

理想株型塑造之于玉米耐密改良

王宝宝^{1, 2, 3} 王海洋^{4, 5}

(1. 中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081; 2. 中国农业科学院国家南繁研究院, 三亚 572025; 3. 海南崖州湾种子实验室, 三亚 572025; 4. 华南农业大学生命科学学院, 广州 510642; 5. 岭南现代农业科学与技术广东省实验室, 广州 510642)

摘要: 玉米是生产能力最强的谷物作物, 其充足稳定供给对保证世界范围内的粮食安全至关重要。长期的研究和生产实践表明, 提高品种耐密性和种植密度是提高玉米产量的关键, 而塑造理想的株型是提高玉米耐密性的重要途径。报道显示紧凑的叶夹角、较低的穗位高、较少的雄穗分枝数、较早的开花期, 是玉米耐密株型性状的重要组成部分。本文从这4类性状入手, 对其与耐密性的关系、形态发育及遗传调控基础的研究进展进行综述, 并通过对目前研究的分析, 提出了未来玉米耐密株型改良研究的一些方向, 期望能为未来的玉米耐密育种提供一些有用的借鉴。

关键词: 玉米; 耐密; 株型; 叶夹角; 雄穗分枝数; 株高/穗位高; 开花期

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0660

Molecular Design of Ideal Plant Architecture for High-density Tolerance of Maize Plant

WANG Bao-bao^{1, 2, 3} WANG Hai-yang^{4, 5}

(1. Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; 2. National Nanfan Research Institute (Sanya), CAAS, Sanya 572025; 3. Hainan Yachou Bay Seed Lab, Sanya 572025; 4. College of Life Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642; 5. Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture, Guangzhou 510642)

Abstract: Maize (*Zea mays* L.) is the most productive grain crop in the world. Sufficient and stable production of maize is of great importance for ensuring worldwide food security. Long-term studies and maize production practice have shown that increasing density tolerance and planting density of maize varieties is crucial for increasing its yield, and breeding an ideal plant architecture is an important way to improve maize density tolerance. Previous reports indicate that more erected leaf angle, lower ear height, fewer tassel branches, and earlier flowering were important components of ideal plant architecture of maize for adapting to high-density planting. Hereby we intend to summarize the research progress in their relationship of four morphological traits with high-density tolerance, their morphological development, and genetic regulation. We also propose several directions for further research on improving density tolerant plant architecture in maize, aiming to provide some useful references for future breeding high-density tolerant maize.

Key words: maize; high-density tolerance; plant architecture; leaf angle; tassel branch number; plant height/ear height; flowering time

玉米 (*Zea mays* L.) 是世界上重要的粮食、饲料和工业原材料, 其总产量约占全球谷类作物总产量的 37.2% (FAO statistics, <https://www.fao.org/faostat/en>), 其充足供应对保证世界范围的粮食安全至关重

要。从 2012 年开始, 我国玉米的单产和总种植面积超过了小麦和水稻 (2008 年开始种植面积跃居第一, FAO statistics, <https://www.fao.org/faostat/en>), 成为我国的第一大农作物。因此, 玉米产量供应也是

收稿日期: 2023-07-11

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32022065, 31771739), 河南省中央引导地方科技发展专项 (Z20221343040), 中国农业科学院创新工程

作者简介: 王宝宝, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 玉米耐密遗传基础解析与育种技术创新; E-mail: wangbaobao@caas.cn; 王宝宝同为本文通讯作者

通讯作者: 王海洋, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 作物功能基因组; E-mail: whyang@scau.edu.cn

我国粮安国稳的重要保证。近年来,由于畜牧、深加工等玉米刚需产业的快速发展,玉米产量的需求日益增长。而一方面,我国是典型的人多地少的国家,人均耕地面积只有世界平均水平的 1/3;另一方面,我国种植业结构调控,需要维持甚至调减玉米种植面积;同时,国际环境的动荡及国际贸易摩擦,使玉米进出口贸易极不稳定。重重压力之下,我们不得不把提高单位面积的产量作为提高我国玉米产出的主要手段。

研究表明,提高品种耐密性和种植密度是提高玉米单产的关键。作为玉米种植和生产大国,在过去 80 年里,美国玉米的种植密度从 ~30 000 株/hm² (1930s) [1] 提高到了近期的 ~70 000 株/hm² (62 000–104 000 株/hm²) [2];同时,单产也从 20 世纪 30 年代的 1 287 kg/hm² 提高到 2010 年的 9 595 kg/hm² [2];而研究表明,该过程中玉米单株产量和杂种优势的提升并不明显 [3],单产的增加更多的是由于种植密度和品种耐密性的持续增长 [4–7]。而对中国不同年代玉米品种的研究也显示,随着时间的推移,我国玉米的种植密度也在逐渐加大,但相较于早期品种,近现代品种在产量、叶夹角、光合效率、抗倒性、空杆率等重要农艺性状方面都表现出对高密度栽培条件的更好适应性 [8–12]。由此可见,提高品种耐密性和种植密度是现代玉米育种和生产中的重要目标和趋势。

耐密型玉米材料需要有理想的株型。耐密性的实质是在高密度环境下玉米群体光合效率高,光合产物“源”“流”“库”合理高效运转,以获得较高的群体产量。研究表明,塑造合理的玉米株型,能改善玉米冠层结构从而增强群体内的通风透光特性、增加有效叶面积系数,保证充足的“源”(光合产物)的供应,从而实现密植高产 [2,7,13–14];另外,在“源-库”关系方面,耐密型玉米对产量的突破并不单单依赖于“源”或“库”单方面的加强,更多的是在较高水平上实现了“源”与“库”的平衡,尤其是雌雄之间的协调和平衡 [15]。叶夹角、雄穗大小等是玉米冠层结构的重要组成部分,在植物光截获、光合效率的提升方面发挥着重要作用,且雄穗作为重要的“库”器官对同化物的合理分配,及“源-库”平衡也意义重大;株高和穗位高会影响玉米植株重

心,进而影响玉米抗倒伏能力,且玉米高度也会影响植株的收获指数,影响“源-库”平衡;而合理的开花期是玉米合理避害,并适应不同生态区及现代栽培制度的关键。因此,这 4 类性状(雄穗大小、叶夹角、株高/穗位高、开花期)是影响玉米耐密性的关键株型性状 [2,16]。过去几十年的现代玉米育种史中,玉米的种植密度和耐密性连续提高。本团队通过对 350 份不同年代、及 1 604 份不同杂种优势类群的玉米材料进行分析发现,现代玉米育种过程中,玉米材料都向着叶夹角更紧凑、雄穗分枝数更少、穗位更低、开花期更早这 4 个方向选择 [17–18] (图 1),这些发现也与前人的报道一致 [4–6,12,14,16,19],印证了这些形态性状改良及“源-库”平衡对玉米耐密育种的重要意义。系统地解析这 4 类性状调控的遗传基础和分子机理,对塑造理想株型、培育耐密植玉米新品种意义重大。因此,本文将重点就这 4 类性状遗传调控基础方面的研究进展进行综述。



图 1 玉米耐密株型改良的 4 个关键方向

Fig. 1 Four important plant architecture traits for increasing high-density tolerance in maize

1 玉米叶夹角遗传调控基础

降低植株的茎叶夹角、塑造紧凑株型是提高玉米耐密性的关键。较小的茎叶夹角可以减少玉米植株之间的相互遮荫,改善田间整体的冠层结构,增强植株间的通风透光性,更利于玉米功能叶(穗位叶、穗上第一叶和穗下第一叶)捕获阳光和进行光合作用,利于玉米群体产量的提高 [6,20–23]。研究发现,将平展株型玉米品种改造为紧凑型可显著提高耐密性,密植条件下增产幅度可达 16.9%,反之把紧凑型玉米品种改造为平展株型,密植条件下减产幅度可达 13.79% [24],足见叶夹角性状改良对提高玉米耐密性和群体产量的重要性。另外,紧凑株型

带来的良好通风透光特性还将大大增加植株下层的红光/远红光(R/FR)的比例,减少密植避荫反应造成的茎秆徒长、根系变弱、茎秆强度降低等不利影响,利于玉米稳产^[25-29]。不同的研究都表明,现代玉米育种过程中叶夹角都向着越来越紧凑的方向改良^[12, 14, 17, 19],而这种趋势和玉米耐密性的提升是高度相关的,再次印证了叶夹角改良对玉米耐密育种的重要性。

玉米的叶片由叶鞘(sheath)、叶片(blade)及连结二者的叶枕3部分组成。其中叶枕区域包括叶舌(ligular)和叶耳(auricle)等部分。叶片的近轴面靠近主茎干,而远轴面则偏离朝外,叶片与主茎的夹角为叶夹角。叶夹角大小主要受4方面影响:(1)叶舌形态建成。玉米中无叶舌或叶舌发育异常的突变体往往表现出叶夹角极度变小的表型^[30-34]。(2)叶耳的发育。前人研究表明,叶耳的大小与叶夹角的大小有明显正相关性,一般平展型玉米的叶耳细胞数目明显多于紧凑型玉米^[35-36]。(3)叶枕横截面近、远轴面维管束、厚壁组织、薄壁组织细胞数目和木质化程度影响叶夹角的大小。一般来说,当远轴端厚壁组织增多时,影响机械支撑力以及叶耳发育情况,可间接影响叶片直立程度,导致叶夹角相应减小^[36-38]。(4)叶片的支撑组织。重力在植物发育和植物结构塑造中发挥着重要作用,玉米叶片反重力向上生长,叶脉支撑着叶片防止其弯曲,保证了叶片的生理功能顺利进行,尤其是主脉。一些影响中脉发育的突变体也会显著影响玉米叶夹角^[39]。

在过去的几十年里,研究人员对叶夹角形成的遗传机理进行了大量的探索研究。根据已克隆基因的细胞学及生理生化作用机制,可将调控玉米叶夹角形成和发育的基因分为3类,即叶夹角自身形态建成过程中与叶舌叶耳发育相关基因、植物激素调控途径相关基因和叶片中脉部位机械组织形成途径相关基因(附表1)^[38, 40]。首先,玉米自身叶耳叶舌的形成发育对叶夹角具有重要调控作用。玉米的*LIGULELESS1*(*LG1*)编码一个SPL(SQUAMOSA promoter-binding protein-like)类转录因子,*LG2*编码一个bZIP类转录因子,*LG3*和*LG4*都编码Class1类Knotted1-like homebox(KNOX)转录因子,这

些基因突变后都表现出叶耳叶舌缺失的表型,叶夹角显著减小^[30, 32-34]。其中*lg1*是第一个被报道的无叶舌突变体,*LG1*也是叶耳叶舌形成最核心的调控因子。研究显示,*LG1*在原叶枕带中特异表达,且在近轴端表皮细胞中表达促进叶舌正常发育,在内层叶肉细胞组织中表达促进叶耳的形成。*LG1*功能缺失后任何部位叶片都无叶耳或叶舌发育,叶片直立,叶夹角接近0°^[20, 30, 41-42]。*LIGULELESS NARROW1*(*LGN1*)编码一个丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶(serine/threonine kinase)。该基因对玉米叶片边界的建立具有重要调控作用,其突变后叶夹角变小,叶片中脉部位会有异位叶舌形成^[31]。基因表达分析显示*LG2*对原叶枕带形成的调控可能在*LG1*之前^[32],*LGN1*可能在*LG1*基因的上游发挥作用^[31]。第二,植物激素调控途径相关基因对玉米叶夹角的调控作用。(1)油菜素内脂(brassinolide, BR)相关基因对玉米叶夹角具有关键调控作用。所有植物激素中,BR被认为是调控禾本科植物叶夹角的最核心植物激素。玉米中BR合成关键酶基因(如*ZmDET2/NA1*、*ZmDWF1/NA2*、*ZmDWF4*、*ZmBRD1*)突变后都表现为不同程度叶片直立的表型^[43-46]。BRI是BR信号途径中的关键调控因子,将玉米中多个*ZmBRI*同时通过RNAi技术敲低后,玉米叶夹角也变小^[47]。玉米*ZmILH1*编码一个bHLH类转录因子,也是BR信号传导途径中的重要调控因子,其突变后玉米叶夹角显著变小^[48]。近期的一项研究表明*ZmRAVL1*可通过调控BR合成调控叶夹角,其可以直接激活*ZmBRD1*的表达,造成叶枕部位BR含量增加和叶夹角增大;此外还发现*ZmDRL1*和*LG1*都可以直接绑定到*ZmRAVL1*上游调控区,而*ZmDRL1*可以和*LG1*互作,抑制*LG1*对*ZmRAVL1*的转录激活,从而调控BR合成和叶夹角,并且*ZmRAVL1*上游调控区的优良等位变异具有实现玉米耐密育种的巨大应用潜力^[36]。(2)其他激素对玉米叶夹角的调控作用。玉米*Brachytic2*(*Br2*,又名*ZmPGP1*)基因编码一个生长素的转运载体蛋白P-glycoprotein,其突变后玉米株高变矮,叶夹角更直立^[49];此外,之前的报道显示*LGN1*可以调控生长素极性运输相关的*ZmPIN1a*蛋白在叶枕部位的磷酸化状态,印证了生长素可能也在叶夹角形成过程中发挥重要作用^[31]。

玉米 *ZmACS7* 编码一个乙烯合成关键酶, 其突变后玉米叶夹角变大、植株变矮^[50], 表明乙烯可能也在叶夹角调控中具有重要作用。第三, 叶片维管束发育和叶脉机械组织形成相关基因对叶夹角也具有重要调控作用。玉米中的 *ZmDRL1* 和 *ZmDRL2* 均编码含 C₂C₂ 锌指结构域的 YABBY 转录因子, 其双突变体叶片中脉维管束发育缺陷 (中脉变窄甚至缺失), 叶片远轴端维管束鞘附近厚壁细胞数目明显减少, 叶耳增大, 叶夹角增大, 叶片极度下垂。这两个基因中, *ZmDRL1* 单独突变后玉米叶片即表现出平展耷拉下垂, 叶夹角变大, *Zmdrl2* 对 *Zmdrl1* 的表型有强化作用。这些研究结果表明, 玉米叶片中脉部位机械组织的发育对叶夹角和叶片直立性状具有重要调控作用^[39]。除以上报道外, 还有其他一些基因对玉米叶夹角具有重要调控作用。如玉米 *ZmCLA4* 是通过 QTL 克隆得到的一个叶夹角调控基因, 其编码一个跟重力响应相关的 LAZY 蛋白, *ZmCLA4* 的表达丰度与玉米叶夹角的大小显著负相关^[51]。玉米 *ZmTAC1* 编码一个与水稻 TAC1 同源的蛋白, 群体遗传学证据表明其也可能参与玉米叶夹角的调控^[52]。

玉米叶夹角是多基因调控的复杂数量性状^[17, 53], 尽管已有部分调控基因被报道, 但相对于该性状遗传基础的复杂性, 所克隆基因的数量还是相对较少。在水稻中有较多报道显示生长素和 GA 合成及信号相关基因对叶夹角具有调控作用, 然而玉米中的这两类基因对叶夹角调控作用的研究报道还较少, 尤其是 GA 对玉米叶夹角的调控研究几乎还是一个空白领域。此外, BR 作为调控叶夹角的最主要植物激素, 在玉米中的研究还严重落后于拟南芥和水稻, 也是将来亟需研究的重点方向。

2 玉米雄穗分枝数遗传调控基础

雄穗是玉米重要的生殖器官, 可以影响玉米的冠层结构组成及光合作用效率, 从而影响单株及群体产量。雄穗生长在玉米植株顶端, 其大小直接影响玉米群体中的通风透光情况 (遮蔽光照可达 6.5%–28.8%)^[13, 54]; 并且过大的雄穗造成的过量的花粉散落, 会造成下层叶片上粉尘的黏着而影响光合作用, 影响“源”的供给^[55]。此外, 雄穗也是重要的“库”器官, 且发育比雌穗早, 在营养竞争上

明显比雌穗优越, 而二者的竞争将直接影响玉米的收获产量^[56]。一般情况下, 雄穗的大小与产量呈负相关, 相关系数达 -0.65, 在产量形成总变异中其作用可高达 37.4%^[57]。生产实际中也证实, 玉米散粉后去雄可以显著提高玉米产量 5.3%–16.0%^[20, 58–59], 反映了雄穗与产量之间的重要关系。研究表明雄穗大小在过去几十年的育种过程中经历了连续的高强度选择^[12, 14, 17, 19], 特别是育种进程比较快的商业化育种单位, 如历史上先锋公司 (pioneer) 杂交种的雄穗大小 1967–1991 年降低了 36%^[4], 揭示了雄穗性状的改良对玉米育种的重要意义。

玉米雄穗的形成经历了一系列的发育过程。当玉米从营养生长阶段进入生殖生长阶段的时候, 茎顶端的茎尖分生组织 (SAM) 先分化成为花序分生组织 (IM); 之后 IM 产生名为分枝分生组织 (BM) 的侧生分生组织, 将来分化成为雄穗基部的分枝。一般只有 IM 基部的少数侧生分生组织能最终分化成为雄穗分枝, 其余大部分变成了多列的小花对分生组织 (SPM)。雄穗分枝上也能形成 SPM, 但一般以两列的形式排列。一般 BM 处于低确定状态, 可以沿着分化的方向继续生长, 而 SPM 处于较高的确定状态, 一般比较短。每个 SPM 会形成一个具有两个小花分生组织 (SM) 的短的分枝。而 SM 产生颖壳原基 (可由此来区分 SM 和其他分生组织) 和两个成花分生组织 (FM) ——上成花组织 (UFM) 和下成花组织 (LFM)。每个 FM 接着分化出一个外稃、一个内稃、两个浆片、3 个雄蕊和一个雌蕊。接下来雌蕊退化, 形成了最终的玉米雄花^[60–61]。

玉米雄穗发育有着复杂的遗传调控网络 (附表 1)。首先, 玉米分生组织的决定和分化对雄穗的发育至关重要。玉米中有许多已经报道的基因参与到了该过程中。如参与 *CLAVATA (CLV)* - *WUSCHEL (WUS)* 信号通路影响顶端分生组织决定的 *THICK TASSEL DWARF1 (TD1)*, 与拟南芥 *CLV1* 同源) 及 *FASCIATED EAR2 (Fea2)*, 拟南芥 *CLV2* 的同源基因)^[62–63], 与 GRF 互作影响分生组织决定的 *GROWTH REGULATING FACTOR-INTERACTING FACTOR1 (GIF1)*^[64], 影响花序分生组织决定的 *ZFL1* 和 *ZFL2*^[65–66], 参与小穗分生组织的决定的 *BRANCHED SILKLESS1 (BD1)*^[67], 通过影响

miRNAs 产生而参与分生组织决定的 *FUZZY TASSEL* (*FZT*, 编码 *Dicer-like1* 的同源基因)^[68], 控制小穗分生组织到成花分生组织转化的 *AP2-like* 基因 *INDETERMINATE SPIKELET1* (*IDS1*)、*SISTER OF INDETERMINATE SPIKELET1* (*SID1*) 等^[69-70]。其次, 玉米中分生组织的维持也决定雄穗的发育。此类基因的突变往往造成雄穗不同程度的发育缺陷。如编码 Class 1 *KNOTTED 1-like homeobox* (*KNOX*) 蛋白的 *KNOTTED1* (*KN1*) 基因^[71-72], 与 *KN1* 互作参与侧生分生组织维持的 *BLH12/BLH14* 基因^[73], 参与硫胺素合成影响碳代谢通路的 *BLADEKILLER1-R* (*BLK1-R*) 基因^[74], 参与体内微量元素硼运转的 *ROTTEN EAR* (*RTE*) 基因等^[75]。第三, 侧生分生组织的产生和向外生长对雄穗分枝的形成及生长至关重要。此类基因的突变往往造成雄穗分枝表型的变化。如参与生长素 (*IAA*) 生物合成的 *VANISHING TASSEL2* (*VT2*, 拟南芥 *TAA1/TAR* 的同源基因, 催化 *IAA* 合成的第一步)^[76]、*SPARSE INFLORESCENCE1* (*SPI1*, 拟南芥 *YUCCA* 的同源基因, 编码 *IAA* 合成途径中的限速酶)^[77], 参与生长素的极性运输的 *BARREN INFLORESCENCE2* (*BIF2*, 与拟南芥 *PINOID* 同源)^[78], 与 *BIF2* 互作的 *BARREN STALK1* (*BA1*)^[79], 可以调节 *BA1* 表达的 *BARREN STALK FASTIGIATE1* (*BAF1*)^[80], 控制雄穗分枝角度的 *BRANCH ANGLE DEFECTIVE 1* (*BAD1*)^[81], 参与 *RAMOSA* 通路 (通过调控侧生分生组织建立来调控分枝) 的 *RAMOSA1* (*RA1*)^[82]、*RAMOSA2* (*RA2*)^[83]、*RAMOSA3* (*RA3*)^[84]、*RAMOSA ENHANCER LOCUS2* (*REL2*)^[85], 受 *MIR156* 调控的 *SBP-BOX* 基因 *UNBRANCHED2* (*UB2*)、*UNBRANCHED3* (*UB3*)、*TASSELSHEATH4* (*TSH4*)^[86-87], 对叶夹角及侧生器官建立起重要作用的 *LG1*、*LG2* 基因^[20, 88], 以及独脚金内酯关键信号传递因子 *ZmD53*^[89] 等。这些基因相互之间往往存在着复杂的调控关系, 如 *rel2* 可加重 *RAMOSA* 通路基因 (*RA1*、*RA*) 突变体的表型^[85], *RA2* 可直接结合 *TSH4* 启动子并转录抑制其表达等^[17], *ZmD53* 可以与转录因子 *UB3* 和 *TSH4* 互作, 抑制 *UB3* 和 *TSH4* 的转录激活活性和下游靶基因 *UB3* 和 *TSH4* 的表达水平, 从而调控玉米的雄穗分枝数^[89]。第四,

开花期基因也可以影响玉米雄穗的发育。如编码单子叶植物特异锌指转录因子的 *INDETERMINATE1* (*ID1*)^[90], 及与拟南芥 *FD* 同源的 *DELAYED FLOWERING1* (*DLF1*)^[91], 两者都是重要的玉米开花期基因, 但都影响雄穗的发育; 异位表达 *FT* 同源的 *PEBP* 蛋白编码基因 *ZCN1*、*ZCN2*、*ZCN3*、*ZCN4*、*ZCN5* 和 *ZCN6*, 或过表达影响玉米开花期和光周期适应性的 *ZmCCT10* 基因, 均可以增加玉米的雄穗分枝数^[92-93]。此外, 近年来也有通过反向或群体遗传学发现的一些新的雄穗分枝数调控基因, 如 *Zm00001d006055*, 其 *EMS* 突变体表现为雄穗分枝数减少的表型^[94], 但其参与的生物学过程和分子网络还需进一步研究。

值得指出的是, 玉米雌穗的发育与雄穗发育有着相似的过程及调控基因。许多花序发育的调控基因同时正调控 (或负调控) 雄穗和雌穗的发育。如玉米中的生长素合成及运输途径基因 *VT2*、*SPI1*、*BIF2* 等, 其突变体雌、雄穗都表现为减少分枝或穗行数的表型, 而 *Ramosa* 通路基因的突变造成雌、雄穗分枝 (或穗行数) 都增多的表型。但有些基因对雌、雄穗的发育有着相对独立的调控作用。玉米 *SBP-box* 类基因, *UB2*、*UB3* 的突变会减少雄穗分枝数, 但显著的增加雌穗穗行数^[87, 95]。玉米育种过程中倾向于选择小雄穗、大雌穗的材料, 因此, 对雌、雄穗发育有相对独立或差异调控作用的基因 (如 *UB2*、*UB3*) 对玉米育种的意义可能更大。

3 玉米株高 / 穗位高遗传调控基础

合理的株高能有效的减少倒伏, 利于同化产物向生殖器官的转运, 利于源库的平衡和协调, 极大地利于玉米高产, 水稻和小麦中半矮秆育种引起的绿色革命就是很好的例证^[96-97]。过高的玉米株高, 特别是较高的穗位高, 会显著升高玉米植株的重心, 大大增加其倒伏和倒折的概率——有人对株高和倒伏之间的关系进行研究发现, 株高和穗位高与倒伏之间的相关系数可达到 0.76^[98]; 而研究表明倒伏一般可降低玉米产量 33.8%–62.2%^[99-100], 并严重影响机械化收获, 增加收获成本和时间, 减少种植者收益 58.3%–85.4%, 严重时甚至导致绝收和负收益^[100]。此外, 合理的株高是提高玉米群体产量的关键。玉

米是典型的依靠群体栽培和提高群体产量来增加产出的作物,较高的株高不利于群体内的通风透光,并会造成群体的冠层较多地吸收环境中的红光(600–700 nm),而远红光(700–800 nm)则通过折射和辐射到达植物的中下层,从而降低群体中的红光/远红外光比率(R/FR, ~0.1–0.2),激发植株的避荫反应综合征(shade avoidance responses, SAR)^[101];这原本是玉米自身的一种适应性机制,但却极不利于人类的玉米生产:会造成更多的同化物用于营养生长而不是生殖生长,直接影响玉米产量,并会导致植株徒长、茎秆变细、维管束减少、细胞壁木质素纤维素的组成和含量改变、茎秆机械强度降低,进而加重倒伏的发生^[25–28, 102]。另外,对玉米育种史的研究还发现,玉米株高,尤其是穗位高在过去几十年的育种过程中经历了连续的、向矮化方向的高强度选择^[12, 14, 17, 19]。足见合理的株高性状对提高玉米产量的重要性。

玉米株高主要由茎秆的节数和不同节间的长度共同决定。玉米的节间数与叶片数一致,一般玉米有15–24个节,其中4–6个节密集在地下部,玉米节间约从第5节开始伸长。地上部节数因品种不同而不同,一般早熟品种节数较少,而晚熟品种节数较多。玉米茎的伸长由顶端分生组织(SAM)和居间分生组织的细胞分裂与伸长联合驱动。一般情况下,节间数和节间长度越小,玉米的株高越低。玉米SAM是在胚胎发生过程中形成的,从授粉后10 d左右开始形成。在玉米中,SAM是一个圆顶结构,由大约2 000个处于胚胎阶段的细胞组成^[103]。基于细胞活性可将SAM分为不同的区域。在尖端包含一个缓慢分裂的多能干细胞群,被命名为中央分生区(CZ),CZ周围是外围分生区(PZ),细胞在此处分裂更快,并会产生叶原基和腋生分生组织原基。肋状分生区(RZ)位于CZ下方,在那里分裂的细胞将形成茎^[103]。一般玉米的节数由SAM决定。生长中的玉米节间从下到上一般可分为4部分:分生区、伸长区、过渡区及成熟区。分生区主要由居间分生组织组成,位于茎秆的节间基部紧邻茎节,独立于茎尖负责节间的细胞增殖。伸长区靠近居间分生组织,该区细胞膨大迅速,细胞的初生壁开始合成。过渡区紧邻伸长区,该区的细胞膨胀减慢,细胞的

次生壁开始合成。成熟区位于玉米节间的顶端,细胞膨胀停止,细胞成熟^[104]。玉米株高一般在完成开花授粉后固定。玉米的穗位高一般由最上边的果穗所着生节的位次及其下部节间的长度决定。

为了了解玉米株高/穗位高调控的遗传基础,前人对玉米的高度性状进行过大量的遗传研究,自然群体中株高/穗位高性状是由微效多基因调控的复杂数量性状,目前至少有数百个株高/穗位高相关的QTL或GWAS位点被定位到^[17–18, 105],但QTL克隆的还非常有限。不过,迄今为止已有较多的株高突变体被克隆,对理解株高/穗位高的遗传调控基础很有帮助(附表1)。

首先,多种植物激素的合成、转运和信号相关基因都对玉米株高具有重要调控作用。(1)赤霉素(gibberellin, GA)相关基因是玉米株高的最主要调控基因。GA相关基因的应用曾引发世界范围内的绿色革命,其中在这场“革命”中发挥广泛作用的基因分别为水稻中的*Semi-Dwarf1*(*SD1*, 编码水稻GA合成途径的关键酶GA20氧化酶)和小麦中的*Reduced height-1*(*Rht-1* 编码GA信号途径的负调控关键因子DELLA蛋白)^[96–97, 106–107]。但是玉米中GA合成途径基因突变往往造成株高剧烈改变,影响其育种应用:如玉米*Anther Ear 1*(*An1*)^[108]和*Dwarf5*(*D5*)^[109]编码GA生物合成早期步骤的萜烯合酶(terpene synthase, TPS), *An2*(又名*Cpps2*)^[110]编码一个Ent-Copalyl Diphosphate合成酶, *Dwarf3*(*D3*)^[111]编码GA生物合成步骤中的细胞色素P450单氧化酶(P450 monooxygenases), *Dwarf1*(*D1*, *ZmGA3ox2*)^[112]编码活性GA生物合成最后的关键GA3氧化酶,其突变都会造成玉米植株的极端矮化。*ZmGA20ox3*和*ZmGA20ox5*都编码GA20氧化酶;最近研究发现对*ZmGA20ox3*基因编辑后可以实现半矮秆降株高的效果^[113]。此外,拜耳公司采取不同的策略,通过RNAi技术在茎秆中特异地抑制*ZmGA20ox3*和*ZmGA20ox5*基因的表达,实现了培育显性矮秆玉米^[114]。玉米*DWARF8*(*D8*)和*DWARF9*(*D9*)均编码DELLA蛋白,当其结构域发生变异时,植株表现出矮化表型;这类由GA信号传导途径中的突变引起的株高变异是无法通过外施GA恢复正常表型^[115–116]。赤霉素的合成调控在株高

调控中也发挥重要作用,如转录因子 *ZmSPL12* 可通过调控 *D1* 基因的表达丰度进而影响玉米株高,过表达 *ZmSPL12* 可适度降低玉米株高、显著增加玉米抗倒伏能力和密植条件下的产量,表现出“类绿色革命基因”的效果^[117]。(2) 生长素 (auxin, IAA) 也是影响玉米株高的关键激素。*Vanishing Tassel 2* (*VT2*) 基因编码一个生长素合成过程中的色氨酸转移酶,该酶催化色氨酸向 3-吲哚丙酮酸的转化^[76],其突变后玉米植株矮化;*SPL1* 编码一个生长素合成过程中的限速酶 *YUUA*^[77],其突变后玉米也严重矮化,并且植株的生殖发育也受到显著影响,雄穗和雌穗发育异常。除了合成,生长素转运相关基因对玉米株高也有重要调控作用。玉米中的 *Brachytic2* (*Br2*) 基因编码一个生长素的运载体蛋白 P-glycoprotein,其突变后会引起玉米下部节间中的居间分生组织中生长素的极性运输异常导致植株矮小^[118]; *BREVIS PLANT1* (*BV1*) 编码一种肌醇聚磷酸 5-磷酸酶,参与玉米生长素运输,其突变体与 *br2* 表型相似,表现出玉米植株下部节间缩短紧凑^[119]。*ZmPIN1a* 编码一种生长素极性运输相关的 PIN 蛋白,其过表达后玉米的株高适度降低、根系更发达、抗旱能力增强^[120]。(3) 油菜素内脂 (brassinolide, BR) 对玉米株高也具有重要调控作用。*ZmDET2* (*Deetiolated 2*, 又名 *Nana Plant1*, *NA1*) 编码类固醇 5 α -还原酶,被认为是油菜素类固醇物质生物合成的限速酶,其突变体表现为雄穗雌化和植株矮小等表型^[43]。*ZmDWF1* 和 *ZmDWF4* 分别和拟南芥中的 *DWF1* 和 *DWF4* 同源,参与 BR 合成,突变后株高变矮^[44-45]。*ZmBRD1* (*Bromodomaincontaining protein 1*) 编码油菜素类固醇 C-6 氧化酶,是合成油菜素类固醇最后阶段的关键酶,其突变体表现为极端矮小、叶片皱缩、雄穗雌化、不能结实^[46]。(4) 独脚金内酯 (strigolactones, SLs) 影响玉米株高。玉米 *CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8* (*ZmCCD8*) 编码类胡萝卜素裂解双加氧酶,在独脚金内酯的生物合成中起着重要作用,其突变体表现为植株矮小、多分蘖、茎秆变细等表型^[121]。玉米 *ZmD53* 是独脚金内酯的关键信号传递因子,在玉米中表达一个功能获得型的 *ZmD53* 突变蛋白可以显著降低玉米株高^[89]。(5) 乙烯 (ethylene) 也会影响

玉米株高。玉米 *Semi-Dwarf3* (*SDW3*) 基因编码一个乙烯合成关键酶 *ZmACS7*,其突变后玉米植株变矮,且叶夹角变大^[50]。

第二,玉米分生组织决定或维持相关基因对株高也有重要调控作用。植物中 *CLAVATA-WUSCHEL* (*CLV-WUS*) 反馈调节途径是顶端分生组织维持和发育的关键调控回路^[122]。玉米 *THICK TASSEL DWARF 1* (*TD1*) 编码一个拟南芥 *CLAVATA1* 的同源蛋白,其突变后,玉米花序顶端膨大变粗、株高变矮^[63]。玉米 *COMPACT PLANT2* (*CT2*) 编码 G 蛋白复合体的 α 亚基 ($G\alpha$),其参与 *CLAVATA* 信号的传导来影响顶端分生组织的发育,其突变后玉米株高显著降低^[123]。*Dwarf&Irregular Leaf1* (*DWIL1*) 编码一个 AP2 类转录因子,在顶端分生组织中高表达,其突变后玉米叶片变短、有皱纹,节间缩短,株高降低^[124]。玉米 *BLH12* 和 *BLH14* 均编码 BLH (BELL1-like homeobox) 类的转录因子,可以与顶端分生组织维持相关的 KN1 互作来调控茎秆和维管系统发育,其双突变体的株高显著降低,茎秆维管束减少^[73]。玉米 *GIF1* (*Growth Regulating FactorInteracting Factor1*) 编码一个与水稻 *OsGIF1* 同源的蛋白,参与玉米分生组织的命运决定,其突变体的株高显著降低^[64]。

第三,光信号相关基因对玉米株高也具有重要调控作用。光信号是调控玉米植株发育的关键信号途径,玉米中的 *Elongated Mesocotyl1* (*ELM1*) 编码一个 phytochromobilin 合成酶,对光敏色素的合成至关重要,其突变后植株中大多数的光敏色素缺乏,表现为早花、株高升高的表型^[125]。玉米 *ZmPHYB* 是调控避荫反应的关键光敏色素,*ZmPHYB1* 和 *ZmPHYB2* 同时突变后,玉米株高显著降低,但 *Zmphyb1* 单突变体株高有所上升^[126];我们前期研究发现,通过对 *ZmPHYB1* 蛋白进行 Y98F 或 Y359F 改造 (将第 98 位和第 359 位的酪氨酸改变为苯丙氨酸),可创制 *ZmPHYB1* 蛋白活性增强的遗传材料,其株高和穗位高显著降低,避荫反应减弱,有望实现玉米耐密育种应用^[127]。玉米 *ZmPHYC* 也是避荫反应的关键调控因子,*ZmPHYC1* 和 *ZmPHYC2* 同时突变后,玉米株高显著升高,而过表达 *ZmPHYC2* 可显著降低玉米株高^[128]。玉米

光敏色素互作因子 (phytochrome-interacting factors, PIFs) 在避荫反应中也起重要调控作用^[129]。玉米中至少有 7 个 PIF 蛋白, 分别与拟南芥中参与避荫反应的 PIF1、PIF3、PIF4、PIF5 同源, 并且这些 *ZmPIFs* 几乎都参与了玉米的光信号传导和避荫反应调控^[130]。其中 *ZmPIF3.3* 突变后株高显著降低, 并且其优良等位基因型在现代玉米育种过程中受到了显著的富集选择^[17]。

第四, 其他影响玉米株高的基因。玉米 *TAN-GLD1* (*TAN1*) 编码一个微管结合蛋白, 参与细胞骨架的调控, 其突变后玉米株高显著降低, 并且茎叶形态发生改变^[131]。*ZmRPH1* 编码另外一种微管结合蛋白, 其可以通过调节微管排列参与玉米株高和穗位高的调控, 其过表达后玉米株高和穗位高显著降低^[132]。*qPH7* 编码一个 NF-YC 类转录因子, 可能通过与一个 CO-like 蛋白和一个包含 AP2 功能域的蛋白互作来调控玉米株高^[133]。*ZmEMFIL1* 编码一个与拟南芥 EMBRYONIC FLOWER1 (*EMF1*) 同源的蛋白, 其突变后玉米穗位高升高^[18]。*Zm00001d011140* 编码一个含 WD-40 功能域的蛋白, 其 EMS 突变体的穗位高显著降低^[94]。*ZmPYL10* 编码一个 ABA 的受体蛋白, 其突变后玉米株高、穗位高显著降低, 并且其优良单倍型在现代玉米育种过程中受到富集选择^[134]。此外, 玉米中的 *SUCROSE EXPORT DEFECTIVE1* (*SXD1*)^[135]、*ROOTHAIR DEFECTIVE1* (*RTH1*)^[136]、*CR4*^[137]、*VP8*^[138]、*RS2*^[139] 等基因都可以通过影响玉米的发育间接地影响玉米株高。

虽然目前已有一些关键株高基因被克隆, 但其中大部分基因的突变体往往携带一些不利效应: 分生组织命运决定相关基因突变后往往改变株高的同时, 会造成花器官发育的改变, 不利于高产; 而激素途径相关基因突变后, 往往造成玉米节间的过分缩短, 造成玉米株高的过分降低, 大大减小玉米的生物量, 减小源的供应能力, 影响玉米花器官的发育, 也降低库的容量, 极不利于玉米高产, 难以应用于玉米育种实践中。因此, 寻找一些新的株高调控基因或者株高基因的优良等位变异是实现有效玉米株高育种的重要途径。

4 玉米开花期遗传调控基础

适宜的开花期是决定玉米适应现代栽培制度及不同生态环境种植、继而保证其产量供应的关键。我国共有 6 大玉米种植区, 其中北方春播玉米区和黄淮海平原夏播玉米区是两大玉米主产区。对于北方春播玉米区, 适当早花能保证玉米有足够的时间进行灌浆并避开后期的霜冻, 利于高产; 对于黄淮海夏播玉米区, 受“一年两熟”耕作制度的影响, 适当早花是保证玉米产量和后茬作物正常轮作的关键。此外, 研究表明, 适当早花还有利于降低玉米空秆率和加速籽粒脱水^[140], 并且针对玉米开花期基因的改良还有助于玉米根系性状的改善^[141]。对美国和中国不同年代玉米自交系的研究还表明, 开花期是玉米育种中重要的选择性状, 并且早花是近现代中美玉米育种历程中共同的选择趋势^[12, 14, 17]。因此, 发掘控制玉米花期的关键调控基因、更好地理解玉米花期调节机制, 对于改良和培育耐密及适合不同生态区种植的玉米新品种至关重要。

通常情况下, 玉米的开花, 先要经历从幼龄期向成年期的营养生长时相转变, 然后再从成年期的营养生长通过成花转变进入生殖生长阶段^[142]。其中营养生长的时相转变 (幼龄叶到成熟叶) 伴随着叶型变化、叶及叶鞘表面角质层蜡的消失、表皮毛的着生等变化。幼龄叶经甲苯胺蓝染色 (toluidine blue O staining, TBO) 后呈现红紫色, 而成熟叶呈现蓝色。玉米成花转变 (即从营养生长阶段进入生殖生长阶段) 的典型特征就是顶端分生组织 (SAM) 开始伸长转变为花序分生组织 (IM)^[143]。玉米完成成花转变后, IM 会逐步分化出 BM、SPM、SM、FM 等, 最终形成完整的花序, 完成开花。

鉴于花期对于玉米生产的重要性, 前人已对玉米花期的遗传和分子调控机制开展了大量研究。玉米开花期是由多基因控制的复杂数量性状^[144-145], 目前仅有少数的玉米开花期基因和数量性状位点 (QTL) 被克隆和功能验证。根据已有报道, 至少有 6 条信号途径参与玉米的开花调控 (附表 1): 光信号途径、光周期和生物钟途径、自主途径、GA 途径、年龄途径和开花整合子^[146]。第一, 光信号途径是玉米感受外界环境信号改变进而调控玉米开花的关键

途径。光敏色素是植物响应外界光、温等环境信号变化的重要受体,玉米中 *Elongated Mesocotyl1(ELM1)* 突变后,玉米中缺乏光敏色素,植株在长日条件下表现为显著早花^[125]。玉米中共有6个光敏色素编码基因,分别为 *ZmPHYA1*、*ZmPHYA2*、*ZmPHYB1*、*ZmPHYB1*、*ZmPHYC1* 和 *ZmPHYC2*^[147]。其中 *Zmphyb1/Zmphyb2*^[126] 及 *Zmphyc1/Zmphyc2*^[128] 双突变体都较野生型在长日条件下显著早花, *ZmPHYB1* 和 *ZmPHYB2* 在开花期调控方面还存在一定的功能分化^[126], *ZmPHYB2* 的启动子区存在可提高其表达量进而促进玉米早花的优良单倍型,该单倍型在现代玉米育种过程中受到选择^[134, 148]。第二,光周期和生物钟途径是调控玉米开花期和光周期敏感性的核心途径。玉米中被报道的生物钟相关基因主要有 *ZmCCA1*、*ZmLHY*、*ZmPRR7*、*ZmPRR73*、*ZmPRR37*、*ZmPRR59*、*ZmTOC1a*、*ZmTOC1b*、*ZmGI1a*、*ZmGI1b*、*ZmELF3.1*、*ZmELF3.2*、*ZmLUX1*、*ZmLUX2*、*ZmLUX3*、*ZmLUX4*、*ZmELF4.1*、*ZmELF4.2*、*ZmCONZ1*、*ZmCOL3*、*ZmCCT9*、*ZmCCT10*、*ZmNF-YA3*、*ZmNF-YC2* 等^[145-146, 149-159]。其中对玉米的生态适应性扩展起关键调控作用的基因是 *ZmCCT9*^[155]、*ZmCCT10* (水稻光周期响应调控因子 *Ghd7* 的同源基因)^[152, 154] 和 *ZmELF3.1*^[158], 它们在 LD 和 SD 条件下都呈现出明显的节律表达,其中 *ZmCCT9* 和 *ZmCCT10* 受选择的等位基因在 SD 条件下节律表达的幅度显著下降,从而降低了玉米的光周期敏感性;有意思的是,这3个基因的选择都是通过对启动子区的变异进行选择而实现的: *ZmCCT9* 基因上游 57 kb 处的一个 Harbinger-like 元件、*ZmCCT10* 基因上游 2.5 kb 处一个 CACTA-like 转座子和 *ZmELF3.1* 上游两个连锁的转座子在玉米温带适应过程中受到选择^[152, 154-155, 158]。第三,自主途径在调控玉米开花过程中也发挥着关键作用。*ID1* 是玉米自主开花途径重要成分之一,编码一个高等植物特异的锌指蛋白,在成花物质从叶片向顶端分生组织运输的过程中起重要作用,其突变会严重推迟玉米开花^[90]。*VGT1* 位于一个 2 kb 的保守非编码区,作用于下游的 AP2-like 的转录因子——*ZmRAP2.7*,进而调控玉米开花^[160]。此外,玉米中的 *ZmMADS69* 可通过下调 *ZmRAP2.7* 的表达,从而

解除其对成花素基因 *ZCN8* 的抑制,进而促进玉米开花,并且可能在玉米由热带向温带的适应过程中发挥着关键作用^[161]。第四,GA 途径也对玉米开花具有重要调控作用。玉米中 GA 合成通路关键基因 *DWARF1*、*DWARF3*、*DWARF5* 和 *AN1* 可通过调控体内 GA 含量,进而影响玉米营养生长时相转变和开花期^[162]。此外,玉米中的 *DWARF8 (D8)* 和 *DWARF9 (D9)* 是一对同源基因,均编码 DELLA 蛋白,在 GA 信号传递过程中发挥重要作用^[116];虽然 *D8* 基因及其附近的自然变异在调控玉米开花方面的功能存在争议^[163-164],但 *DWARF9* 突变后表现出显著的晚花^[116]。第五,年龄途径主要通过对玉米营养生长时相转变的调控来影响玉米开花。营养生长的时相转变是指植物从幼龄期向成年期营养生长的转变,其早晚对玉米成花至关重要^[142, 165]。植物营养生长时相转变调控过程中,miR156 和 miR172 是一对调控功能相反的小 RNA,miR172 具有正调控营养生长时相转变的功能^[166],而 miR156 是玉米营养生长的时相转变的关键负调控因子^[167]。玉米 *Corngrass1 (Cg1)* 突变体中 *ZmMIR156B* 和 *ZmMIR156C* 表达量显著上调,表现为幼龄叶增加、营养生长的时相转变和开花推迟等表型,且 *Cg1* 突变体中多个 miR172 的表达丰度均显著降低^[167]。*Gloosy15 (GL15)* 基因编码一个 APETALA2 (AP2) 类转录因子,能被 miR172 靶向剪切,是营养生长时相转变的关键负调控因子,*GL15* 过表达后玉米营养生长时相转变和开花推迟^[168],其自然变异在玉米驯化过程中受到显著选择^[169]。我们最近研究发现,*ZmSPL13* 和 *ZmSPL29* 也是玉米营养生长时相转变和开花的关键调控因子;在叶片中,*ZmSPL13* 和 *ZmSPL29* 不仅能通过转录激活 *ZmMIR172C* 来抑制 *GL15* 的转录本丰度进而促进玉米提早进行营养生长时相转变,还能直接激活成花素基因 *ZCN8* 的表达来诱导玉米开花;在茎尖分生组织中,*ZmSPL13* 和 *ZmSPL29* 能特异性结合在花器官发育基因 *ZMM3/4* 的启动子上,促进二者的表达,诱导玉米成花转变^[170]。第六,信号整合因子是玉米开花的核心调控枢纽。*ZCN8*、*ZCN7* 及 *ZCN12* (拟南芥 *FT*、水稻 *Hd3a* 和 *RFT1* 的同源基因) 是玉米中的成花素基因,是玉米开花过程中关键的信号整合者和开花促

进因子^[143, 171-173]；其中 *ZCN8* 是最主要的成花素基因^[143, 173]，并且其启动子区的两个功能变异 SNP-1245 和 InDel-2339 对玉米驯化和向高纬度地区扩张过程至关重要^[174]。*DLF1* 基因编码一个与拟南芥 FD 同源的蛋白，可与玉米的成花素蛋白 *ZCN8* 互作，并且在调控开花方面与拟南芥中的同源基因具有功能保守性，其突变会显著的推迟玉米开花，是一个开花激活子^[91]。拟南芥中 *SOC1* 的同源基因 *ZmMADS1* 也是一个重要的开花激活子，其 RNAi 转基因植株表现为晚花，而其过表达后则早花^[175]。*ZMM4* 是另一个重要的开花信号整合者，编码一个 MADS-box 转录因子，过表达之会使玉米开花期提早，并且表达分析显示其作用于 *ID1*、*ZCN8* 和 *DLF1* 的下游^[176]。*ZFL1* 和 *ZFL2* 是重要的花器官发育调控因子，也是重要的开花整合因子，其各自单突变体都表现为显著早花，*ZFL1* 和 *ZFL2* 之间存在部分功能冗余^[65-66]。此外，玉米产量性状重要调控基因 *KERNEL NUMBER PER ROW6* (*KNR6*) 也具有重要的开花期调控功能，并在玉米的开花适应和产量平衡方面发挥重要作用^[177]。

基于前期的研究结果，Dong 等^[146]提出了一个玉米花期调控的遗传网络。但目前为止，总体来讲，玉米中克隆的花期基因远远少于模式植物拟南芥(拟南芥至少有 306 个基因参与了植物不同途径的开花调节过程^[178-179])，也远远落后于重要单子叶植物水稻；且玉米花期调控网络的建立还相对滞后，是未来需要进一步加强的方向。

5 讨论和展望

随着世界人口的不断增长，到 21 世纪中叶，世界范围内的粮食产量需要翻一倍才能保证世界范围内的粮食安全^[180-183]。而耕地的有限性，迫使我们必须将提高单位面积产量作为最主要的粮食生产策略。玉米作为生产能力最强的谷物作物，其单产的进一步提升对保证世界粮食安全意义重大。玉米的育种历史及长期的生产实践表明，提高种植密度是提高玉米产量的最主要途径。而如今即使是玉米生产最先进的美国，玉米的种植密度也远远没有达到极限，我国玉米的种植密度更是只有美国的 ~60%^[2, 184]。因此，进一步改良品种耐密性、提高

玉米种植密度是当前及未来很长一段时间我们需要努力的方向。

玉米耐密性实际上是由多种子性状组成的复合性状。对现代玉米耐密过程中的遗传规律进行研究发现，除了本文所述的 4 类株型和形态学性状外，一些生物和非生物胁迫、光信号及跟一些生理过程显著相关的植物激素相关基因，在玉米耐密育种过程中都受到了选择^[17-18, 185]，这也与已经报道的近现代的玉米品种表现出在高密度条件下更好地对病虫害及非生物胁迫的抗性的结论相一致^[6]。因此，生物和非生物胁迫等生理过程调控基因，虽然没有在本文中总结，但可能对耐密改良意义重大。然而，目前已有的多项研究也表明，单独对株型进行改良实际上也可以直接提升玉米耐密性^[24]，如通过严格的田间密度实验证明，玉米 *UPA2*、*ZmSPL12* 等单基因改良即具备提升玉米耐密性的应用潜力^[36, 117]。

本文重点综述的 4 类形态学性状，都是多基因调控的复杂数量性状，尽管已有较多的基因被克隆、部分性状的调控网络已经建立、部分关键基因的功能自然变异也有发掘，但鉴于这些性状的重要性，要真正地理解这些性状的遗传基础、实现真正地玉米耐密育种，依然有几个方面的努力需要加强，也有几方面的策略可能予以助力：

第一，耐密株型（或形态学）性状新基因的挖掘需加强。相对于所述株型性状的复杂性，目前克隆的基因规模和数量还相对有限，为了加强对这些性状遗传调控基础的理解，更好地进行玉米耐密株型分子设计育种，亟需进一步加强这些株型性状的新基因挖掘。

第二，基于关键基因的遗传调控网络研究是将来的研究重点。当前所发掘的基因，有相当一部分是针对单个基因功能的研究，其在整个性状调控网络中的定位不明及对深化性状遗传基础的理解作用有限。如今，发掘新基因的同时，将其放在既有的遗传调控网络或建立其本身的遗传调控网络，已经成为发展的趋势，这也是真正实现玉米耐密分子设计育种所必须的。

第三，关键育种价值基因的发掘是未来的重中之重。植物基因组中的诸多基因是个有机的整体，

几乎没有基因是单独行使功能的。现代生物组学分析的发展证明，基因组中单单一个基因的改变，往往就会造成数以千计的基因的表达变化^[186]。因此，大多数基因影响一个性状的同时往往也会带来一些其他效应，并且大多数情况下，是不良的效应。但大量的研究实践也表明，确实存在一些相对特异地改变某一性状的基因，或能同时带来多种优良效应的基因。性状特异调控基因中典型的例子有：特异调控玉米叶夹角的 *UPA2* 基因 / 位点^[36]，特异调控玉米果穗穗行数的 *KNR2*^[187] 等。而一因多效基因中典型的例子有玉米中的 *ZMM28*^[188]，水稻中的 *IPA1*^[189-192]、*OsDREB1C*^[193] 等。这些成功的例子也预示着玉米中可能存在着更多的性状特异或者一因多“优效”的基因，而这些基因往往可能是具有重大育种价值的基因，这些基因的发掘是我们未来玉米耐密生物育种的重中之重。

第四，关键基因的功能自然变异位点的挖掘和鉴定是未来发展的重要方向。目前所克隆基因多是通过突变体或反向遗传学获得，许多基因的突变体多变为极端表型，或易带来部分不利的性状，难以实现育种应用。大量的报道表明，一些基因 mRNA 表达量、蛋白丰度或蛋白功能域上的微调可以实现类似数量性状的改良^[194]，并且往往较少带来不利效应。譬如，玉米株高调控基因 *Br2* 最后一个外显子上的弱突变可以起到微调玉米株高的作用，成为 *qph1*^[195] 和 *qpa1*^[49] 等株高 QTL 位点的功能变异；重力响应过程关键基因 *ZmLAZY1* 的表达量变化可起到微调叶夹角的作用，成为叶夹角 QTL *qCLA4* 的遗传原因^[51]；*ZmRAV1* 上游调控区的变异也会造成其表达变化，从而微调玉米叶夹角，成为 *UPA2* 的功能变异^[36]；*TSH4* 基因启动子区的一个 SNP 的变异可以打破 *RA2* 对其转录抑制，从而起到微调雄穗分枝数的效果^[17]；*ZmCCT9*^[155]、*ZmCCT10*^[152, 154]、*ZCN8*^[174] 和 *ZmELF3.1*^[158] 启动子区的序列变异（转座子、InDel 插入或 SNP 变异）会造成其表达量变化，从而微调玉米开花期或光周期敏感性；这些功能变异几乎都没有显著的不良效应，具有重要的生产应用潜力，但目前此类功能变异的挖掘还非常有限。文中所述 4 类性状都是多基因调控的复杂数量性状，因此，通过对关键基因的数量性状功能变异位点的

挖掘和应用从而实现耐密性状的有效改良，是未来亟需拓展的重要方向。

第五，关键基因的分子设计是未来的重要方向。当前，随着基因编辑、合成生物学、人工智能等前沿技术的发展，通过对一些核心功能基因进行人为改造或分子设计有望实现数量变化、人为可控，或者比自然变异更优的育种性状改良。当前已经有较多成功的例子。譬如，通过对番茄、水稻和玉米基因的启动子区进行基因编辑，可实现对其产量特性进行类似数量性状的连续人工改良^[196-198]；通过基因编辑对水稻理想株型基因 *IPA1* 启动子区进行饱和突变，可人工创制能解决每穗粒数和分蘖数之间平衡的超级优良变异^[199]；通过对小麦白粉病感病基因 *MLO* 进行基因编辑，可人工创制 *Tamlo-R32* 突变，实现抗病和产量的双赢^[200]；拜耳公司通过 RNAi 技术特异抑制 GA 合成基因 *ZmGA20ox3* 和 *ZmGA20ox5* 在玉米茎秆中的表达，创制了显性矮秆玉米材料^[114]；本实验室前期通过对 *ZmPHYB1* 进行 Y98F 和 Y359F 改造（将第 98 位和第 359 位的酪氨酸改变为苯丙氨酸），创制了株高和穗位高显著降低、避荫反应减弱的玉米材料^[127] 等。新技术的发展，给我们提供了诸多新的改良策略和机会，基于新基因或既有基因，通过新技术的融合和巧妙的设计，有望创制出自自然界中不存在的优良变异，或达到自然变异不可能实现的改良效果，对于复杂的耐密改良，这无疑是一条有效的“潜力”之道。

第六，基于多位点选择的全基因组选择技术（genomic selection, GS）^[201] 是实现玉米耐密改良的高效途径。我们前期的研究表明，现代玉米耐密育种过程中，关键耐密相关性状几乎都是通过多个位点的有利等位基因同时富集而达到性状改良的目的^[17-18]。因此，对于耐密育种而言，针对多位点同时进行选择的 GS 技术可能是最好的性状改良策略。然而，由于玉米耐密的复杂性，真正可用于玉米耐密改良的 GS 技术目前还未见报道，是将来亟需要突破的方向。

整体上，尽管玉米耐密非常复杂，但近年来其遗传基础研究进展迅猛，未来进一步研究和整合耐密育种规律、关键基因、前沿技术，开发综合高效的玉米耐密育种体系是重要的玉米耐密改良策略，

也是必然的趋势。

文章所有附表请到本刊官网下载 (<http://biotech.aiijournal.com/CN/1002-5464/home.shtml>)。

参考文献

- [1] Cardwell VB. Fifty years of Minnesota corn production: sources of yield increase [J]. *Agron J*, 1982, 74 (6): 984-990.
- [2] Mansfield BD, Mumm RH. Survey of plant density tolerance in U.S. maize germplasm [J]. *Crop Sci*, 2014, 54 (1): 157-173.
- [3] Troyer AF, Wellin EJ. Heterosis decreasing in hybrids: yield test inbreds [J]. *Crop Sci*, 2009, 49 (6): 1969-1976.
- [4] Russell WA. Genetic improvement of maize yields [J]. *Adv Agron*, 1991, 46: 245-298.
- [5] Duvick DN, Cassman KG. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States [J]. *Crop Sci*, 1999, 39 (6): 1622-1630.
- [6] Duvick D. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.) [J]. *Maydica*, 2005, 50: 193-202.
- [7] Hammer GL, Dong ZS, McLean G, et al. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt? [J]. *Crop Sci*, 2009, 49 (1): 299-312.
- [8] 刘鑫, 谢瑞芝, 牛兴奎, 等. 种植密度对东北地区不同年代玉米生产主推品种抗倒伏性能的影响 [J]. *作物杂志*, 2012 (5): 126-130.
- Liu X, Xie RZ, Niu XK, et al. Effects of planting density on lodging resistance performance of maize varieties of different eras in north-east China [J]. *Crops*, 2012 (5): 126-130.
- [9] 钱春荣, 于洋, 宫秀杰, 等. 黑龙江省不同年代玉米杂交种产量对种植密度和施氮水平的响应 [J]. *作物学报*, 2012, 38 (10): 1864-1874.
- Qian CR, Yu Y, Gong XJ, et al. Response of grain yield to plant density and nitrogen application rate for maize hybrids released from different eras in Heilongjiang Province [J]. *Acta Agron Sin*, 2012, 38 (10): 1864-1874.
- [10] 李从锋, 赵明, 刘鹏, 等. 中国不同年代玉米单交种及其亲本主要性状演变对密度的响应 [J]. *中国农业科学*, 2013, 46 (12): 2421-2429.
- Li CF, Zhao M, Liu P, et al. Responses of main traits of maize hybrids and their parents to density in different eras of China [J]. *Sci Agric Sin*, 2013, 46 (12): 2421-2429.
- [11] 汤彬, 李宏志, 曹钟洋, 等. 不同种植密度对 13 个玉米品种产量及主要农艺性状的影响 [J]. *湖南农业科学*, 2013 (1): 17-21.
- Tang B, Li HZ, Cao ZY, et al. Effects of different planting densities on yield and main agronomic characters of 13 maize varieties [J]. *Hunan Agric Sci*, 2013 (1): 17-21.
- [12] 白向历, 姚永祥, 于兵, 等. 不同年代旅大红骨类群玉米自交系改良趋势研究 [J]. *天津农业科学*, 2015, 21 (3): 113-117, 127.
- Bai XL, Yao YX, Yu B, et al. Study on modified trend of lyuda red cob group germplasm during different periods in China [J]. *Tianjin Agric Sci*, 2015, 21 (3): 113-117, 127.
- [13] Tetio-Kagho F, Gardner FP. Responses of maize to plant population density. I. canopy development, light relationships, and vegetative growth [J]. *Agron J*, 1988, 80 (6): 930-935.
- [14] Lauer S, Hall BD, Mulaosmanovic E, et al. Morphological changes in parental lines of pioneer brand maize hybrids in the U.S. central corn belt [J]. *Crop Sci*, 2012, 52 (3): 1033-1043.
- [15] 苏方宏. 玉米耐密性及耐密性育种 [J]. *河北农业科学*, 1997, 1 (2): 14-16.
- Su FH. Maize density tolerance and density tolerance breeding [J]. *J Hebei Agric Sci*, 1997, 1 (2): 14-16.
- [16] Mock JJ, Pearce RB. An ideotype of maize [J]. *Euphytica*, 1975, 24 (3): 613-623.
- [17] Wang BB, Lin ZC, Li X, et al. Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize breeding [J]. *Nat Genet*, 2020, 52 (6): 565-571.
- [18] Li CH, Guan HH, Jing X, et al. Genomic insights into historical improvement of heterotic groups during modern hybrid maize breeding [J]. *Nat Plants*, 2022, 8 (7): 750-763.
- [19] Ma DL, Xie RZ, Yu XF, et al. Historical trends in maize morphology from the 1950s to the 2010s in China [J]. *J Integr Agric*, 2022, 21 (8): 2159-2167.
- [20] Lambert RJ, Johnson RR. Leaf angle, tassel morphology, and the performance of maize Hybrids [J]. *Crop Sci*, 1978, 18 (3): 499-502.
- [21] Ku LX, Zhao WM, Zhang J, et al. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2010, 121 (5): 951-959.

- [22] Li CH, Li YX, Shi YS, et al. Genetic control of the leaf angle and leaf orientation value as revealed by ultra-high density maps in three connected maize populations [J]. PLoS One, 2015, 10 (3): e0121624.
- [23] Duncan WG. Leaf angles, leaf area, and canopy Photosynthesis [J]. Crop Sci, 1971, 11 (4): 482-485.
- [24] 李登海, 张永慧, 翟延举, 等. 玉米株型在高产育种中的作用 I. 株型的增产作用 [J]. 山东农业科学, 1992, 24 (3): 4-8.
- Li DH, Zhang YH, Zhai YJ, et al. Effect of plant-type on maize breeding for higher yields 1. the role of plant-type in increasing yields [J]. Shandong Agric Sci, 1992, 24 (3): 4-8.
- [25] Sangoi L. Understanding plant density effects on maize growth and development: an important issue to maximize grain yield [J]. Cienc Rural, 2001, 31 (1): 159-168.
- [26] Tokatlidis IS, Koutroubas SD. A review of maize hybrids' dependence on high plant populations and its implications for crop yield stability [J]. Field Crops Res, 2004, 88 (2/3): 103-114.
- [27] Nik MM, Babaeian M, Tavassoli A, et al. Effect of plant density on yield and yield components of corn hybrids (*Zea mays*) [J]. Sci Res Essays, 2011, 6: 4821-4825.
- [28] Franklin KA. Shade avoidance [J]. N Phytol, 2008, 179 (4): 930-944.
- [29] Maddonni GA, Otegui ME, Andrieu B, et al. Maize leaves turn away from neighbors [J]. Plant Physiol, 2002, 130 (3): 1181-1189.
- [30] Moreno MA, Harper LC, Krueger RW, et al. *liguleless1* encodes a nuclear-localized protein required for induction of ligules and auricles during maize leaf organogenesis [J]. Genes Dev, 1997, 11 (5): 616-628.
- [31] Moon J, Candela H, Hake S. The *Liguleless* narrow mutation affects proximal-distal signaling and leaf growth [J]. Development, 2013, 140 (2): 405-412.
- [32] Walsh J, Waters CA, Freeling M. The maize gene *liguleless2* encodes a basic leucine zipper protein involved in the establishment of the leaf blade-sheath boundary [J]. Genes Dev, 1998, 12 (2): 208-218.
- [33] Muehlbauer GJ, Fowler JE, Freeling M. Sectors expressing the homeobox gene *liguleless3* implicate a time-dependent mechanism for cell fate acquisition along the proximal-distal axis of the maize leaf [J]. Development, 1997, 124 (24): 5097-5106.
- [34] Bauer P, Lubkowitz M, Tyers R, et al. Regulation and a conserved intron sequence of *liguleless3/4* *Knox* class-I homeobox genes in grasses [J]. Planta, 2004, 219 (2): 359-368.
- [35] Kong FY, Zhang TT, Liu JS, et al. Regulation of leaf angle by auricle development in maize [J]. Mol Plant, 2017, 10 (3): 516-519.
- [36] Tian JG, Wang CL, Xia JL, et al. *Teosinte ligule* allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields [J]. Science, 2019, 365 (6454): 658-664.
- [37] Juarez MT, Twigg RW, Timmermans MCP. Specification of adaxial cell fate during maize leaf development [J]. Development, 2004, 131 (18): 4533-4544.
- [38] Cao YY, Zhong ZJ, Wang HY, et al. Leaf angle: a target of genetic improvement in cereal crops tailored for high-density planting [J]. Plant Biotechnol J, 2022, 20 (3): 426-436.
- [39] Strable J, Wallace JG, Unger-Wallace E, et al. Maize *YABBY* genes *drooping leaf1* and *drooping leaf2* regulate plant architecture [J]. Plant Cell, 2017, 29 (7): 1622-1641.
- [40] Mantilla-Perez MB, Salas Fernandez MG. Differential manipulation of leaf angle throughout the canopy: current status and prospects [J]. J Exp Bot, 2017, 68 (21/22): 5699-5717.
- [41] Johnston R, Wang MH, Sun Q, et al. Transcriptomic analyses indicate that maize ligule development recapitulates gene expression patterns that occur during lateral organ initiation [J]. Plant Cell, 2014, 26 (12): 4718-4732.
- [42] Wang BB, Zhu L, Zhao BB, et al. Development of a haploid-inducer mediated genome editing system for accelerating maize breeding [J]. Mol Plant, 2019, 12 (4): 597-602.
- [43] 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.
- [44] Tao YZ, Zheng J, Xu ZM, et al. Functional analysis of *ZmDWF1*, a maize homolog of the *Arabidopsis* brassinosteroids biosynthetic *DWF1/DIM* gene [J]. Plant Sci, 2004, 167 (4): 743-751.
- [45] Liu TS, Zhang JP, Wang MY, et al. Expression and functional analysis of *ZmDWF4*, an ortholog of *Arabidopsis DWF4* from maize (*Zea mays* L.) [J]. Plant Cell Rep, 2007, 26 (12): 2091-2099.
- [46] 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.
- [47] 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.
- [48] Ren ZZ, Wu LC, Ku LX, et al. ZmLIL1 regulates leaf angle by directly affecting liguleless1 expression in maize [J]. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18 (4): 881-883.
- [49] 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.
- [50] 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.
- [51] Zhang J, Ku LX, Han ZP, et al. The *ZmCLA4* gene in the qLA4-1 QTL controls leaf angle in maize (*Zea mays* L.) [J]. *J Exp Bot*, 2014, 65 (17): 5063-5076.
- [52] Ku LX, Wei XM, Zhang SF, et al. Cloning and characterization of a putative TAC1 ortholog associated with leaf angle in maize (*Zea mays* L.) [J]. *PLoS One*, 2011, 6 (6): e20621.
- [53] Tian F, Bradbury PJ, Brown PJ, et al. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population [J]. *Nat Genet*, 2011, 43 (2): 159-162.
- [54] Duncan WG, Williams WA, Loomis RS. Tassels and the productivity of maize [J]. *Crop Sci*, 1967, 7 (1): 37-39.
- [55] 岳玉兰, 朱敏, 于雷, 等. 玉米雄穗对产量影响研究进展 [J]. *玉米科学*, 2010, 18 (4): 150-152.
- Yue YL, Zhu M, Yu L, et al. Research progress on the impact of maize tassel on yield [J]. *J Maize Sci*, 2010, 18 (4): 150-152.
- [56] 冀华, 李宏, 张树伟. 玉米雌雄穗发育及其与产量的关系 [J]. *山西农业科学*, 2011, 39 (7): 754-755, 774.
- Ji H, Li H, Zhang SW. Differentiation and growth of the male and female ears and the relationship with yield in maize [J]. *J Shanxi Agric Sci*, 2011, 39 (7): 754-755, 774.
- [57] 董炳友, 张树光, 宋义军, 等. 玉米雄穗性状的产量效应及遗传表达 [J]. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2000, 12 (1): 1-6.
- Dong BY, Zhang SG, Song YJ, et al. Genetic expression and yield's effecting of the male spike characters on maize [J]. *J Heilongjiang August First Land Reclam Univ*, 2000, 12 (1): 1-6.
- [58] 梁海书, 周洪林, 飞兴文. 玉米散粉末期实行全田去雄增产效果好 [J]. *云南农业科技*, 1992 (3): 40.
- Liang HS, Zhou HL, Fei XW. The effect of emasculating the whole field at the end of maize loose powder is good [J]. *Yunnan Agric Sci Technol*, 1992 (3): 40.
- [59] 张士龙. 玉米雄穗的产量效应及其栽培学应用研究 [D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2006.
- Zhang SL. Effect of maize tassel on yield and its application in cultivation [D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2006.
- [60] Upadaya N, da Silva HS, Bohn MO, et al. Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112 (4): 592-606.
- [61] Zhang DB, Yuan Z. Molecular control of grass inflorescence development [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 553-578.
- [62] Taguchi-Shiobara F, Yuan Z, Hake S, et al. The fasciated *ear2* gene encodes a leucine-rich repeat receptor-like protein that regulates shoot meristem proliferation in maize [J]. *Genes Dev*, 2001, 15 (20): 2755-2766.
- [63] Bommert P, Lunde CN, 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.
- [64] Zhang D, Sun W, Singh R, et al. *GRF*-interacting factor1 regulates shoot architecture and meristem determinacy in maize [J]. *Plant Cell*, 2018, 30 (2): 360-374.
- [65] Bomblies K, Wang RL, Ambrose BA, et al. Duplicate *FLORICAULA/LEAFY* homologs *zfl1* and *zfl2* control inflorescence architecture and flower patterning in maize [J]. *Development*, 2003, 130 (11): 2385-2395.
- [66] Bomblies K, Doebley JF. Pleiotropic effects of the duplicate maize *FLORICAULA/LEAFY* genes *zfl1* and *zfl2* on traits under selection during maize domestication [J]. *Genetics*, 2006, 172 (1): 519-531.
- [67] Chuck G, Muszynski M, Kellogg E, et al. The control of spikelet meristem identity by the branched silkless1 gene in maize [J]. *Science*, 2002, 298 (5596): 1238-1241.
- [68] Thompson BE, Basham C, Hammond R, et al. The dicer-like1 homolog fuzzy tassel is required for the regulation of meristem determinacy in the inflorescence and vegetative growth in maize [J]. *Plant Cell*, 2014, 26 (12): 4702-4717.
- [69] Chuck G, Meeley RB, Hake S. The control of maize spikelet meristem fate by the *APETALA2*-like gene indeterminate

- spikelet1 [J]. *Genes Dev*, 1998, 12 (8) : 1145-1154.
- [70] Chuck G, Meeley R, Hake S. Floral meristem initiation and meristem cell fate are regulated by the maize *AP2* genes *ids1* and *sid1* [J]. *Development*, 2008, 135 (18) : 3013-3019.
- [71] Kerstetter RA, Laudencia-Chinguanco D, Smith LG, et al. Loss-of-function mutations in the maize homeobox gene, *knotted1*, are defective in shoot meristem maintenance [J]. *Development*, 1997, 124 (16) : 3045-3054.
- [72] Bolduc N, Hake S. The maize transcription factor *KNOTTED1* directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21 (6) : 1647-1658.
- [73] Tsuda K, Abraham-Juarez MJ, Maeno A, et al. *KNOTTED1* cofactors, *BLH12* and *BLH14*, regulate internode patterning and vein anastomosis in maize [J]. *Plant Cell*, 2017, 29 (5) : 1105-1118.
- [74] Woodward JB, Abeydeera ND, Paul D, et al. A maize thiamine auxotroph is defective in shoot meristem maintenance [J]. *Plant Cell*, 2010, 22 (10) : 3305-3317.
- [75] Chatterjee M, Tabi Z, Galli M, et al. The boron efflux transporter *ROTTEN EAR* is required for maize inflorescence development and fertility [J]. *Plant Cell*, 2014, 26 (7) : 2962-2977.
- [76] 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.
- [77] Gallavotti A, Barazesh S, Malcomber S, et al. *sparse inflorescence1* encodes a monocot-specific *YUCCA*-like gene required for vegetative and reproductive development in maize [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105 (39) : 15196-15201.
- [78] McSteen P, Malcomber S, Skirpan A, et al. *barren inflorescence2* encodes a co-ortholog of the *PINOID* serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize [J]. *Plant Physiol*, 2007, 144 (2) : 1000-1011.
- [79] Gallavotti A, Zhao Q, Kyozyuka J, et al. The role of *barren stalk1* in the architecture of maize [J]. *Nature*, 2004, 432 (7017) : 630-635.
- [80] Gallavotti A, Malcomber S, Gaines C, et al. *BARREN STALK FASTIGIATE1* is an AT-hook protein required for the formation of maize ears [J]. *Plant Cell*, 2011, 23 (5) : 1756-1771.
- [81] Bai F, Reinheimer R, Durantini D, et al. TCP transcription factor, *BRANCH ANGLE DEFECTIVE 1 (BAD1)*, is required for normal tassel branch angle formation in maize [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109 (30) : 12225-12230.
- [82] Vollbrecht E, Springer PS, Goh L, et al. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses [J]. *Nature*, 2005, 436 (7054) : 1119-1126.
- [83] Bortiri E, Chuck G, Vollbrecht E, et al. *ramosa2* encodes a LATERAL ORGAN BOUNDARY domain protein that determines the fate of stem cells in branch meristems of maize [J]. *Plant Cell*, 2006, 18 (3) : 574-585.
- [84] Satoh-Nagasawa N, Nagasawa N, Malcomber S, et al. A trehalose metabolic enzyme controls inflorescence architecture in maize [J]. *Nature*, 2006, 441 (7090) : 227-230.
- [85] Gallavotti A, Long JA, Stanfield S, et al. The control of axillary meristem fate in the maize *ramosa* pathway [J]. *Development*, 2010, 137 (17) : 2849-2856.
- [86] Chuck G, Whipple C, Jackson D, et al. The maize SBP-box transcription factor encoded by *tasselsheath4* regulates bract development and the establishment of meristem boundaries [J]. *Development*, 2010, 137 (8) : 1243-1250.
- [87] Chuck GS, Brown PJ, Meeley R, et al. Maize SBP-box transcription factors *unbranched2* and *unbranched3* affect yield traits by regulating the rate of lateral primordia initiation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111 (52) : 18775-18780.
- [88] Walsh J, Freeling M. The *liguleless2* gene of maize functions during the transition from the vegetative to the reproductive shoot apex [J]. *Plant J*, 1999, 19 (4) : 489-495.
- [89] Liu YT, Wu GX, Zhao YP, et al. *DWARF53* interacts with transcription factors *UB2/UB3/TSH4* to regulate maize tillering and tassel branching [J]. *Plant Physiol*, 2021, 187 (2) : 947-962.
- [90] Colasanti J, Yuan Z, 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.
- [91] Muszynski MG, Dam T, Li BL, et al. *delayed flowering1* encodes a basic leucine zipper protein that mediates floral inductive signals at the shoot apex in maize [J]. *Plant Physiol*, 2006, 142 (4) : 1523-1536.
- [92] Danilevskaya ON, Meng X, Ananiev EV. Concerted modification of

- flowering time and inflorescence architecture by ectopic expression of TFL1-like genes in maize [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153 (1): 238-251.
- [93] Stephenson E, Estrada S, Meng X, et al. Over-expression of the photoperiod response regulator ZmCCT10 modifies plant architecture, flowering time and inflorescence morphology in maize [J]. *PLoS One*, 2019, 14 (2): e0203728.
- [94] Wang BB, Hou M, Shi JP, et al. *De novo* genome assembly and analyses of 12 founder inbred lines provide insights into maize heterosis [J]. *Nat Genet*, 2023, 55 (2): 312-323.
- [95] Liu L, Du YF, Shen XM, et al. KRN4 controls quantitative variation in maize kernel row number [J]. *PLoS Genet*, 2015, 11 (11): e1005670.
- [96] Peng J, Richards DE, Hartley NM, et al. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, 400 (6741): 256-261.
- [97] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, et al. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice [J]. *Nature*, 2002, 416 (6882): 701-702.
- [98] 陈德龙. 不同抗倒能力玉米品种茎秆及根系等相关特征研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2015.
- Chen DL. Research on features of stalks and roots of maize varieties with different lodging resistance [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2015.
- [99] 王宇翔. 玉米后期倒伏的易损性分析 [C] // 河南省气象学会 2010 年年会. 河南: 河南省气象学会, 2010.
- Wang YX. Vulnerability analysis of maize lodging during late stage [C] // 2010 Annual Meeting of Henan Meteorological Society. Henan: Henan Meteorological Society, 2010.
- [100] 席吉龙, 张建诚, 姚景珍, 等. 夏玉米灌浆期倒伏对产量的影响模拟研究 [J]. *山西农业科学*, 2015, 43 (6): 705-708.
- Xi JL, Zhang JC, Yao JZ, et al. Simulation study on the influence of filling summer corn lodging on yield [J]. *J Shanxi Agric Sci*, 2015, 43 (6): 705-708.
- [101] Kebrom TH, Brutnell TP. The molecular analysis of the shade avoidance syndrome in the grasses has begun [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58 (12): 3079-3089.
- [102] Dubois PG, Brutnell TP. Topology of a maize field: distinguishing the influence of end-of-day far-red light and shade avoidance syndrome on plant height [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6 (4): 467-470.
- [103] Wu QY, Xu F, Jackson D. All together now, a magical mystery tour of the maize shoot meristem [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 45 (Pt A): 26-35.
- [104] Zhang QS, Cheetamun R, Dhugga KS, et al. Spatial gradients in cell wall composition and transcriptional profiles along elongating maize internodes [J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 27.
- [105] Peiffer JA, Romay MC, Gore MA, et al. The genetic architecture of maize height [J]. *Genetics*, 2014, 196 (4): 1337-1356.
- [106] Spielmeyer W, Ellis MH, Chandler PM. Semidwarf (*sd-1*), green revolution rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99 (13): 9043-9048.
- [107] Pearce S, Saville R, Vaughan SP, et al. Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157 (4): 1820-1831.
- [108] Bensen RJ, Johal GS, Crane VC, et al. Cloning and characterization of the maize *An1* gene [J]. *Plant Cell*, 1995, 7 (1): 75-84.
- [109] Hedden P, Phinney BO. Comparison of *ent*-kaurene and *ent*-isokaurene synthesis in cell-free systems from etiolated shoots of normal and *dwarf-5* maize seedlings [J]. *Phytochemistry*, 1979, 18 (9): 1475-1479.
- [110] 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.
- [111] Winkler RG and Helentjaris T. Transposon-tagging of the *dwarf3* gene, which controls a cytochrome P450-mediated step early in the biosynthesis of gibberellins [J]. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 1995, (69): 125-126.
- [112] 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.
- [113] 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.
- [114] Paciorek T, Chiapelli BJ, Wang JY, et al. Targeted suppression of gibberellin biosynthetic genes *ZmGA20ox3* and *ZmGA20ox5*

- produces a short stature maize ideotype [J]. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20 (6) : 1140-1153.
- [115] 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.
- [116] 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.
- [117] Zhao BB, Xu MY, Zhao YP, et al. Overexpression of ZmSPL12 confers enhanced lodging resistance through transcriptional regulation of D1 in maize [J]. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20 (4) : 622-624.
- [118] 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.
- [119] 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.
- [120] 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.
- [121] 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.
- [122] Bommert P, Whipple C. Grass inflorescence architecture and meristem determinacy [J]. *Semin Cell Dev Biol*, 2018, 79: 37-47.
- [123] Bommert P, Je BI, Goldshmidt A, et al. The maize *Ga* gene *COMPACT PLANT2* functions in CLAVATA signalling to control shoot meristem size [J]. *Nature*, 2013, 502 (7472) : 555-558.
- [124] 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.
- [125] Sawers RJH, Linley PJ, Farmer PR, et al. *elongated mesocotyl1*, a phytochrome-deficient mutant of maize [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130 (1) : 155-163.
- [126] Sheehan MJ, Kennedy LM, Costich DE, et al. Subfunctionalization of PhyB1 and PhyB2 in the control of seedling and mature plant traits in maize [J]. *Plant J*, 2007, 49 (2) : 338-353.
- [127] Zhao YP, Zhao BB, Wu GX, et al. Creation of two hyperactive variants of phytochrome B1 for attenuating shade avoidance syndrome in maize [J]. *J Integr Agric*, 2022, 21 (5) : 1253-1265.
- [128] 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.
- [129] Leivar P, Monte E. PIFs: systems integrators in plant development [J]. *Plant Cell*, 2014, 26 (1) : 56-78.
- [130] Wu GX, Zhao YP, Shen RX, et al. Characterization of maize phytochrome-interacting factors in light signaling and photomorphogenesis [J]. *Plant Physiol*, 2019, 181 (2) : 789-803.
- [131] Smith LG, Gerttula SM, Han S, et al. Tangled1: a microtubule binding protein required for the spatial control of cytokinesis in maize [J]. *J Cell Biol*, 2001, 152 (1) : 231-236.
- [132] 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.
- [133] 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.
- [134] Li CY, Li YY, Song GS, et al. Gene expression and expression quantitative trait loci analyses uncover natural variations underlying the improvement of important agronomic traits during modern maize breeding [J]. *Plant J*, 2023, 115 (3) : 772-787.
- [135] Provencher LM, Miao L, Sinha N, et al. *Sucrose export defective1* encodes a novel protein implicated in chloroplast-to-nucleus signaling [J]. *Plant Cell*, 2001, 13 (5) : 1127-1141.
- [136] Wen TJ, Hochholdinger F, Sauer M, et al. The *roothairless1* gene of maize encodes a homolog of *sec3*, which is involved in polar exocytosis [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138 (3) : 1637-1643.
- [137] Becraft PW, Kang SH, Suh SG. The maize *CRINKLY4* receptor kinase controls a cell-autonomous differentiation response [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127 (2) : 486-496.
- [138] Suzuki M, Latshaw S, Sato Y, et al. The maize *Viviparous8* locus, encoding a putative ALTERED MERISTEM PROGRAM1-like

- peptidase, regulates abscisic acid accumulation and coordinates embryo and endosperm development [J]. *Plant Physiol*, 2008, 146 (3): 1193-1206.
- [139] Tsiantis M, Schneeberger R, Golz JF, et al. The maize *rough sheath2* gene and leaf development programs in monocot and dicot plants [J]. *Science*, 1999, 284 (5411): 154-156.
- [140] 王克如, 李少昆. 玉米籽粒脱水速率影响因素分析 [J]. *中国农业科学*, 2017, 50 (11): 2027-2035.
- Wang KR, Li SK. Analysis of influencing factors on kernel dehydration rate of maize hybrids [J]. *Sci Agric Sin*, 2017, 50 (11): 2027-2035.
- [141] Zhang ZH, Zhang X, Lin ZL, et al. The genetic architecture of nodal root number in maize [J]. *Plant J*, 2018, 93 (6): 1032-1044.
- [142] Poethig RS. The past, present, and future of vegetative phase change [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154 (2): 541-544.
- [143] Meng X, Muszynski MG, Danilevskaya ON. The FT-like ZCN8 gene functions as a floral activator and is involved in photoperiod sensitivity in maize [J]. *Plant Cell*, 2011, 23 (3): 942-960.
- [144] Buckler ES, Holland JB, Bradbury PJ, et al. The genetic architecture of maize flowering time [J]. *Science*, 2009, 325 (5941): 714-718.
- [145] Li YX, Li CH, Bradbury PJ, et al. Identification of genetic variants associated with maize flowering time using an extremely large multi-genetic background population [J]. *Plant J*, 2016, 86 (5): 391-402.
- [146] Dong ZS, Danilevskaya O, Abadie T, et al. A gene regulatory network model for floral transition of the shoot apex in maize and its dynamic modeling [J]. *PLoS One*, 2012, 7 (8): e43450.
- [147] Sawers RJH, Sheehan MJ, Brutnell TP. Cereal phytochromes: targets of selection, targets for manipulation? [J]. *Trends Plant Sci*, 2005, 10 (3): 138-143.
- [148] Zhao XY, Liu HJ, Wei XM, et al. Promoter region characterization of ZmPhyB2 associated with the photoperiod-dependent floral transition in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Mol Breeding*, 2014, 34 (3): 1413-1422.
- [149] Miller TA, Muslin EH, Dorweiler JE. A maize CONSTANS-like gene, *conz1*, exhibits distinct diurnal expression patterns in varied photoperiods [J]. *Planta*, 2008, 227 (6): 1377-1388.
- [150] Khan S, Rowe SC, Harmon FG. Coordination of the maize transcriptome by a conserved circadian clock [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 126.
- [151] Wang XT, Wu LJ, Zhang SF, et al. Robust expression and association of ZmCCA1 with circadian rhythms in maize [J]. *Plant Cell Rep*, 2011, 30 (7): 1261-1272.
- [152] Hung HY, Shannon LM, Tian F, et al. ZmCCT and the genetic basis of day-length adaptation underlying the postdomestication spread of maize [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109 (28): E1913-E1921.
- [153] Bendix C, Mendoza JM, Stanley DN, et al. The circadian clock-associated gene *gigantea1* affects maize developmental transitions [J]. *Plant Cell Environ*, 2013, 36 (7): 1379-1390.
- [154] Yang Q, Li Z, Li WQ, et al. CACTA-like transposable element in ZmCCT attenuated photoperiod sensitivity and accelerated the postdomestication spread of maize [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110 (42): 16969-16974.
- [155] Huang C, Sun HY, Xu DY, et al. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115 (2): E334-E341.
- [156] Jin ML, Liu XG, Jia W, et al. ZmCOL3, a CCT gene represses flowering in maize by interfering with the circadian clock and activating expression of ZmCCT [J]. *J Integr Plant Biol*, 2018, 60 (6): 465-480.
- [157] Su HH, Cao YY, Ku LX, et al. Dual functions of ZmNF-YA3 in photoperiod-dependent flowering and abiotic stress responses in maize [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69 (21): 5177-5189.
- [158] Zhao YP, Zhao BB, Xie YR, et al. The evening complex promotes maize flowering and adaptation to temperate regions [J]. *Plant Cell*, 2023, 35 (1): 369-389.
- [159] Chen L, Luo JY, Jin ML, et al. Genome sequencing reveals evidence of adaptive variation in the genus *Zea* [J]. *Nat Genet*, 2022, 54 (11): 1736-1745.
- [160] Salvi S, Sponza G, Morgante M, et al. Conserved noncoding genomic sequences associated with a flowering-time quantitative trait locus in maize [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104 (27): 11376-11381.
- [161] Liang YM, Liu Q, Wang XF, et al. ZmMADS69 functions as a flowering activator through the ZmRap2.7-ZCN8 regulatory module and contributes to maize flowering time adaptation [J]. *New Phytol*, 2019, 221 (4): 2335-2347.

- [162] Evans MM, Poethig RS. Gibberellins promote vegetative phase change and reproductive maturity in maize [J] . *Plant Physiol*, 1995, 108 (2) : 475-487.
- [163] Thornsberry JM, Goodman MM, Doebley J, et al. *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time [J] . *Nat Genet*, 2001, 28 (3) : 286-289.
- [164] Larsson SJ, Lipka AE, Buckler ES. Lessons from *Dwarf8* on the strengths and weaknesses of structured association mapping [J] . *PLoS Genet*, 2013, 9 (2) : e1003246.
- [165] Poethig RS. Vegetative phase change and shoot maturation in plants [J] . *Curr Top Dev Biol*, 2013, 105: 125-152.
- [166] Wu G, Park MY, Conway SR, et al. The sequential action of miR156 and miR172 regulates developmental timing in *Arabidopsis* [J] . *Cell*, 2009, 138 (4) : 750-759.
- [167] Chuck G, Cigan AM, Saeurn K, et al. The heterochronic maize mutant *Corngrass1* results from overexpression of a tandem microRNA [J] . *Nat Genet*, 2007, 39 (4) : 544-549.
- [168] Lauter N, Kampani A, Carlson S, et al. microRNA172 down-regulates *glossy15* to promote vegetative phase change in maize [J] . *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102 (26) : 9412-9417.
- [169] Xu DY, Wang XF, Huang C, et al. *Glossy15* plays an important role in the divergence of the vegetative transition between maize and its progenitor, teosinte [J] . *Mol Plant*, 2017, 10 (12) : 1579-1583.
- [170] Yang J, Wei HB, Hou M, et al. *ZmSPL13* and *ZmSPL29* act together to promote vegetative and reproductive transition in maize [J] . *New Phytol*, 2023, 239 (4) : 1505-1520.
- [171] Castelletti S, Coupel-Ledru A, Granato I, et al. Maize adaptation across temperate climates was obtained via expression of two florigen genes [J] . *PLoS Genet*, 2020, 16 (7) : e1008882.
- [172] Danilevskaya ON, Meng X, Hou ZL, et al. A genomic and expression compendium of the expanded PEBP gene family from maize [J] . *Plant Physiol*, 2008, 146 (1) : 250-264.
- [173] Lazakis GM, Coneva V, Colasanti J. *ZCN8* encodes a potential orthologue of *Arabidopsis* FT florigen that integrates both endogenous and photoperiod flowering signals in maize [J] . *J Exp Bot*, 2011, 62 (14) : 4833-4842.
- [174] Guo L, Wang XH, Zhao M, et al. Stepwise cis-regulatory changes in *ZCN8* contribute to maize flowering-time adaptation [J] . *Curr Biol*, 2018, 28 (18) : 3005-3015.e4.
- [175] Alter P, Bircheneder S, Zhou LZ, et al. Flowering time-regulated genes in maize include the transcription factor *ZmMADS1* [J] . *Plant Physiol*, 2016, 172 (1) : 389-404.
- [176] Danilevskaya ON, Meng X, Selinger DA, et al. Involvement of the MADS-box gene *ZMM4* in floral induction and inflorescence development in maize [J] . *Plant Physiol*, 2008, 147 (4) : 2054-2069.
- [177] Li WY, Jia HT, Li MF, et al. Divergent selection of *KNR6* maximizes grain production by balancing the flowering-time adaptation and ear size in maize [J] . *Plant Biotechnol J*, 2023, 21 (7) : 1311-1313.
- [178] Bouché F, Lobet G, Tocquin P, et al. FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana* [J] . *Nucleic Acids Res*, 2016, 44 (D1) : D1167-D1171.
- [179] Fornara F, de Montaigu A, Coupland G. SnapShot: control of flowering in *Arabidopsis* [J] . *Cell*, 2010, 141 (3) : 550, 550.e1-550, 550.e2.
- [180] Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world [J] . *Science*, 2010, 327 (5967) : 818-822.
- [181] Hickey LT, Hafeez AN, Robinson H, et al. Breeding crops to feed 10 billion [J] . *Nat Biotechnol*, 2019, 37 (7) : 744-754.
- [182] Foley JA, Ramankutty N, Brauman KA, et al. Solutions for a cultivated planet [J] . *Nature*, 2011, 478 (7369) : 337-342.
- [183] Tilman D, Balzer C, Hill J, et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture [J] . *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108 (50) : 20260-20264.
- [184] 明博, 谢瑞芝, 侯鹏, 等. 2005—2016 年中国玉米种植密度变化分析 [J] . *中国农业科学*, 2017, 50 (11) : 1960-1972.
- [184] Ming B, Xie RZ, Hou P, et al. Changes of maize planting density in China [J] . *Sci Agric Sin*, 2017, 50 (11) : 1960-1972.
- [185] van Heerwaarden J, Hufford MB, Ross-Ibarra J. Historical genomics of North American maize [J] . *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109 (31) : 12420-12425.
- [186] Morohashi K, Casas MI, Falcone Ferreyra ML, et al. A genome-wide regulatory framework identifies maize pericarp color1 controlled genes [J] . *Plant Cell*, 2012, 24 (7) : 2745-2764.
- [187] Chen WK, Chen L, Zhang X, et al. Convergent selection of a

- WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice [J] . Science, 2022, 375 (6587) : eabg7985.
- [188] Wu JR, Lawit SJ, Weers B, et al. Overexpression of *zmm28* increases maize grain yield in the field [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2019, 116 (47) : 23850-23858.
- [189] Wang BB, Wang HY. IPA1: a new green revolution gene? [J] . Mol Plant, 2017, 10 (6) : 779-781.
- [190] Jiao YQ, Wang YH, Xue DW, et al. Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice [J] . Nat Genet, 2010, 42 (6) : 541-544.
- [191] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice [J] . Nat Genet, 2010, 42 (6) : 545-549.
- [192] Zhang L, Yu H, Ma B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of IPA1 and leads to superior yielding rice [J] . Nat Commun, 2017, 8: 14789.
- [193] Wei SB, Li X, Lu ZF, et al. A transcriptional regulator that boosts grain yields and shortens the growth duration of rice [J] . Science, 2022, 377 (6604) : eabi8455.
- [194] Wallace JG, Bradbury PJ, Zhang NY, et al. Association mapping across numerous traits reveals patterns of functional variation in maize [J] . PLoS Genet, 2014, 10 (12) : e1004845.
- [195] Xing AQ, Gao YF, Ye LF, et al. A rare SNP mutation in *Brachytic2* moderately reduces plant height and increases yield potential in maize [J] . J Exp Bot, 2015, 66 (13) : 3791-3802.
- [196] Zhou JP, Liu GQ, Zhao YX, et al. An efficient CRISPR-Cas12a promoter editing system for crop improvement [J] . Nat Plants, 2023, 9 (4) : 588-604.
- [197] 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.
- [198] Liu L, Gallagher J, Arevalo ED, et al. Enhancing grain-yield-related traits by CRISPR-Cas9 promoter editing of maize CLE genes [J] . Nat Plants, 2021, 7 (3) : 287-294.
- [199] Song XG, Meng XB, Guo HY, et al. Targeting a gene regulatory element enhances rice grain yield by decoupling panicle number and size [J] . Nat Biotechnol, 2022, 40 (9) : 1403-1411.
- [200] Li SN, Lin DX, Zhang YW, et al. Genome-edited powdery mildew resistance in wheat without growth penalties [J] . Nature, 2022, 602 (7897) : 455-460.
- [201] Poland J, Rutkoski J. Advances and challenges in genomic selection for disease resistance [J] . Annu Rev Phytopathol, 2016, 54: 79-98.

(责任编辑 朱琳峰)