: John Wiley & Sons, Inc., 2010: 109-151.
- [6] Zhao Y, Huang YX, Gao YJ, et al. An EMS-induced allele of the *brachytic2* gene can reduce plant height in maize [J] . *Plant Cell Rep*, 2023, 42 (4) : 749-761.
- [7] Peiffer JA, Romay MC, Gore MA, et al. The genetic architecture of maize height [J] . *Genetics*, 2014, 196 (4) : 1337-1356.
- [8] 阎淑琴. 矮生玉米的遗传与育种 [J] . *玉米科学*, 2000, 8 (2) : 36-37, 45.
Yan SQ. Inheritance and breeding of dwarf maize [J] . *Maize Sci*, 2000, 8 (2) : 36-37, 45.
- [9] 石云素, 于永涛, 宋燕春, 等. 一个新矮生玉米种质资源的发现与遗传鉴定 [J] . *植物遗传资源学报*, 2008, 9 (4) : 521-524.
Shi YS, Yu YT, Song YC, et al. Discovery and genetic identification of a new dwarf germplasm in maize [J] . *J Plant Genet Resour*, 2008, 9 (4) : 521-524.
- [10] Multani DS, Briggs SP, Chamberlin MA, et al. Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize *Br2* and sorghum *dw3* mutants [J] . *Science*, 2003, 302 (5642) : 81-84.
- [11] Bensen RJ, Johal GS, Crane VC, et al. Cloning and characterization of the maize *An1* gene [J] . *Plant Cell*, 1995, 7 (1) : 75-84.
- [12] Harris LJ, Saparno A, Johnston A, et al. The maize *An2* gene is induced by *Fusarium* attack and encodes an ent-copalyl diphosphate synthase [J] . *Plant Mol Biol*, 2005, 59 (6) : 881-894.
- [13] Makarevitch I, Thompson A, Muehlbauer GJ, et al. *Brd1* gene in maize encodes a brassinosteroid C-6 oxidase [J] . *PLoS One*, 2012, 7 (1) : e30798.
- [14] Kir G, Ye HX, Nelissen H, et al. RNA interference knockdown of BRASSINOSTEROID INSENSITIVE1 in maize reveals novel functions for brassinosteroid signaling in controlling plant architecture [J] . *Plant Physiol*, 2015, 169 (1) : 826-839.
- [15] Avila LM, Cerrudo D, Swanton C, et al. *Brevis plant1*, a putative inositol polyphosphate 5-phosphatase, is required for internode elongation in maize [J] . *J Exp Bot*, 2016, 67 (5) : 1577-1588.
- [16] Becraft PW, Stinard PS, McCarty DR. CRINKLY4: a TNFR-like receptor kinase involved in maize epidermal differentiation [J] . *Science*, 1996, 273 (5280) : 1406-1409.
- [17] Bommert P, Je BI, Goldshmidt A, et al. The maize *Gα* gene COMPACT PLANT2 functions in CLAVATA signalling to control shoot meristem size [J] . *Nature*, 2013, 502 (7472) : 555-558.
- [18] Chen Y, Hou MM, Liu LJ, et al. The maize DWARF1 encodes a gibberellin 3-oxidase and is dual localized to the nucleus and cytosol [J] . *Plant Physiol*, 2014, 166 (4) : 2028-2039.
- [19] Fujioka S, Yamane H, Spray CR, et al. Qualitative and quantitative analyses of gibberellins in vegetative shoots of normal, dwarf-1, dwarf-2, dwarf-3, and dwarf-5 seedlings of *Zea mays* L [J] . *Plant Physiol*, 1988, 88 (4) : 1367-1372.
- [20] Winkler RG, Helentjaris T. The maize *Dwarf3* gene encodes

- a cytochrome P450-mediated early step in gibberellin biosynthesis [J] . *Plant Cell*, 1995, 7 (8) : 1307-1317.
- [21] Lawit SJ, Wych HM, Xu DP, et al. Maize DELLA proteins dwarf plant8 and dwarf plant9 as modulators of plant development [J] . *Plant Cell Physiol*, 2010, 51 (11) : 1854-1868.
- [22] Cassani E, Bertolini E, Badone FC, et al. Characterization of the first dominant dwarf maize mutant carrying a single amino acid insertion in the VHYNP domain of the *dwarf8* gene [J] . *Mol Breeding*, 2009, 24 (4) : 375-385.
- [23] Wang YJ, Deng DX, Ding HD, et al. Gibberellin biosynthetic deficiency is responsible for maize dominant Dwarf11 (D11) mutant phenotype: physiological and transcriptomic evidence [J] . *PLoS One*, 2013, 8 (6) : e66466.
- [24] Lyu HK, Zheng J, Wang TY, et al. The maize d2003, a novel allele of VP8, is required for maize internode elongation [J] . *Plant Mol Biol*, 2014, 84 (3) : 243-257.
- [25] Jiang FK, Guo M, Yang F, et al. Mutations in an AP2 transcription factor-like gene affect internode length and leaf shape in maize [J] . *PLoS One*, 2012, 7 (5) : e37040.
- [26] Yamaguchi I, Nakajima M, Park SH. Trails to the gibberellin receptor, GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 [J] . *Biosci Biotechnol Biochem*, 2016, 80 (6) : 1029-1036.
- [27] Bolduc N, Hake S. The maize transcription factor KNOTTED1 directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1* [J] . *Plant Cell*, 2009, 21 (6) : 1647-1658.
- [28] Castorina G, Persico M, Zilio M, et al. The maize Lilliputian1 (*lil1*) gene, encoding a brassinosteroid cytochrome P450 C-6 oxidase, is involved in plant growth and drought response [J] . *Ann Bot*, 2018, 122 (2) : 227-238.
- [29] Hartwig T, Chuck GS, Fujioka S, et al. Brassinosteroid control of sex determination in maize [J] . *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108 (49) : 19814-19819.
- [30] Best NB, Hartwig T, Budka J, et al. Nana plant2 encodes a maize ortholog of the *Arabidopsis* brassinosteroid biosynthesis gene *DWARF1*, identifying developmental interactions between brassinosteroids and gibberellins [J] . *Plant Physiol*, 2016, 171 (4) : 2633-2647.
- [31] Li HC, Wang LJ, Liu MS, et al. Maize plant architecture is regulated by the ethylene biosynthetic gene *ZmACS7* [J] . *Plant Physiol*, 2020, 183 (3) : 1184-1199.
- [32] Cleary AL, Smith LG. The Tangled1 gene is required for spatial control of cytoskeletal arrays associated with cell division during maize leaf development [J] . *Plant Cell*, 1998, 10 (11) : 1875-1888.
- [33] Bommert P, Lunde, Nardmann J, et al. Thick tassel dwarf1 encodes a putative maize ortholog of the *Arabidopsis* CLAVATA1 leucine-rich repeat receptor-like kinase [J] . *Development*, 2005, 132 (6) : 1235-1245.
- [34] Wang FX, Yu ZP, Zhang ML, et al. ZmTE1 promotes plant height by regulating intercalary meristem formation and internode cell elongation in maize [J] . *Plant Biotechnol J*, 2022, 20 (3) : 526-537.
- [35] Phillips KA, Skirpan AL, Liu X, et al. Vanishing tassel2 encodes a grass-specific tryptophan aminotransferase required for vegetative and reproductive development in maize [J] . *Plant Cell*, 2011, 23 (2) : 550-566.
- [36] Guan JC, Koch KE, Suzuki M, et al. Diverse roles of strigolactone signaling in maize architecture and the uncoupling of a branching-specific subnetwork [J] . *Plant Physiol*, 2012, 160 (3) : 1303-1317.
- [37] Wang CC, Zhang H, Xia Q, et al. ZmGLR, a cell membrane localized microtubule-associated protein, mediated leaf morphogenesis in maize [J] . *Plant Sci*, 2019, 289: 110248.
- [38] Wu L, Zhang DF, Xue M, et al. Overexpression of the maize GRF10, an endogenous truncated growth-regulating factor protein, leads to reduction in leaf size and plant height [J] . *J Integr Plant Biol*, 2014, 56 (11) : 1053-1063.
- [39] Li ZX, Zhang XR, Zhao YJ, et al. Enhancing auxin accumulation in maize root tips improves root growth and dwarfs plant height [J] . *Plant Biotechnol J*, 2018, 16 (1) : 86-99.
- [40] Li QQ, Wu GX, Zhao YP, et al. CRISPR/Cas9-mediated knockout and overexpression studies reveal a role of maize phytochrome C in regulating flowering time and plant height [J] . *Plant Biotechnol J*, 2020, 18 (12) : 2520-2532.
- [41] Li W, Ge FH, Qiang ZQ, et al. Maize ZmRPH1 encodes a microtubule-associated protein that controls plant and ear height [J] . *Plant Biotechnol J*, 2020, 18 (6) : 1345-1347.
- [42] Ku LX, Zhang LK, Tian ZQ, et al. Dissection of the genetic architecture underlying the plant density response by mapping plant height-related traits in maize (*Zea mays* L.) [J] . *Mol Genet Genomics*, 2015, 290 (4) : 1223-1233.
- [43] Salas Fernandez MG, Becraft PW, Yin YH, et al. From dwarves to giants? Plant height manipulation for biomass yield [J] . *Trends Plant Sci*, 2009, 14 (8) : 454-461.
- [44] Yin XF, Bi YQ, Jiang FY, et al. Fine mapping of candidate quantitative trait loci for plant and ear height in a maize nested-association mapping population [J] . *Front Plant Sci*, 2022, 13: 963985.

- [45] Sa KJ, Choi IY, Park JY, et al. Mapping of QTL for agronomic traits using high-density SNPs with an RIL population in maize [J] . *Genes Genomics*, 2021, 43 (12) : 1403-1411.
- [46] Zhang HW, Wang X, Pan QC, et al. QTG-seq accelerates QTL fine mapping through QTL partitioning and whole-genome sequencing of bulked segregant samples [J] . *Mol Plant*, 2019, 12 (3) : 426-437.
- [47] Wang XQ, Zhang RY, Song W, et al. Dynamic plant height QTL revealed in maize through remote sensing phenotyping using a high-throughput unmanned aerial vehicle (UAV) [J] . *Sci Rep*, 2019, 9 (1) : 3458.
- [48] Adak A, Conrad C, Chen YY, et al. Validation of functional polymorphisms affecting maize plant height by unoccupied aerial systems discovers novel temporal phenotypes [J] . *G3*, 2021, 11 (6) : jkab075.
- [49] Li YH, Han S, Qi YH. Advances in structure and function of auxin response factor in plants [J] . *J Integr Plant Biol*, 2023, 65 (3) : 617-632.
- [50] Knöller AS, Blakeslee JJ, Richards EL, et al. Brachytic2/ZmABCB1 functions in IAA export from intercalary meristems [J] . *J Exp Bot*, 2010, 61 (13) : 3689-3696.
- [51] 王夏青, 宋伟, 张如养, 等. 玉米茎秆抗倒伏遗传的研究进展 [J] . *中国农业科学*, 2021, 54 (11) : 2261-2272.
Wang XQ, Song W, Zhang RY, et al. Genetic research advances on maize stalk lodging resistance [J] . *Sci Agric Sin*, 2021, 54 (11) : 2261-2272.
- [52] Davière JM, Achard P. Gibberellin signaling in plants [J] . *Development*, 2013, 140 (6) : 1147-1151.
- [53] Wang YL, Wang X, Deng DX, et al. Maize transcriptomic repertoires respond to gibberellin stimulation [J] . *Mol Biol Rep*, 2019, 46 (4) : 4409-4421.
- [54] Wu K, Xu H, Gao XH, et al. New insights into gibberellin signaling in regulating plant growth-metabolic coordination [J] . *Curr Opin Plant Biol*, 2021, 63: 102074.
- [55] Teng F, Zhai LH, Liu RX, et al. *ZmGA3ox2*, a candidate gene for a major QTL, qPH3.1, for plant height in maize [J] . *Plant J*, 2013, 73 (3) : 405-416.
- [56] Zhang JJ, Zhang XF, Chen RR, et al. Generation of transgene-free semidwarf maize plants by gene editing of *Gibberellin-Oxidase20-3* using CRISPR/Cas9 [J] . *Front Plant Sci*, 2020, 11: 1048.
- [57] Zhao BL, Li J. Regulation of brassinosteroid biosynthesis and inactivation [J] . *J Integr Plant Biol*, 2012, 54 (10) : 746-759.
- [58] Planas-Riverola A, Gupta A, Betegón-Putze I, et al. Brassinosteroid signaling in plant development and adaptation to stress [J] . *Development*, 2019, 146 (5) : dev151894.
- [59] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J] . *Nature*, 2008, 455 (7210) : 195-200.
- [60] 田齐建, 乔治军, 董存吉, 等. 玉米矮化育种研究进展及发展前景 [J] . *山西农业科学*, 2003, 31 (2) : 23-26.
Tian QJ, Qiao ZJ, Dong CJ, et al. Review on research of maize breeding for dwarfness and its development prospect [J] . *J Shanxi Agric Sci*, 2003, 31 (2) : 23-26.
- [61] Duvick D. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.) [J] . *Maydica*, 2005, 50 (3) : 193-202.
- [62] 崔绍平. 玉米 *br-2* 矮生基因型杂交种矮单 268 的选育 [J] . *中国种业*, 2014 (12) : 68-69.
Cui SP. Breeding of maize *Br-2* dwarf genotype hybrid Aidan 268 [J] . *China Seed Ind*, 2014 (12) : 68-69.
- [63] Wei L, Zhang X, Zhang ZH, et al. A new allele of the *Brachytic2* gene in maize can efficiently modify plant architecture [J] . *Heredity*, 2018, 121 (1) : 75-86.
- [64] Li C, Tang J, Hu ZY, et al. A novel maize dwarf mutant generated by Ty1-copia LTR-retrotransposon insertion in *Brachytic2* after spaceflight [J] . *Plant Cell Rep*, 2020, 39 (3) : 393-408.
- [65] 姜惟廉, 郭日跻, 刘元芝, 等. 玉米优异核心种质资源多基因矮生系 5003 及其姊妹系 5005 创制 [J] . *玉米科学*, 2013, 21 (5) : 1-5, 12.
Jiang WL, Guo RJ, Liu YZ, et al. Innovation and application of elite maize line 5003 with dwarf character controlled by multigenic genes [J] . *J Maize Sci*, 2013, 21 (5) : 1-5, 12.
- [66] Liu SL, Zhang M, Feng F, et al. Toward a “green revolution” for soybean [J] . *Mol Plant*, 2020, 13 (5) : 688-697.
- [67] Hedden P. The genes of the green revolution [J] . *Trends Genet*, 2003, 19 (1) : 5-9.
- [68] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, et al. A mutant gibberellin-synthesis gene in rice [J] . *Nature*, 2002, 416 (6882) : 701-702.
- [69] Davies WP. An historical perspective from the Green Revolution to the gene revolution [J] . *Nutr Rev*, 2003, 61 (6 Pt 2) : S124-S134.
- [70] Rodríguez-Leal D, Lemmon ZH, Man J, et al. Engineering quantitative trait variation for crop improvement by genome editing [J] . *Cell*, 2017, 171 (2) : 470-480.e8.