

· 特邀综述 ·

玉米开花期调控机理及育种应用

杨娟^{1,2†}, 赵月磊^{3†}, 陈晓远², 王宝宝^{3*}, 王海洋^{1*}

¹华南农业大学生命科学学院, 亚热带农业生物保护与利用国家重点实验室, 广州 510642; ²韶关学院, 广东省粤北食药资源利用与保护重点实验室, 韶关 512005; ³中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081

摘要 玉米(*Zea mays*)是集粮食、饲料和工业原料于一身的重要农作物。开花期是作物适应不同生态环境及产量的关键决定因素。玉米开花期由营养生长时相转变和成花转变决定, 是植物内部因素(遗传因子和植物激素等)和外部环境因素共同作用的结果。鉴于玉米开花期性状的重要性, 该文从控制玉米开花期2次时相转变的组织结构基础、生理基础、遗传基础以及分子调控机理等方面系统总结了玉米开花期的遗传调控机制, 以及关键开花调控因子对玉米区域适应性的重要性, 并对玉米花期性状研究和应用的重点方向进行了讨论, 旨在加深我们对玉米开花期遗传调控的理解, 为培育广适的玉米新品种提供理论依据。

关键词 玉米, 营养生长时相转变, 成花转变, 地域适应性

杨娟, 赵月磊, 陈晓远, 王宝宝, 王海洋 (2024). 玉米开花期调控机理及育种应用. 植物学报 59, 912–931.

玉米(*Zea mays*)是全球种植范围最广且总产量最高的谷类作物, 约占全球谷物总产量的40% (FAO, 2021) (<http://www.fao.org/statistics/databases/en>), 玉米产量的稳定及充足供应对于保障全球粮食安全至关重要。现代栽培玉米是由原产于热带地区墨西哥的大刍草(*Z. mays ssp. parviglumis*)驯化而来。大刍草是典型的短日照植物, 对日照长短极为敏感; 在短日照条件下早开花, 而在长日照条件下晚开花, 甚至不开花(Hung et al., 2012; Liu et al., 2015a)。玉米自驯化后已扩展到全球范围, 并被广泛种植, 其引种驯化成功的主要原因之一在于对光周期的敏感度降低, 使其能够在不同纬度、日照长度和温度条件下开花结实(Hung et al., 2012; Yang et al., 2013; Huang et al., 2018)。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主产区。在北方春播玉米区, 适当早花可以确保玉米有足够的时间进行灌浆并避开后期的霜冻, 利于高产; 在黄淮海夏播玉米区, 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并加速籽粒脱水(王克如和李少昆, 2017); 针对玉米开花期基因的改良还有助于提升玉米根系性状(Zhang et al., 2018)。对美国和中国不同年代玉米自交系的研究也表明, 早花是中美近现代玉米育种的共同选择趋势(Wang et al., 2020)。因此, 挖掘控制玉米花期的关键基因, 深入理解其调节机制, 对于培育、筛选和改良适合不同生态区种植的玉米新品种至关重要。

玉米是典型的同株异花授粉作物, 其开花期的长短往往受到自身遗传物质及外界环境条件的共同影响。在玉米的生命周期中, 2次关键的时相转变(即营养生长时相转变和成花转变)直接决定了开花时间(Báurle and Dean, 2006; Poethig, 2010)。本文从控制玉米时相转变的组织结构基础、生理遗传基础以及分子机理等入手, 系统总结其遗传调控机制, 挖掘重要调控基因及其早花优异单倍型, 为培育、筛选和改良适宜开花期的玉米新品种提供理论依据和基因资源。

收稿日期: 2024-08-21; 接受日期: 2024-10-31

基金项目: 中国博士后基金(No.2023M741228)、广东省基础与应用基础研究基金(No.2023A1515110980, No.2021A1515110138)和国家自然科学基金(No.32401913)

† 共同第一作者

* 通讯作者。E-mail: wangbaobao@caas.cn; whyang@scau.edu.cn

1 玉米营养生长时相转变和成花转变的结构基础与生理特征

玉米的生命周期由胚胎发育阶段(embryogenetic stage)、营养生长阶段(vegetative stage)和生殖生长阶段(reproductive stage)三个阶段共同组成(Xu et al., 2002; Bäurle and Dean, 2006; Huijser and Schmid, 2011)。营养生长阶段是指玉米从种子萌发、幼苗生长到生殖前的生长过程,只有当营养生长到一定时期后,玉米才能进入生殖生长,并最终开花结实,因此,营养生长是生殖生长的物质基础(Lauter et al., 2005)。营养生长阶段可进一步分为幼龄期营养生长阶段(juvenile vegetative stage)和成年期营养生长阶段(adult vegetative stage)。营养生长时相转变是指从幼龄期营养生长向成年期营养生长的转变(vegetative phase change, 亦称为juvenile-to-adult vegetative transition); 随后,玉米经历成花转变(floral transition),正式从营养生长阶段进入生殖生长阶段。

1.1 玉米的营养生长时相转变

营养生长时相转变是玉米从不具备开花潜力的幼龄期向具有开花潜力的成年期的转变,是玉米具备响应开花信号的关键转折点(Poethig, 2010)。在这一转变过程中,玉米通常会出现多种形态结构上的变化,包括叶片形状、叶片蜡质、表皮毛、叶片泡状细胞和中脉的形成以及角质层厚度等(Poethig, 2013) (表1)。一般而言,成熟玉米植株的第1–5片叶为幼龄叶,第6–7叶为转变叶,第8叶至雄穗以下的叶片为成年叶。玉米幼龄叶表现为叶片狭长、有角质层蜡、无表皮毛、无泡状细胞带和中脉、角质层厚度小于1 μm ; 经甲苯胺蓝(toluidine blue O, TBO)染色的表皮细胞呈红紫色,细胞壁木质化程度低,外周呈波浪状。相反,成年叶较宽、不具有角质层蜡、上表皮着生表皮毛、叶片具有泡状细胞带和中脉、角质层厚度约为3 μm ; 经TBO染色的表皮细胞呈蓝绿色,细胞壁高度木质化,外周锯齿状突起显著。转变叶则是从叶基部开始获得成年叶特征,并向中部延伸,而叶尖仍然保持幼龄叶的特征(Moose and Sisco, 1994)。此外,最后一片具有蜡质的叶片(last leaf with epicuticular wax, LLEW)也能直接反映玉米营养生长时相转变的快慢(Foerster

表1 玉米营养生长时相转变的特性

Table 1 Traits during the juvenile-to-adult vegetative transition in maize

性状	幼龄叶	成年叶
叶片形状	窄、短	宽、长
表皮蜡质	有	无
表皮毛	无	有
叶片泡状细胞	无	有
叶片中脉	无	有
角质层厚度	1 μm	3 μm
甲苯胺蓝染色	红紫色	蓝绿色

et al., 2015) (图2)。

1.2 玉米的成花转变

成花转变是玉米植株从营养生长向生殖生长的转变,即茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)转变为花序分生组织(inflorescence meristem, IM) (图1),标志着玉米具备了开花能力(Bäurle and Dean, 2006; Poethig, 2010)。SAM由多功能干细胞群构成,负责产生茎、叶和花等器官。当茎尖分生组织处于SAM阶段时,植株处于营养生长阶段;当SAM转变为IM时,玉米花器官发育正式起始,植株进入生殖生长阶段。玉米是一种雌雄同株异花授粉作物,成熟玉米植株的雄穗位于植株顶部,而雌穗位于植株中部叶腋处(图2A)。玉米的雌雄穗具有相似的发育模式,而IM是形成雌雄穗的前体,也是雌雄穗命运决定的关键。当雄穗形成时,IM转变为分枝分生组织(branch meristem, BM),随后分化出小穗对分生组织(spikelet-paired meristem, SPM); 而雌穗不经历IM向BM的转变,而是直接在IM上分化产生SPM。与BM不同,SPM具有确定性,每个SPM产生短分枝,并转变为小穗分生组织(spikelet meristem, SM)。SM基部产生颖壳原基,上部形成小花分生组织(floral meristem, FM) (图2B, C)。因此,SAM向IM转变的速度以及花序发育的快慢直接决定了玉米花期长短。

1.3 玉米时相转变过程中生理活性物质的动态变化

时相转变是玉米开花必须经历的重要阶段。随着玉米时相转变的发生,叶片生理变化和花序发育变化最为显著。在此过程中,2种组织中具有生理活性的物质(果胶和木质素含量、内源激素水平和碳氮代谢)都处

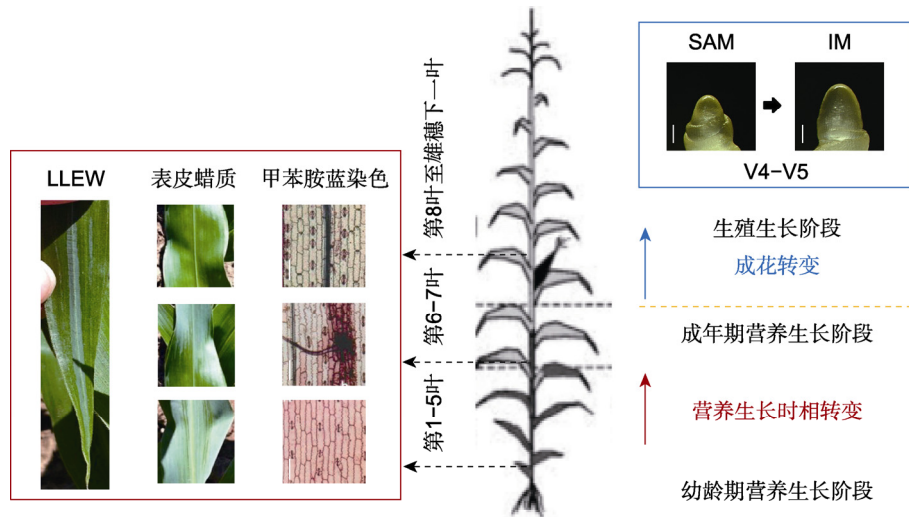


图1 玉米营养生长时相转变和成花转变的典型特征(Moose and Sisco, 1994; Foerster et al., 2015)

LLEW: 最后一片具有蜡质的叶片; SAM: 茎尖分生组织; IM: 花序分生组织; V4: 4叶期; V5: 5叶期。红色和蓝色方框分别表示营养生长时相转变的典型特征(bars=100 μm)和成花转变的典型特征(bars=100 μm)。

Figure 1 Typical traits during the vegetative phase change and floral transition in maize (Moose and Sisco, 1994; Foerster et al., 2015)

LLEW: Last leaf with epicuticular wax; SAM: Shoot apical meristem; IM: Inflorescence meristem; V4: The 4th leaf stage; V5: The 5th leaf stage. Red and blue boxes indicate the typical characteristics of vegetative phase change (bars=100 μm) and floral transition (bars=100 μm), respectively.

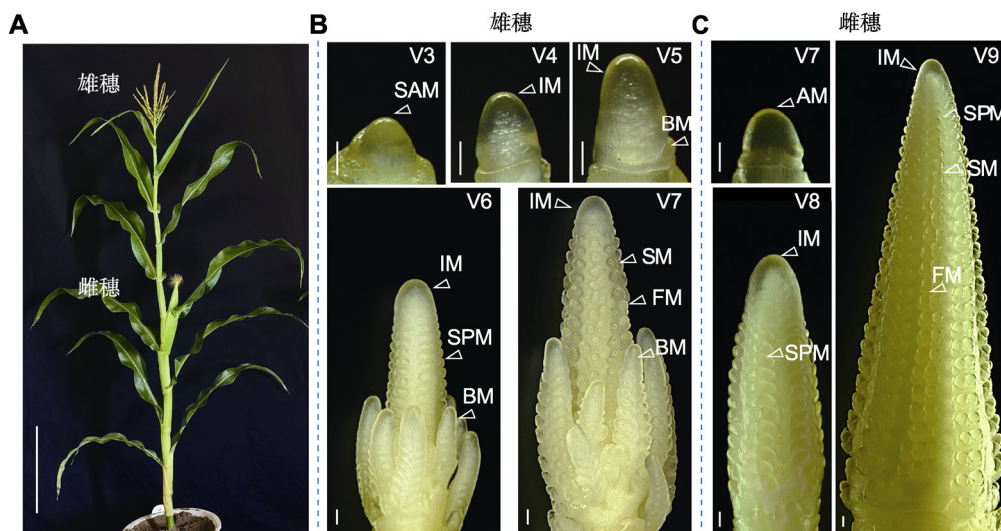


图2 玉米雌雄花序动态发育示意图

(A) 玉米(自交系B73)为雌雄同株异花的植株(bar=30 cm); (B) 玉米雄花序发育进程(bars=100 μm); (C) 玉米雌花序发育进程(bars=100 μm); SAM: 茎尖分生组织; IM: 花序分生组织; BM: 分枝分生组织; SPM: 小穗对分生组织; SM: 小穗分生组织; FM: 小花分生组织; AM: 叶腋分生组织。V3–V9: 3至9叶期。

Figure 2 Morphological changes of early maize tassel and ear development

(A) Maize (inbred line B73) is a monoecious plant with separate male and female flowers (bar=30 cm); (B) The process of tassel development in maize (bars=100 μm); (C) The process of ear development in maize (bars=100 μm). SAM: Shoot apical meristem; IM: Inflorescence meristem; BM: Branch meristem; SPM: Spikelet-paired meristem; SM: Spikelet meristem; FM: Floret meristem; AM: Axillary meristem. V3–V9 indicate the 3rd to 9th leaf stages.

于动态变化中。这些变化能直接或间接反映玉米时相转变(即开花期)的快慢,对玉米花期改良具有重要的指导意义。

1.3.1 果胶和木质素含量

细胞壁组分的变化与玉米营养生长时相转变密切相关。研究发现,随着叶片的不断成熟,多种果胶相关的糖类物质(如总尿昔酸、阿拉伯糖和半乳糖)含量逐渐降低,而木质素含量呈现相反的趋势(Evans et al., 1994; Abedon et al., 2006)。因此,果胶和木质素含量变化是衡量玉米营养生长时相转变快慢的重要指标,且二者在这一过程中起到相反的作用。

1.3.2 内源激素水平

植物激素是一类由植物自身代谢产生,在很低浓度下就能产生明显生理效应的有机信号分子(黎家和李传友, 2019)。由于植物激素具有可移动性,它们既可以在合成部位发挥作用,也可以通过维管系统运输到距合成部位相对较远的组织中起作用。目前已有研究表明,参与玉米时相转变的植物激素主要是茉莉酸(jasmonic acid, JA)和赤霉素(gibberellin, GA)(Evans and Poethig, 1995; Beydler et al., 2016; Osadchuk et al., 2019)。研究发现,幼龄叶中活性JA(JA和MeJA)含量远高于成年叶,GA的含量则相反(Evans and Poethig, 1995; Beydler et al., 2016)。此外,外施JA能延长玉米的营养生长期,但对玉米花期无明显影响;而外施GA₃使玉米营养生长时相转变和开花均提早(Beydler et al., 2016; Osadchuk et al., 2019)。由此可见,JA和GA在玉米营养生长时相转变中发挥拮抗作用,其中JA延缓时相转变,而GA促进时相转变。

1.3.3 碳氮代谢

碳水化合物和含氮有机物是作物产量和品质的物质基础。碳氮代谢强度和协调程度与作物生长发育密切相关,并直接或间接影响作物的产量和品质(葛体达等, 2008; 云菲等, 2010)。研究发现,中早熟玉米(郑单958)和中晚熟玉米(农大364)植株的雄穗中可溶性糖、蔗糖和可溶性蛋白质含量均相差不大,但前两者呈现先上升后下降的趋势,在抽雄期开始上升,在散粉期达到最高值,随后逐渐降低;后者则一直处于下

降趋势,并在成熟期降至最低(徐洪文等, 2012)。这一现象表明碳氮代谢可能参与玉米开花的调控,但是其潜在的调控机理尚不清楚。

2 调控玉米营养生长时相转变的遗传基础

玉米的开花期是由多基因控制的复杂数量性状,受遗传基础、内部植物激素和各种环境因素共同调控(Buckler et al., 2009)。作为决定玉米开花期长短的关键因素之一,营养生长时相转变备受关注。自20世纪80年代起,科学家通过正向遗传学、多组学和反向遗传学等方法,逐步挖掘出一些控制玉米营养生长时相转变的数量性状基因座(quantitative trait loci, QTLs)和关键基因,但目前仅少数几个QTLs被系统分析和功能验证。年龄途径(是由小分子非编码RNA miR156及其靶基因*SBP (SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN)-LIKE (SPL)*转录因子、miR172及其靶基因*AP2 (APETALA2)*转录因子共同组成的miR156-SPL-miR172-AP2调控模块)、GA和JA通过影响植株的营养生长时相转变,进而调控玉米花期。这些研究加深了人们对玉米营养生长时相转变背后遗传调控机制的认识。下文将系统总结已报道的调控玉米营养生长时相转变的QTLs与相关基因,重点阐述年龄途径、GA和JA调控营养生长时相转变的机理,并提出玉米营养生长时相转变的调控网络。

2.1 调控玉米营养生长时相转变的QTLs

为探究调控玉米营养生长早期的遗传机制,前人利用不同遗传背景或花期差异较大的玉米材料构建了遗传群体,并结合分子标记图谱,定位了一些控制营养生长时相转变的QTLs,详细信息见表2。玉米最后一块具有蜡质的叶片是衡量玉米营养生长时相转变快慢的重要指标(Foerster et al., 2015)。基于这一表型,进一步利用花期相近的B73与Mo17自交系构建重组自交系(recombinant inbred line, RIL)和巢式关联定位群体(nested association mapping, NAM),通过全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS),共挖掘到13个QTLs;其中,位于第9号染色体的SNP最为显著,该位点对应的基因是*G15 (Glossy15)*,该基因编码AP2-like转录因子,是zma-

表2 玉米营养生长时相转变已知数量性状位点(QTLs)的详细信息**Table 2** The details of the vegetative phase change quantitative trait loci (QTLs) in maize

数量性状基因座	基因号	亲本	性状	染色体定位	贡献率(%)	参考文献
<i>QTL1</i>	<i>Zm00001d007886 (ZmEMD2)</i>	B73, Mo17	LLEW	2	38.0	Foerster et al., 2015
<i>QTL2</i>	<i>Zm00001d046621 (GI15)</i>	B73, Mo17	LLEW	9	47.0	Foerster et al., 2015
<i>qVT9-1</i>	<i>Zm00001d046621 (GI15)</i>	maize, teosinte	LLEW	9	52.0	Xu et al., 2017

LLEW: 最后一片具有蜡质的叶片。字体加粗表明该QTL已得到遗传验证。

LLEW: Last leaf with epicuticular wax. The bold font indicate that the QTL has been genetically verified.

miR172的靶基因, 负调控营养生长时相转变(Lauter et al., 2005; Foerster et al., 2015; Xu et al., 2017); 另一个显著的SNP位于第2号染色体, 对应的基因是 *EDM2-like* (拟南芥营养生长时相转变和成花转变关键负调控基因 *EDM2 (enhanced downy mildew 2)* 的同源基因) (Tsuchiya and Eulgem, 2010a, 2010b), 暗示 *EDM2-like* 可能参与调控玉米营养生长时相转变。此外, Xu等(2017)系统比较了长日照(long-day, LD)条件下, 玉米祖先大刍草(营养生长时相转变晚)和现代栽培玉米(营养生长时相转变早)的LLEW表型, 分别以二者典型代表8759和W22构建BC₂F₃群体, 再结合GWAS分析, 共鉴定到12个QTLs, 其中*qVT9-1*效应最大, 该位点的候选基因也对应*GI15*, 其在大刍草中的表达水平远高于现代栽培玉米。进一步分析发现, *GI15*的3'末端发生单核苷酸变异, 导致其在现代栽培玉米中提前终止, 表达水平降低, 从而缩短了植株的营养生长时间(Xu et al., 2017)。由此可见, 玉米营养生长时相转变由单个主效基因和多个微效基因共同调控, 其中*GI15*发挥主要作用。因此, 利用营养生长时相转变差异显著的玉米种质构建群体, 结合GWAS、转录组学和代谢组学等新技术手段, 有望更快、更准确地定位到早期营养生长时相转变的关键QTLs。

2.2 调控玉米营养生长时相转变的基因

鉴于营养生长时相转变对花期的重要性, 科学家经过多年研究发现, miRNA在调控玉米生长时相转变过程中发挥重要作用。其中, miR156是主要的负调控因子(Chuck et al., 2007)。miR156是一类由21–24个核苷酸组成的小分子非编码RNA, 通过转录抑制其靶基因*SPL*发挥调控作用(Wang et al., 2009; Wu et al., 2009)。miR156与其靶基因*SPL*、miR172与其靶基因*AP2*共同组成了年龄途径(miR156-*SPL*-miR172-

*AP2*模块), 该途径在调控植物生长发育过程中发挥重要作用, 如营养生长时相转变、开花期和避荫反应(Bartel, 2004; Xie et al., 2020)。研究表明, *miR156*和*AP2*在植株幼龄期高表达, 随着植株不断成熟, 其表达水平逐渐降低; 而*SPLs*和*miR172*的表达趋势与之相反(Wu et al., 2009; Xie et al., 2020)。玉米中存在多个*zma-miR156*功能获得型突变体, 如*Cg1 (Corngrass1)*、*Tp1 (Teopod1)*和*Tp2*, 这些突变体体内多个*zma-miR156*成员(如*zma-miR156blc*、*zma-miR156j*和*zma-miR156h*)的表达水平显著升高, 导致植株出现幼龄叶增多、营养生长时间延长和开花延迟的表型。进一步研究发现, 这些突变体中多个*ZmSPLs*的表达水平显著降低, 暗示*ZmSPLs*可能参与调控玉米营养生长时相转变(Poethig, 1988; Chuck et al., 2007; Sauer et al., 2023)。近期研究发现, 2个*SPL*同源基因*ZmSPL13*和*ZmSPL29* (*zma-miR156*的潜在靶基因)能够促进玉米营养生长时相转变(Yang et al., 2023a)。将*ZmSPL13/29*敲除后, 植株的营养生长时相转变延迟; 相反, *ZmSPL29*组成型高表达使营养生长时相转变提前。进一步分析表明, *ZmSPL13*和*ZmSPL29*蛋白能转录激活玉米*zma-miR172*基因家族成员*zma-miR172c*的表达, 从而抑制*GI15*的转录水平, 促进玉米提早发生营养生长时相转变(Yang et al., 2023a)。此外, 研究还发现, 将玉米中*GI15*突变后, 植株的营养生长期缩短, 幼龄叶显著减少; 而将*GI15*异位过量表达之后, 植株的营养生长期延长, 开花延迟(Evans et al., 1994; Lauter et al., 2005)。以上结果表明, 年龄途径的各组分均参与调控玉米营养生长时相转变。然而, 除上述调控因子外, 是否还存在其它基因参与营养生长时相转变, 仍有待进一步研究。

植物激素GA和JA在玉米营养生长时相转变过程

中发挥重要作用(Evans and Poethig, 1995)。玉米 *An1* (*anther ear1*)和*D5* (*DWARF5*)基因均编码GA生物合成早期步骤的萜烯合酶(*terpene synthase*, *TPS*), *D3*和*D1*基因分别编码细胞色素P450单氧化酶(*P450 monooxygenases*)和活性GA生物合成最后的关键GA3氧化酶(*ZmGA3ox2*)。当以上这些基因发生突变时, 植株出现极度矮化、叶片数增多以及营养生长期延长的表型(Evans and Poethig, 1995)。除内源GA调控营养生长时相转变外, 外源施加活性GA₃能显著提早玉米营养生长时相转变和开花, 而外施活性JA虽能一定程度上延长玉米的营养生长期, 但对玉米花期的影响并不显著(Beydler et al., 2016; Hibara et al., 2016; Osadchuk et al., 2019), 这表明JA仅对早期营养生长时相转变产生影响。然而, 目前尚不明确JA通路中哪些基因参与了玉米营养生长时相转变的调控。此外, 年龄途径与GA和JA途径在玉米营养生长时相转变中的互动和调控关系也还不清楚, 尚待深入研究(图3)。

3 调控玉米成花转变的遗传基础

成花转变是决定玉米花期的另一个关键因素(Bäurle and Dean, 2006)。在过去20多年里, 虽然研究人员通过遗传学鉴定出多个与开花相关的QTLs, 但只有少数几个QTLs被克隆和功能验证(Buckler et al., 2009; Hung et al., 2012; Li et al., 2016; Huang et al., 2018; Wu et al., 2023; Zhao et al., 2023)。在玉米中共鉴定到5条主要的开花途径, 包括光信号途径、光周期和生物钟途径、赤霉素途径、自主途径和年龄途径(Dong et al., 2012)。这些开花途径大多通过调控成花转变来影响玉米花期。然而, 这些开花途径基本上是从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻(*Oryza sativa*)映射而来(Danilevskaya et al., 2008; Dong et al., 2012; Stephenson et al., 2019)。下文将系统总结已鉴定的调控玉米成花转变的QTLs与相关基因, 重点阐述5条开花途径中的关键基因及其作用机制, 并提出玉米成花转变的调控网络。这将加深我们对成花转变如何影响花期机制的理解, 并为培育开花期适宜的玉米新品种提供重要的理论指导。

3.1 调控玉米成花转变的QTLs

玉米是全球种质和遗传多样性最为丰富的物种之一,

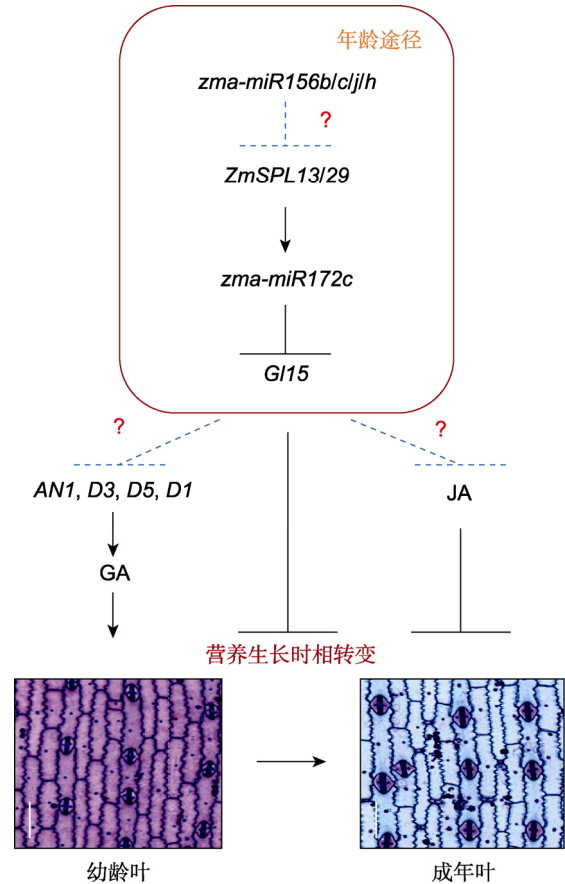


图3 玉米营养生长时相转变的调控模型
 实线箭头和实线T型线分别代表激活和抑制; 虚线T型线代表抑制作用有待实验验证; GA和JA分别代表赤霉素和茉莉酸。
 Bars=100 μm

Figure 3 The regulatory model of the vegetative phase change in maize
 Solid arrows and T-lines represent activation and repression, respectively. The dotted T-lines represent the repression to be verified. GA and JA indicate gibberellin and jasmonic acid, respectively. Bars=100 μm.

生育周期长短差异极为显著, 最短仅为2个月, 最长可达11个月(Bouchet et al., 2013)。为深入了解玉米生育期差异的遗传多样性, 研究人员基于不同遗传背景的玉米种质, 对花期性状(如散粉期、吐丝期、散粉吐丝间隔期、穗上/穗下叶片数和总叶片数)进行了系列分析。结果显示, 玉米基因组中至少含有上千个SNPs和近百个基因组区域与花期性状密切相关, 这些位点几乎遍布于玉米的10条染色体(Buckler et al., 2009; Hung et al., 2012; Li et al., 2016; Wang et al., 2020)。然而, 目前采用正向遗传学方法克隆到的与花期相关的QTLs仅10个左右, 其中得到遗传验证的

QTLs对应的基因多数参与玉米光周期和生物钟途径, 详细信息见表3 (Beavis et al., 1994; Salvi et al., 2007; Hung et al., 2012; Huang et al., 2018; Guo et al., 2018; Liang et al., 2019; Sun et al., 2020; Li et al., 2021; Su et al., 2021; Zhong et al., 2021; Wu et al., 2023; Zhao et al., 2023)。

3.2 调控玉米成花转变的基因

3.2.1 光信号途径

光信号途径是植物感受外界环境变化进而调控植物开花的关键途径。光敏色素是植物感受红光(red light, R)和远红光(far-red light, FR)的主要光受体, 对于植物的生长发育和生理功能具有重要调节作用(Mcneillis and Deng, 1995; Franklin et al., 2003)。早期研究发现, 玉米中*ELM1* (*Elongated Mesocotyl1*, *ZmHY2*, 编码线性四吡咯环化合物合成酶)突变后, 植株体内缺乏功能性光敏色素, 导致玉米在长日照条件下显著提早开花(Sawers et al., 2002)。玉米中共有6个光敏色素基因, 分别是*ZmPHYA1*、*ZmPHYA2*、*ZmPH-*

YB1、*ZmPHYB2*、*ZmPHYC1*和*ZmPHYC2* (Sawers et al., 2005)。其中*Zmphyb1/Zmphyb2*双突变体在长日照(LD)和短日照(short-day, SD)条件下均表现出较野生型(wild type, WT)植株显著早花; 而*Zmphyc1/Zmphyc2*双突变体仅在LD条件下表现出较WT植株适度早花(Franklin et al., 2003; Sheehan et al., 2007; Li et al., 2020)。此外, *ZmPHYB1*和*ZmPHYB2*在开花期的调控方面存在一定的功能分化, 其中*ZmPHYB2*启动子上的MITE序列能显著抑制其表达, 从而促进玉米开花(Zhao et al., 2014)。据报道, 将拟南芥phyB的104位和361位点的酪氨酸[Y]突变为苯丙氨酸[F]后, 能增强其对红光的敏感度, 从而提高phyB的活性, 并减弱拟南芥对避荫反应的响应能力(Zhang et al., 2013)。基于这一发现, 本实验室前期创制了功能增强玉米*ZmPHYB1*超敏材料(*ZmPHYB1*^{Y98F} (对应拟南芥Y104F突变)以及*ZmPHYB1*^{Y359F} (对应拟南芥Y361F突变)), 并对这些材料进行了表型调查, 结果发现幼苗期*ZmPHYB1*超敏材料

表3 已克隆的玉米成花转变数量性状位点(QTLs)的详细信息

Table 3 The details of the floral transition quantitative trait loci (QTLs) in maize

数量性状基因座	基因号	亲本	性状	染色体定位	贡献率(%)	参考文献
Vegetative to generative transition 1 (Vgt1)	Zm00001d010987 (ZmRap2.7)	B73, Mo17; N28, C22-4	DPS	8	31.00	Beavis et al., 1994; Salvi et al., 2007
Vgt2/qDTA8	Zm00001d010752 (ZCN8)	W22, 8759	DTA	8		Guo et al., 2018
qDTA3-2	Zm00001d042315 (ZmMADS69)	W22, 8759	DTA	3		Liang et al., 2019
qLB7-1	Zm00001d022613 (dlf1)	W22, 8759	LB	7		Sun et al., 2020
Oft10/qDTA10	Zm00001d024909 (ZmCCT1ZmCCT10)	F7, OGD; CML228, CML277, Ki11	DPS	10	15.60	Hung et al., 2012; Zhong et al., 2021
qDTA9	Zm00001d000176 (ZmCCT9)	maize, teosinte	DTA	9		Huang et al., 2018
qLN10	Zm00001d026252 (ZmWRKY14)	H127R, Chang7-2	LN	10	17.01	Li et al., 2021
qDPS10-2	Zm00001d024230 (ZmNF-YA2)	HZ4, CML288	DPS	10	20.40	Su et al., 2021
qPR9	Zm00001d045735 (ZmCONZ1)	B73, TIL11	DTA, LN	9		Wu et al., 2023
qFT3_218	Zm00001d044232 (ZmELF3.1)	NAM, RILs	DTS, DTA	3		Zhao et al., 2023

DPS: 散粉期; DTA: 开花期; LB: 穗下叶片数; DTS: 吐丝期; LN: 总叶片数。字体加粗表明该QTL已得到遗传验证。

DPS: Days to pollen shed/days to pollen shedding; DTA: Days to anthesis; LB: Leaf number below the primary ear; DTS: Days to silking; LN: Leaf number. The bold font indicate that the QTL has been genetically verified.

对模拟遮阴处理(EOD-FR)的响应能力减弱,且成熟植株的株高和穗位高均降低(Zhao et al., 2022)。

3.2.2 光周期和生物钟途径

光周期和生物钟途径是调控玉米花期和光周期敏感性的核心途径。生物钟系统主要由输入途径、中央振荡器和输出途径3部分组成,但目前玉米生物钟仅有少部分组分被鉴定出来。其中, *ZmPRR37*、*ZmPRR59*和*ZmPRR73*共同组成了早晨循环(morning loop);这些基因在转录水平上表现出明显的昼夜节律,早晨高表达,傍晚低表达。将这3个基因突变后,玉米植株在LD和SD条件下均出现提早开花(Yang et al., 2013, 2023b)。以上结果表明早晨循环抑制玉米开花。此外, *ZmCCT9*和*ZmCCT10*是响应光周期的开花抑制因子,后者是水稻*Ghd7*的同源基因,二者的表达模式与*ZmPRR37/59/73*十分相似,均呈现早晨高表达,傍晚低表达的昼夜节律。将*ZmCCT9*和*ZmCCT10*突变后,玉米植株在LD条件下也提早开花(Huang et al., 2018)。本实验室前期研究发现, *ZmELF3.1/3.2*(拟南芥*ELF3* (EARLY FLOWERING3)的同源基因)、*ZmELF4.1/4.2*和*ZmLUX1/2*(拟南芥*LUX*的同源基因)共同组成玉米的傍晚复合体(evening complex, EC),这些基因在傍晚高表达,早晨低表达,具有明显的昼夜节律。将这些基因敲除后,玉米植株在LD和SD条件下均表现为晚花。进一步分析发现, EC复合体中*ZmLUX1*能直接抑制下游开花抑制基因*ZmPRR37*、*ZmPRR73*、*ZmCCT9*、*ZmCCT10*和*ZmCOL3*的表达,从而解除其对成花素基因*ZCN7/8/12*的抑制作用,促进玉米开花(Zhao et al., 2023)。这些结果表明, EC复合体在促进玉米开花方面具有重要作用。另外, *ZCN7/8/12*是响应光周期的开花促进因子(Danilevskaya et al., 2008; Lazakis et al., 2011; Meng et al., 2011)。其中, *ZCN8*启动子区域的单核苷酸变异(SNP-1245)能直接影响成花激活因子*ZmMADS1*编码基因(拟南芥成花整合子编码基因*SOC1* (SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1)的同源基因)对其启动子的调控作用,进而调控玉米开花(Guo et al., 2018)。此外, *ZmGI1*和*ZmGI2*作为生物钟中央振荡器的核心组分,其蛋白能直接抑制*ZCN8*和CONSTANS-like基因*ZmCONZ1*的表达水平,进而负调控玉米开花(Bendix et al., 2013;

Li et al., 2023c)。而与生物钟相关的蓝光受体F-box蛋白*ZmFKF1a/b*(拟南芥FKF1 (FLAVINBINDING, KELCH REPEAT, F-BOX1)的同源蛋白)能够与*ZmCONZ1*和*ZmGI1*蛋白形成多聚蛋白复合体,进而促进*ZmCONZ1*和*ZCN8*的表达,诱导玉米开花(Chen et al., 2024)。

除上述直接参与光周期和生物钟途径的开花因子外,玉米中还存在一些间接调控这些基因表达水平从而调控花期的关键因子(Su et al., 2018, 2021, 2024; Sun et al., 2020)。例如,玉米DLF1蛋白(拟南芥FD的同源蛋白)能够与*ZCN8*互作,形成玉米成花素激活复合体(florigen activation complex, FAC),该复合体能够激活下游花发育基因*AP1/FUL*类MADS-box基因*ZmMADS4* (*ZMM4*)和*ZmMADS67*的表达,从而促进玉米开花(Sun et al., 2020)。此外, NF-Y基因家族中的*ZmNF-YC2*与*ZmNF-YA3*均能促进开花。*ZmNF-YC2*能转录激活*ZmNF-YA3*的表达, *ZmNF-YA3*则直接抑制AP2转录因子基因*ZmAP2*的表达,从而加速玉米开花(Su et al., 2018; 2021)。近期研究发现, *ZmNF-YC2*和*ZmNF-YA3*的表达水平受*ZmPRR37*蛋白的直接抑制,而在*ZmPRR37*启动子上存在一个与花期显著关联的SNP (SNP2071-C/T),该位点能够直接影响*ZmELF6*对*ZmPRR37*启动子的结合能力(Su et al., 2024)。该研究揭示了*ZmELF6*-*ZmPRR37*-*ZmNF-Ys*模块介导光周期途径调控玉米开花的作用机制,为解析玉米花期调控机理提供了新见解。

3.2.3 自主途径

自主途径是一条不依赖于光周期的开花途径,其中*ID1* (*INDETERMINATE1*)是主要调控基因,该基因编码植物特有的C₂H₂锌指蛋白,主要在未成熟叶片中表达,且其表达水平不受光周期影响(Colasanti et al., 1998; Colasanti and Sundaresan, 2000)。*id1*功能缺失型突变体表现叶片数增多、营养生长期延长以及开花期延迟的表型(Colasanti et al., 1998)。这表明*ID1*作为源自叶片的长距离成花信号,具有促进玉米开花的作用。此外, *ZmLD* (*Zea mays* *LUMINIDEPENDENS*)是自主开花途径的另一个关键调控基因。*ZmLD*与拟南芥*LD*高度同源,主要在茎尖分生组织和未成熟的花序中高表达,将该基因在拟南芥中异位过

量表达会使植株花序发育异常(van Nocke et al., 2000)。然而,相较于其它开花调控途径,已鉴定的自主途径调控基因还比较少,因此仍需加强对该途径中关键组分的挖掘。

3.2.4 GA途径

GA是影响玉米开花的关键激素。目前,关于GA生物合成和信号转导途径对玉米花期的影响已有较多研究(Evans and Poethig, 1995; Lawit et al., 2010)。其中,GA合成基因AN1、D5、D3以及D1通过控制体内GA含量来促进成花转变,从而加速玉米开花(Evans and Poethig, 1995)。在GA信号转导过程中,2个同源DELLA蛋白D8和D9对玉米的开花期产生影响。D8显性突变体表现出开花延迟和植株矮化的表型,与拟南芥中DELLA蛋白的作用相反,且在该基因上发掘的与开花期关联的SNPs仅能在单一环境中检测到,这在一定程度上限制了D8的应用(Winkler and Freeling, 1994; Thornsberry et al., 2001);而将D9突变后,玉米植株开花明显延迟;相反,D9的过量表达植株开花提早(Lawit et al., 2010)。此外,花序发育关键基因KN1 (KNOTTED1)能够转录激活GA失活基因ZmGA2ox1的表达,降低体内GA含量,从而延迟玉米开花(Bolduc and Hake, 2009)。然而,目前对于GA信号途径中其它开花调控因子的挖掘和机理解析仍有待深入研究。

3.2.5 年龄途径

年龄途径(miR156-SPL-miR172-AP2)也是一条不依赖于光周期的开花途径(Wang et al., 2009; Wu et al., 2009)。在玉米中,zma-miR156家族成员zma-miR-156b/clg/h以及下游基因GI15对开花起负调控作用,而ZmSPL13和ZmSPL29能够直接促进成花转变,从而诱导玉米开花(Lauter et al., 2005; Chuck et al., 2007; Yang et al., 2023a)。进一步分析发现,ZmSPL13和ZmSPL29蛋白通过2种机制促进玉米开花:在叶片中能直接激活成花素基因ZCN8的表达,以促进玉米开花;在茎尖分生组织中能够特异性结合在花器官发育相关的MADS-box基因ZMM3/4的启动子上,促进其表达,从而诱导玉米成花转变(Yang et al., 2023a)。AP2转录因子ZmRap2.7和ZmAP2是玉米花期的抑制基因,二者突变后,植株均表现为早花

(Liang et al., 2019; Su et al., 2021)。VGT1是ZmRap2.7上游的调控元件,通过抑制ZmRap2.7的表达促进开花(Salvi et al., 2007)。此外,AG (AGAMOUS)类MADS-box基因ZmMADS69作用于ZmRap2.7上游,抑制其表达,从而解除ZmRap2.7蛋白对ZCN8的转录抑制,进一步促进玉米开花(Liang et al., 2019)。

3.2.6 其它途径

除上述5条开花途径外,玉米花期还受到细胞分裂素(cytokinin, CK)的影响。研究发现,外施细胞分裂素活性物质BAP时,叶片中ZmEhd1 (Early heading date1)和ZCN8的表达被抑制,导致植株开花延迟(Cho et al., 2022),这表明CK在抑制玉米开花中起重要作用。此外,ZFL1和ZFL2(拟南芥LFY (LEAFY)的同源基因)是重要的玉米花器官发育调控因子,同时也是关键的开花整合因子。ZFL1/2的单突变体均表现为晚花,双突变体则表现出更晚花且雄穗雌化的表型,表明ZFL1和ZFL2功能冗余且发生功能分化(Bombliet et al., 2003)。进一步分析表明,ZFL2主要负责控制花序构型,而ZFL1负责控制开花期(Bombliet et al., 2003)。此外,调控玉米穗行数关键基因KRN6 (KERNEL NUMBER PER ROW6)被沉默后,植株表现为早花;而将其过量表达后,则导致植株晚花(Li et al., 2023b),这表明KRN6能够负调控玉米花期。

基于以上研究结果,我们推测,在玉米经历营养生长时相转变后,叶片和花序中多条开花途径被激活,进而协调植物激素GA和CK共同作用于叶片中的成花素基因ZCN8和茎尖分生组织中花发育基因MADS-box (ZMM3/4/ZmMADS67),以促进玉米花序从SAM向IM转变,最终诱导玉米开花(图4)。

4 影响玉米花期的外部因素

玉米花期受到多种外部因素的调控,包括光周期、种植密度(光强及光质)、温度和水分(干旱)以及矿物质营养等,目前认为前四者对玉米花期的影响较大。

4.1 光周期

玉米是起源于热带的短日照作物,对光周期(日照长短)较为敏感。玉米的光敏感临界日照时数为12–13

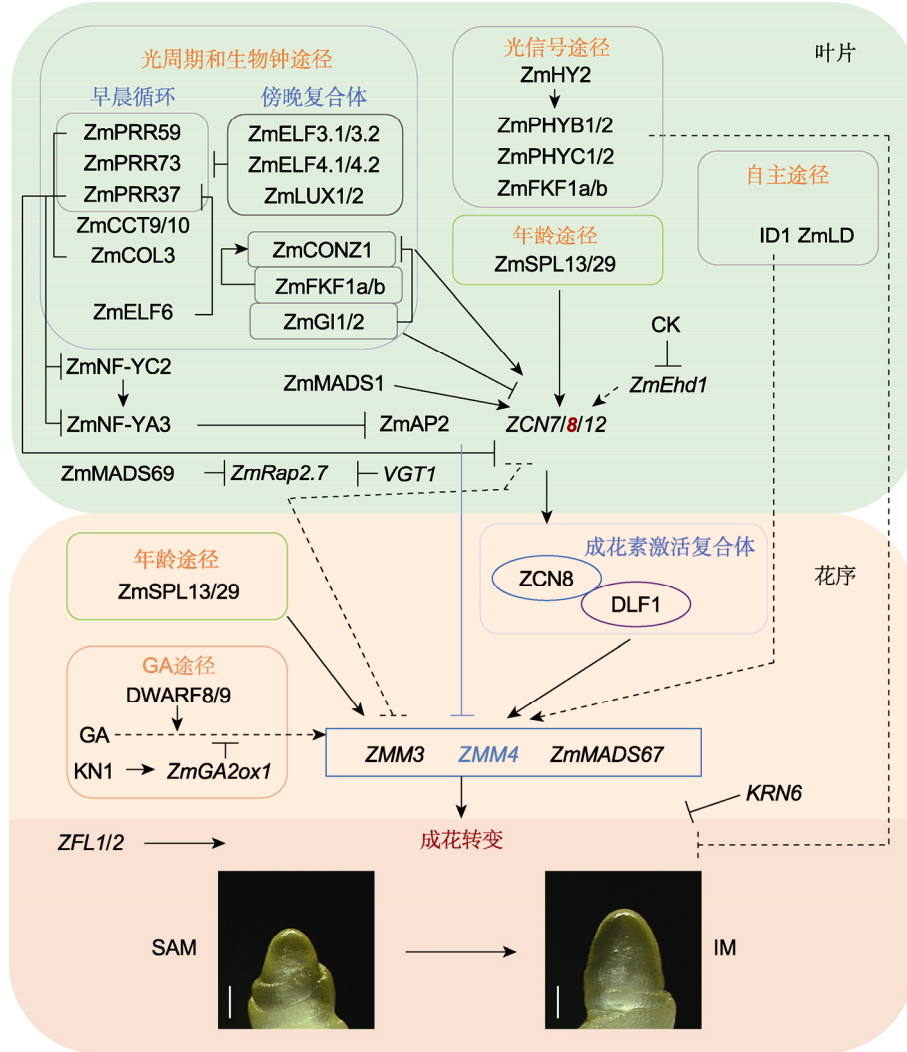


图4 玉米成花转变调控模型(改自Dong et al., 2012)

实线箭头和T型线分别代表激活和抑制。虚线箭头和T型线分别代表激活和抑制有待实验验证。CK: 细胞分裂素; GA: 赤霉素; SAM: 茎尖分生组织; IM: 花序分生组织。Bars=100 μm

Figure 4 The regulatory model of the floral transition in maize (revised from Dong et al., 2012)

Solid arrows and T-lines represent activation and repression, respectively. The dotted arrows and T-lines represent the activation and repression to be verified, respectively. CK: Cytokinin; GA: Gibberellin; SAM: Shoot apical meristem; IM: Inflorescence meristem. Bars=100 μm

小时, 随着光照时间的延长, 光周期反应加剧。研究表明, 玉米光周期反应的敏感时期发生在散粉期和吐丝期, 且吐丝期较散粉期反应更为敏感, 同一地区晚熟品种的光周期敏感度高于早熟品种(Kiniry et al., 1983; 王翠玲等, 2008)。此外, 具有优良抗逆性(耐旱性和耐湿性强、抗倒伏和抗病性强)的热带玉米种质的育种应用也受到光周期影响。当热带玉米种质从高纬度短日照热带地区引入到低纬度长日照温带地区种植时, 植株往往表现出茎节数和叶片数增多、营

养生长旺盛、生殖生长受到抑制、抽雄期和吐丝期延迟, 或雌雄间隔异常等表型, 导致植株晚花, 甚至不开花结果, 严重降低玉米产量(Holland and Goodman, 1995)。由此可见, 光周期敏感性严重限制了热带玉米在温带地区的种植。

4.2 种植密度(光强及光质)

种植密度与玉米雄穗分化发育密切相关。研究表明, 适当增加种植密度可以提高植株的叶面积指数及光

合作用能力,从而有助于提高玉米杂交种的单位面积产量。然而,种植密度的增加导致玉米群体内光照不足,对雌雄穗的发育产生不利影响,引起雄穗发育不良、果穗变小、雌雄开花间隔期延长、空秆率增高等问题(樊明等, 2006; 李春奇等, 2010)。此外,光质对作物生长发育也起到重要作用。玉米雄穗发育期对单色光非常敏感,不同光质对雄花育性有不同影响,其中红光和蓝光可导致雄穗的颖花全部退化,而黄光的影响最小(赫忠友等, 1998)。为了探索高密度种植对玉米花序发育的影响,本实验室在前期研究中系统比较了2种模拟遮阴条件下(白天结束后进行远红光处理, EOD-FR; 以及白天正常光照中补充远红光处理, WL+FR)玉米雄穗(V3–V9期)和雌穗(V8–V12期)的发育进程。研究发现,模拟遮阴处理有效加速了花序分生组织(SAM)向花分生组织(IM)的转变,使得雄穗和雌穗中的各类分生组织提前发育(Kong et al., 2023)。这进一步证实光强及光质与玉米花序发育密切相关。

4.3 温度

玉米花期对外界温度极为敏感,温度过高或过低均会严重影响其生殖发育。通常情况下,高温和短日照会加速玉米的生长发育,促进雄穗分化,缩短花期,但也可能导致果穗变小;低温和长光照则会延长雄穗的分化时间,增加小穗小花数量,延缓开花和结实,从而有助于果穗变大(周洪生等, 1997; 赫忠友等, 1998)。此外,玉米生育期长短与有效积温密切相关,生育期越长的玉米种质所需的积温越多。然而,当前对于玉米花期响应温度变化调控机制的研究仍非常匮乏。

4.4 水分(干旱)

干旱胁迫是玉米生产中常见的非生物胁迫之一,对玉米产量构成严重威胁(Daryanto et al., 2016; Gupta et al., 2020)。在玉米花期,若发生缺水或干旱,虽然受精和花药开裂速度略有加快,但植株难以吐丝,导致散粉与吐丝之间的间隔期延长,花期不遇,最终显著降低玉米产量(Bruce et al., 2002)。土壤水分是玉米生长发育过程中最主要的水分来源。为进一步探究干旱胁迫对玉米花序发育的分子调控机制,研究人员对玉米植株进行持续的干旱处理,结果表明干旱胁迫延缓了玉米雌雄花序的发育进程,雄穗长度保持不

变,而雌穗变短,导致玉米产量下降。进一步分析发现,干旱胁迫抑制雌穗花丝的伸长;通过对雌穗花丝伸长关键时期进行转录组分析,鉴定出玉米雌雄间隔期的关键调控基因 α -expansin4 (*ZmEXPA4*),该基因受干旱胁迫诱导表达,过量表达*ZmEXPA4*显著缩短了玉米雌雄间隔期,使植株的雌雄间隔期更加协调(Liu et al., 2021)。

5 玉米关键花期基因功能性自然变异的挖掘及其在育种中的应用

玉米的驯化和遗传改良经历了4个漫长的过程:(1)从野生种(大刍草)到农家种的驯化过程;(2)从农家种到早期自交系的改良过程;(3)从热带材料到温带适应性材料的扩展过程;(4)从早期自交系到高强度商业化自交系的现代玉米育种过程(Doebley, 2004; Zhang et al., 2023)。在从热带向温带扩展的过程中,玉米通过提前开花和降低对光周期的敏感度,逐步实现了地域适应性。在玉米生态适应性扩展的过程中,多个开花期基因的功能性自然变异发挥了重要作用,包括*VGT1*、*ZmMADS69*、*ZCN8*、*ZmCONZ1*、*DLF1*、*ZmMADS67*、*ZmCCT9*、*ZmCCT10*、*ZmELF3.1*、*ZmPHYB2*和*ZmFKF1b* (Salvi et al., 2007; Yang et al., 2013; Castelletti et al., 2014; Huang et al., 2018; Guo et al., 2018; Liang et al., 2019; Sun et al., 2020; Wu et al., 2023; Zhao et al., 2023)等(图5)。

*VGT1*是首个被克隆的玉米开花QTL,是一个约2 kb的保守非编码区,作用于开花抑制基因*ZmRap2.7*上游70 kb处,通过抑制其表达来促进玉米开花(Salvi et al., 2007)。进一步研究发现,*VGT1*上微型转座子(MITE)的插入与早花密切相关,在温带玉米中MITE插入频率(75%)显著高于热带玉米(25%) (Ducrocq et al., 2008)。此外,位于*ZmRap2.7-ZCN8*模块上游的*ZmMADS69*,由于其5'调控区的核苷酸多态性降低,其表达水平在现代栽培玉米中显著高于大刍草,促进了玉米从热带地区向温带地区的适应(Liang et al., 2019)。

*ZCN8*是玉米响应光周期的成花激活子,其启动子上的SNP-1245与开花时间高度相关。该SNP有A和G两种基因型。其中,A基因型(SNP-1245A)属于早花基因型,携带该基因型的玉米品系中,*ZCN8*的表达水平较高,表现为早花;G基因型(SNP-1245G)

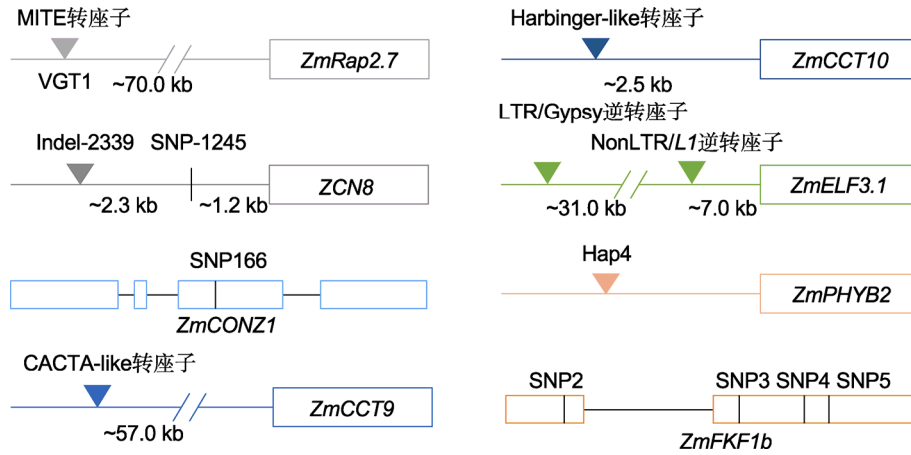


图5 玉米中关键花期基因功能性自然变异结构示意图(Salvi et al., 2007; Yang et al., 2013; Huang et al., 2018; Guo et al., 2018; Wu et al., 2023; Zhao et al., 2023; Li et al., 2023c; Chen et al., 2024)

Figure 5 Schematic diagram of functional natural variation of key flowering genes in maize (Salvi et al., 2007; Yang et al., 2013; Huang et al., 2018; Guo et al., 2018; Wu et al., 2023; Zhao et al., 2023; Li et al., 2023c; Chen et al., 2024)

则相反(Guo et al., 2018)。此外, *ZCN8*启动子区的 Indel-2339缺失同样导致玉米提早开花, 该基因型在早花温带玉米中的等位频率远高于晚花热带玉米(Guo et al., 2018)。这些结果表明, *ZCN8*启动子区域的SNP-1245和Indel-2339在玉米从热带地区向温带地区扩张的过程中发挥重要作用。*ZmCONZ1*是*ZCN8*的正调控基因, 其编码区第166个氨基酸与开花期密切相关, 该位点存在A和G两种基因型。其中, A基因型(SNP-166A)属于早花优异基因型, 携带该基因型的玉米品系中, *ZmCONZ1*表达水平高于G基因型(SNP-166G)的品系; SNP-166A基因型在温带玉米中的分布频率(58%)远高于热带玉米(4%), 特别是在高纬度北美玉米品种中的分布较多, 这表明*ZmCONZ1*的SNP-166A基因型在玉米适应北方高纬度地区中起促进作用(Wu et al., 2023)。此外, *DLF1*作为*ZCN8*的互作蛋白, 两者共同形成玉米FAC, 进一步促进*DLF1*激活下游花发育基因*ZmMADS4* (*ZMM4*)和*ZmMADS67*的表达, 诱导玉米开花。研究显示, 在大刍草向现代栽培玉米的演化过程中, *DLF1*的3'调控区和*ZmMADS67*明显受到了选择(Sun et al., 2020), 这表明*ZCN8/DLF1*模块在促进玉米区域适应性中起关键作用。

ZmCCT9、*ZmCCT10*和*ZmELF3.1*是玉米响应光周期的关键调控基因。其中, *ZmCCT9*和*ZmCCT10*的上游分别插入了Harbinger-like和CACTA-like转座

子, 抑制这2个基因的表达, 从而降低了植株对光周期的敏感性, 促进开花(Yang et al., 2013; Huang et al., 2018)。*ZmELF3.1*启动子区域存在2个紧密连锁的逆转座子, 分别为位于其上游7 kb处的NonLTR/L1逆转座子和31 kb处的LTR/Gypsy逆转座子。携带这2个逆转座子的自交系中, *ZmELF3.1*的表达水平较高, 且表现早花表型(Zhao et al., 2023)。由此可见, *ZmCCT9*、*ZmCCT10*和*ZmELF3.1*启动子区的自然变异与开花密切相关, 并在玉米从热带向温带扩张的过程中发挥重要作用。

此外, 光受体介导的光信号途径也在玉米地域适应性中发挥关键作用。例如, 红光受体基因*ZmPHYB2*的早花优异基因型为单倍型Hap4, 该单倍型的等位基因频率在我国玉米育种进程中随着育种年代的推进逐步提高, 而其表达水平逐渐降低(Li et al., 2023a)。蓝光受体基因*ZmFKF1b*在我国近现代玉米选育过程中随着育种年代的推进核酸多态性显著降低, 进一步分析表明, *ZmFKF1b*的早花单倍型是*ZmFKF1b*^{Hap_C7-2}, 携带该单倍型的玉米种质中, *ZmFKF1b*的表达水平较携带*ZmFKF1b*^{Hap_Z58}单倍型的种质高, 且开花时间提前。这主要是因为*ZmFKF1b*^{Hap_C7-2}单倍型玉米种质对光周期的敏感度显著降低, 使得玉米能够适应低纬度温带地区(Chen et al., 2024)。

综上所述, 玉米开花期是一个复杂的农艺性状,

在玉米从热带地区扩张到温带地区的过程中,有诸多参与花期调控基因的功能性自然变异发挥重要作用。然而,目前对玉米关键花期基因自然变异的研究仍然十分有限。因此,深入挖掘更多的花期基因及其功能性自然变异,对于理解玉米的地域适应性具有重要的指导意义。

6 研究展望

6.1 玉米花期调控网络复杂,当前鉴定的花期基因及调控网络有待进一步深化

开花期是玉米适应不同生态环境种植的关键决定因素。多项研究表明,玉米开花期是由众多微效基因共同控制的数量性状,花期的长短往往受到遗传物质及外界环境的共同影响(Buckler et al., 2009; Li et al., 2016)。由此可见,玉米花期调控十分复杂。Dong等(2012)基于拟南芥和水稻中的开花调控网络,预测出包含40多个基因的玉米开花调控网络,但目前仅有少数基因得到了功能解析。总体而言,从玉米中克隆的花期基因数目远远少于模式植物拟南芥,拟南芥中至少有306个基因参与不同的开花调控途径(Fornara et al., 2010; Bouché et al., 2016),也远落后于重要单子叶禾本科植物水稻。此外,现有的玉米花期调控网络研究大多处于初步阶段,许多推断的调控网络缺乏直接的分子生物学和遗传学证据支持。因此,我们亟须鉴定更多的玉米开花基因,以丰富玉米开花调控通路,完善其花期遗传调控网络,从而为培育适应不同生态区种植的玉米新品种提供理论依据和基因资源。

6.2 玉米关键花期基因的功能性自然变异有待进一步挖掘

目前,已有大量研究基于玉米花期及光周期敏感性进行的QTLs分析。研究显示,玉米基因组上至少含有上千个SNPs和近百个基因组区域与花期性状密切相关,这些位点几乎遍布于玉米的10条染色体上。这些QTLs能被统计方法检测出来,预示着其背后必然有功能性的自然变异发挥作用,其中一些QTLs在不同遗传群体或多项研究中被反复鉴定,如*ZmCCT10*和*ZCN8* (Hung et al., 2012; Yang et al., 2013; Guo et al., 2018; Zhong et al., 2021),表明这些QTLs的功

能变异在自然界中可能以相对较高的频率存在。然而,仍有相当一部分QTLs只能在特定遗传群体,尤其是在双亲连锁群体中被特异性检测到,这暗示可能存在稀有功能变异对玉米花期起到调控作用,那么这些QTLs的功能变异可能需要通过复杂的正向遗传学方法进行克隆和鉴定。即使以上2种情况相加,目前真正被克隆并鉴定出功能性自然变异的花期基因仍十分有限。此外,玉米的演化经历了漫长且复杂的育种过程,研究人员对这些过程中的基因组选择区域进行了深入研究(Hufford et al., 2012; Liu et al., 2015a, 2015b; Wang et al., 2020; Chen et al., 2022b)。尽管不同演化过程的遗传选择基础有所不同,但无一例外地都包含了大量花期相关基因。这些花期基因被选择下来,背后必然存在导致基因功能改变的功能性自然变异,这些功能变异才是玉米育种过程中真正的靶标。然而,目前真正被克隆并鉴定的受选择功能性自然变异的基因仅有*VGT1*、*ZmMADS69*、*ZCN8*、*ZmCONZ1*、*DLF1*、*ZmMADS67*、*ZmCCT9*、*ZmCCT10*、*ZmELF3.1*、*ZmPHYB2*和*ZmFKF1b* (Salvi et al., 2007; Yang et al., 2013; Castelletti et al., 2014; Huang et al., 2018; Guo et al., 2018; Liang et al., 2019; Sun et al., 2020; Wu et al., 2023; Zhao et al., 2023)。此外,*ZmPRR37a*被认为在玉米演化过程中发挥重要作用(Yang et al., 2023a),尽管有较强的群体遗传学证据支撑,然而其功能性自然变异/单倍型并未鉴定清楚,一定程度上限制了对玉米演化过程的理解及这些基因在玉米花期改良中的应用。总体而言,鉴于玉米花期遗传调控基础的复杂性,目前对花期基因功能性自然变异的挖掘还相对滞后。因此,深入挖掘玉米花期调控基因的功能性自然变异将是未来玉米花期研究的重点方向之一。

6.3 利用热带玉米种质突破温带玉米种质同质化问题是花期基因及其优异自然变异应用的重要途径

我国并非玉米起源国和种质多样性中心,因此,外来种质资源的利用对于我国玉米育种的突破至关重要。然而,随着高强度商业化育种的推进,我国玉米种质资源的遗传背景和多样性日益狭窄。目前,种质同质化是限制我国玉米产量进一步提升的关键瓶颈。

玉米起源于热带,热带玉米种质中含有丰富的优良基因资源。一方面,热带地区环境多变、温湿度高、

病虫害频发,这使得热带种质在抗逆性和抗病性方面具有显著优势(Liu et al., 2015a; Wang et al., 2016)。例如,玉米中关键的抗旱基因*ZmVPP1* (Wang et al., 2016)、*ZmSRO1d* (Gao et al., 2022)、*ZmNAC111* (Mao et al., 2015)和*ZmRtn16* (Tian et al., 2023);以及抗南方锈病基因*ZmRppC* (Chen et al., 2022a; Deng et al., 2022),均是从热带种质中挖掘和鉴定出来的。热带玉米种质资源多样性丰富,并包含许多温带种质中已经丢失或正在丢失的优良基因资源。随着玉米从热带地区向温带地区的扩张,其多样性严重下降,伴随许多重要优良基因的丢失。例如,抗旱优异等位基因型*ZmSRO1d-R*在大刍草中以较高频率存在,但在玉米由热带亚热带地区向温带地区扩散及现代玉米育种过程中其频率逐渐下降(Gao et al., 2022);同样,叶夹角及耐密性改良的*UPA2*优良等位基因在玉米驯化过程中丢失,仅在热带大刍草中存在(Tian et al., 2019);另外,调控穗行数和产量调控基因*KRN2* (Chen et al., 2022b)及高蛋白形成和氮素高效利用关键基因*THP9* (Huang et al., 2022)也都是从大刍草中重新克隆并找回的。此外,由于热带种质与温带种质遗传距离较远,其改良种质与温带材料普遍具有良好的配合力(倪昔玉等, 1996; 李新海等, 2000)。历史上,通过对热带种质的巧妙应用创制出的改良自交系曾组配出具有革命意义的优良品种,如引入热带种质血源的自交系昌7-2 (崔俊明等, 2003),该自交系曾培育出50余个优良玉米杂交种,其中包括我国生产上推广面积最大的玉米杂交种郑单958。因此,合理利用热带玉米种质是解决我国玉米种质同质化问题的重要技术途径。

然而,在实际生产中,北方长日照条件下的大部分热带种质会出现开花延迟甚至不开花的现象,这极大地限制了热带种质在温带地区的应用。当前,全球主要的玉米产区,如我国的黄淮海夏玉米区、北方春玉米区和美国的黄金玉米带,均集中在中纬度的温带地区。这是玉米从热带向温带扩张选择的结果,也预示着对花期及光周期敏感性的选择可以实现热带种质向温带的适应性改良。研究表明,这一过程至少涉及对*VGT1*、*ZmMADS69*、*ZCN8*、*ZmCONZ1*、*DLF1*、*ZmMADS67*、*ZmCCT9*、*ZmCCT10*、*ZmELF3.1*、*ZmPHYB2*和*ZmFKF1b*等重要花期基因功能变异位点的人工选择(Salvi et al., 2007; Yang et al., 2013;

Castelletti et al., 2014; Huang et al., 2018; Guo et al., 2018; Liang et al., 2019; Sun et al., 2020; Wu et al., 2023; Zhao et al., 2023)。未来,基于花期性状的全基因组选择技术、主效基因的分子标记辅助选择技术及基因编辑技术等分子育种方法,促进玉米近源热带资源的高效改良应用,将成为加速温带玉米种质突破的有效途径。

作者贡献声明

杨娟、王宝宝和王海洋:设计文章思路,文稿校对;
杨娟、赵月磊和陈晓远:文章初稿撰写。

参考文献

- Abedon BG, Hatfield RD, Tracy WF** (2006). Cell wall composition in juvenile and adult leaves of maize (*Zea mays* L.). *J Agric Food Chem* **54**, 3896–3900.
- Bartel DP** (2004). MicroRNAs: genomics, biogenesis, mechanism, and function. *Cell* **116**, 281–297.
- Bäurle I, Dean C** (2006). The timing of developmental transitions in plants. *Cell* **125**, 655–664.
- Beavis WD, Smith OS, Grant D, Fincher R** (1994). Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F₄ progeny from maize. *Crop Sci* **34**, 882–896.
- Bendix C, Mendoza JM, Stanley DN, Meeley R, Harmon FG** (2013). The circadian clock-associated gene *gigantea1* affects maize developmental transitions. *Plant Cell Environ* **36**, 1379–1390.
- Beydler B, Osadchuk K, Cheng CL, Manak JR, Irish EE** (2016). The juvenile phase of maize sees upregulation of stress-response genes and is extended by exogenous jasmonic acid. *Plant Physiol* **171**, 2648–2658.
- Bolduc N, Hake S** (2009). The maize transcription factor *KNOTTED1* directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1*. *Plant Cell* **21**, 1647–1658.
- Bomblies K, Wang RL, Ambrose BA, Schmidt RJ, Meeley RB, Doebley J** (2003). Duplicate *FLORICAULA/LEAFY* homologs *zfl1* and *zfl2* control inflorescence architecture and flower patterning in maize. *Development* **130**, 2385–2395.
- Bouché F, Lobet G, Tocquin P, Périlleux C** (2016). FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana*. *Nucleic Acids Res* **44**, D1167–D1171.

- Bouchet S, Servin B, Bertin P, Madur D, Combes V, Dumas F, Brunel D, Laborde J, Charcosset A, Nicolas S** (2013). Adaptation of maize to temperate climates: mid-density genome-wide association genetics and diversity patterns reveal key genomic regions, with a major contribution of the *Vgt2* (*ZCN8*) locus. *PLoS One* **8**, e71377.
- Bruce WB, Edmeades GO, Barker TC** (2002). Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *J Exp Bot* **53**, 13–25.
- Buckler ES, Holland JB, Bradbury PJ, Acharya CB, Brown PJ, Browne C, Ersoz E, Flint-Garcia S, Garcia A, Glaubitz JC, Goodman MM, Harjes C, Guill K, Kroon DE, Larsson S, Lepak NK, Li HH, Mitchell SE, Pressoir G, Peiffer JA, Rosas MO, Rocheford TR, Romay MC, Romero S, Salvo S, Sanchez Villeda H, da Silva HS, Sun Q, Tian F, Upadyayula N, Ware D, Yates H, Yu JM, Zhang ZW, Kresovich S, McMullen MD** (2009). The genetic architecture of maize flowering time. *Science* **325**, 714–718.
- Castelletti S, Tuberosa R, Pindo M, Salvi S** (2014). A MITE transposon insertion is associated with differential methylation at the maize flowering time QTL *Vgt1*. *G3 (Bethesda)* **4**, 805–812.
- Chen GS, Zhang B, Ding JQ, Wang HZ, Deng C, Wang JL, Yang QH, Pi QY, Zhang RY, Zhai HY, Dong JF, Huang JS, Hou JB, Wu JH, Que JM, Zhang F, Li WQ, Min HX, Tabor G, Li BL, Liu XG, Zhao JR, Yan JB, Lai ZB** (2022a). Cloning southern corn rust resistant gene *RppK* and its cognate gene *AvrRppK* from *Puccinia polysora*. *Nat Commun* **13**, 4392.
- Chen SH, Gao S, Wang DY, Liu J, Ren YY, Wang ZH, Wei X, Wang Q, Huang XH** (2024). *FKF1b* controls reproductive transition associated with adaptation to geographical distribution in maize. *J Integr Plant Biol* **66**, 943–955.
- Chen WK, Chen L, Zhang X, Yang N, Guo JH, Wang M, Ji SH, Zhao XY, Yin PF, Cai LC, Xu J, Zhang LL, Han YJ, Xiao YN, Xu G, Wang YB, Wang SH, Wu S, Yang F, Jackson D, Cheng JK, Chen SH, Sun CQ, Qin F, Tian F, Fernie AR, Li JS, Yan JB, Yang XH** (2022b). Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice. *Science* **375**, eabg7985.
- Cho LH, Yoon J, Tun W, Baek G, Peng X, Hong WJ, Mori IC, Hojo Y, Matsuura T, Kim SR, Kim ST, Kwon SW, Jung KH, Jeon JS, An G** (2022). Cytokinin increases vegetative growth period by suppressing florigen expression in rice and maize. *Plant J* **110**, 1619–1635.
- Chuck G, Cigan AM, Saeteurn K, Hake S** (2007). The heterochronic maize mutant *Corngrass1* results from over-expression of a tandem microRNA. *Nat Genet* **39**, 544–549.
- Colasanti J, Sundaresan V** (2000). ‘Florigen’ enters the molecular age: long-distance signals that cause plants to flower. *Trends Biochem Sci* **25**, 236–240.
- Colasanti J, Yuan Z, Sundaresan V** (1998). The *indeterminate* gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize. *Cell* **93**, 593–603.
- Cui JM, Zhao B, Sun BD, Pei ZQ, Liu ZP, Wang YF, Lu DW, Lu LY, Sun HC, Niu YF, Zheng LM, Fan Y, Cui JM** (2003). Breeding and application of YW-S inbred maize line Chang 7-2. *Rain Fed Crops* **23**, 187–191. (in Chinese)
崔俊明, 赵博, 孙本栋, 裴振群, 刘智萍, 王燕峰, 卢道文, 芦连勇, 孙海潮, 牛永峰, 郑丽敏, 范阳, 崔建民 (2003). YW-S 血缘玉米自交系昌7-2的选育及应用. *杂粮作物* **23**, 187–191.
- Danilevskaia ON, Meng X, Selinger DA, Deschamps S, Hermon P, Vansant G, Gupta R, Ananiev EV, Muszynski MG** (2008). Involvement of the MADS-box gene *ZMM4* in floral induction and inflorescence development in maize. *Plant Physiol* **147**, 2054–2069.
- Daryanto S, Wang LX, Jacinthe PA** (2016). Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. *PLoS One* **11**, e0156362.
- Deng C, Leonard A, Cahill J, Lv M, Li Y, Thatcher S, Li X, Zhao X, Du W, Li Z, Li H, Llaca V, Fengler K, Marshall L, Harris C, Tabor G, Li Z, Tian Z, Yang Q, Chen Y, Tang J, Wang X, Hao J, Yan J, Lai Z, Fei X, Song W, Lai J, Zhang X, Shu G, Wang Y, Chang Y, Zhu W, Xiong W, Sun J, Li B, Ding J** (2022). The RppC-AvrRppC NLR-effector interaction mediates the resistance to southern corn rust in maize. *Mol Plant* **15**, 904–912.
- Doebley J** (2004). The genetics of maize evolution. *Annu Rev Genet* **38**, 37–59.
- Dong ZS, Danilevskaia O, Abadie T, Messina C, Coles N, Cooper M** (2012). A gene regulatory network model for floral transition of the shoot apex in maize and its dynamic modeling. *PLoS One* **7**, e43450.
- Ducrocq S, Madur D, Veyrieras JB, Camus-Kulandaivelu L, Kloiber-Maitz M, Presterl T, Ouzunova M, Manicacci D, Charcosset A** (2008). Key impact of *Vgt1* on flowering time adaptation in maize: evidence from association map-

- ping and ecogeographical information. *Genetics* **178**, 2433–2437.
- Evans MMS, Passas HJ, Poethig RS** (1994). Heterochronic effects of *glossy15* mutations on epidermal cell identity in maize. *Development* **120**, 1971–1981.
- Evans MMS, Poethig RS** (1995). Gibberellins promote vegetative phase change and reproductive maturity in maize. *Plant Physiol* **108**, 475–487.
- Fan M, Li XH, Feng HP** (2006). Influence of planting density on male and female corn gametophyte blossom progress. *Seed World* (10), 26–27. (in Chinese)
- 樊明, 李小惠, 冯海萍** (2006). 种植密度对玉米雌雄穗开花进度及产量的影响. *种子世界* (10), 26–27.
- Foerster JM, Beissinger T, De Leon N, Kaeppeler S** (2015). Large effect QTL explain natural phenotypic variation for the developmental timing of vegetative phase change in maize (*Zea mays* L.). *Theor Appl Genet* **128**, 529–538.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations Agriculture Databases (FAO, 2021)**. <http://www.fao.org/statistics/databases/en/>.
- Fornara F, De Montaigu A, Coupland G** (2010). SnapShot: control of flowering in *Arabidopsis*. *Cell* **141**, 550–550.
- Franklin KA, Prækel U, Stoddart WM, Billingham OE, Halliday KJ, Whitelam GC** (2003). Phytochromes B, D, and E act redundantly to control multiple physiological responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **131**, 1340–1346.
- Gao HJ, Cui JJ, Liu SX, Wang SH, Lian YY, Bai YT, Zhu TF, Wu HH, Wang YJ, Yang SP, Li XF, Zhuang JH, Chen LM, Gong ZZ, Qin F** (2022). Natural variations of *ZmSRO1d* modulate the trade-off between drought resistance and yield by affecting ZmRBOHC-mediated stomatal ROS production in maize. *Mol Plant* **15**, 1558–1574.
- Ge TD, Huang DF, Lu B, Tang DM, Song SW** (2008). Effect of inorganic and organic nitrogen supply on accumulation of carbohydrate and nitrogen in tomato seedlings under hydroponic culture. *Chin J Appl Environ Biol* **14**, 604–609. (in Chinese)
- 葛体达, 黄丹枫, 芦波, 唐东梅, 宋世威** (2008). 无机氮和有机氮对水培番茄幼苗碳水化合物积累及氮素吸收的影响. *应用与环境生物学报* **14**, 604–609.
- Guo L, Wang XH, Zhao M, Huang C, Li C, Li D, Yang CJ, York AM, Xue W, Xu GH, Liang YM, Chen QY, Doebley JF, Tian F** (2018). Stepwise *cis*-regulatory changes in *ZCN8* contribute to maize flowering-time adaptation. *Curr Biol* **28**, 3005–3015.
- Gupta A, Rico-Medina A, Caño-Delgado AI** (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science* **368**, 266–269.
- He ZY, Tan SY, Lin L, Hong DK, Bai CY** (1998). Study on various light intensity and its quality affecting the fertility of maize staminate flower. *Chin Agric Sci Bull* **14**(4), 6–8. (in Chinese)
- 赫忠友, 谭树义, 林力, 洪德开, 白翠云** (1998). 不同光照强度和光质对玉米雄花育性的影响. *中国农学通报* **14**(4), 6–8.
- Hibara KI, Isono M, Mimura M, Sentoku N, Kojima M, Sakakibara H, Kitomi Y, Yoshikawa T, Itoh JI, Nagato Y** (2016). Jasmonate regulates juvenile-to-adult phase transition in rice. *Development* **143**, 3407–3416.
- Holland JB, Goodman MM** (1995). Combining ability of tropical maize accessions with U.S. germplasm. *Crop Sci* **35**, 767–773.
- Huang C, Sun HY, Xu DY, Chen QY, Liang YM, Wang XF, Xu GH, Tian JG, Wang CL, Li D, Wu LS, Yang XH, Jin WW, Doebley JF, Tian F** (2018). *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes. *Proc Natl Acad Sci USA* **115**, E334–E341.
- Huang YC, Wang HH, Zhu YD, Huang X, Li S, Wu XG, Zhao Y, Bao ZG, Qin L, Jin YB, Cui YH, Ma GJ, Xiao Q, Wang Q, Wang JC, Yang XR, Liu HJ, Lu XD, Larkins BA, Wang WQ, Wu YR** (2022). *THP9* enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize. *Nature* **612**, 292–300.
- Hufford MB, Xu X, van Heerwaarden J, Pyhäjärvi T, Chia JM, Cartwright RA, Elshire RJ, Glaubitz JC, Guill KE, Kaeppeler SM, Lai JS, Morrell PL, Shannon LM, Song C, Springer NM, Swanson-Wagner RA, Tiffin P, Wang J, Zhang G, Doebley J, McMullen MD, Ware D, Buckler ES, Yang S, Ross-Ibarra J** (2012). Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nat Genet* **44**, 808–811.
- Huijser P, Schmid M** (2011). The control of developmental phase transitions in plants. *Development* **138**, 4117–4129.
- Hung HY, Shannon LM, Tian F, Bradbury PJ, Chen C, Flint-Garcia SA, McMullen MD, Ware D, Buckler ES, Doebley JF, Holland JB** (2012). *ZmCCT* and the genetic basis of day-length adaptation underlying the postdomestication spread of maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, E1913–E1921.
- Kiniry JR, Ritchie JT, Musser RL, Flint EP, Iwig WC** (1983). The photoperiod sensitive interval in maize. *Agron J* **75**, 687–690.
- Kong DX, Li CY, Xue WC, Wei HB, Ding H, Hu GZ, Zhang**

- XM, Zhang GS, Zou T, Xian YT, Wang BB, Zhao YP, Liu YT, Xie YR, Xu MY, Wu H, Liu Q, Wang HY** (2023). UB2/UB3/TSH4-anchored transcriptional networks regulate early maize inflorescence development in response to simulated shade. *Plant Cell* **35**, 717–737.
- Lauter N, Kampani A, Carlson S, Goebel M, Moose SP** (2005). *microRNA172* down-regulates *glossy15* to promote vegetative phase change in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 9412–9417.
- Lawit SJ, Wych HM, Xu DP, Kundu S, Tomes DT** (2010). Maize DELLA proteins dwarf plant8 and dwarf plant9 as modulators of plant development. *Plant Cell Physiol* **51**, 1854–1868.
- Lazakis CM, Coneva V, Colasanti J** (2011). *ZCN8* encodes a potential orthologue of *Arabidopsis* FT florigen that integrates both endogenous and photoperiod flowering signals in maize. *J Exp Bot* **62**, 4833–4842.
- Li CQ, Cao RY, Zheng HM, Zhang SL, Li Y, Li CH** (2010). Effects of planting density on the development of maize tassel. *J Hennan Agric Univ* **44**, 630–634. (in Chinese)
李春奇, 曹偌遥, 郑慧敏, 张守林, 李芸, 李潮海 (2010). 种植密度对玉米雄穗发育的影响. 河南农业大学学报 **44**, 630–634.
- Li CY, Li YY, Song GS, Yang D, Xia ZC, Sun CH, Zhao YL, Hou M, Zhang MY, Qi Z, Wang BB, Wang HY** (2023a). Gene expression and expression quantitative trait loci analyses uncover natural variations underlying the improvement of important agronomic traits during modern maize breeding. *Plant J* **115**, 772–787.
- Li J, Li CY** (2019). Seventy-year major research progress in plant hormones by Chinese scholars. *Sci Sin Vitae* **49**, 1227–1281. (in Chinese)
黎家, 李传友 (2019). 新中国成立70年来植物激素研究进展. 中国科学: 生命科学 **49**, 1227–1281.
- Li QQ, Wu GX, Zhao YP, Wang BB, Zhao BB, Kong DX, Wei HB, Chen CX, Wang HY** (2020). CRISPR/Cas9-mediated knockout and overexpression studies reveal a role of maize phytochrome C in regulating flowering time and plant height. *Plant Biotechnol J* **18**, 2520–2532.
- Li WY, Jia HT, Li MF, Huang YQ, Chen WK, Yin PF, Yang ZX, Chen QY, Tian F, Zhang ZX, Yang XH, Liu L** (2023b). Divergent selection of *KNR6* maximizes grain production by balancing the flowering-time adaptation and ear size in maize. *Plant Biotechnol J* **21**, 1311–1313.
- Li XH, Li MS, Yuan LX, Zhang SH** (2000). Research on improvement and utilization of tropical, subtropical maize germplasm. *Sci Agric Sin* **33**(S1), 20–26. (in Chinese)
李新海, 李明顺, 袁力行, 张世煌 (2000). 热带、亚热带玉米种质的研究与利用. 中国农业科学 **33**(S1), 20–26.
- Li YX, Li CH, Bradbury PJ, Liu XL, Lu F, Romay CM, Glaubitz JC, Wu X, Peng B, Shi YS, Song YC, Zhang DF, Buckler ES, Zhang ZW, Li Y, Wang TY** (2016). Identification of genetic variants associated with maize flowering time using an extremely large multi-genetic background population. *Plant J* **86**, 391–402.
- Li ZG, Li K, Yang XH, Hao HQ, Jing HC** (2021). Combined QTL mapping and association study reveals candidate genes for leaf number and flowering time in maize. *Theor Appl Genet* **134**, 3459–3472.
- Li ZM, Gao FR, Liu YJ, Abou-Elwafa SF, Qi JL, Pan HB, Hu XM, Ren ZZ, Zeng HX, Liu ZX, Zhang DL, Xi ZY, Liu TX, Chen YH, Su HH, Xiong SP, Ku L** (2023c). *ZmGl2* regulates flowering time through multiple flower development pathways in maize. *Plant Sci* **332**, 111701.
- Liang YM, Liu Q, Wang XF, Huang C, Xu GH, Hey S, Lin HY, Li C, Xu DY, Wu LS, Wang CL, Wu WH, Xia JL, Han X, Lu SJ, Lai JS, Song WB, Schnable PS, Tian F** (2019). *ZmMADS69* functions as a flowering activator through the *ZmRap2.7-ZCN8* regulatory module and contributes to maize flowering time adaptation. *New Phytol* **221**, 2335–2347.
- Liu BX, Zhang B, Yang ZR, Liu Y, Yang SP, Shi YL, Jiang CF, Qin F** (2021). Manipulating *ZmEXPA4* expression ameliorates the drought-induced prolonged anthesis and silking interval in maize. *Plant Cell* **33**, 2058–2071.
- Liu HJ, Wang XQ, Warburton ML, Wen WW, Jin ML, Deng M, Liu J, Tong H, Pan QC, Yang XH, Yan JB** (2015a). Genomic, transcriptomic, and phenomic variation reveals the complex adaptation of modern maize breeding. *Mol Plant* **8**, 871–884.
- Liu L, Du YF, Shen XM, Li MF, Sun W, Huang J, Liu ZJ, Tao YS, Zheng YL, Yan JB, Zhang ZX** (2015b). *KRN4* controls quantitative variation in maize kernel row number. *PLoS Genet* **11**, e1005670.
- Mao HD, Wang HW, Liu SX, Li ZG, Yang XH, Yan JB, Li JS, Tran LSP, Qin F** (2015). A transposable element in a *NAC* gene is associated with drought tolerance in maize seedlings. *Nat Commun* **6**, 8326.
- Mcneillis TW, Deng XW** (1995). Light control of seedling morphogenetic pattern. *Plant Cell* **7**, 1749–1761.
- Meng X, Muszynski MG, Danilevskaia ON** (2011). The *FT*-like *ZCN8* gene functions as a floral activator and is involved in photoperiod sensitivity in maize. *Plant Cell* **23**, 942–960.

- Moose SP, Sisco PH** (1994). *Glossy15* controls the epidermal juvenile-to-adult phase transition in maize. *Plant Cell* **6**, 1343–1355.
- Ni XY, Liu LC, Lei BM** (1996). Study on the selection of maize inbred line S₃₇ suited to mountain area maize breeding. *J Sichuan Agric Univ* **14**, 366–370. (in Chinese)
- 倪普玉, 刘礼超, 雷本鸣 (1996). 山区玉米育种用优良自交系苏37(S₃₇)的选育研究. *四川农业大学学报* **14**, 366–370.
- Osadchuk K, Cheng CL, Irish EE** (2019). Jasmonic acid levels decline in advance of the transition to the adult phase in maize. *Plant Direct* **3**, e00180.
- Poethig RS** (2010). The past, present, and future of vegetative phase change. *Plant Physiol* **154**, 541–544.
- Poethig RS** (2013). Vegetative phase change and shoot maturation in plants. *Curr Top Dev Biol* **105**, 125–152.
- Poethig S** (1988). A non-cell-autonomous mutation regulating juvenility in maize. *Nature* **336**, 82–83.
- Salvi S, Sponza G, Morgante M, Tomes D, Niu XM, Fengler KA, Meeley R, Ananiev EV, Svitashv S, Bruggemann E, Li BL, Hainey CF, Radovic S, Zaina G, Rafalski JA, Tingey SV, Miao GH, Phillips RL, Tuberosa R** (2007). Conserved noncoding genomic sequences associated with a flowering-time quantitative trait locus in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 11376–11381.
- Sauer M, Zhao JF, Park M, Khangura RS, Dilkes BP, Poethig RS** (2023). Identification of the *Teopod1*, *Teopod2*, and *early phase change* genes in maize. *G3 (Bethesda)* **13**, jkad179.
- Sawers RJ, Linley PJ, Farmer PR, Hanley NP, Costich DE, Terry MJ, Brutnell TP** (2002). *elongated mesocotyl1*, a phytochrome-deficient mutant of maize. *Plant Physiol* **130**, 155–163.
- Sawers RJH, Sheehan MJ, Brutnell TP** (2005). Cereal phytochromes: targets of selection, targets for manipulation? *Trends Plant Sci* **10**, 138–143.
- Sheehan MJ, Kennedy LM, Costich DE, Brutnell TP** (2007). Subfunctionalization of PhyB1 and PhyB2 in the control of seedling and mature plant traits in maize. *Plant J* **49**, 338–353.
- Stephenson E, Estrada S, Meng X, Ourada J, Muszynski MG, Habben JE, Danilevskaya ON** (2019). Over-expression of the photoperiod response regulator *ZmCCT10* modifies plant architecture, flowering time and inflorescence morphology in maize. *PLoS One* **14**, e0203728.
- Su HH, Cao LR, Ren ZZ, Sun WH, Zhu BQ, Ma SX, Sun CY, Zhang DL, Liu ZX, Zeng HX, Yang WJ, Liu YP, Zheng LL, Yang YW, Wu ZD, Zhu YF, Ku L, Chong L, Chen YH** (2024). *ZmELF6-ZmPRR37* module regulates maize flowering and salt response. *Plant Biotechnol J* **22**, 929–945.
- Su HH, Cao YY, Ku L, Yao W, Cao YY, Ren ZZ, Dou DD, Wang HT, Ren ZB, Liu HF, Tian L, Zheng YG, Chen C, Chen YH** (2018). Dual functions of *ZmNF-YA3* in photoperiod-dependent flowering and abiotic stress responses in maize. *J Exp Bot* **69**, 5177–5189.
- Su HH, Chen ZH, Dong YH, Ku L, Abou-Elwafa SF, Ren ZZ, Cao YY, Dou DD, Liu ZX, Liu HF, Tian L, Zhang DL, Zeng HX, Han SB, Zhu FF, Du CG, Chen YH** (2021). Identification of *ZmNF-YC2* and its regulatory network for maize flowering time. *J Exp Bot* **72**, 7792–7807.
- Sun HY, Wang CL, Chen XY, Liu HB, Huang YM, Li SX, Dong ZB, Zhao XM, Tian F, Jin WW** (2020). *dif1* promotes floral transition by directly activating *ZmMADS4* and *ZmMADS67* in the maize shoot apex. *New Phytol* **228**, 1386–1400.
- Thornsberry JM, Goodman MM, Doebley J, Kresovich S, Nielsen D, Buckler ES 4th** (2001). *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nat Genet* **28**, 286–289.
- Tian JG, Wang CL, Xia JL, Wu LS, Xu GH, Wu WH, Li D, Qin WC, Han X, Chen QY, Jin WW, Tian F** (2019). *Teosinte ligule* allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields. *Science* **365**, 658–664.
- Tian T, Wang SH, Yang SP, Yang ZR, Liu SX, Wang YJ, Gao HJ, Zhang SS, Yang XH, Jiang CF, Qin F** (2023). Genome assembly and genetic dissection of a prominent drought-resistant maize germplasm. *Nat Genet* **55**, 496–506.
- Tsuchiya T, Eulgem T** (2010a). Co-option of EDM2 to distinct regulatory modules in *Arabidopsis thaliana* development. *BMC Plant Biol* **10**, 203.
- Tsuchiya T, Eulgem T** (2010b). The *Arabidopsis* defense component EDM2 affects the floral transition in an FLC-dependent manner. *Plant J* **62**, 518–528.
- van Nocke S, Muszynski M, Briggs K, Amasino RM** (2000). Characterization of a gene from *Zea mays* related to the *Arabidopsis* flowering-time gene *LUMINIDEPENDENS*. *Plant Mol Biol* **44**, 107–122.
- Wang BB, Lin ZC, Li X, Zhao YP, Zhao BB, Wu GX, Ma XJ, Wang H, Xie YR, Li QQ, Song GS, Kong DX, Zheng ZG, Wei HB, Shen RX, Wu H, Chen CX, Meng ZD, Wang TY, Li Y, Li XH, Chen YH, Lai JS, Hufford MB, Ross-Ibarra J, He H, Wang HY** (2020). Genome-wide

- selection and genetic improvement during modern maize breeding. *Nat Genet* **52**, 565–571.
- Wang CL, Cheng FF, Sun ZH, Ku LX, Chen X, Chen YH** (2008). Advances in genetic research and related genes of photoperiod sensitivity in maize. *J Maize Sci* **16**, 11–14, 19. (in Chinese)
- 王翠玲, 程芳芳, 孙朝晖, 库丽霞, 陈晓, 陈彦惠 (2008). 玉米光周期敏感性的遗传特性及相关基因的研究进展. *玉米科学* **16**, 11–14, 19.
- Wang JW, Czech B, Weigel D** (2009). miR156 regulated SPL transcription factors define an endogenous flowering pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Cell* **138**, 738–749.
- Wang KR, Li SK** (2017). Analysis of influencing factors on kernel dehydration rate of maize hybrids. *Sci Agric Sin* **50**, 2027–2035. (in Chinese)
- 王克如, 李少昆 (2017). 玉米籽粒脱水速率影响因素分析. *中国农业科学* **50**, 2027–2035.
- Wang XL, Wang HW, Liu SX, Ferjani A, Li JS, Yan JB, Yang XH, Qin F** (2016). Genetic variation in *ZmVPP1* contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nat Genet* **48**, 1233–1241.
- Winkler RG, Freeling M** (1994). Physiological genetics of the dominant gibberellin-nonresponsive maize dwarfs, *Dwarf8* and *Dwarf9*. *Planta* **193**, 341–348.
- Wu G, Poethig RS** (2009). Temporal regulation of shoot development in *Arabidopsis thaliana* by *miR156* and its target *SPL3*. *Development* **133**, 3539–3547.
- Wu LS, Liang YM, Guo L, Zhu YF, Qin WC, Wu WH, Jia H, Tian F** (2023). A single nucleotide polymorphism in *conz1* enhances maize adaptation to higher latitudes. *Plant Biotechnol J* **21**, 2163–2165.
- Xie YR, Zhou Q, Zhao YP, Li QQ, Liu Y, Ma MD, Wang BB, Shen RX, Zheng ZG, Wang HY** (2020). FHY3 and FAR1 integrate light signals with the miR156-SPL module-mediated aging pathway to regulate *Arabidopsis* flowering. *Mol Plant* **13**, 483–498.
- Xu DY, Wang XF, Huang C, Xu GH, Liang YM, Chen QY, Wang CL, Li D, Tian JG, Wu LS, Wu YY, Guo L, Wang XH, Wu WH, Zhang WQ, Yang XH, Tian F** (2017). *Glossy15* plays an important role in the divergence of the vegetative transition between maize and its progenitor, teosinte. *Mol Plant* **10**, 1579–1583.
- Xu HW, Song FB, Tong SY, Zhu XC** (2012). Study on carbon and nitrogen metabolism of tassel in maize. *Hubei Agric Sci* **51**, 2918–2920. (in Chinese)
- 徐洪文, 宋凤斌, 童淑媛, 朱先灿 (2012). 玉米雄穗碳氮代谢研究. *湖北农业科学* **51**, 2918–2920.
- Xu ZH, Chong K** (2002). Plant development biology in China: past, present and future. *J Integer Plant Biol* **44**, 1085–1095.
- Yang J, Wei HB, Hou M, Chen LH, Zou T, Ding H, Jing YF, Zhang XF, Zhao YP, Liu Q, Heng YQ, Wu H, Wang BB, Kong DX, Wang HY** (2023a). *ZmSPL13* and *ZmSPL29* act together to promote vegetative and reproductive transition in maize. *New Phytol* **239**, 1505–1520.
- Yang N, Wang YB, Liu XG, Jin ML, Vallebuena-Estrada M, Calfee E, Chen L, Dilkes BP, Gui ST, Fan XM, Harper TK, Kennett DJ, Li WQ, Lu YL, Ding JQ, Chen ZQ, Luo JY, Mambakkam S, Menon M, Snodgrass S, Veller C, Wu SS, Wu SY, Zhuo L, Xiao YJ, Yang XH, Stitzer MC, Runcie D, Yan JB, Ross-Ibarra J** (2023b). Two teosintes made modern maize. *Science* **382**, eadg8940.
- Yang Q, Li Z, Li WQ, Ku L, Wang C, Ye JR, Li K, Yang N, Li YP, Zhong T, Li JS, Chen YH, Yan JB, Yang XH, Xu ML** (2013). CACTA-like transposable element in *ZmCCT* attenuated photoperiod sensitivity and accelerated the postdomestication spread of maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 16969–16974.
- Yun F, Liu GS, Shi HZ, Song J** (2010). Effects of light and nitrogen interaction on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in flue-cured tobacco. *Sci Agric Sin* **43**, 932–941. (in Chinese)
- 云菲, 刘国顺, 史宏志, 宋晶 (2010). 光氮互作对烤烟光合作用及叶绿素荧光特性的影响. *中国农业科学* **43**, 932–941.
- Zhang JR, Stankey RJ, Vierstra RD** (2013). Structure-guided engineering of plant phytochrome B with altered photochemistry and light signaling. *Plant Physiol* **161**, 1445–1457.
- Zhang MY, Kong DX, Wang HY** (2023). Genomic landscape of maize domestication and breeding improvement. *Seed Biol* **2**, 9.
- Zhang ZH, Zhang X, Lin ZL, Wang J, Xu ML, Lai JS, Yu JM, Lin ZW** (2018). The genetic architecture of nodal root number in maize. *Plant J* **93**, 1032–1044.
- Zhao XY, Liu HJ, Wei XM, Wu LC, Cheng FF, Ku L, Zhang ZZ, Han ZP, Cao LR, Cui XJ, Chen YH** (2014). Promoter region characterization of *ZmPhyB2* associated with the photoperiod-dependent floral transition in maize (*Zea mays* L.). *Mol Breed* **34**, 1413–1422.
- Zhao YP, Zhao BB, Wu GX, Ma XJ, Wang BB, Kong DX, Wei HB, Wang HY** (2022). Creation of two hyperactive variants of phytochrome B1 for attenuating shade avoidance syndrome in maize. *J Integr Agric* **21**, 1253–1265.
- Zhao YP, Zhao BB, Xie YR, Jia H, Li YX, Xu MY, Wu GX,**

Ma XJ, Li QQ, Hou M, Li CY, Xia ZC, He G, Xu H, Bai ZJ, Kong DX, Zheng ZG, Liu Q, Liu YT, Zhong JS, Tian F, Wang BB, Wang HY (2023). The evening complex promotes maize flowering and adaptation to temperate regions. *Plant Cell* **35**, 369–389.

Zhong SY, Liu HQ, Li Y, Lin ZW (2021). Opposite response of maize *ZmCCT* to photoperiod due to transposon jum-

ping. *Theor Appl Genet* **134**, 2841–2855.

Zhou HS, Tian ZG, Wu JF, Deng YH (1997). Discovery and primary study on the photoperiod sensitive male sterility in maize. *Maize Sci* **5**(3), 1–3. (in Chinese)

周洪生, 田志国, 吴景锋, 邓迎海 (1997). 玉米光敏雄性不育的发现及初步研究. *玉米科学* **5**(3), 1–3.

Regulation Mechanism and Breeding Application of Flowering Time in Maize

Juan Yang^{1,2†}, Yuelei Zhao^{3†}, Xiaoyuan Chen², Baobao Wang^{3*}, Haiyang Wang^{1*}

¹State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, College of Life Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; ²Guangdong Provincial Key Laboratory of Utilization and Conservation of Food and Medicinal Resources in Northern Region, Shaoguan University, Shaoguan 512005, China;

³Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract Maize (*Zea mays*) is a staple crop worldwide, serving as a major source for food, feedstock, and industrial materials. Flowering time, a key agronomic trait determining diverse environmental adaptation and yield potential of crops, is determined by two developmental transitions (namely vegetative phase change and floral transition), and complicatedly regulated by internal factors (such as genetic factors and plant hormones) and external environmental factors. Given the importance of flowering time, in this review, we summarize the research progresses on the regulation of the two-phase transitions in maize, mainly focusing on the aspects of structural basis, physiological basis, genetic basis and molecular mechanisms. We also highlight the contribution of key flowering regulators to geographical adaptation of maize, and discuss future research directions on flowering and application in breeding, aiming to deepen our understanding of the genetic regulation of maize flowering and provide a theoretical basis for genetic improvement of maize cultivars adapting to diverse environmental conditions.

Key words maize, vegetative phase change, floral transition, geographical adaptation

Yang J, Zhao YL, Chen XY, Wang BB, Wang HY (2024). Regulation mechanism and breeding application of flowering time in maize. *Chin Bull Bot* **59**, 912–931.

† These authors contributed equally to this paper

* Authors for correspondence. E-mail: wangbaobao@caas.cn; whyang@scau.edu.cn