

基于高密度遗传图谱对高粱穗部性状的 QTL 定位

丁延庆, 汪灿, 徐建霞, 高旭, 程斌, 曹宁, 张立异

(贵州省农业科学院旱粮研究所, 贵阳 550006)

摘要: 本研究利用高密度遗传图谱进行高粱穗部相关性状的 QTL 分析, 为酒用高粱标记辅助育种和重要基因遗传机制解析提供理论依据。以美国籽粒高粱品种 BTx623 和酱香型白酒用高粱品种红缨子构建的包含 205 个家系的 RIL 群体为试验材料, 2020–2021 年在贵州贵阳、贵州安顺和海南乐东的 5 个环境下, 开展了 5 个穗型性状 (穗长、穗柄长、穗轴节数、一级枝梗数和最长一级枝梗长) 的调查。利用高密度连锁图谱, 采用完备区间作图法 (ICIM) 开展 QTL 定位。在高粱的基因组上一共检测到 61 个的 QTL 涉及 45 个不同遗传位点, 其中与穗长、穗柄长、穗轴节数、一级枝梗数和最长一级枝梗长相关 QTL 分别为 14、10、8、11 和 18 个。在多个性状或多个环境中被重复检测到的 19 个重要 QTL 分别位于 1 (3 个)、3 (4 个)、4 (2 个)、5 (1 个)、6 (4 个)、7 (1 个) 8 (2 个) 和 9 (1 个) 号染色体上, 并在其中 12 个 QTL 置信区间内或附近确定了 13 个候选基因, 它们与控制水稻穗型的基因同源 (*DEP1*、*RGN1*、*OsPID*、*OsSPL7* 和 *WTG1* 等), 为进一步克隆和功能验证这些候选基因奠定基础。

关键词: 高粱; 穗型性状; 数量性状位点 (QTL); 遗传定位; 候选基因

QTL Identifying for Panicle Architecture-Related Traits in Sorghum Based on High-Density Genetic Map

DING Yan-qing, WANG Can, XU Jian-xia, GAO Xu, CHENG Bin, CAO Ning, Zhang Li-yi

(Institute of Upland Crops, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006)

Abstract: The aim of this study was to use a high-density genetic map to identify QTL for panicle architecture-related traits in sorghum, which would enable marker-assisted selection and the exploration of the genetic mechanisms of key genes underlying these traits. 205 recombinant inbred lines (RILs) from a cross between BTx623, an American cultivar, and Hongyingzi, a cultivar for brewing liquor, were used to investigate six panicle traits in five environments (Guiyang, Anshun and Ledong) from 2020 to 2021. These traits include panicle length (PL), panicle handle length (PHL), number of cob nodes (NCN), number of primary branches (NPB), and length of the longest primary branch length (LLPB). The inclusive composite interval mapping (ICIM) method was used to identify QTL, enabling the identification of 61 QTL at 45 unique loci. Of these, 14, 10, 8, 11 and 18 QTL were related to PL, PHL, NCN, NPB, and LLPB, respectively. Nineteen important QTL were identified across multiple traits or environments and were distributed on chromosome 1(3), 3 (4), 4 (2), 5 (1), 6 (4), 7 (1), 8 (2), and 9 (1). In addition, 13 orthologous genes for rice panicle architecture were found in or near 12 of the 19 QTL, including *DEP1*, *RGN1*, *OsPID*, *OsSPL7* and *WTG1*. These findings provided a basis for gene cloning and function verification in future.

Key words: Sorghum; Panicle architecture-related traits; Quantitative trait locus (QTL); Genetic mapping; Candidate gene

高粱 (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) 是仅次于玉米、小麦、水稻和大麦的世界第五大粮食作物, 广泛分布于世界的热带干旱和半干旱地区, 在我国有着悠久的栽培历史^[1]。高粱穗部性状与产量紧密相关, 适宜的穗型, 能提高种植密度、实现机械化收割, 促进增收。因此, 挖掘控制高粱穗型相关性状的 QTL, 进

收稿日期: 2018-01-01

修回日期:

网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为高粱分子遗传育种, E-mail: dyqcy@163.com

通信作者: 张立异, 主要从事作物分子遗传育种研究工作, E-mail: lyzhang1997@hotmail.com

基金项目: 贵州省科技计划项目 (黔科合基础-ZK[2022]一般 235, 黔科合支撑[2022]重点 026); 科研机构创新能力建设项目 (黔科合企企[2022]007); 中央引导地方科技发展资金项目 (黔科中引地[2022]4011); 贵州省农业科学院基金项目 (黔农科院国基后补助[2021]07)

Foundation projects: Guizhou Provincial Science and Technology Plan Project(QKHJC[2022]235, QKHZC[2022]026); Innovation capacity Building Project of Scientific institutions(QKHFQ[2022]007); Central Government Guides Local Science and Technology Development project(QKZYD[2022]4011); Foundation Project of Guizhou Academy of Agricultural Sciences(QNKYJHBZ[2021]07)

行遗传机理研究，对利用分子标记辅助育种开展高产、易机化高粱新品种的选育提供理论依据。

高粱穗型与籽粒产量和病虫害抗性密切相关。遗传分析表明穗部组成性状为复杂的数量性状，受到多基因位点(QTL)控制，易受环境的影响^[2,3]。目前用于高粱 QTL 定位的标记技术主要有 SSR(Simple Sequence Repeats)和 SNP(Single nucleotide polymorphism)等。SSR 分子标记具有多态性丰富、可重复性高、操作简单等特点，已在高粱的遗传分析上得到广泛应用^[4,5]。前人利用 SSR 标记对 245 个家系的重组自交系群体(RILs, 籽粒高粱 35-1/籽粒高粱 B35)扫描，构建了含有 237 个标记的高粱遗传图谱，并确定了 91 个影响千粒重、穗粒数、分枝数、收获指数、株高和穗长等性状的 QTLs^[6]。Bai 等基于 118 个 SSR 和 8 个 INDEL 标记的基因分型，构建了包含 189 个家系的 RIL 群体(甜高粱 Rio/籽粒高粱 BTx623)遗传图谱，定位了 14 个影响株高、粒重、穗长以及开花时间的 QTL^[7]。利用 216 个 SSR 标记扫描 272 个家系的 F_{2:3} 群体(籽粒高粱 Btx623/野生高粱 *virgatum*)，定位了与高粱穗长、穗分支数和最长一级枝梗长等性状相关的 QTL^[8]。近年来，随着高通量测序技术的发展，基于 SNP 标记的高密度遗传图谱构建以及重要农艺性状的 QTL 定位越来越多被报道，这些遗传图谱的标记数量不断增加，标记间的平均距离减少，连锁群趋于完整，连锁图对全基因组的覆盖率增加，更有利于 QTL/基因的精细定位。利用全基因组重测序技术，Zou 等构建了包含 244 个 RILs(籽粒高粱 654/甜高粱 LTR108)的 SNP 高密度遗传图谱，定位了 57 个影响高粱抽穗期、株高、主茎节数、茎粗、穗长、穗柄长、旗叶长和旗叶宽等性状的 QTL，并通过精细定位克隆了高粱粒重基因 GS3^[9,10]。研究者通过简化基因组测序技术(GBS)对 460 个 RILs(籽粒高粱 BTx623/籽粒高粱 NOG)的基因分型，构建了包含 3710 个 SNP 标记的高粱遗传图谱，分别定位了 3、7 和 37 个与株高、籽粒大小以及穗型相关性状的 QTL^[11,12]。SOUZA 等利用 GBS 技术对 272 个 RILs(甜高粱 Brandes/甜高粱 Wray)的基因分型，构建了包含 3767 个 SNP 的高密度遗传图谱，挖掘了 33 个与开花时间、株高、蔗糖含量、纤维含量和生物量等性状的 QTL^[13]。

截至目前，利用不同的遗传群体鉴定到了约 200 个与高粱穗部性状(穗长、一级枝梗数、穗直径、穗型等)相关的 QTL^[14-17]。由于国内外用于 QTL 定位的高粱遗传图谱主要是“甜高粱/甜高粱”或“甜高粱/籽粒高粱”杂交构建的 RILs，所检测到的 QTL 并不能完全反映籽粒高粱品种中穗部相关性状的遗传变异基础，对籽粒高粱标记辅助育种的可利用价值具有一定的局限性。本研究利用已经构建的籽粒高粱高密度遗传连锁图谱，开展穗部相关的性状的 QTL 定位，为籽粒高粱重要农艺性状的遗传机理解析和分子标记辅助育种提供研究基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以美国籽粒高粱品种 BTx623 为母本，酱香白酒用高粱品种红缨子为父本，杂交得到 F₁ 代，经单粒传法，构建了包含 205 个家系的 F_{2:7} 代 RIL 群体。亲本之间在株型和穗型上存在显著差异。BTx623 株高较

低（1.2-1.5m），具有紧凑型小穗。红缨子株高较高（2.5-3.0m），呈侧散长穗型。

1.2 表型调查及数据分析

在 2020 年在贵阳（2020GY）、安顺（2020AS）和乐东（2020LD），以及 2021 年在贵阳（2021GY）和安顺（2021AS），RIL 群体和 2 个亲本进行田间种植。采用随机区组设计，3 次重复，行距 60 cm，行长 2 m，株距 20 cm，人工点播，适时进行间苗定苗、追肥、除草和病虫害防治等田间管理工作。

参照《高粱种质资源描述规范和数据标准》^[18]中的相关规定、于欢欢等^[19]和白晓倩等^[20]的方法，成熟期从每个株系随机选择 5 株，调查穗柄长（panicle handle length, PHL）、穗长（panicle Length, PL）、穗轴节数（number of cob nodes, NCN）、一级枝梗数（number of primary branches, NPB）和最长一级枝梗长（length of the longest primary branch, LLPB）。利用 SPSS 21.0 软件对表型数据进行平均值、标准差、变异系数、正态分布检验、相关分析、多环境联合方差分析等统计分析，然后参照曹永策等^[21]的方法，根据公式（1）计算广义遗传率（ h^2_B ）。

$$h^2_B = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_g + (\sigma^2_{ge} / n) + (\sigma^2_e / nr)}$$

（1）式中， σ^2_g 为基因型方差， σ^2_{ge} 为基因型与环境互作方差， σ^2_e 为环境方差，n 为环境数目，r 为试验重复数。

1.3 QTL 定位和候选基因预测

基于已经构建的高密度连锁遗传图谱^[22]（图谱的标记数为 1910 个，图谱长度为 905.10 cM，标记间平均距离为 0.47 cM），利用 QTL IciMapping 4.2 软件^[23]，采用完备区间作图法（ICIM）对 8 个农艺性状在 5 个环境下进行 QTL 检测，步长设定为 0.1 cM，逐步回归概率为 $P < 0.001$ ，寻找 $LOD > 2.5$ 的 QTL 位点，并计算出每个 QTL 的贡献率和加性效应，采用“q+性状名称缩写+染色体编号+染色体上的次序”的方式对 QTL 进行命名。在 Sorghum QTL 网站（<http://aussorgm.org.au/sorghum-qtl-atlas/>）查找已报道的 QTL 信息，结合 BTx623 参考基因组信息，确定候选区间的所有基因，并利用 Phytozome 植物基因组数据库（<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>）、Gene Ontology 数据库（<http://geneontology.org/>）和 KEGG 数据库（<https://www.kegg.jp/>）预测候选基因执行的生物学功能，对比水稻中穗型相关性状的功能基因来进一步的对候选基因进行筛选和功能分析。

2 结果

2.1 表型性状的表现

2020-2021 年，在贵州贵阳、贵州安顺、海南乐东的五个环境下开展 RIL 群体的表型数据调查（表 1）。5 个穗部相关性状在亲本之间表现出显著差异。5 个性状在 RIL 群体中都表现为连续变异（变异系数为 12.16%~21.85%），其平均值在 2 个亲本表型值范围内，最小值和最大值均超过亲本表型值。此外，大部分 RIL 群体各性状在 5 个环境下的偏度和峰度绝对值均小于 1，且均呈现正态分布。

为了进一步了解不同性状在不同环境之间的关系，我们开展了 Pearson 相关性分析（表 2），结果表明，穗长与穗柄长和最长一级枝梗长在 5 个环境下均表现出显著（ $P<0.05$ ）或极显著（ $P<0.01$ ）的正相关关系，R 值的范围为 0.223~0.739。一级枝梗数与穗轴节数在 5 个环境下均表现为极显著（ $P<0.01$ ）的正相关，R 值平均值为 0.388，一级枝梗数与穗柄长在 5 个环境下均表现出极显著（ $P<0.01$ ）的负相关关系，R 值平均为-0.226。方差分析结果（表 3）表明，所有性状的基因型、环境及基因型×环境均存在极显著差异（ $P<0.01$ ）。此外，广义遗传率计算结果（表 3）表明，5 个农艺性状均呈现出较高的遗传率（89.01%~94.61%）。

表 1 RIL 群体中 5 个穗型相关性状在 5 个环境下的表型统计

Table 1 Phenotypic statistics of five panicle architecture-related traits in the RIL population in five environments

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population						
		BTx623	红缨子	最小值	最大值	平均值	标准差	变异系数	偏度	峰度
			Hongyingzi	Minimum	Maximum	Mean	SD	CV (%)	Skewness	Kurtosis
穗长 PL (cm)	2020GY	28.47	33.60	21.07	42.20	30.16	4.19	13.88	0.091	-0.267
	2020AS	27.50	33.44	22.80	42.17	31.60	3.84	12.16	0.209	-0.296
	2020LD	28.54	31.61	20.97	40.83	29.96	4.08	13.63	0.053	-0.466
	2021GY	28.75	33.75	19.83	45.17	30.30	4.75	15.67	0.465	-0.045
	2021AS	27.17	32.83	23.33	43.00	31.49	4.17	13.25	0.300	-0.413
穗柄长 PHL (cm)	2020GY	45.33	57.23	27.67	83.53	53.11	9.06	17.06	0.415	0.742
	2020AS	45.83	59.90	34.10	83.90	53.25	8.66	16.26	0.412	0.282
	2020LD	42.70	51.10	27.60	73.27	49.95	8.69	17.40	0.127	-0.317
	2021GY	44.33	54.17	31.50	82.17	54.85	9.58	17.47	0.212	-0.140
	2021AS	44.00	53.50	24.13	74.33	49.18	8.82	17.92	0.218	0.071
穗轴节数 NCN	2020GY	8.33	8.67	5.33	13.67	9.63	1.60	16.59	-0.149	0.003
	2020AS	9.00	9.67	5.33	14.00	9.30	1.60	17.20	0.056	-0.224
	2020LD	9.67	10.00	5.00	13.33	9.37	1.44	15.37	-0.088	0.188
	2021GY	9.33	9.67	5.67	13.33	8.99	1.34	14.92	0.319	0.416
	2021AS	9.00	10.00	5.00	12.33	8.72	1.32	15.14	-0.196	0.055
一级枝梗数 NPB	2020GY	55.00	49.00	31.67	86.67	54.72	10.55	19.27	0.483	0.138
	2020AS	51.00	47.67	32.67	88.67	54.80	10.73	19.58	0.797	0.633
	2020LD	45.33	43.33	28.00	94.00	48.96	10.70	21.85	1.198	2.307
	2021GY	52.67	47.33	26.00	79.00	48.79	9.45	19.37	0.357	0.443
	2021AS	53.00	47.33	31.00	88.67	54.45	10.88	19.98	0.656	0.585
最长一级枝梗长 LLPB (cm)	2020GY	8.60	13.93	8.03	24.77	14.29	2.82	19.75	0.375	0.399
	2020AS	12.50	14.67	7.43	21.40	13.79	2.40	17.38	0.332	0.104
	2020LD	11.70	14.67	6.90	19.50	13.27	2.75	20.74	0.202	-0.458
	2021GY	10.83	15.17	4.50	20.50	13.30	2.78	20.91	0.160	0.079
	2021AS	12.00	15.83	7.17	20.83	13.12	2.66	20.24	0.269	-0.056

表 2 RIL 群体中 5 个穗型相关性状的相关性分析

Table 2 Correlation analysis for five panicle architecture-related traits in the RIL population

环境 Environment	性状 Trait	穗长 PL	穗柄长 PHL	穗轴节数 NCN	一级枝梗数 NPB
2020GY	穗柄长 PHL	0.376**			
	穗轴节数 NCN	0.152*	-0.142*		
	一级枝梗数 NPB	-0.043	-0.212**	0.558**	
	最长一级枝梗长 LLPB	0.678**	0.285**	-0.099	-0.189**
2020AS	穗柄长 PHL	0.370**			
	穗轴节数 NCN	0.134	-0.199**		
	一级枝梗数 NPB	0.059	-0.192**	0.294**	
	最长一级枝梗长 LLPB	0.669**	0.375**	-0.131	-0.196**
2020LD	穗柄长 PHL	0.367**			
	穗轴节数 NCN	0.183**	-0.093		

2021GY	一级枝梗数 NPB	-0.005	-0.272**	0.368**	
	最长一级枝梗长 LLPB	0.729**	0.302**	0.017	-0.212
	穗柄长 PHL	0.223*			
	穗轴节数 NCN	0.198**	-0.133		
	一级枝梗数 NPB	0.253**	-0.205**	0.460**	
2021AS	最长一级枝梗长 LLPB	0.739**	0.113	0.082	0.085
	穗柄长 PHL	0.288**			
	穗轴节数 NCN	0.134	-0.203**		
	一级枝梗数 NPB	0.131	-0.248**	0.262**	
	最长一级枝梗长 LLPB	0.728**	0.307**	-0.068	-0.053

*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平显著。
* and ** are significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively.

表 3 5 个穗型相关性状方差分析及广义遗传率

Table 3 Variance analysis and broad heritability of five panicle architecture-related traits

性状 Trait	均方 Mean square			F 值 F value			广义遗传率 h ² _B (%)
	基因型	环境	基因型×环境	基因型	环境	基因型×环境	
	Genotype	Environment	G×E	Genotype	Environment	G×E	
穗长 PL	174.47	365.94	22.57	22.62**	47.45**	2.93**	90.79
穗柄长 PHL	947.99	3546.30	63.10	51.77**	193.67**	3.45**	94.61
穗轴节数 NCN	20.34	74.47	2.90	17.65**	64.61**	2.52**	90.33
一级枝梗数 NPB	1170.67	6192.78	115.42	36.33**	192.17**	3.58**	91.90
最长一级枝梗长 LLPB	69.80	138.21	9.56	21.58**	42.74**	2.95**	90.24

*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平显著。
* and ** are significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively.

2.2 穗部相关性状 QTL 定位

利用 ICIM 方法，在五个环境下共定位到 61 个 QTL 与高粱的 5 个穗部性状相关，位于高粱的 10 条染色体上（表 4）。与穗长、穗柄长、穗轴节数、一级枝梗数和最长一级枝梗长性状相关的 QTL 分别有 14、10、8、11 和 18 个，一共涉及到 45 个不同遗传位点。

与穗长相关的 14 个 QTL 分别位于 3（3 个）、4（2 个）、6（2 个）、7（2 个）、8（2 个）和 9（2 个）和 10（1 个）号染色体上。位于 3 号染色体的 *qPL3.2* 在四个环境中都能够被检测到，平均 LOD 值为 6.48，变化范围为 3.14~13.16，可解释平均表型变异为 9.91%，变化范围为 5.19%~19.16%。在三个环境下检测到 3 个 QTL（*qPL3.3*、*qPL7.1* 和 *qPL8.1*），最大 LOD 值分别为 2.62 和 9.01，可解释的最大表型变异分别为 4.32%和 12.72%。除 *qPL7.1*、*qPL7.2*、*qPL8.1* 和 *qPL10.1* 以外，其余 10 个 QTL 增效的等位基因均来源于亲本红缨子。

与穗柄长性状相关的 3 个 QTL 分别定位于 1（1 个）、4（1 个）和 6（1 个）号染色体上。在 4 个环境下均检测到的两个重要 QTL（*qGCI.1* 和 *qGC4.1*）定位于 1 号染色体的 4 号染色体上，LOD 值范围分别为 8.82~15.59 和 19.74~31.25，分别解释表型变异范围为 9.85%~17.07%和 28.40~44.96%。在 3 个环境下均检测到的 *qTC6.1* 位于 6 号染色体，其 LOD 值和表型变异范围分别为 2.53~4.67 和 2.73%~5.52%。上述 3 个 QTL 的加性效应值均来源于亲本红缨子。

与穗轴节数相关的 8 个 QTL 分别定位于 1（2 个）、2（1 个）、3（1 个）、4（1 个）、6（1 个）、7（1 个）和 8（1 个）号染色体上。在 5 个环境下均检测到的一个重要 QTL（*qNCN8.1*）定位于 8 号染色体上，

LOD 值和解释表型最大变异分别为 8.14 和 15.17%，在 2020 年贵阳和安顺环境下检测到 2 个 QTL(*qNCN1.1* 和 *qNCN4.1*)，它们的 LOD 值变化范围为 3.31~4.66，可解释的表型变异率为 5.76%~7.56%。4 个 QTL (*qNCN3.1*、*qNCN4.1*、*qNCN6.1* 和 *qNCN8.1*) 的增效等位基因来源于亲本 BTx623，其余 4 个 QTL 的增效等位基因来源于亲本红缨子。

控制高粱一级枝梗数的 11 个 QTL 分别位于 3 (2 个)、4 (4 个)、5 (1 个)、6 (1 个)、7 (1 个)、8 (1 个) 和 10 (1 个) 号染色体上。在 4 个环境下都能检测到位于 5 号染色体的 *qNPB5.1*，其最大 LOD 值和表型贡献率为 4.64 和 7.77%。在 3 个环境下都定位到位于 8 号染色体上的 QTL (*qNPB8.1*)，其最大 LOD 值和表型贡献率为 6.26 和 12.62%。4 个 QTL (*qNPB4.1*、*qNPB4.2*、*qNPB5.1* 和 *qNPB10.1*) 的增效等位基因来源于亲本红缨子，其余 7 个 QTL 的增效等位基因来源于亲本 BTx623。

影响最长一级枝梗长的 18 个 QTL 分别位于 2 (1 个)、3 (7 个)、6 (4 个)、7 (1 个)、8 (3 个)、9 (1 个) 和 10 (1) 号染色体上。在 4 个环境下都能检测到位于 8 号染色体的 *qLLPB8.1*，其最大 LOD 值和表型贡献率为 5.96 和 8.97%。在 2 个环境下均检测到的两个 QTL (*qLLPB6.3* 和 *qLLPB7.1*) 定位于 6 号染色体的 7 号染色体上，LOD 值分别为 2.53~4.68 和 2.9~4.79，并分别解释表型变异范围为 4.21%~7.91% 和 4.5~6.77%。除 *qLLPB2.1*、*qLLPB7.1*、*qLLPB8.1*、*qLLPB8.2* 和 *qLLPB10.1* 以外，其余 13 个 QTL 的增效等位基因均来源于亲本红缨子。

综合比较，与 5 个性状相关的 QTL 共涉及到 45 个不同的遗传位点，其中有 19 个位点在多个环境或性状中被同时定位 (图 1)。聚集 QTL 最多的 3 个位点分别位于 7 和 8 (2 个) 染色体上。控制穗长、穗柄长、最长一级枝梗长或穗节数的 12 个 QTL 一致定位在 7 号染色体的 59.85~62.98 Mb 区段上，控制穗柄长、穗轴节数和一级枝梗数的 10 个 QTL 在 8 号染色体的 2.51~4.60 Mb 区段上重叠，而影响穗长和最长一级枝梗长的 7 个 QTL 一致位于 8 号染色体的 47.76~51.03 Mb 区段。

表 4 与穗部相关性状 QTL 定位结果汇总

Table 4 Summary of QTL for panicle architecture-related traits detected in this study.

性状 Trait	染色体 Chr.	位点 QTL	环境 Env.	位置 Pos.(cM)	标记区间 Marker interval	物理距离 Phy.(Mb)	阈值 LOD	贡献率 PVE (%)	加性效应 Add
穗长 PL	3	<i>qPL3.1</i>	2021GY	59.90	Sb035466~Sb035520	53.57~55.06	19.30	27.40	-2.62
			2021AS	63.20	Sb035549~Sb035554	56.02~56.09	4.09	6.87	-1.16
			2020AS	64.50	Sb035556~Sb035611	56.09~57.32	5.56	8.43	-1.17
			2020LD	67.70	Sb035578~Sb035622	56.29~57.42	3.14	5.19	-0.95
			2020GY	65.20	Sb035592~Sb035599	56.69~56.95	13.16	19.16	-1.93
		<i>qPL3.3</i>	2020AS	101.70	Sb036039~Sb036101	68.03~68.98	3.23	4.44	-0.84
			2021AS	102.20	Sb036039~Sb036101	68.03~68.98	4.09	7.02	-1.17
			2020LD	102.80	Sb036103~Sb036104	69.03~69.05	4.05	6.28	-1.05
	4	<i>qPL4.1</i>	2021GY	0.00	Sb046548~Sb046572	1.37~1.48	4.87	5.68	-1.19
		<i>qPL4.2</i>	2020GY	3.60	Sb046612~Sb046631	2.23~2.83	3.98	5.15	-1.00
	6	<i>qPL6.1</i>	2020AS	39.80	Sb0610495~Sb0610507	45.09~45.35	3.75	4.98	-0.89
		<i>qPL6.2</i>	2020LD	50.40	Sb0610559~Sb0610624	47.17~48.33	3.86	6.50	-1.06
	7	<i>qPL7.1</i>	2020GY	49.40	Sb0712466~Sb0712517	61.47~62.15	4.62	6.03	1.09
			2020AS	49.40	Sb0712466~Sb0712517	61.47~62.15	9.01	12.72	1.44
			2021GY	49.40	Sb0712466~Sb0712517	61.47~62.15	4.27	4.96	1.12

穗柄长 PHL	8	<i>qPL7.2</i>	2021AS	53.60	Sb0712544~Sb0712554	62.78~62.92	3.54	5.93	1.09
			2020LD	54.80	Sb0712548~Sb0712550	62.91~62.91	3.95	6.10	1.04
		<i>qPL8.1</i>	2021AS	43.80	Sb0813577~Sb0813508	48.99~50.62	2.62	4.32	0.92
			2020LD	44.00	Sb0813524~Sb0813584	49.58~51.03	3.60	5.55	0.98
	9		2020AS	44.10	Sb0813480~Sb0813584	47.76~51.03	3.90	5.20	0.92
		<i>qPL8.2</i>	2020GY	83.90	Sb0814023~Sb0814025	61.58~61.58	4.01	5.19	-1.01
		<i>qPL9.1</i>	2021GY	0.60	Sb0914123~Sb0914124	0.37~0.55	3.49	4.02	-1.00
		<i>qPL9.2</i>	2020LD	78.60	Sb0915233~Sb0915254	52.93~53.94	3.16	4.98	-0.94
	10		2021GY	79.50	Sb0915254~Sb0915270	53.94~54.55	2.70	3.19	-0.90
		<i>qPL10.1</i>	2020GY	9.70	Sb1016007~Sb1016043	23.01~35.44	2.96	3.81	0.86
	1	<i>qPHL1.1</i>	2020LD	28.30	Sb01903~Sb01925	24.77~25.81	3.29	4.92	2.08
			2020AS	28.70	Sb01903~Sb01925	24.77~25.81	4.72	7.13	2.40
			2020GY	28.80	Sb01925~Sb01957	25.81~27.00	5.73	8.66	2.76
			2021GY	28.80	Sb01925~Sb01957	25.81~27.00	3.03	3.77	1.92
		<i>qPHL1.2</i>	2020AS	78.80	Sb012123~Sb012129	74.54~74.58	4.98	7.50	-2.45
			2020GY	79.00	Sb012123~Sb012129	74.54~74.58	5.95	9.20	-2.83
			2021GY	79.60	Sb012123~Sb012129	74.54~74.58	4.81	6.24	-2.46
			2020LD	80.90	Sb012152~Sb012158	75.28~75.51	4.46	6.44	-2.37
	3	<i>qPHL3.1</i>	2021GY	56.90	Sb035426~Sb035466	52.69~53.57	5.49	7.36	2.68
	6	<i>qPHL6.1</i>	2020AS	67.20	Sb061080~Sb0610854	52.21~52.92	2.51	3.70	-1.73
		<i>qPHL6.2</i>	2021GY	79.30	Sb0611237~Sb0611249	57.61~58.20	3.06	3.82	-1.93
	7	<i>qPHL7.1</i>	2020GY	55.10	Sb0712548~Sb0712556	62.91~62.98	4.13	6.44	2.38
			2020AS	55.20	Sb0712548~Sb0712556	62.91~62.98	5.59	8.72	2.65
			2021GY	56.00	Sb0712328~Sb0712556	58.85~62.98	7.59	12.02	3.44
			2020LD	56.20	Sb0712328~Sb0712556	58.85~62.98	7.53	13.82	3.49
	8	<i>qPHL8.1</i>	2021GY	9.80	Sb0812842~Sb0812844	2.84~2.90	4.71	5.99	-2.43
		<i>qPHL8.2</i>	2020AS	14.70	Sb0812881~Sb0812905	3.28~4.60	3.17	4.84	-2.00
		<i>qPHL8.3</i>	2020LD	81.40	Sb0813988~Sb0813997	60.76~60.99	5.96	8.89	-2.80
			2021GY	82.40	Sb0813988~Sb0813997	60.76~60.99	2.84	3.67	-1.91
	1	<i>qPHL8.4</i>	2020GY	85.50	Sb0814061~Sb0814062	62.05~62.05	4.06	6.01	-2.29
		<i>qNCN1.1</i>	2020LD	58.30	Sb011739~Sb011746	63.33~63.56	4.42	7.39	-0.38
			2020AS	66.60	Sb011779~Sb011847	63.30~64.73	3.31	5.76	-0.37
		<i>qNCN1.2</i>	2021AS	75.30	Sb012035~Sb012088	73.24~74.03	3.44	6.12	-0.32
穗轴节数 NCN	2	<i>qNCN2.1</i>	2020GY	95.20	Sb023957~Sb024033	64.43~66.06	3.64	7.99	-0.45
		<i>qNCN3.1</i>	2020LD	20.80	Sb034865~Sb034969	4.67~6.99	3.93	7.22	0.37
	4	<i>qNCN4.1</i>	2020AS	88.40	Sb048347~Sb048353	66.52~66.53	4.66	7.56	0.43
			2020LD	88.40	Sb048347~Sb048353	66.52~66.53	3.95	6.56	0.35
	6	<i>qNCN6.1</i>	2021AS	66.00	Sb0610882~Sb0610839	52.73~53.33	4.68	8.40	0.38
	7	<i>qNCN7.1</i>	2020LD	45.90	Sb0712406~Sb0712430	59.68~60.22	2.86	4.70	-0.30
	8	<i>qNCN8.1</i>	2021GY	12.70	Sb0812825~Sb0812881	2.52~3.28	6.55	13.59	0.53
			2020GY	13.70	Sb0812825~Sb0812881	2.52~3.28	6.96	13.72	0.60
			2021AS	14.20	Sb0812825~Sb0812881	2.52~3.28	8.14	15.17	0.52
			2020LD	14.30	Sb0812825~Sb0812905	3.28~4.26	6.24	10.68	0.46
			2020AS	16.70	Sb0812825~Sb0812905	3.28~4.26	8.32	15.75	0.63
		<i>qNPB3.1</i>	2020GY	44.50	Sb035242~Sb035254	12.86~13.5	3.34	5.18	2.47
		<i>qNPB3.2</i>	2020AS	52.20	Sb035389~Sb035395	50.62~50.72	2.51	4.62	2.15
			2020LD	52.20	Sb035389~Sb035395	50.62~50.72	7.56	14.46	3.87
	4	<i>qNPB4.1</i>	2020GY	19.10	Sb046812~Sb046816	6.72~6.79	2.85	4.04	-2.18
		<i>qNPB4.2</i>	2020LD	45.10	Sb047636~Sb047553	44.12~48.97	3.07	5.72	-2.47
			2020AS	45.30	Sb047636~Sb047553	44.12~48.97	2.73	5.10	-2.30
		<i>qNPB4.3</i>	2020AS	88.40	Sb048347~Sb048353	66.52~66.53	3.41	6.33	2.53
			2020LD	88.40	Sb048347~Sb048353	66.52~66.53	3.54	6.44	2.59
		<i>qNPB4.4</i>	2020GY	91.00	Sb048377~Sb048434	67.22~68.37	3.73	5.71	2.59
		<i>qNPB5.1</i>	2020GY	32.30	Sb059299~Sb059335	60.02~65.69	3.70	5.34	-2.51
	5		2020AS	32.30	Sb059299~Sb059335	60.02~65.69	3.59	6.71	-2.61
			2021GY	32.30	Sb059299~Sb059335	60.02~65.69	4.41	8.46	-2.73
			2021AS	32.30	Sb059299~Sb059335	60.02~65.69	4.64	7.77	-3.21
		<i>qNPB6.1</i>	2021AS	57.70	Sb0610677~Sb0610772	50.12~51.83	4.98	9.76	3.58
一级枝梗 数 NPB	6		2020GY	58.00	Sb0610677~Sb0610772	50.12~51.83	4.34	7.19	2.90
		<i>qNPB7.1</i>	2021AS	78.80	Sb0712235~Sb0712263	56.27~57.43	3.19	5.24	2.74

最长一级 枝梗长 LLPB	8	<i>qNPB8.1</i>	2020AS	8.30	Sb0812824~Sb0812846	2.51~3.17	3.32	6.41	2.55
			2021GY	8.30	Sb0812824~Sb0812846	2.51~3.17	6.26	12.62	3.34
			2020GY	9.10	Sb0812824~Sb0812846	2.51~3.17	5.80	8.61	3.19
	10	<i>qNPB10.1</i>	2021AS	35.30	Sb1016288~Sb1016294	55.31~55.34	2.59	4.21	-2.35
	2	<i>qLLPB2.1</i>	2020GY	50.70	Sb023050~Sb023041	14.26~14.52	3.57	5.63	0.67
	3	<i>qLLPB3.1</i>	2020LD	12.20	Sb034809~Sb034816	3.16~3.25	8.66	13.30	-1.01
			2021GY	37.90	Sb035161~Sb035175	10.54~10.78	2.66	4.14	-0.54
			2021GY	60.10	Sb035466~Sb035520	53.57~55.06	8.48	14.30	-1.01
		<i>qLLPB3.4</i>	2020GY	63.50	Sb035554~Sb035557	56.08~56.14	6.17	10.01	-0.90
			2020LD	76.60	Sb035622~Sb035737	57.42~60.19	6.95	12.10	-0.96
			2020AS	103.40	Sb036115~Sb036124	69.23~69.63	4.72	6.68	-0.64
		<i>qLLPB3.7</i>	2021AS	118.70	Sb036370~Sb036391	72.55~73.31	4.16	7.04	-0.77
			2020LD	40.30	Sb0610495~Sb0610507	45.09~45.35	3.26	4.76	-0.60
			2020AS	59.00	Sb0610677~Sb0610772	50.12~51.83	4.87	8.26	-0.71
		<i>qLLPB6.3</i>	2021GY	77.40	Sb0610981~Sb0611205	54.59~57.26	4.68	7.91	-0.75
			2020GY	77.60	Sb0610981~Sb0611205	54.59~57.26	2.53	4.21	-0.58
			2021AS	84.10	Sb0611297~Sb0611392	58.73~61.13	3.85	6.38	-0.73
	7	<i>qLLPB7.1</i>	2021AS	53.60	Sb0712544~Sb0712554	62.78~62.92	2.90	4.50	0.62
			2020AS	55.00	Sb0712550~Sb0712548	62.91~62.91	4.79	6.77	0.65
			2020LD	43.80	Sb0813508~Sb0813577	48.99~50.62	5.96	8.97	0.83
	8	<i>qLLPB8.1</i>	2020GY	44.00	Sb0813524~Sb0813584	49.58~51.03	4.70	7.53	0.78
			2020AS	44.00	Sb0813524~Sb0813584	49.58~51.03	5.20	7.40	0.68
			2021AS	45.40	Sb0813480~Sb0813584	47.76~51.03	5.08	8.04	0.82
		<i>qLLPB8.2</i>	2021GY	48.90	Sb0813651~Sb0813683	53.51~53.80	3.42	5.39	0.62
			2020GY	80.20	Sb0813812~Sb0813988	58.25~60.76	2.99	4.95	-0.63
			2021GY	72.00	Sb0915209~Sb0915215	52.36~52.61	3.93	6.26	-0.67
	9	<i>qLLPB9.1</i>	2021GY	72.00	Sb0915209~Sb0915215	52.36~52.61	3.93	6.26	-0.67
	10	<i>qLLPB10.1</i>	2020AS	33.00	Sb1016269~Sb1016286	54.66~55.27	2.62	3.70	0.48

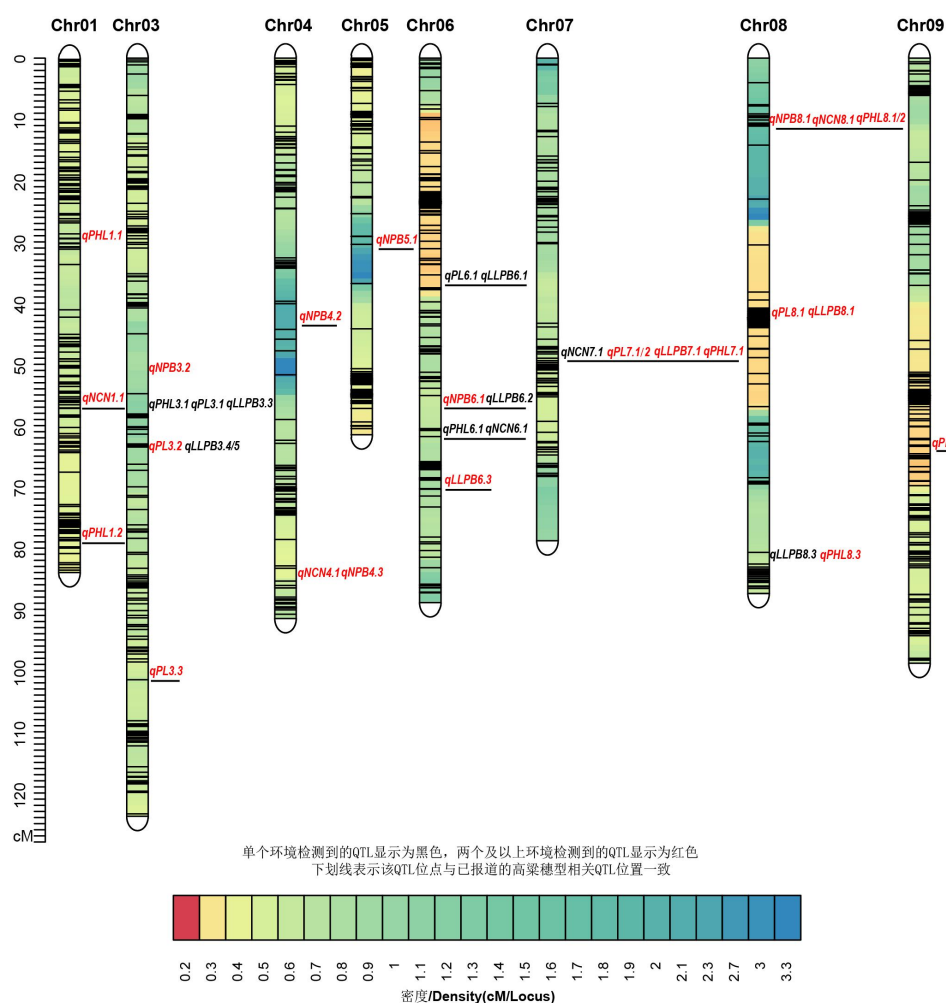


图1 高粱穗型相关性状 QTL 在遗传图谱上的分布
Fig.1 Distribution of QTLs for panicle architecture-related traits on genetic map

2.3 穗部性状重要 QTL 候选基因预测

根据上述结果，我们针对 19 个重要的遗传位点进行了候选基因分析。利用植物基因组数据库，识别高粱基因 ID、蛋白质注释信息及相应的同源基因，结合前人研究文献，在 19 个 QTL 中，12 个位点内或附近确定了 13 个候选基因（表 5），均与水稻中影响穗型和株型发育的相关基因同源，如 MYB 转录因子 *Sobic.003G260300* 以及编码异三聚体 G 蛋白 α/γ 亚基的基因 *Sobic.001G484200* / *Sobic.007G149200*，其水稻同源基因 *RGAI* (LOC_Os05g26890) / *DEPI* (LOC_Os09g26999)。

表 5 重要 QTL 区间候选基因功能注释

Table 5 Functional annotation of candidate genes in important QTL intervals.

QTL	基因 Gene	基因组位置 Genomic location	同源基因 Orthologous gene	蛋白注释 Proteins annotation	GO 注释 GO annotation	KEGG 注释 KEGG annotation
<i>qPHL1.2</i>	<i>Sobic.001G484200</i>	Chr01:75526130~75530742	<i>RGAI</i> (LOC_Os05g26890)	异三聚体 G 蛋白 α 亚基	0031683, 0007186, 0019001, 0003924	K04640
<i>qPHL3.1</i> <i>qPL3.1</i> <i>qLLPB3.3</i>	<i>Sobic.003G202200</i>	Chr03:53189807~53194411	<i>LOG</i> (LOC_Os01g40630)	细胞分裂素激活酶		K06966
<i>qPL3.2</i> <i>qLLPB3.4</i> <i>qLLPB3.5</i>	<i>Sobic.003G260300</i>	Chr03:59812779~59814750	<i>RGNI</i> (LOC_Os01g49160)	MYB 转录因子	0003677	

<i>qNPB5.1</i>	Sobic.005G143300	Chr05:60679647~60688236	<i>OsChz1</i> (LOC_Os11g34190)	组蛋白伴侣	0046982	
<i>qPL6.1</i> <i>qLLPB6.1</i>	Sobic.006G089300	Chr06:45893608~45897801	<i>SP1</i> (LOC_Os11g12740)	小肽转运蛋白	0006810,0016020, 0005215	
<i>qNPB6.1</i> <i>qLLPB6.2</i>	Sobic.006G171000	Chr06:52741860~52745908	<i>OsSPL7</i> (LOC_Os04g46580)	Squamosa 启动子 结合蛋白	0005634,0003677	
<i>qPHL6.1</i> <i>qNCN6.1</i>	Sobic.006G182500	Chr06:53762626~53766480	<i>OsKRN</i> (LOC_Os04g48010)	WD40 蛋白	0005515	
<i>qPL7.1</i> <i>qPL7.2</i>	Sobic.007G149200	Chr07:58010696~58016328	<i>DEP1</i> (LOC_Os09g26999)	异三聚体 G 蛋白 γ 亚基	0007186,0005834, 0004871	
<i>qPHL7.1</i> <i>qNCN7.1</i> <i>qLLPB7.1</i>	Sobic.007G189000	Chr07:62168847~62174483	<i>WTG1</i> (LOC_Os08g42540)	去泛素化酶		K09602
<i>qPHL8.1</i> <i>qNCN8.1</i> <i>qNPB8.2</i>	Sobic.008G037300	Chr08:3535583~3536770	<i>OsCSLD4</i> (LOC_Os12g36890)	类纤维素合酶	0003712,0009910	
<i>qPL8.1</i> <i>qLLPB8.1</i>	Sobic.008G115000	Chr08:52390176~52396758	<i>OsVIL2</i> (LOC_Os12g34850)	PRC2 复合体组分	0005515	
<i>qPHL8.3</i> <i>qLLPB8.3</i>	Sobic.008G170500	Chr08:60472113~60473745	<i>OsPID</i> (LOC_Os12g42020)	苏氨酸蛋白激酶	0004672,0006468, 0004713,0005524	
<i>qPL9.2</i>	Sobic.009G176400	Chr09:53137542~53147354	<i>EUI1</i> (LOC_Os05g40384)	细胞色素 P450 单 加氧酶	0005506, 0016705, 0020037, 0055114	

3 讨论

高粱起源于非洲地区，传播到印度之后，再通过西南丝绸之路传入中国^[24]。为了适应不同地区农业生态气候，经过长期的自然进化和人工选择，南北方高粱形成了一些特有的性状。由于南方夏季高温多雨、气候潮湿，当地的高粱品种通常具有侧散的长穗型，使穗部具有较好的通风性，防止成熟期籽粒发霉生虫。而北方夏季气候干燥，为了获得较高产量，高粱品种通常具有直立紧凑型的穗型，能有效提高种植密度。因此，开展影响高粱穗型相关性状 QTL 挖掘，利用分子育种技术，可以加快选育适合南方气候条件、具有较高的种植密度的高粱新品种。

本研究中，19 个 QTL 在多个环境或多个性状中被重复检测到，其中 12 个位点与已报道的高粱穗型相关 QTL 位置一致（图 1）^[2, 6, 8, 10, 25-34]，并且在 8 个已报道 QTL 内或附近确定了候选基因。位于 6 号染色体的区段（50.12~51.83Mb）包含一级枝梗数和最长一级枝梗长相关的 3 个 QTL，其中 1 个候选基因 Sobic.006G171000 与控制水稻穗部性状的 *OsSPL7* 基因同源^[35]，并且该位点与 5 个双亲群体遗传作图（M35-1/B35^[6]、BTx623/S. *virgatum*^[8]、654/LTR108^[10]、E-Tian/Ji2731^[24]和 CK60/PI229828^[33]）和自然群体 GWAS^[31, 33]的穗长 QTL 定位结果一致。位于 7 号染色体的 QTL 位点（58.85~62.98 Mb）包括了穗长、穗轴节数、最长一级枝梗和穗柄长相关的 12 个 QTL，并与利用 BTx623/IS3620C^[2, 25]、M35-1/B35^[9]、BTx623/S. *virgatum*^[8]、296B/IS18551^[28] 4 个群体的遗传作图以及 SAP 自然群体 GWAS^[30]的高粱穗型 QTL 定位重叠。在该位点附近的 2 个候选基因（Sobic.007G149200 和 Sobic.007G189000）分别与影响水稻穗部性状的 *DEP1* 和 *WTG1* 基因同源。*DEP1* 是控制水稻产量的关键多效基因，通过降低穗颈节长度并使稻穗变密、一级枝梗数增加、每穗籽粒数增多，从而促进水稻增产^[36, 37]。而 *WTG1* 能与 *IPAI* 互作，正调控水稻株型基因 *DEP1*^[38]。在 8 号染色体的 2.51~4.60Mb 区段上聚集了穗轴节数、一级枝梗数和穗柄长相关的 10 个 QTL，

其中包含 1 个基因 *Sobic.008G037300* 与水稻 *OsCSLD4* 基因同源，它通过编码糖基转移酶家族的纤维素合酶类似蛋白，调节株高、叶宽和穗型等多个性状^[39]。该位点与 654/LTR108 群体遗传定位^[6]和 GWAS^[30]报道结果一致。此外，我们在 4 个未报到 QTL 位点上也确定了候选基因。位于 3 号染色体上与穗长、穗柄长和最长一级枝梗长相关的 2 个 QTL 位点（52.69~55.06 Mb 和 56.02~57.42 Mb）包含 2 个候选基因（*Sobic.003G260300* 和 *Sobic.003G202200*），分别与影响水稻穗部发育的 *RGNI*^[40]和 *LOG* 基因^[41]同源。而另外 2 个位于 8 号染色体的重要位点分别聚集了 7 个穗长和最长一级枝梗 QTL 和 3 个穗长和穗柄长 QTL，其附近的 2 个候选基因 *Sobic.008G115000* 和 *Sobic.008G170500* 分别与水稻的 *OsVIL2* 和 *OsPID* 基因同源。*OsVIL2* 基因通过抑制 *OsCKX2* 表达增加一二次枝梗数^[42]，而 *OsPID* 基因通过调节生长素运输调节水稻花器官发育^[43]。上述 4 个重要 QTL 位点在其他高粱穗型 QTL 定位中未见报道的可能原因有 2 个：一是目前株高 QTL 定位群体的亲本多都来源于国外甜高粱品种，而本研究的定位群体亲本之一酒用糯高粱品种红缨子中可能携带不一样的穗型基因；另一个原因是我们应用 Sup-GBS 标记技术构建高密度图谱，能够定位到更多的相关 QTL，而目前报道的高粱穗型 QTL 定位多采用传统的 AFLP、RFLP 和 SSR 标记^[2, 6, 8, 25, 26, 28, 29, 34]。

目前，与水稻相比^[44, 45]，影响高粱穗部性状的功能基因的研究相对滞后，目前还没有报道相关基因的克隆和功能验证。为了进一步精确鉴定本研究中可能的候选基因，我们后续将会进行亲本间序列差异分析和表达分析确定基因多态性，开发功能标记，并通过基因编辑的手段验证其功能。

4 结论

本研究利用 QTL 定位，在五个环境下共定位到 14 个穗长、10 个穗柄长、8 个穗轴节数、11 个一级枝梗数和 18 个最长一级枝梗长相关的 QTL。在多个环境或性状中确定了 19 个重要遗传位点，从中发现 13 个可能控制高粱穗部相关性状的候选基因，为我们的下一步开展这些关键基因克隆和调控机理分析提供了理论依据。

参考文献

- [1] 李顺国, 刘猛, 刘斐, 邹剑秋, 陆晓春, 刁现民. 中国高粱产业和种业发展现状与未来展望. 中国农业科学, 2021, 54(03): 471-82
Li S G, Liu M, Liu F, Zou J Q, Lu X C, Diao X M. Current Status and Future Prospective of Sorghum Production and Seed Industry in China. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(03): 471-82
- [2] Brown P J, Klein P, Bortiri E, Acharya B E, Rooney W Y, Kresovich S. Inheritance of inflorescence architecture in sorghum. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113(5): 931-942
- [3] Hmon K P W, Shehzad T, Okuno K. Variation in inflorescence architecture associated with yield components in a sorghum germplasm. Plant Genetic Resources, 2013, 11(3): 258-65
- [4] Baggett J P, Tillett R L, Cooper E A, Yerka M K. De novo identification and targeted sequencing of SSRs efficiently fingerprints Sorghum bicolor sub-population identity. PloS one, 2021, 16(3): e0248213
- [5] Wang L M, Jiao S J, Jiang Y X, Yan H D, Su D F, Sun G Q, Yan X F, Sun L F. Genetic diversity in parent lines of sweet sorghum based on agronomical traits and SSR markers. Field Crops Research, 2013, 149: 11-19
- [6] Nagaraja Reddy R, Madhusudhana R, Murali Mohan S, Chakravarthi D V, Mehtre S P, Seetharama N, Patil J V. Mapping QTL for grain yield and

other agronomic traits in post-rainy sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(8): 1921-39

- [7] Bai C M, Wang C Y, Wang P, Zhu Z X; Cong L, Liu D, Liu Y F, Zheng W J, Lu X C. QTL mapping of agronomically important traits in sorghum (*Sorghum bicolor* L.). *Euphytica*, 2017, 213(12)
- [8] Liu H, Liu H, Zhou L, Lin Z. Genetic Architecture of domestication- and improvement-related traits using a population derived from *Sorghum virgatum* and *Sorghum bicolor*. *Plant science : an international journal of experimental plant biology*, 2019, 283: 135-146
- [9] Zou G H, Zhai G W, Yan S, Li S, Zhou L B, Ding Y Q, Liu H, Zhang Z, Zou J, Zhang L Y, Chen J, Xin Z G, Tao Y Z. Sorghum qTGW1a encodes a G-protein subunit and acts as a negative regulator of grain size. *Journal of experimental botany*, 2020, 71(18): 5389-5401
- [10] Zou G H, Zhai G W, Feng Q, Yan S, Wang A, Zhao Q, Shao J, Zhang Z, Zou J, Han B, Tao Y Z. Identification of QTLs for eight agronomically important traits using an ultra-high-density map based on SNPs generated from high-throughput sequencing in sorghum under contrasting photoperiods. *Journal of experimental botany*, 2012, 63(15): 5451-5462
- [11] Kajiya-Kanegae H, Takanashi H, Fujimoto M, Ishimori M, Ohnishi N, Wacera W F, Omollo EA, Kobayashi M, Yano K, Nakano M, Kozuka T, Kusaba M, Iwata H, Tsutsumi N, Sakamoto W. RAD-seq-Based High-Density Linkage Map Construction and QTL Mapping of Biomass-Related Traits in Sorghum using the Japanese Landrace Takakibi NOG. *Plant cell physiology*, 2020, 61(7): 1262-1272
- [12] Takanashi H, Shichijo M, Sakamoto L, Kajiya-Kanegae H, Iwata H, Sakamoto W, Tsutsumi N. Genetic dissection of QTLs associated with spikelet-related traits and grain size in sorghum. *Scientific reports*, 2021, 11(1): 9398
- [13] Souza V F, Pereira G D S, Pastina M M, Parrella R A D C, Simeone M L F, Barros B A, Noda R W, da Costa E Silva L, Magalhães J V, Schaffert R E, Garcia A A F, Damasceno C M B. QTL mapping for bioenergy traits in sweet sorghum recombinant inbred lines. *G3-Genes Genomes Genetics*, 2021, 11(11)
- [14] Wang L H, Liu Y L, Gao L, Yang X C, Zhang X, Xie S P, Chen M, Wang Y H, Li J Q. Genome-Wide Association Mapping Identifies Novel Panicle Morphology Loci and Candidate Genes in Sorghum. *Frontiers in plant science*, 2021, 12: 743838
- [15] Olatoye MO, Marla SR, Hu Z, Bouchet S, Perumal R, Morris GP. Dissecting Adaptive Traits with Nested Association Mapping: Genetic Architecture of Inflorescence Morphology in Sorghum. *G3-Genes Genomes Genetics*, 2020, 10(5): 1785-96
- [16] Zhou Y, Srinivasan S, Mirnezami SV, Kusmec A, Fu Q, Attigala L, Salas Fernandez M G. Semiautomated Feature Extraction from RGB Images for Sorghum Panicle Architecture GWAS. *Plant physiology*, 2019, 179(1): 24-37
- [17] Hu Z B, Olatoye M O, Marla S, Morris G P. An Integrated Genotyping-by-Sequencing Polymorphism Map for Over 10,000 Sorghum Genotypes. *The plant genome*, 2019, 12(1)
- [18] 陆平. 高粱种质资源描述规范和数据标准. 北京:中国农业出版社, 2006:52-54
- Lu P. Description specification and data standard of sorghum germplasm resources. Beijing: China Agricultural Press, 2006:52-54
- [19] 刘欢欢. 高粱驯化相关性状遗传结构的解析; 中国农业大学, 2016
- Liu H H, Genetic architecture of domestication-related traits sorghum, China Agricultural University, 2016
- [20] 白晓倩, 于澎湃, 李延玲, 高建明, 裴忠有, 罗峰, 孙守钧. 粒用高粱 F₂ 群体农艺性状数量遗传分析. *华北农学报*, 2019, 34(01): 107-14
- Bai X Q, Yu P P, Li Y L, Gao J M, Pei Z Y, Luo F, Sun S J. Genetic analysis of agronomic characters in F₂ population of sorghum bicolor. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2019, 34(01): 107-14
- [21] 曹永策, 李曙光, 张新草, 孔杰杰, 赵团结. 夏大豆重组自交系群体遗传图谱构建及开花期 QTL 分析. *中国农业科学*, 2020, 53(04): 683-94
- Cao Y C, Li S G, Zhang X C, Kong J J, Zhao T J. Construction of Genetic Map and Mapping QTL for Flowering Time in A Summer Planting Soybean Recombinant Inbred Line Population. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(04): 683-94
- [22] 丁延庆, 徐建霞, 汪灿, 周棱波, 张国兵, 赵强, 邵明波, 张立昇. 基于 Super-GBS 技术的高粱籽粒酿造相关性状 QTL 定位. *核农学报*, 2023, 37(02): 241-50.
- Ding Y Q, Xu J X, Wang C, Zhou L B, Zhang G B Zhao Q, Shao M B, Zhang L Y. QTL Mapping of Grain Traits Related to Brewing in Sorghum Based on Super-GBS Technology. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2023, 37(02): 241-50.
- [23] Meng L, Li H H, Zhang L Y, Wang J K. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations - ScienceDirect. *The Crop Journal*, 2015, (3): 15
- [24] Zhang L Y, Ding Y Q, Xu J X, Gao X, Cao N, Li K Y, Feng Z, Cheng B, Zhou L B, Ren M J, Lu X C, Bao Z G, Tao Y Z, Xin Z G, Zou G H. Selection Signatures in Chinese Sorghum Reveals Its Unique Liquor-Making Properties. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 923734
- [25] Mocoer A, Zhang YM, Liu Z Q, Shen X, Zhang L M, Rasmussen S K, Jing H C. Stability and genetic control of morphological, biomass and biofuel traits under temperate maritime and continental conditions in sweet sorghum (*Sorghum bicolor*). *Theoretical and Applied Genetics*, 2015,

- [26] Hart G, S Schertz K F, Peng Y, Syed N H. Genetic mapping of *Sorghum bicolor* (L.) Moench QTLs that control variation in tillering and other morphological characters. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103: 1232-42
- [27] Morris G P, Ramu P, Deshpande S P, Hash C T, Shah T, Upadhyaya H D, Riera-Lizarazu O, Brown PJ, Acharya CB, Mitchell S E, Harriman J, Glaubitz J C, Buckler E S, Kresovich S. Population genomic and genome-wide association studies of agroclimatic traits in sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(2): 453-8
- [28] Shehzad T, Okuno K. QTL mapping for yield and yield-contributing traits in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) with genome-based SSR markers. *Euphytica*, 2015, 203: 17-31
- [29] Srinivas G, Satish K, Madhusudhana R, Reddy R N, Mohan S M, Seetharama N. Identification of quantitative trait loci for agronomically important traits and their association with genic-microsatellite markers in sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 118(8): 1439-54
- [30] Zhao J, Mantilla Perez M B, Hu J, Salas Fernandez M G. Genome - wide association study for nine plant architecture traits in Sorghum. *The Plant Genome*, 2016, 9(2): plantgenome2015.06.0044
- [31] Zhang D, Kong W Q, Robertson J, Goff V H, Epps E, Kerr A, Mills G, Cromwell J, Lugin Y, Phillips C, Paterson A H. Genetic analysis of inflorescence and plant height components in sorghum (Panicoideae) and comparative genetics with rice (Oryzoidae). *BMC plant biology*, 2015, 15: 107
- [32] Zhou Y, Srinivasan S, Mirnezami S V, Kusmec A, Fu Q, Attigala L, Salas Fernandez M G, Ganapathysubramanian B, Schnable P S,. Semiautomated feature extraction from RGB images for sorghum panicle architecture GWAS. *Plant physiology*, 2019, 179(1): 24-37
- [33] Witt Hmon K P, Shehzad T, Okuno K. QTLs underlying inflorescence architecture in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) as detected by association analysis. *Genetic resources and crop evolution*, 2014, 61: 1545-64
- [34] Pereira M G, Ahnert D, Lee M, Klier K. Genetic-mapping of quantitative trait loci for panicle characteristics and seed weight in sorghum. *Revista Brasileira De Genetica*, 1995, 18(2): 249-57
- [35] Wang L, Ming L C, Liao K Y, Xia C J, Sun S Y, Chang Y, Wang H K, Fu D B, Xu C B, Wang Z J, Li X, Xie W B, Ouyang Y D, Zhang Q L, Li X H, Zhang Q H, Xiao J H, Zhang Q F. Bract suppression regulated by the miR156/529-SPLs-NL1-PLA1 module is required for the transition from vegetative to reproductive branching in rice. *Molecular plant*, 2021, 14(7): 1168-84
- [36] Sun S Y, Wang L, Mao H L, Shao L, Li X H, Xiao J H, Ouyang Y D, Zhang Q F. A G-protein pathway determines grain size in rice. *Nature communications*, 2018, 9(1): 851
- [37] Liu Q, Han R X, Wu K, Zhang J Q, Ye Y F, Wang S S, Chen J F, Pan Y J, Li Q, Xu X P, Zhou J W, Tao D Y, Wu J Y, Fu X D. G-protein $\beta\gamma$ subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice. *Nature communications*, 2018, 9(1): 852
- [38] Huang K, Wang D K, Duan P G, Zhang B L, Xu R, Li N, Li Y H. WIDE AND THICK GRAIN 1, which encodes an otubain-like protease with deubiquitination activity, influences grain size and shape in rice. *The Plant journal*, 2017, 91(5): 849-860
- [39] Zhao H, Li Z X, Wang Y Y, Wang J Y, Xiao M G, Liu H, Quan R D, Zhang H W, Huang R F, Zhu L, Zhang Z J. Cellulose synthase-like protein OsCSLD4 plays an important role in the response of rice to salt stress by mediating abscisic acid biosynthesis to regulate osmotic stress tolerance. *Plant biotechnology journal*, 2022, 20(3): 468-84
- [40] Li G L, Xu B X, Zhang Y P, Xu Y W, Khan N U, Xie J Y, Sun X M, Guo H F, Wu Z Y, Wang X Q, Zhang H L, Li J J, Xu J L, Wang W S, Zhang Z Y, Li Z C. RGN1 controls grain number and shapes panicle architecture in rice. *Plant biotechnology journal*, 2022, 20(1): 158-167
- [41] Kurakawa T, Ueda N, Maekawa M, Kobayashi K, Kojima M, Nagato Y, Sakakibara H, Kyojuka J. Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme. *Nature*, 2007, 445: 652-5.
- [42] Yang J, Cho L, Yoon J, Yoon H, Wai A H, Hong W J, Han M, Sakakibara H, Liang W, Jung K H, Jeon JS, Koh H J, Zhang D, An G. Chromatin interacting factor OsVIL2 increases biomass and rice grain yield. *Plant biotechnology journal*, 2019, 17(1): 178-187
- [43] Wu H M, Xie D J, Tang Z S, Shi D Q Yang W C. PINOID regulates floral organ development by modulating auxin transport and interacts with MADS16 in rice. *Plant biotechnology journal*, 2020, 18(8): 1778-95
- [44] 刘立军, 周沈琪, 刘昆, 张伟杨, 杨建昌. 水稻大穗形成及其调控的研究进展. *作物学报*, 2023, 49(03): 585-96
Liu L J, Zhou S Q, Liu K, Zhang W Y, Yang J C. Research progress on the formation of large panicles in rice and its regulation. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(03): 585-96
- [45] 淳雁, 李学勇. 水稻穗型的遗传调控研究进展. *植物学报*, 2017, 52(01): 19-29
Chun Y, Li X Y. Research Progress in Genetic Regulation of Rice Panicle Architecture. *Chinese Bulletin of Botany*, 2017, 52(01): 19-29

