

肖艳梅,高沐甜,邱冠杰,等.玉米籽粒主要品质性状遗传分析与基因定位研究进展[J].江苏农业科学,2024,52(9):12-17.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.09.002

玉米籽粒主要品质性状遗传分析与基因定位研究进展

肖艳梅¹,高沐甜¹,邱冠杰¹,廖志杰¹,贾 巍¹,徐 莹^{1,2},罗红兵^{1,2,3},黄 成^{1,2,3}

(1. 湖南农业大学农学院,湖南长沙 410128; 2. 作物生理与分子生物学教育部重点实验室,湖南长沙 410128;

3. 湖南省玉米工程技术研究中心,湖南长沙 410128)

摘要:玉米籽粒品质是玉米籽粒营养价值的重要决定因素,提高玉米籽粒品质是当前玉米育种工作的主要目标之一。玉米籽粒品质性状是典型的数量性状,受多个基因控制且易受环境因素的影响,具有复杂的遗传机制。近年来,众多研究者利用数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位和全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)等方法,全面解析了玉米籽粒品质性状的遗传基础,为玉米籽粒品质性状的遗传改良奠定了良好的基础。本文主要综述国内外玉米籽粒主要品质性状(蛋白质含量、淀粉含量、油分含量)相关 QTL 及功能基因的研究进展,根据优质玉米的品质需求,探讨各品质性状之间的相关性以及提高玉米籽粒品质的研究前景,以期研究并改良玉米籽粒主要品质性状提供参考。

关键词:玉米;籽粒;品质;QTL;基因

中图分类号:S513.032 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)09-0012-06

玉米是食物、饲料、生物能源和工业原材料的重要来源^[1],其籽粒中含 70% 的淀粉、10% 的蛋白质、4% 的油分,这些组分不仅为种子萌发和早期幼苗生长提供关键营养物质,而且还为动物饲料和乙醇生产提供主要的原料来源^[2-3]。近年来,由于畜牧业、加工业的快速发展,人们越来越关注玉米籽粒的品质。目前,很多玉米品种籽粒的营养品质较差,不能满足人们对营养和健康的需求。开展玉米籽粒品质性状的遗传改良研究,对提高玉米营养品质和优质玉米品种的培育具有重要意义。

玉米籽粒品质性状主要指蛋白质含量、淀粉含量、油分含量等,这些营养成分含量的高低是决定玉米品质优劣的重要指标^[4]。近年来,随着现代分子生物学技术的发展,国内外研究者对玉米籽粒品质相关性状进行数量性状位点定位(quantitative trait locus, QTL)和全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS),并在不同染色体上检

测到大量与籽粒淀粉、蛋白质、油分含量等品质性状密切相关的 QTL 及候选基因。

本文系统综述与玉米籽粒主要品质性状(蛋白质、淀粉、油分)相关的 QTL 及功能基因,以期对玉米籽粒主要品质性状的遗传改良提供理论基础。

1 玉米籽粒主要品质性状 QTL 研究进展

1.1 玉米籽粒蛋白质含量 QTL

玉米籽粒蛋白质含量(protein content, PC)是由多基因控制的数量性状,在不同品种间存在显著差异。本文总结国内外研究者鉴定的与 PC 相关的共 107 个 QTL,发现群体变异和环境变异极大影响蛋白质含量 QTL 的鉴定^[5-12]。Liu 等利用 Dan232 和 N04 杂交产生的 F_{2:3}、BC₂F₂ 群体并分别结合 183、170 个 SSR 分子标记对玉米籽粒蛋白质含量进行 QTL 定位,结果在 2 个群体中共检测到 7 个与蛋白质含量相关的 QTL,分布在 1、4、6、7、8 号染色体上,单个 QTL 表型变异的解释率为 5% ~ 14.3%^[6]。Zhang 等利用玉米自交系 178 和 P53 杂交产生的 498 个重组自交系,并结合 151 个 SSR 分子标记,在 6 个环境中共检测到 25 个与玉米籽粒蛋白质相关的 QTL,分布在 1、2、3、4、5、6、9、10 号染色体,单个 QTL 表型变异的解释率为 2.16% ~ 11.35%^[7]。

1.2 玉米籽粒淀粉含量 QTL

淀粉是玉米籽粒的主要成分,占籽粒干重的

收稿日期:2024-03-29

基金项目:湖南省科技创新计划(编号:2023RC3153);长沙市杰出创新创业人才培养计划(编号:kq2209016);湖南省普通高校青年骨干教师培养项目(编号:202210537001gg)。

作者简介:肖艳梅(1999—),女,湖南邵阳人,硕士研究生,主要从事玉米种质资源创新与利用研究。E-mail: xym66@stu.hunau.edu.cn。

通信作者:黄 成,博士,副教授,主要从事大豆和玉米分子遗传育种研究。E-mail: hc66@hunau.edu.cn。

65% ~ 75%, 并且与籽粒产量呈正相关关系。淀粉作为淀粉体基质中的不溶性颗粒, 沉积在胚乳细胞中, 由直链淀粉和支链淀粉组成, 其中直链淀粉含量一般为 15% ~ 25%, 支链淀粉含量一般为 75% ~ 85%^[13-14]。近年来, 国内外研究者利用不同的定位群体和统计方法对玉米籽粒淀粉含量进行了大量 QTL 定位研究, 本文共总结 135 个与玉米籽粒淀粉含量相关的 QTL。

Liu 等利用 Dan232 和 N04 杂交产生的 $F_{2:3}$ 、 BC_2F_2 群体并分别结合 183、170 个 SSR 分子标记对玉米籽粒淀粉含量进行 QTL 定位, 结果在 2 个群体中共检测到 6 个与淀粉含量相关的 QTL, 分布在 1、3、5、7 号染色体, 单个 QTL 表型变异的解释率为 5.2% ~ 10.6%^[6]。Zhang 等利用玉米自交系 178 和 P53 杂交产生的 498 个重组自交系, 并结合 151 个 SSR 分子标记在 6 个环境中共定位到 31 个与玉米籽粒淀粉含量相关的 QTL, 单个 QTL 表型变异率为 2.85% ~ 10.93%^[7]。赵丹利用自交系 LH8012 和 13218008 杂交得到的 $F_{2:3}$ 群体为材料进行田间试验检测籽粒淀粉相关 QTL, 结果共检测到 13 个与之相关的 QTL, 分布在 1、4、5、8、9 号染色体上, 其中位于区间 umc1348 ~ umc1990 的 QTL 具有最高的表型贡献率 (15.3%)^[15]。

1.3 玉米籽粒油分含量 QTL

玉米油分含量是一种混合物, 主要由 5 种脂肪酸组成, 包括棕榈酸 (16:0)、硬脂酸 (18:0)、油酸 (18:1)、亚油酸 (18:2)、亚麻酸 (18:3)^[16]。随着测序技术的发展, 高密度的分子标记被应用于 QTL 定位, 大大提高了 QTL 定位的精确性^[17-18]。同时, 利用分离群体在玉米中鉴定到大量调控籽粒油分含量的 QTL^[19-20]。赵志鑫等利用优良自交系许 178 和 K12 杂交衍生的 150 个重组自交系在 7 个环境下对玉米籽粒油分含量进行 QTL 定位, 结果共检测到 5 个与籽粒油分含量相关的 QTL, 分布在 1、2、5 号染色体。单个 QTL 表型贡献率为 5.0% ~ 12.0%, 其中 qOil5-1 在 2 个环境中被检测到, LOD 值为 2.55 ~ 3.52, 可解释 8% ~ 12% 的表型变异^[21]。Guo 等利用 B73 和 By804 杂交衍生的 245 个重组自交系, 总共定位到 24 个与籽粒油分含量相关的 QTL, 分布在 1、2、3、4、5、6、8、9、10 号染色体, 单个 QTL 贡献率范围为 3.17% ~ 19.91%^[8]。另外, Yang 等同样利用 B73 和 By804 杂交产生的 245 个重组自交系, 并结合 228 个 SSR 分子标记对玉米籽粒油

分含量进行 QTL 定位, 共鉴定到 12 个与玉米籽粒油分含量相关的 QTL, 分布在 1、2、4、5、6、7、8、9、10 号染色体, 单个 QTL 表型贡献率为 1.3% ~ 14.3%^[22]。

玉米籽粒主要品质性状 QTL 定位研究结果见表 1。

2 玉米籽粒主要品质性状的功能基因

2.1 玉米籽粒蛋白质含量相关基因

研究者筛选到与玉米籽粒蛋白质含量相关的 *Shrunken2* 突变体、*Opaque2* 突变体。分析发现, *Opaque2* 突变体虽然降低籽粒醇溶蛋白含量, 却可以增加非醇溶蛋白含量, 从而增加总蛋白质含量^[6,27-32]。研究发现, 与野生型籽粒相比, *Opaque2* 突变体使籽粒总蛋白质含量水平基本不变, 而使非玉米醇溶蛋白增加 70%^[31]。Huang 等利用野生大刍草与 B73 作为亲本经过多代回交和自交衍生的 BC_6F_3 群体为试验材料, 对玉米籽粒蛋白质含量进行 QTL 定位, 在 9 号染色体上鉴定到 1 个主效 QTL (*Thp9*), 发现 *Thp9* 基因编码天冬酰胺合成酶, 其在大刍草中高度表达, 而在 B73 中低表达。进一步将 *Thp9* 的大刍草等位基因渗入现代玉米自交系和杂交种中, 可以显著增强玉米籽粒中游离氨基酸特别是天冬酰胺的积累, 进而增加玉米籽粒蛋白质含量, 同时不影响玉米产量^[32]。

2.2 玉米籽粒淀粉含量相关基因

Hu 等利用一个多亲本群体对玉米籽粒淀粉含量进行定位分析, 鉴定到 1 个候选基因 *ZmTPS9*, 其编码 1 个海藻糖-6-磷酸合成酶。敲除 *ZmTPS9* 基因增加玉米籽粒淀粉含量, 进而增加玉米籽粒重量, 表明 *ZmTPS9* 基因同时调控玉米籽粒淀粉合成和籽粒发育^[33]。Wang 等利用一套由 CI7、K22 构建的包含 210 份材料的重组自交系群体, 对玉米籽粒淀粉含量进行 QTL 定位, 共筛选到 7 个控制玉米籽粒淀粉含量的候选基因, 其中 *ZmGAL*、*ZmTPS*、*ZmKCS* 编码非淀粉代谢途径中的关键酶, 可能通过调控玉米籽粒油分含量间接影响籽粒淀粉含量, 或通过影响淀粉代谢中的重要中间产物葡萄糖含量直接影响籽粒淀粉含量; *ZmWRKY78*、*ZmMYB132* 分别编码 *WRKY*、*MYB* 转录因子, 可能调控淀粉代谢过程中关键基因的表达; *ZmSnRK1* 编码 1 个丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶, 可能与 *ZmSnRK1l* 相互作用共同调控淀粉生物合成中关键酶的活性, 从而影响玉米籽粒淀粉含量^[24]。

表 1 玉米籽粒主要品质性状 QTL 定位

性状	亲本	标记类型	环境数量	QTL 数量	单个 QTL 的 LOD 值	染色体	参考文献
蛋白质含量	GY220 × 8984; GY220 × 8622	SSR	4	35	2.59 ~ 8.11	1,2,3,4,5,6,8,9,10	[5]
	Dan232 × N04	SSR	2	7	3.47 ~ 7.33	1,4,6,7,8	[6]
	178 × P53	SSR	6	25	2.84 ~ 12.13	1,2,3,4,5,6,9,10	[7]
	By804 × B73	SSR; SNP; Indel	2	10	2.05 ~ 5.30	1,2,3,6,8,9	[8]
	B73 × Zheng58	SSR	2	10	3.19 ~ 6.63	1,2,3,4,5,6,7,8,10	[9]
	B73 × Teosinte	—	4	3	10.63 ~ 15.94	1,3,5	[10]
	By804 × B73	SSR	1	6	4.80 ~ 5.54	1,2,6,7,8,9	[11]
	Ji846 × Ye3189	Bin	3	11	—	1,2,3,4,5,7,9,10	[12]
	Dan232 × N04	SSR	2	6	3.53 ~ 5.16	1,3,5,7	[6]
	178 × P53	SSR	6	31	2.85 ~ 10.93	1,2,4,5,6,7,8,9,10	[7]
淀粉含量	LH8012 × 13218008	SSR	2	13	—	1,4,5,8,9	[13]
	By804 × B73	SSR; SNP; Indel	2	20	2.04 ~ 8.31	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10	[8]
	GY220 × 8984; GY220 × 8622	SSR	2	20	2.5 ~ 5.74	1,3,5,8,9,10	[23]
	By804 × B73	SSR	1	5	3.82 ~ 6.91	1,4,5,7,8	[11]
	B73 × Teosinte	—	4	2	14.50 ~ 18.72	3,9	[10]
	CI7 × K22	SNP	3	6	3.26 ~ 6.75	1,4,5,9,10	[24]
	B73 × Mo17	InDel	4	8	2.55 ~ 5.81	1,2,3,7,9	[25]
	GY220 × 8984; GY220 × 8622	SSR	2	18	1.9 ~ 8.7	1,2,4,5,6,8,10	[26]
	许 178 × K12	SSR	7	6	3.3 ~ 11.7	2,4,5,10	[21]
	许 178 × K12	SSR	7	5	2.55 ~ 3.87	2,5,10	[21]
油分含量	By804 × B73	SSR; SNP; Indel	2	24	3.17 ~ 19.91	1,2,3,4,5,6,8,9,10	[8]
	By804 × B73	SSR	2	12	—	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10	[22]
	Dan232 × N04	SSR	2	5	2.96 ~ 8.41	1,3,4	[6]
	GY220 × 8984; GY220 × 8622	SSR	2	21	2.60 ~ 6.30	1,4,5,6,7,8	[26]
	By804 × B73	SSR	1	6	4.78 ~ 12.23	1,2,4,6,8	[11]
	178 × P53		6	13	3.25 ~ 8.02	3,4,5,6,7,8,9	[7]
	B73 × Zheng58	SSR	2	11	3.46 ~ 6.57	1,4,5,6,7,8,10	[9]
	B73 × Teosinte	—	4	6	12.48 ~ 29.48	1,2,3,5,6,8	[10]

2.3 玉米籽粒油分含量相关基因

Zheng 等利用高油分含量自交系 ASKC28IB1 和正常油分含量自交系 PH09B 为亲本产生 BC₂ 群体, 并使用 SSR、SNP 分子标记对玉米籽粒油分含量进行 QTL 定位及候选基因筛选, 结果在 6 号染色体鉴定到 1 个高油 QTL: *qOH6*。进一步构建近等基因系 BC₃S₂ 群体进行精细定位, 将基因 *DGATI* - 2 定为 *qOH6* 候选基因, 该基因编码酰基辅酶 A: 二酰甘油酰基转移酶, 过表达基因 *DGATI* - 2 可增加玉米籽粒 41% 的油分含量^[34]。Shen 等通过过表达基因 *ZmLEC1*、*ZmWRII* 研究玉米籽粒油分含量调控机制, 发现过表达基因 *ZmLEC1* 可增加 48.7% 玉米籽粒油分含量; 过表达基因 *ZmWRII* 可提高籽粒油分含量, 且适度提高玉米籽粒油分含量不会导致减产^[35]。Zheng 等利用 248 个自交系并结合 83 057 个 SNP 分子标记对玉米籽粒油分含量进行 QTL 定位, 共筛选到 3 个控制玉米籽粒油分含量的候选基

因。其中基因 *GRMZM2G433942* 编码棕榈酸转移酶, 丝氨酸棕榈酰基转移酶 (SPT) 是鞘磷脂生物合成的关键酶, 而鞘磷脂是植物细胞的重要组成部分, 因此它对玉米的含油量有一定的影响; 基因 *GRMZM2G134308* 编码 β - 14 木糖基转移酶, 该酶与糖脂、多糖和糖蛋白等代谢密切相关, 可能通过影响 β - 14 木糖基转移酶活性及基因表达水平, 进而影响玉米籽粒油分含量; 基因 *GRMZM2G033544* 编码丙烷 - 脂肪酰 - 磷脂合成酶, 该基因可通过影响合成酶的活性和基因表达水平, 从而影响玉米籽粒油分含量^[36]。

玉米籽粒主要品质性状的基因研究结果见表 2。

3 提高玉米籽粒主要品质性状及其研究前景

蛋白质、淀粉、油分是玉米籽粒中的主要化学成分。在玉米籽粒中, 70% 的蛋白质存在于胚芽中,

表 2 玉米籽粒主要品质性状的基因研究

表型类型	基因名称	作用	参考文献
蛋白质含量	<i>Shrunken2</i>	编码 ADP – 葡萄糖焦磷酸化酶	[27 – 28]
	<i>Opaque2</i>	激活编码参与氨基酸合成和代谢的储存蛋白和酶的基因	[29 – 31]
	<i>Thp9</i>	编码天冬酰胺合成酶	[32]
	<i>PBF1</i>	激活编码玉米胚乳中氨基酸生物合成或代谢的储存蛋白和酶的基因	[37]
	<i>PbfRNAi</i> 和 <i>opaque2</i>	编码一种胚乳特异性 bZIP 转录因子	[3]
	<i>Zm00001d001819</i>	编码乙酰葡萄糖氨酰磷脂酰肌醇去 – <i>N</i> – 乙酰化酶	[38]
	<i>Zm00001d001824</i>	编码一种 Dof 锌指蛋白	[38]
	<i>Zm00001d001825</i>	编码转导蛋白/WD40 重复样超家族蛋白	[38]
	<i>GRMZM2G047129</i>	编码 α – <i>L</i> – 岩藻糖苷酶 2	[38]
	<i>GRMZM2G466833</i>	苹果酸脱氢酶 3	[36,39]
	<i>GRMZM2G071714</i>	脂酰合酶,线粒体	[36,39]
	<i>GRMZM2G143817</i>	与 Derlin3 有关,可能对蛋白质合成有影响	[36,39]
	<i>GRMZM2G446313</i>	与 E3 泛素蛋白连接酶类基因 <i>XBAT32</i> 相关	[36,39]
淀粉含量	<i>opaque5</i>	编码单半乳糖基二酰基甘油合酶 MGD1,降低籽粒总淀粉	[40]
	<i>Shrunken4</i>	编码黄色条纹金属转运蛋白,影响玉米籽粒糊粉层和淀粉合成	[41]
	<i>Sugary1</i>	突变会降低直链淀粉含量	[42]
	<i>ZmTPS9</i>	编码海藻糖 – 6 – 磷酸合成酶,提高玉米淀粉含量	[33]
	<i>ZmGAL</i> 、 <i>ZmKCS</i> 、 <i>ZmTPS</i>	编码非淀粉代谢途径中的关键酶,间接或直接影响籽粒淀粉含量	[24]
	<i>ZmWRKY78</i> 、 <i>ZmMYB132</i>	编码 WRKY 和 MYB 转录因子,可能间接影响淀粉生物合成	[24]
	<i>ZmSnRK1</i>	编码丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶	[24]
	<i>ZmSnRK11</i>	可能通过调节淀粉生物合成过程中的某些酶活性来影响淀粉含量	[24]
	<i>ZmYSL2</i>	编码金属烟酰胺转运蛋白,影响蛋白质积累和淀粉沉积,降低醇溶蛋白以及非醇溶蛋白含量	[43]
	<i>se1</i>	编码 ISA1 酶,胚乳中参与淀粉代谢的天然存在的突变等位基因	[44]
	<i>SBEIIb</i>	编码淀粉分支酶	[45]
	<i>Qsta9. 1</i>	编码 GLABRA2 调控因子	[25]
	<i>ZmDof3</i>	调控淀粉积累和糊粉层发育	[46]
	<i>ZmSUS1</i>	调节淀粉合酶 1 (GBSS1) 和淀粉合酶 1 (SS1) 的表达来增加玉米的直链淀粉含量	[47]
	<i>Waxy1</i>	突变具有高直链淀粉	[48 – 50]
	<i>PbfRNA</i> 和 <i>opaque2</i>	编码一种胚乳特异性 bZIP 转录因子,使蛋白质和淀粉降低	[3]
	<i>ZmSBEIIa</i> 和 <i>ZmSBEIIb</i>	编码淀粉分支酶,抑制表达提高胚乳中的直链淀粉含量	[51]
	<i>GRMZM2G143646</i> 、 <i>GRMZM2G166407</i>	编码 PPR (五肽重复序列) 蛋白,与淀粉糊化有关	[52]
	<i>GRMZM2G175218</i> 、 <i>GRMZM2G082034</i> 、 <i>GRMZM2G347708</i>	编码 β – 淀粉酶,直接参与淀粉的合成	[36]
	<i>GRMZM2G000520</i>	乙烯应答转录因子 ERF027	[36]
	<i>GRMZM2G404453</i>	乙烯应答转录因子 ERF036	[36]
	<i>GRMZM2G163437</i>	编码 ADP 葡萄糖焦磷酸化酶	[53]
	<i>GRMZM2G450163</i>	编码 6 – 磷酸果激酶,参与淀粉合成	[53]
油分含量	<i>DGAT1 – 2</i>	编码酰基辅酶 A,增加籽粒油含量	[34,54 – 55]
	<i>ZmWRI1</i> 和 <i>ZmLEC1</i>	油含量增加	[35]
	<i>GRMZM2G033544</i>	环丙烷脂肪酰磷脂合酶	[36]
	<i>GRMZM2G433942</i>	棕榈酰转移酶 ZDHHC9	[36]
	<i>GRMZM2G134308</i>	β – 14 – 木糖基转移酶 IRX10L	[36]
	<i>GRMZM2G104920</i>	与泛素连接酶蛋白 COP1 相关,调控籽粒油分	[39]
	<i>GRMZM2G148400</i>	与 <i>O</i> – 糖基水解酶家族 17 蛋白相关,对油分合成有影响	[39]

98% 的淀粉存在于胚乳中,85% 的油分存在于胚中。前人的研究表明,玉米籽粒淀粉含量与籽粒蛋白质含量、油分含量呈高度负相关关系,而籽粒蛋白质含量与油分含量呈正相关^[5,8,26,36]。玉米籽粒蛋白质含量与油分含量之间的正相关关系表明,可以同时增加籽粒蛋白质含量和油分含量^[8],而对于淀粉含量与蛋白质含量、油分含量之间的负相关关系,可以利用生物技术等方法进行遗传改良。

国内外研究表明,玉米产量和品质存在负相关关系^[56]。在育种过程中,玉米育种研究人员较难平衡产量和品质。因此,如何在持续提高玉米产量的同时开展玉米优质育种,将是目前玉米育种研究人员所共同面临的新挑战。

参考文献:

- [1] Godfray H C J, Beddington J R, Crute I R, et al. Food security: the challenge of feeding 9 billion people [J]. Science, 2010, 327 (5967): 812–818.
- [2] Li G S, Wang D F, Yang R L, et al. Temporal patterns of gene expression in developing maize endosperm identified through transcriptome sequencing[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United states of America, 2014, 111 (21): 7582–7587.
- [3] Zhang Z Y, Zheng X X, Yang J, et al. Maize endosperm-specific transcription factors O₂ and PBF network the regulation of protein and starch synthesis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United states of America, 2016, 113 (39): 10842–10847.
- [4] 韦小了, 何腾兵. 玉米品质的形成及其调控[J]. 植物学研究, 2022, 11 (4): 541–551.
- [5] Yang G, Dong Y, Li Y, et al. QTL verification of grain protein content and its correlation with oil content by using connected RIL populations of high-oil maize [J]. Genetics and Molecular Research, 2014, 13: 881–894.
- [6] Liu Y Y, Dong Y B, Niu S Z, et al. QTL identification of kernel composition traits with popcorn using both F_{2:3} and BC₂F₂ populations developed from the same cross [J]. Journal of Cereal Science, 2008, 48 (3): 625–631.
- [7] Zhang H D, Jin T T, Huang Y Q, et al. Identification of quantitative trait loci underlying the protein, oil and starch contents of maize in multiple environments [J]. Euphytica, 2015, 205: 169–183.
- [8] Guo Y Q, Yang X H, Chander S, et al. Identification of unconditional and conditional QTL for oil, protein and starch content in maize [J]. The Crop Journal, 2013, 1 (1): 34–42.
- [9] Yang Z, Li X, Zhang N, et al. Detection of quantitative trait loci for kernel oil and protein concentration in a B73 and Zheng58 maize cross [J]. Genetics and Molecular Research, 2016, 15 (3): gmr.15038951.
- [10] Karn A, Gillman J D, Flint – Garcia S A. Genetic analysis of teosinte alleles for kernel composition traits in maize [J]. Genes Genomes Genetics, 2017, 7 (4): 1157–1164.
- [11] Zhang J, Lu X Q, Song X F, et al. Mapping quantitative trait loci for oil, starch, and protein concentrations in grain with high-oil maize by SSR markers [J]. Euphytica, 2008, 162: 335–344.
- [12] Lu X, Zhou Z Q, Wang Y H, et al. Genetic basis of maize kernel protein content revealed by high-density bin mapping using recombinant inbred lines [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1045854.
- [13] Hannah L C, Boehlein S K. Starch biosynthesis in maize endosperm [M]//Maize kernel development. Boston: CABI, 2017: 149–159.
- [14] Seung D, Smith A M. Starch granule initiation and morphogenesis – progress in *Arabidopsis* and cereals [J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70 (3): 771–784.
- [15] 赵丹. 玉米籽粒营养品质性状的 QTL 分析 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2016: 35–37.
- [16] Lambert R J, Hallauer A R. High-oil corn hybrids [M]//Specialty corns. Boca Raton: CRC Press, 123–145.
- [17] Chia J M, Song C, Bradbury P J, et al. Maize HapMap2 identifies extant variation from a genome in flux [J]. Nature Genetics, 2012, 44: 803–807.
- [18] Bukowski R, Guo X S, Lu Y L, et al. Construction of the third-generation *Zea mays* haplotype map [J]. Giga Science, 2018, 7 (4): 1–12.
- [19] Yang X H, Guo Y Q, Yan J B, et al. Major and minor QTL and epistasis contribute to fatty acid compositions and oil concentration in high-oil maize [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120 (3): 665–678.
- [20] Fang H, Fu X Y, Wang Y B, et al. Genetic basis of kernel nutritional traits during maize domestication and improvement [J]. The Plant Journal, 2020, 101 (2): 278–292.
- [21] 赵志鑫, 崔婷婷, 何坤辉, 等. 多环境下玉米籽粒品质性状的 QTL 定位 [J]. 农业生物技术学报, 2018, 26 (12): 2027–2035.
- [22] Yang X H, Ma H L, Zhang P, et al. Characterization of QTL for oil content in maize kernel [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125 (6): 1169–1179.
- [23] Yang G H, Dong Y B, Li Y L, et al. Verification of QTL for grain starch content and its genetic correlation with oil content using two connected RIL populations in high-oil maize [J]. PLoS One, 2013, 8 (1): e53770.
- [24] Wang T T, Wang M, Hu S T, et al. Genetic basis of maize kernel starch content revealed by high-density single nucleotide polymorphism markers in a recombinant inbred line population [J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 1–2.
- [25] Lin F, Zhou L, He B, et al. QTL mapping for maize starch content and candidate gene prediction combined with co-expression network analysis [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 32: 1931–1941.
- [26] Wang Y Z, Li J Z, Li Y L, et al. QTL detection for grain oil and starch content and their associations in two connected F_{2:3}

- populations in high – oil maize [J]. *Euphytica*, 2010, 174: 239 – 252.
- [27] Han X H, Zhou B, Xu W. Transcriptome analysis revealed *sh2* gene mutation leads reduced zein protein accumulation in maize endosperm [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2023, 70 (6): 1663 – 1676.
- [28] Sethi M, Singh A, Kaur H, et al. Expression profile of protein fractions in the developing kernel of normal, *Opaque2* and quality protein maize [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 2469.
- [29] 周昱婕, 韩洁楠, 王美娟, 等. *Opaque2* 基因对糯玉米子粒品质的影响分析 [J]. *玉米科学*, 2021, 29(2): 29 – 34.
- [30] Li C S, Xiang X L, Huang Y C, et al. Long – read sequencing reveals genomic structural variations that underlie creation of quality protein maize [J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 17.
- [31] Segal G, Song R, Messing J. A new opaque variant of maize by a single dominant RNA – interference – inducing transgene [J]. *Genetics*, 2003, 165(1): 387 – 397.
- [32] Huang Y C, Wang H H, Zhu Y D, et al. *THP9* enhances seed protein content and nitrogen – use efficiency in maize [J]. *Nature*, 2022, 612: 292 – 300.
- [33] Hu S T, Wang M, Zhang X, et al. Genetic basis of kernel starch content decoded in a maize multi – parent population [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(11): 2192 – 2205.
- [34] Zheng P Z, Allen W B, Roesler K, et al. A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize [J]. *Nature Genetics*, 2008, 40: 367 – 372.
- [35] Shen B, Allen W B, Zheng P Z, et al. Expression of *ZmLECI* and *ZmWRII* increases seed oil production in maize [J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(3): 980 – 987.
- [36] Zheng Y Y, Yuan F, Huang Y Q, et al. Genome – wide association studies of grain quality traits in maize [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 9797.
- [37] Ning L H, Wang Y C, Shi X, et al. Nitrogen – dependent binding of the transcription factor *PBFI* contributes to the balance of protein and carbohydrate storage in maize endosperm [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(1): 409 – 434.
- [38] Wang J, Wang H W, Li K, et al. Characterization and transcriptome analysis of maize small – kernel mutant *smk7a* in different development stages [J]. *Plants*, 2023, 12(2): 354.
- [39] 郭晋杰, 刘文斯, 郑云霄, 等. 基于 4 个测交群体玉米籽粒品质相关性状关联分析 [J]. *农业生物技术学报*, 2019, 27(5): 809 – 824.
- [40] Myers A M, James M G, Lin Q H, et al. Maize *opaque5* encodes monogalactosyldiacylglycerol synthase and specifically affects galactolipids necessary for amyloplast and chloroplast function [J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(6): 2331 – 2347.
- [41] He Y H, Yang Q, Yang J, et al. *Shrunken4* is a mutant allele of *ZmYSL2* that affects aleurone development and starch synthesis in maize [J]. *Genetics*, 2021, 218(2): iyab070.
- [42] Finegan C, Boehlein S K, Leach K A, et al. Genetic perturbation of the starch biosynthesis in maize endosperm reveals sugar – responsive gene networks [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 800326.
- [43] Zang J, Huo Y Q, Liu J, et al. Maize *YSL2* is required for iron distribution and development in kernels [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(19): 5896 – 5910.
- [44] Zhang X, von Mogel K J H, Lor V S, et al. Maize *sugary enhancer1 (se1)* is a gene affecting endosperm starch metabolism [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(41): 20776 – 20785.
- [45] Han N, Li W C, Xie C X, et al. The effects of *SBEIIb* gene mutation on physicochemical properties of starch in maize [J]. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2022, 34(3): 381 – 393.
- [46] Qi X, Li S X, Zhu Y X, et al. *ZmDof3*, a maize endosperm – specific Dof protein gene, regulates starch accumulation and aleurone development in maize endosperm [J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, 93(1/2): 7 – 20.
- [47] Li P P, Ma H Z, Xiao N, et al. Overexpression of the *ZmSUSI* gene alters the content and composition of endosperm starch in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Planta*, 2023, 257(5): 97.
- [48] Zhang W L, Yang W P, Wang M C, et al. Increasing lysine content of waxy maize through introgression of *opaque – 2* and *opaque – 16* genes using molecular assisted and biochemical development [J]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e56227.
- [49] Lu D L, Lu W P. Effects of protein removal on the physicochemical properties of waxy maize flours [J]. *Starch – Stärke*, 2012, 64(11): 874 – 881.
- [50] Qi X T, Dong L, Liu C L, et al. Systematic identification of endogenous RNA polymerase III promoters for efficient RNA guide – based genome editing technologies in maize [J]. *The Crop Journal*, 2018, 6(3): 314 – 320.
- [51] Zhao Y J, Li N, Li B, et al. Reduced expression of starch branching enzyme IIa and IIb in maize endosperm by RNAi constructs greatly increases the amylose content in kernel with nearly normal morphology [J]. *Planta*, 2015, 241(2): 449 – 461.
- [52] Guo X M, Ge Z P, Wang M, et al. Genome – wide association study of quality traits and starch pasting properties of maize kernels [J]. *BMC Genomics*, 2023, 24(1): 59.
- [53] Liu N, Xue Y D, Guo Z Y, et al. Genome – wide association study identifies candidate genes for starch content regulation in maize kernels [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1046.
- [54] Hao X M, Li X W, Yang X H, et al. Transferring a major QTL for oil content using marker – assisted backcrossing into an elite hybrid to increase the oil content in maize [J]. *Molecular Breeding*, 2014, 34(2): 739 – 748.
- [55] Chai Y C, Hao X M, Yang X H, et al. Validation of *DGAT1 – 2* polymorphisms associated with oil content and development of functional markers for molecular breeding of high – oil maize [J]. *Molecular Breeding*, 2012, 29(4): 939 – 949.
- [56] Yağdı K, Sozen E. Heritability, variance components and correlations of yield and quality traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) [J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2009, 41(2): 753 – 759.