

# 小麦穗部性状近等基因系的创制及穗粒数候选基因分析

陈旺<sup>1,2</sup>, 王殿<sup>1</sup>, 宋波<sup>1</sup>, 刘易科<sup>2</sup>, 朱展望<sup>2</sup>, 卫波<sup>3</sup>, 宁强<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>青岛农业大学农学院, 山东青岛, 266109; <sup>2</sup>湖北省农业科学院粮食作物研究所/农业农村部作物分子育种重点实验室/粮食作物种质创新与遗传改良湖北省重点实验室, 武汉 430064; <sup>3</sup>北京大学现代农业研究院/小麦育种全国重点实验室/潍坊现代农业山东省实验室, 山东潍坊 261325)

**摘要:** 为创制具有育种利用价值的遗传材料, 定位影响小麦穗粒数的候选区间, 本研究以八倍体小偃麦与普通小麦品种衡观 35 和科农 199 杂交构建的近等基因系作为研究材料, 对株高、有效分蘖数、穗长、小穗数、每穗粒数、单株产量、千粒重 7 个性状进行表型鉴定。利用 660K SNP 芯片对表型差异显著的近等基因系进行全基因组扫描, 分析两对近等基因系间的多态性 SNPs 位点及一致性的物理区间。结合候选区间的基因功能注释和基因表达分析, 预测影响小麦穗粒数的重要候选基因。结果表明, N81 和 N82、N86 和 N87 是两对在小麦穗部性状具有显著差异的近等基因系, 其遗传相似度分别为 98.02% 和 98.78%。通过 660K SNP 芯片分析, 确定两对近等基因系分别在 1B 染色体上 662-669 Mb、3B 染色体上 19-25 Mb 和 5B 染色体上 541-548 Mb 的物理区间存在明显的遗传多态性, 表明这些物理区间可能作为影响小麦穗部相关性状的候选区间。通过整合前人研究的 QTL 定位区间、基因功能注释、基因表达分析和同源基因功能分析, 筛选出 3 个可能影响小麦穗粒数的重要候选基因, 分别是: 1B 染色体上 *TraesCS1B02G443200*, 编码苹果酸脱氢酶; 3B 染色体上 *TraesCS3B02G042400*, 编码 AP2/ERF 转录因子; 5B 染色体上 *TraesCS5B02G366500*, 编码 C2H2 类型的锌指蛋白。本研究结果为挖掘小麦穗粒数基因提供理论参考。

**关键词:** 小麦; 660K SNP 芯片; 近等基因系; 穗部相关性状; 候选基因

## Creation of Near-Isogenic Lines and Analysis of Candidate Genes for Grain Number per Spike in Wheat

CHEN Wang<sup>1,2</sup>, WANG Dian<sup>1</sup>, SONG Bo<sup>1</sup>, LIU Yike<sup>2</sup>, ZHU Zhanwang<sup>2</sup>, WEI Bo<sup>3</sup>, NING Qiang<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>College of Agronomy, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, Shandong; <sup>2</sup>Institute of Food Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Molecular Breeding, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Hubei Key Laboratory of Food Crop Germplasm and Genetic Improvement, Wuhan, 430064; <sup>3</sup>Peking University Institute of Advanced Agricultural Sciences/National Key Laboratory of Wheat Improvement/Shandong Laboratory of Advanced Agricultural Sciences in Weifang, Weifang 261325, Shandong)

**Abstract:** To create genetic materials with breeding value and to identify candidate regions affecting the grain number per spike in wheat, this study used near-isogenic lines (NILs) constructed from hybrids between the octoploid *Thinopyrum ponticum* and common wheat cultivars Hengguan 35 and Kenong 199 as research materials. Seven yield-related traits, including plant height, effective tiller number, spike length, spikelet number per spike, grain number per spike, grain yield per plant and thousand grain weight, were phenotypically evaluated. The 660K SNP array was used for whole-genome scanning of NILs with phenotypic differences to analyze polymorphic SNPs loci and consistent physical intervals between two pairs of NILs. Important candidate genes affecting the grain number per spike were predicted based on gene function annotation and gene expression analysis within the candidate regions. The results indicated that N81 and N82, as well as N86 and N87, are two pairs of NILs with significant differences

收稿日期: 2024-08-22 网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为小麦遗传育种, E-mail: cwangcw@163.com

通信作者: 宁强, 研究方向为小麦产量性状遗传改良, E-mail: ningqiang\_404@163.com

卫波, 研究方向为小麦产量性状遗传改良, E-mail: bo.wei@pku-iaas.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金 (32072061, 32272173, 31571750)

**Foundation project:** National Natural Science Foundation of China (32072061, 32272173, 31571750)

in spike traits, with genetic similarities of 98.02% and 98.78%, respectively. Polymorphism analysis using the 660K SNP chip identified genetic diversity in the physical intervals of 662-669 Mb on chromosome 1B, 19-25 Mb on chromosome 3B, and 541-548 Mb on chromosome 5B, indicating that these intervals can be candidate regions affecting spike traits. By integrating QTL mapping intervals from previous studies, gene functional annotations, gene expression analysis, and homology gene function analysis, three important candidate genes related to grain number per spike were identified: *TraesCS1B02G443200* on chromosome 1B, encoding malate dehydrogenase; *TraesCS3B02G042400* on chromosome 3B, encoding an AP2/ERF transcription factor; and *TraesCS5B02G366500* on chromosome 5B encoding a C2H2-type zinc finger protein. These findings provide a theoretical reference for the gene mining related to grain number per spike in wheat.

**Key words:** Wheat; 660K SNP array; Near-isogenic lines; Spike related traits; Candidate genes

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界上重要的粮食作物之一, 维持其稳产、增产对确保粮食生产安全至关重要<sup>[1-2]</sup>。小麦籽粒产量主要取决于单位面积穗数、穗粒数和千粒重, 是小麦产量构成的三要素<sup>[3]</sup>, 挖掘影响小麦穗发育和穗粒数等性状的关键基因, 对小麦穗型的分子设计与精准改良、突破产量瓶颈具有重要意义。迄今为止, 通过全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS)、基于双亲遗传群体连锁分析, 鉴定到一些与产量相关的 QTL/基因<sup>[4-8]</sup>。目前, 已经克隆了 *FT1/2*、*TaCOL-B5*、*TaMOC1*、*WFZP*、*GNI1*、*AP2L5*、*DUO-B1*、*TaDEP1*、*TaCKX1/2*、*TaSus1* 等产量相关基因<sup>[2, 9-18]</sup>。*FT1* 和 *FT2* 的功能缺失延长了小穗形成和发育的时间, 进而增加每穗小穗数<sup>[9-10]</sup>。过表达 *TaCOL-B5* 基因显著增加穗长和小穗数, 提高小麦籽粒产量<sup>[11]</sup>。*TaMOC1* 等位基因变异与小穗数显著相关<sup>[12]</sup>。通过 RNAi 技术沉默 *GNI-A1* 基因的表达, 提高小麦的小花育性, 增加穗粒数<sup>[13]</sup>。*AP2L5* 功能突变导致小穗数目显著减少<sup>[14]</sup>。*DUO1* 编码 AP2/ERF 转录因子, 基因敲除 *DUO-B1* 显著增加小花育性、小穗数和单位面积产量<sup>[15]</sup>。*TaDEP1* 的下调表达能够增加小麦的穗长、减少小穗数<sup>[16]</sup>。沉默 *TaCKX1* 显著增加每穗粒数和千粒重, 而沉默 *TaCKX2* 导致每穗粒数略微减少<sup>[17]</sup>。蔗糖合酶基因 *TaSus1-A1* 的突变体使得穗长、小穗数和穗粒数显著降低<sup>[18]</sup>。

小麦产量相关性状是由多基因控制的复杂数量性状, 目前已克隆的基因资源较少, 因此, 创制产量相关性状差异显著的近等基因系, 挖掘和利用更多与产量性状相关的优异基因, 对小麦高产育种至关重要。本研究利用八倍体小偃麦与普通小麦作为亲本杂交构建的高世代家系, 筛选出两对穗部性状显著差异的近等基因系。进一步利用 660K SNP 芯片基因型数据, 分析和挖掘与小麦穗部性状密切相关的候选区段, 为小麦产量的遗传改良提供重要的基因资源和优异种质。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以小偃麦材料小偃 78829 (NFPF/多年生 2 号) 和小偃 693 (小偃 2 号//临 7 小麦/长穗偃麦草) 为供体, 分别与 2 个普通小麦品种衡观 35 和科农 199 杂交, 连续自交 8 代 ( $F_8$ ) 形成株系。对来自同一穗行的株系进行两年产量相关性状的表型鉴定, 筛选出两对在穗部相关性状存在显著差异的株系 N81 和 N82、N86 和 N87。

## 1.2 试验设计

试验于 2017-2018 年、2018-2019 年两个生长季在河北省石家庄市赵县实验基地进行。每份材料播种 2 行，行长 2 米、行距 25 厘米，20 株/行，株距 10 厘米，设置 2 次播种重复。试验田按着常规农田管理方法对病虫害防治、田间杂草、水肥资源等进行管理。小麦成熟后对不同近等基因系在长势均匀一致区域连续取 10 株进行农艺性状考察。鉴定表型包括：株高 (Plant height)、有效分蘖数 (Number of productive tillers)、穗长 (Spike length)、小穗数 (Number of spikes)、穗粒数 (Number of grains per spike)、单株产量 (Grain yield per plant) 和千粒重 (Thousand grain weight)。

## 1.3 基因型分析

将两对近等基因系的 DNA 送样至北京康普森生物科技有限公司 (Beijing, <https://www.kangpusenny.com/breeding/121.html>)，利用该公司开发的小麦 660K SNP 芯片对近等基因系进行全基因组扫描，最终获得 461,658 个高质量 SNP 位点，用于后续试验数据分析。

## 1.4 统计分析

采用人工读数统计的方法对株高、有效分蘖数、穗长、小穗数、穗粒数等产量相关性状进行统计，用 Excel 2010 对表型数据进行计算和显著性分析。通过 Shell 脚本对 660K SNP 芯片基因型数据进行分析，得到每对近等基因系间各条染色体上的多态性 SNPs，并在差异多态性 SNPs 密度相似区域进行相关基因分析。

## 1.5 候选基因的预测与分析

基于小麦中国春的基因组信息 (IWGSC RefSeq v1.1)，对近等基因系间多态性 SNPs 重叠区间进行基因分析。利用小麦穗发育关键时期 (茎尖分生组织顶端过渡阶段 (W1.5)、早期二棱期 (W2)、二棱期 (W2.5)、护颖原基期 (W3)、颖片原基期 (W3.25)、小花原基期 (W3.5) 和晚期小穗期 (W4)) 的基因表达量 TPM (Transcripts Per Million) (<http://39.98.48.156:8800/#/>)<sup>[19]</sup>，筛选可能影响小麦穗部相关性状的候选基因。

# 2 结果

## 2.1 近等基因系的遗传背景分析

以小偃 78829 和小偃 693 为供体，分别与衡观 35 和科农 199 杂交，连续自交 8 代 ( $F_8$ ) 形成株系。对来自同一穗行的株系进行田间农艺性状调查，筛选出两对在穗部性状表现差异明显的株系 N81 和 N82 (衡观 35 × 小偃 78829)、N86 和 N87 (科农 199 × 小偃 693) 作为供试材料。

利用 660K SNP 基因芯片对穗部性状显著差异的两对近等基因系 N81 和 N82、N86 和 N87，进行全基因组扫描，共筛选获得 461,658 个高质量 SNP 位点。其中，N81 和 N82 具有 9,128 个多态性 SNP 位点，占比 1.98%；N86 和 N87 具有 5,638 个多态性 SNP 位点，占比 1.22%。可见，N81 和 N82 的遗传相似度为 98.02%，N86 和 N87 的遗传相似度为 98.78% (表 1)。

表 1 N81 和 N82、N86 和 N87 遗传背景的 SNP 芯片检测结果

Table 1 Genetic background analysis for N81, N82, N86 and N87 by SNP chip

近等基因系	有效检测位点	杂合点	纯合度(%)	差异位点数	遗传背景相似度(%)
Near-isogenic lines	Effective detection site	Heterozygous site	Homozygosity	Difference site	Genetic similarity
N81	461,658	22,881	95.04%	9,128	98.02%
N82	461,658	26,656	94.23%		
N86	461,658	25,293	94.52%	5,638	98.78%
N87	461,658	26,822	94.19%		

## 2.2 近等基因系产量相关性状的表型分析

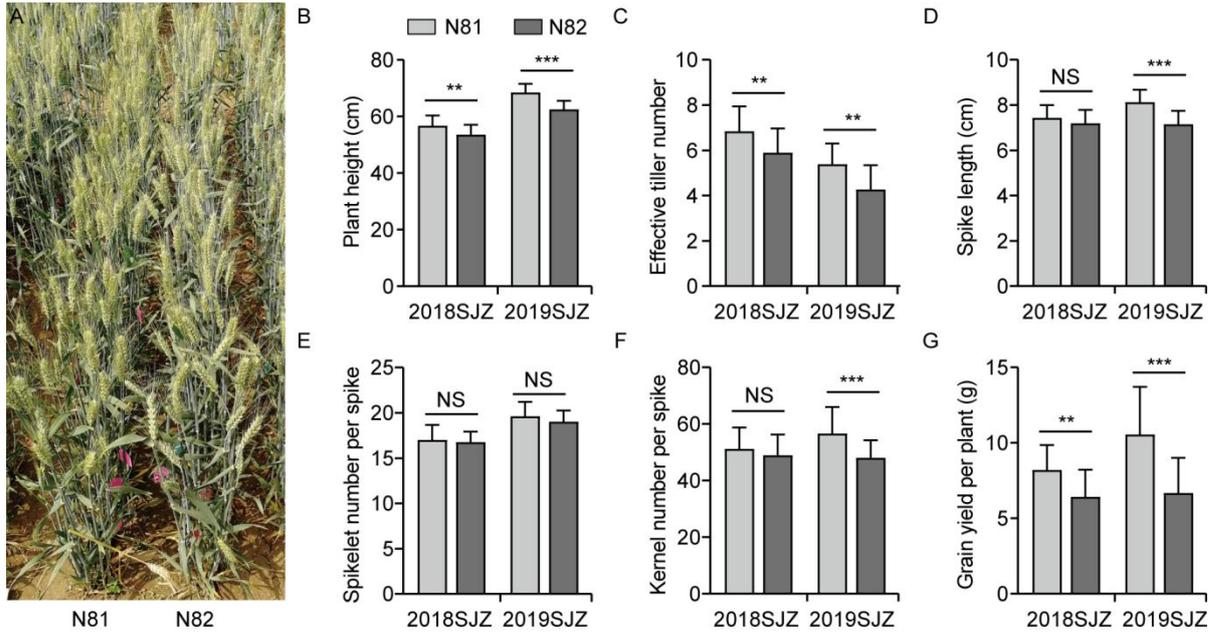
通过 2017-2018 年和 2018-2019 年对两对近等基因系 (N81 和 N82、N86 和 N87) 进行产量相关性状的表型考察, 结果显示, N81 的株高、有效分蘖数、穗长、每穗粒数和单株产量均显著高于 N82 (表 2 和图 1,  $P < 0.01$ ), 千粒重差异不显著 (表 2,  $P = 0.09$ ); N81 株高平均增加 7.76%, 有效分蘖数平均增加 21.04%, 穗长平均增加 8.50%, 每穗粒数平均增加 11.24%, 单株产量平均增加 42.95% (图 1)。

N86 的株高、穗长、小穗数、每穗粒数和单株产量均显著高于 N87 (表 2 和图 2,  $P < 0.01$ ), 千粒重差异不显著 (表 2,  $P = 0.41$ ); N86 株高平均增加 5.73%, 穗长平均增加 9.16%, 小穗数平均增加 3.53%, 每穗粒数平均增加 20.62%, 单株产量平均增加 31.15% (图 2)。以上结果表明, 两对近等基因系在株高、穗长、每穗粒数和单株产量均有显著差异, N81 显著优于 N82, N86 显著优于 N87。

表 2 近等基因系产量相关性状的统计分析

Table 2 Statistical analysis of yield-related traits in near-isogenic lines

性状	环境	近等基因系 NILs		显著性	近等基因系 NILs		显著性
		N81	N82		N86	N87	
Trait	Environment			<i>P</i> -value			<i>P</i> -value
株高 (cm)	2018SJZ	56.77 ± 3.57	53.61 ± 3.46	$5.47 \times 10^{-3}$	57.80 ± 2.74	54.52 ± 3.93	$2.04 \times 10^{-3}$
Plant height	2019SJZ	68.53 ± 3.08	62.50 ± 3.13	$2.60 \times 10^{-7}$	66.33 ± 3.92	62.89 ± 1.73	$4.72 \times 10^{-4}$
有效分蘖数	2018SJZ	6.85 ± 1.09	5.90 ± 1.07	$4.20 \times 10^{-3}$	3.65 ± 1.23	3.80 ± 1.01	0.34
Effective tiller number	2019SJZ	5.39 ± 0.92	4.28 ± 1.07	$1.03 \times 10^{-3}$	3.50 ± 0.61	3.20 ± 0.52	0.05
穗长 (cm)	2018SJZ	7.44 ± 0.57	7.20 ± 0.59	0.10	8.13 ± 0.69	7.36 ± 0.75	$9.50 \times 10^{-4}$
Spike length	2019SJZ	8.14 ± 0.54	7.15 ± 0.60	$2.28 \times 10^{-6}$	7.28 ± 0.73	6.75 ± 0.43	$3.80 \times 10^{-3}$
小穗数	2018SJZ	17.00 ± 1.65	16.75 ± 1.16	0.29	17.30 ± 1.26	17.15 ± 1.87	0.38
Spikelet number per spike	2019SJZ	19.60 ± 1.60	19.00 ± 1.25	0.10	19.75 ± 1.68	18.60 ± 0.75	$4.10 \times 10^{-3}$
每穗粒数	2018SJZ	51.20 ± 7.66	48.95 ± 7.39	0.18	58.30 ± 5.66	48.11 ± 9.41	$1.01 \times 10^{-4}$
Kernel number per spike	2019SJZ	56.65 ± 9.44	48.05 ± 6.27	$9.89 \times 10^{-4}$	60.80 ± 8.40	50.65 ± 6.34	$5.51 \times 10^{-5}$
单株产量 (g)	2018SJZ	8.21 ± 1.66	6.43 ± 1.81	$1.57 \times 10^{-3}$	6.93 ± 1.687	5.67 ± 0.92	$5.32 \times 10^{-3}$
Grain yield per plant	2019SJZ	10.57 ± 3.14	6.68 ± 2.43	$4.93 \times 10^{-5}$	7.92 ± 2.31	5.66 ± 1.10	$2.17 \times 10^{-4}$
千粒重 (g)	2018SJZ	42.91 ± 0.49	40.80 ± 0.49	0.09	43.75 ± 2.14	43.51 ± 4.00	0.41
Thousand grain weight	2019SJZ	/	/	/	/	/	/

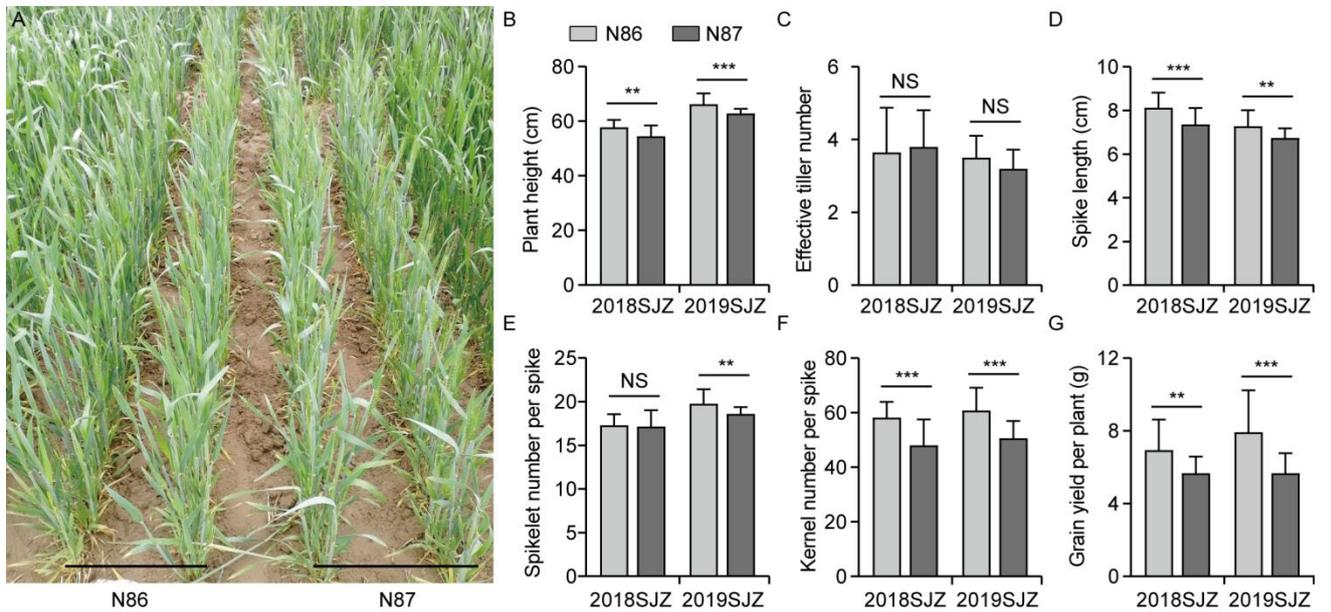


A: 近等基因系 N81 和 N82 的植株; B: 株高; C: 有效分蘖数; D: 穗长; E: 小穗数; F: 每穗粒数; G: 单株产量。\*\*:  $P < 0.05$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; NS: 差异不显著

A: N81 and N82 plants; B: Plant height; C: Effective tiller number; D: Spike length; E: Spikelet number per spike; F: Kernel number per spike; G: Grain yield per plant. \*\*:  $P < 0.05$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; NS: not significance

图 1 近等基因系 N81 和 N82 产量相关性状的比较分析

Fig. 1 Comparisons analysis of yield-related traits of N81 and N82



A: 近等基因系 N86 和 N87 的植株; B: 株高; C: 有效分蘖数; D: 穗长; E: 小穗数; F: 每穗粒数; G: 单株产量。\*\*:  $P < 0.05$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; NS: 差异不显著

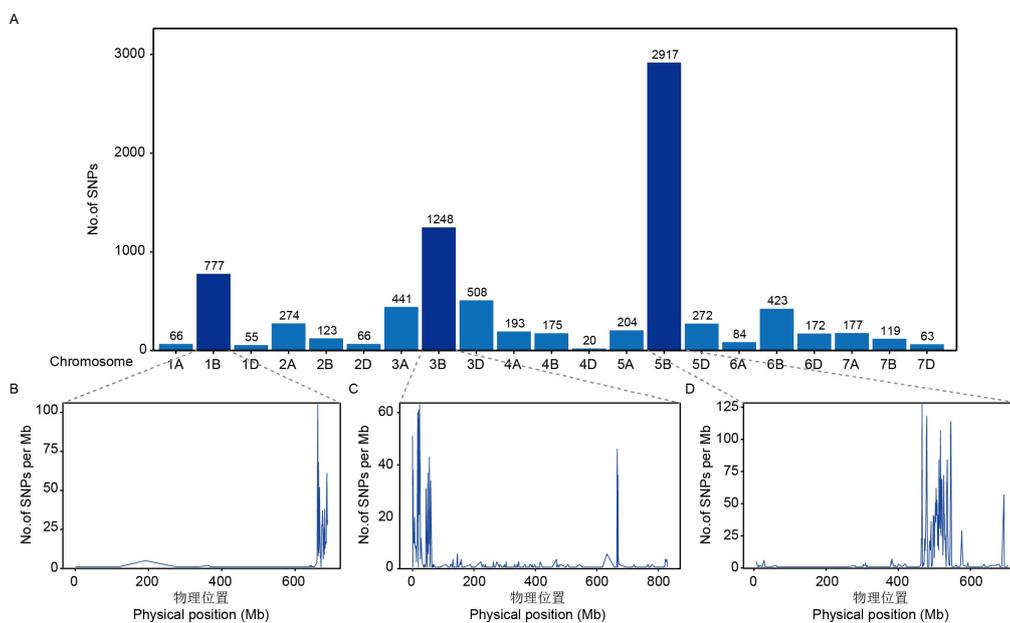
A: N81 and N82 plants; B: Plant height; C: Effective tiller number; D: Spike length; E: Spikelet number per spike; F: Kernel number per spike; G: Grain yield per plant. \*\*:  $P < 0.05$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; NS: not significance

图 2 近等基因系 N86 和 N87 产量相关性状的比较分析

Fig. 2 Comparisons analysis of yield-related traits of N86 and N87

## 2.3 近等基因系间多态性 SNPs 在染色体上的分布

基于小麦 660K SNP 芯片对两对近等基因系 N81 和 N82、N86 和 N87 进行基因型分析，得到近等基因系间每条染色体上多态性 SNPs 的分布。在 N81 和 N82 中，多态性 SNPs 在 5B 染色体上分布数量最多，共有 2917 个，占已知多态性 SNPs 总数的 34.44%；其次是在 3B 染色体上，共有 1248 个，占已知多态性 SNPs 总数的 14.73%；1B 染色体上，共有 777 个，占已知多态性 SNPs 总数的 9.18%（图 3A）。近等基因系 N86 和 N87 的多态性 SNPs 在 1B 染色体上分布数量最多，共有 1273 个，占已知多态性 SNPs 总数的 23.75%；其次是在 3B 染色体上，共有 1200 个，占已知多态性 SNPs 总数的 22.39%；5B 染色体上，共有 1198 个，占已知多态性 SNPs 总数的 22.35%（图 4A）。以上结果表明，两对近等基因系共同在 1B、3B、5B 染色体上的多态性 SNPs 分布数量最多，推测，近等基因系间表型差异的遗传位点可能定位于 1B、3B、5B 染色体上。

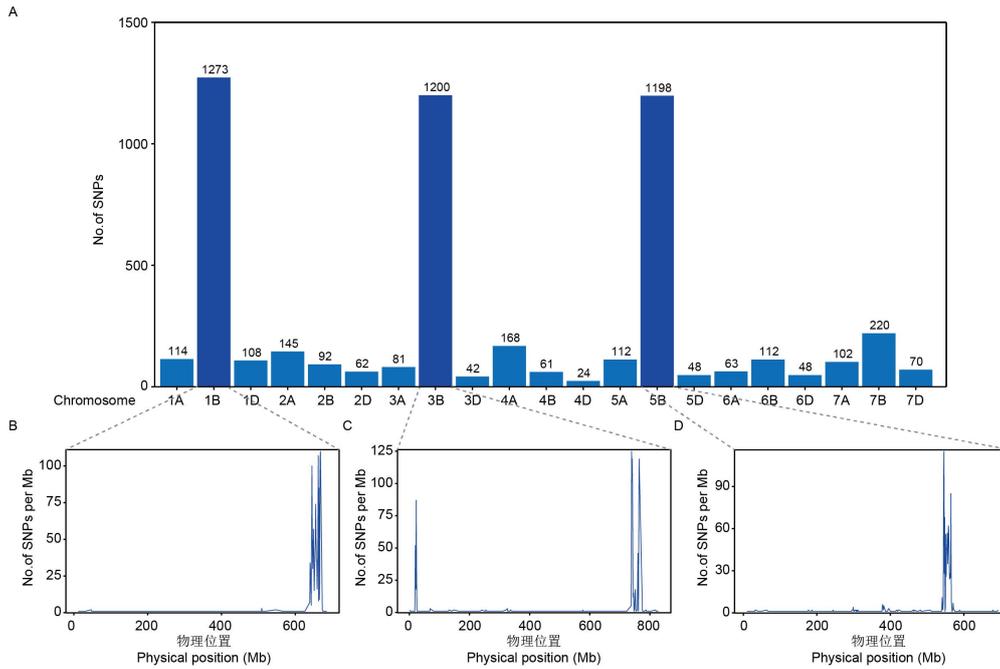


A: 近等基因系 N81 与 N82 多态性 SNPs 在每条染色体上的分布数量；B: 多态性 SNPs 在 1B 染色体上的位置密度分布；C: 多态性 SNPs 在 3B 染色体上的位置密度分布；D: 多态性 SNPs 在 5B 染色体上的位置密度分布。

A: The number of polymorphic SNPs distribution of N81 and N82 on each chromosome; B: The distribution of polymorphic SNPs is based on their physical locations on chromosome 1B; C: The distribution of polymorphic SNPs is based on their physical locations on chromosome 3B; D: The distribution of polymorphic SNPs is based on their physical locations on chromosome 5B.

图 3 近等基因系 N81 和 N82 多态性 SNPs 在 1B、3B 和 5B 染色体上的分布

Fig. 3 Polymorphic SNPs distribution of N81 and N82 on chromosome 1B, 3B and 5B



A: 近等基因系 N86 与 N87 多态性 SNPs 在每条染色体上的分布数量; B: 多态性 SNPs 在 1B 染色体上的位置密度分布; C: 多态性 SNPs 在 3B 染色体上的位置密度分布; D: 多态性 SNPs 在 5B 染色体上的位置密度分布。

A: The number of polymorphic SNPs distribution of N86 and N87 on each chromosome; B: The distribution of polymorphic SNPs is based on their physical locations on chromosome 1B; C: The distribution of polymorphic SNPs is based on their physical locations on chromosome 3B; D: The distribution of polymorphic SNPs is based on their physical locations on chromosome 5B.

图 4 近等基因系 N86 和 N87 多态性 SNPs 在 1B、3B 和 5B 染色体上的分布

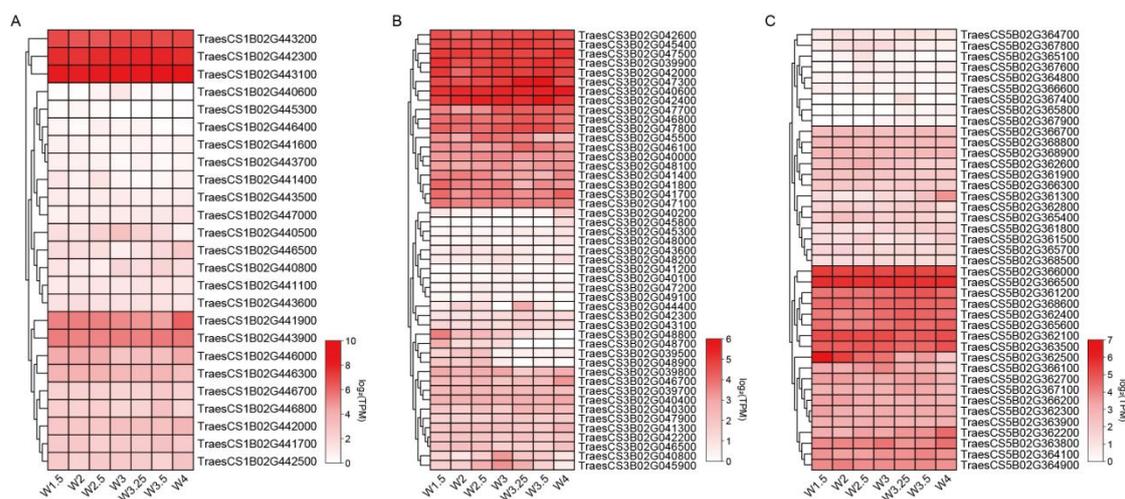
Fig. 4 Polymorphic SNPs distribution of N86 and N87 on chromosome 1B, 3B and 5B

对 N81 和 N82、N86 和 N87 在 1B、3B、5B 染色体上多态性 SNPs 的物理位置进行分析, 结果显示, 两对近等基因系在相同染色体上多态性 SNPs 分布的物理位置相似。N81 和 N82 在 1B 染色体上 662-690 Mb 区间多态性 SNPs 的密度最高; N86 和 N87 在 1B 染色体上 640-669 Mb 区间近等基因系 SNPs 的密度最高; 662-669 Mb 为两对近等基因系在 1B 染色体上的重叠物理区间 (图 3B、图 4B)。N81 和 N82 在 3B 染色体上 0-29 Mb、666-670 Mb 区间多态性 SNPs 的密度最高; N86 和 N87 在 3B 染色体上 19-25 Mb、738-765 Mb 区间多态性 SNPs 的密度最高; 19-25 Mb 为两对近等基因系在 3B 染色体上的重叠物理区间 (图 3C、图 4C)。N81 和 N82 在 5B 染色体上 464-548 Mb 区间多态性 SNPs 的密度最高; N86 和 N87 在 5B 染色体上 541-566 Mb 区间多态性 SNPs 的密度最高; 541-548 Mb 为两对近等基因系在 5B 染色体上的重叠物理区间 (图 3D、图 4D)。以上结果表明, 两对近等基因系在 1B、3B、5B 染色体上多态性 SNPs 的重叠区间可能是影响表型差异的候选区间。

## 2.4 候选基因的预测与分析

通过对候选区间内注释的功能基因进行表达分析, 筛选出在 1B、3B 和 5B 染色体上分别有 25、47 和 41 个高置信度基因有表达 (TPM > 0.5)。根据基因表达模式进行聚类分析 (图 5), 其中, 1B 染色体上可以分为 3 类, 第一类包含 3 个基因, 在穗发育中表达量最高 (TPM > 100); 第二类包含 9 个基因, 在穗发育中

表达量较高 (TPM > 5); 第三类包含 13 个基因, 在穗发育中表达量较低 (TPM < 5)。3B 染色体上可以分为 2 类, 第一类包含 19 个基因, 在穗发育中表达量较高 (TPM > 10); 第二类包含 28 个基因, 在穗发育中表达量较低 (TPM < 10)。5B 染色体上可以分为 2 类, 第一类包含 19 个基因, 在穗发育中表达量较高 (TPM > 7); 第二类包含 22 个基因, 在穗发育中表达量较低 (TPM < 7)。利用小麦 WheatOmics 网站对表达量较高的 50 个基因进行功能注释, 其编码多种不同的蛋白 (表 3)。如, 1B 染色体上 *TraesCS1B02G443200* 编码苹果酸脱氢酶蛋白, 其玉米中同源基因 *EAD1* 在调控花序发育和穗粒数形成中起关键作用<sup>[20]</sup>。*TraesCS1B02G443100* 编码 GTP 结合核蛋白, 其拟南芥中的同源基因 *AtRAN3* 调控细胞分裂和种子大小<sup>[21-22]</sup>。3B 染色体上 *TraesCS3B02G042400* 编码 *AP2/ERF* 转录因子, 其拟南芥中的同源基因 *AtRAP2.2* 调控植物发育和胁迫响应<sup>[23-24]</sup>。*TraesCS3B02G040600* 编码植物特有的一类 GeBP 转录因子蛋白, 其拟南芥中 GeBP 蛋白在调控细胞分裂素应答中发挥重要作用<sup>[25]</sup>。*TraesCS3B02G047300* 编码己糖转运蛋白, 在水稻中敲除糖转运蛋白 *OsSTP15* 能够增加水稻分蘖数, 进而提高产量<sup>[26]</sup>。5B 染色体上 *TraesCS5B02G366500* 编码 C2H2 类型的锌指蛋白, 其拟南芥中的同源基因 *AtSUF4* 调控根系发育和植物开花, 影响拟南芥产量<sup>[27-28]</sup>。*TraesCS5B02G363500* 编码核糖体 BOP1 蛋白同源物, 其拟南芥中的同源基因 *AtBOPI* 调控细胞分裂和增殖, 参与细胞分裂素途径<sup>[29]</sup>。*TraesCS5B02G368600* 编码 DHHC 类型的锌指蛋白, 其拟南芥中的同源基因 *AtPAT19* 蛋白参与植物激素 BR 信号通路<sup>[30]</sup>, 而 BR 是调节植物生长发育的重要激素信号。



A: 1B 染色体上基因的表达; B: 3B 染色体上基因的表达; C: 5B 染色体上基因的表达。基因表达数据来源于 Lin et al<sup>[19]</sup>

A: Expression of genes on chromosome 1B; B: Expression of genes on chromosome 3B; C: Expression of genes on chromosome 5B. Gene expression data were derived from Lin et al<sup>[19]</sup>

图 5 1B、3B 和 5B 染色体上候选区间内功能基因在小穗发育时期的表达分析

Fig. 5 Gene expression analysis in candidate intervals on chromosomes 1B, 3B and 5B during spikelet development

表 3 基因功能注释

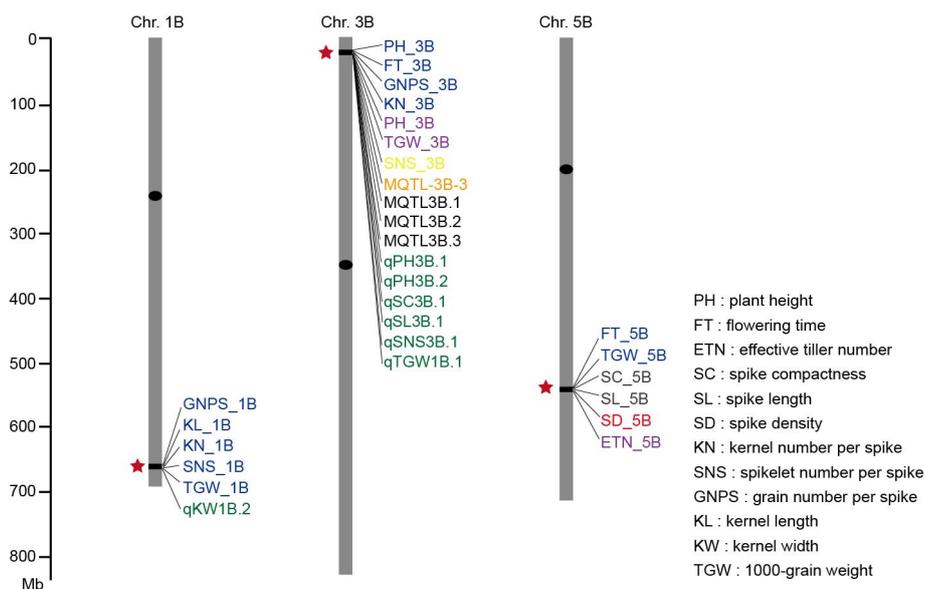
Table 3 Gene functional annotation

基因编号	染色体	功能注释
Gene ID	Chromosome	Functional annotation
<i>TraesCS1B02G443100</i>	1B	GTP 结合的核蛋白 GTP-binding nuclear protein
<i>TraesCS1B02G443200</i>	1B	苹果酸脱氢酶 Malate dehydrogenase
<i>TraesCS1B02G442300</i>	1B	酮醇酸还原异构酶 Ketol-acid reductoisomerase
<i>TraesCS1B02G441900</i>	1B	CTP 合成酶 CTP synthase
<i>TraesCS1B02G443900</i>	1B	蛋白酶体亚基 Proteasome subunit beta type
<i>TraesCS1B02G446000</i>	1B	DUF617 结构域的蛋白 DUF617 domain containing protein
<i>TraesCS1B02G446300</i>	1B	固醇还原酶 Delta(14)-sterol reductase
<i>TraesCS1B02G446700</i>	1B	$\beta$ -半乳糖苷酶 beta-galactosidase
<i>TraesCS1B02G446800</i>	1B	转录伸长因子 1 Transcription elongation factor 1
<i>TraesCS1B02G442000</i>	1B	核转录因子 Y 亚基 B Nuclear transcription factor Y subunit B
<i>TraesCS1B02G442500</i>	1B	CHUP1 蛋白 Protein CHUP1
<i>TraesCS1B02G441700</i>	1B	跨膜蛋白 Transmembrane protein
<i>TraesCS3B02G042400</i>	3B	AP2/ERF 转录因子 AP2-ERF transcription factor
<i>TraesCS3B02G042600</i>	3B	信号肽酶亚基家族蛋白 Signal peptidase subunit family protein
<i>TraesCS3B02G045400</i>	3B	醛糖还原酶 Aldo-keto reductase
<i>TraesCS3B02G047500</i>	3B	RuvB-like 解旋酶 RuvB-like helicase
<i>TraesCS3B02G039900</i>	3B	跨膜蛋白 214 Transmembrane protein 214
<i>TraesCS3B02G042000</i>	3B	染色质重塑蛋白 Chromatin remodeling 8
<i>TraesCS3B02G047300</i>	3B	己糖转运蛋白 Hexose transporter
<i>TraesCS3B02G040600</i>	3B	DNA 结合储存蛋白相关转录调控因子 DNA-binding storekeeper protein-related transcriptional regulator
<i>TraesCS3B02G047700</i>	3B	类棉纤维蛋白 Cotton fiber-like protein (DUF761)
<i>TraesCS3B02G046800</i>	3B	真核翻译起始因子 Eukaryotic translation initiation factor 4E
<i>TraesCS3B02G047800</i>	3B	己糖转运蛋白 Hexose transporter
<i>TraesCS3B02G045500</i>	3B	钙结合家族蛋白 Calcium binding family protein
<i>TraesCS3B02G046100</i>	3B	脂肪酸羟化酶 fatty acid hydroxylase
<i>TraesCS3B02G040000</i>	3B	C2 结构域蛋白 C2 domain containing protein
<i>TraesCS3B02G041400</i>	3B	抗病蛋白(NBS-LRR 类)家族 Disease resistance protein (NBS-LRR class) family
<i>TraesCS3B02G048100</i>	3B	RNA 聚合酶 II 转录亚基的介体 Mediator of RNA polymerase II transcription subunit
<i>TraesCS3B02G041700</i>	3B	糖基水解酶 Glycosyl hydrolase
<i>TraesCS3B02G041800</i>	3B	翻译起始因子 Translation initiation factor IF-2
<i>TraesCS3B02G047100</i>	3B	羟酰基谷胱甘肽水解酶 Hydroxyacylglutathione hydrolase
<i>TraesCS5B02G366000</i>	5B	跨膜蛋白 Transmembrane protein
<i>TraesCS5B02G366500</i>	5B	锌指蛋白 Zinc finger family protein
<i>TraesCS5B02G361200</i>	5B	BTB/POZ 结构域家族蛋白 BTB/POZ domain-containing family protein
<i>TraesCS5B02G368600</i>	5B	S-酰基转移酶 S-acyltransferase
<i>TraesCS5B02G362400</i>	5B	低温和盐响应蛋白 Low temperature and salt responsive protein
<i>TraesCS5B02G365600</i>	5B	微管相关蛋白 Microtubule-associated protein TORTIFOLIA1
<i>TraesCS5B02G362100</i>	5B	跨膜蛋白 Transmembrane protein
<i>TraesCS5B02G363500</i>	5B	核糖体 BOP1 蛋白同源物 Ribosome biogenesis protein BOP1 homolog
<i>TraesCS5B02G362500</i>	5B	低温和盐响应蛋白 Low temperature and salt responsive protein
<i>TraesCS5B02G366100</i>	5B	CASP-like 蛋白质 CASP-like protein
<i>TraesCS5B02G362700</i>	5B	环核苷酸门控通道 Cyclic nucleotide-gated channel
<i>TraesCS5B02G367100</i>	5B	染色体结构域解旋酶-DNA 结合家族蛋白 Chromodomain-helicase-DNA-binding
<i>TraesCS5B02G366200</i>	5B	DNA 损伤蛋白的介体 Mediator of DNA damage checkpoint protein 1
<i>TraesCS5B02G362300</i>	5B	磷酸酶 2C 家族蛋白 Phosphatase 2C family protein
<i>TraesCS5B02G363900</i>	5B	鸟嘌呤核苷酸交换家族蛋白 Guanine nucleotide exchange family protein
<i>TraesCS5B02G362200</i>	5B	蓝铜蛋白 Blue copper protein
<i>TraesCS5B02G363800</i>	5B	NADPH-细胞色素 P450 还原酶 NADPH-cytochrome P450 reductase
<i>TraesCS5B02G364100</i>	5B	RNA 聚合酶 II 转录亚基的介体 Mediator of RNA polymerase II transcription subunit
<i>TraesCS5B02G364900</i>	5B	PHD 蛋白 PHD-finger family protein

### 3 讨论

#### 3.1 与前人研究候选区间的比较分析

本研究筛选出小麦穗部相关性状显著差异的两对近等基因系 N81 和 N82、N86 和 N87。基于 660K SNP 芯片对近等基因系间的多态性 SNPs 进行基因型分析，通过比对其物理位置，确定了 N81 和 N82、N86 和 N87 两对近等基因系共同在 1B、3B 和 5B 染色体上 662-669 Mb、19-25 Mb 和 541-548 Mb 的物理区间存在重叠，推测，这些物理位置可能是影响近等基因系间穗部相关性状表型差异的候选区间。近年来，研究人员利用不同的作图群体，以及全基因组关联分析和连锁分析等方法，鉴定到多个影响小麦产量性状的 QTL<sup>[6-8, 31-35]</sup>。通过将前人研究中鉴定到的产量相关性状的 QTL 位点进行整合，发现本研究在 1B、3B 和 5B 染色体上 662-669 Mb、19-25 Mb 和 541-548 Mb 的物理区间分别与前人定位中的 6 个、17 个和 6 个位点存在高度一致（图 6）。此外，两对近等基因系的其它染色体上也存在多态性的 SNPs 位点（图 3 和图 4），这些位点可能是新的遗传位点。Hao 等<sup>[6]</sup>利用全基因组关联分析在 1B（665.3-667.3 Mb）和 3B（20.4-22.4 Mb）染色体上分别检测到 1 个与每穗粒数显著关联的 SNP 位点，其物理区间与本研究在 1B 和 3B 染色体上的位置重叠。Pang 等<sup>[8]</sup>利用全基因组关联分析在 3B（22.7-24.7 Mb）染色体上检测到 1 个与小穗数显著关联的 SNP 位点，其物理区间与本研究在 3B 染色体上的位置重叠。Liu 等<sup>[33]</sup>和 Li 等<sup>[34]</sup>利用连锁分析分别在 5B（544.8-546.9 Mb）和 5B（539.6-541.9 Mb）染色体上定位到 1 个与小穗密度和穗长相关的 QTL，其物理区间与本研究在 5B 染色体上的位置重叠。以上结果证实了这些高度一致性物理区间对小麦穗粒数具有重要贡献，也证明了本研究创制的近等基因系是重要的遗传资源，可以进行后续基因的定位和克隆，为小麦高产遗传育种提供指导。



红色五角星是本研究在 1B、3B 和 5B 染色体上的物理区间；蓝色字体是 Hao 等<sup>[6]</sup>鉴定到的位点；紫色字体是 Li 等<sup>[7]</sup>鉴定到的位点；绿色字体是 Pang 等<sup>[8]</sup>鉴定到的位点；橙色字体是 Yang 等<sup>[31]</sup>鉴定到的 MQTL；黑色字体是 Saini 等<sup>[32]</sup>鉴定到的 MQTL；红色字体是 Liu 等<sup>[33]</sup>鉴定到的位点；灰色字体是 Li 等<sup>[34]</sup>鉴定到的位点；黄色字体是 Ai 等<sup>[35]</sup>中鉴定到的位点；

The red pentagram is the physical interval on chromosomes 1B, 3B and 5B in this study. The blue fonts are the sites identified in Hao et al. The purple font is the site identified in Li et al. The green fonts are the sites identified in Pang et al. The orange font is the MQTL identified in Yang et al. The black font is the MQTL identified in Saini et al. The red font is the site identified in Liu et al. The gray font is the site identified in Li et al. The yellow font is the site identified in the Ai et al

图 6 1B、3B 和 5B 染色体上候选区间与前人研究定位的比对

图 6 Comparison of candidate regions on chromosomes 1B, 3B and 5B with previous mapping studies

### 3.2 小麦穗部相关性状的候选基因

小麦幼穗的发育经历生长锥伸长期、单棱期、二棱期、小花原基分化期、雌雄蕊原基分化期等关键时期。其中，单棱期和二棱期的持续时长和分化速率决定小穗原基的数目；小花原基分化期是决定小花数目的关键时期；而雌雄蕊分化期决定了小花的育性。小麦的每个小穗能产生多到 8 个以上的小花原基；但最后只有 3-4 个能够发育生成籽粒。因此，小穗的早期发育和小花育性对于穗粒数的形成较为关键，影响小麦的最终产量。

本研究对 1B、3B 和 5B 染色体上的一致性物理区间进行候选基因挖掘，根据基因的功能注释、基因表达分析及同源基因功能分析，分别在 1B、3B 和 5B 染色体上筛选出 25、47 和 41 个高置信度基因。其中，1B 染色体上 *TraesCS1B02G443200* 编码苹果酸脱氢酶，其在植物生长发育、逆境响应过程中起着重要作用，并且该基因在小麦穗发育的多个时期表达量较高 (TPM > 110)。Pei 等<sup>[20]</sup>研究表明苹果酸在调控玉米幼穗发育和籽粒产量中起关键作用，外源喷施苹果酸可显著增加玉米穗粒数。因此，推测 *TraesCS1B02G443200* 可能是影响小穗发育和穗粒数的重要候选基因。3B 染色体上 *TraesCS3B02G042400* 编码 AP2/ERF 转录因子，该基因在小麦穗发育的多个时期表达量较高 (TPM > 40)，其家族基因 *DUO-B1* 通过调控小麦小穗结构，负调控每穗粒数且不影响其他农艺性状<sup>[15]</sup>。结合前人研究发现 *TraesCS3B02G042400* 基因位于影响小麦穗粒数的候选区间<sup>[6-8]</sup> (图 6)，推测该基因可能是调控穗粒数的候选基因。5B 染色体上 *TraesCS5B02G366500* 编码 C2H2 类型的锌指蛋白，该基因在小麦穗发育的多个时期表达量较高 (TPM > 50)，并且该基因位于影响穗长、小穗密度相关的候选区间<sup>[33-34]</sup> (图 6)。Shang 等<sup>[36]</sup>发现拟南芥 C2H2 锌指蛋白 *KNU* 可以适时终止花分生组织的增殖，促进干细胞分化，为后续植物种子的形成营造条件；Zhuang 等<sup>[37]</sup>研究表明水稻 C2H2 锌指蛋白 *NSG1* 在维持小穗发育方面起着关键作用，推测 *TraesCS5B02G366500* 基因可能是影响小穗发育和穗粒数的候选基因。以上结果显示，3 个候选基因在小麦穗发育过程中持续性表达，可能参与穗粒数的形成，可作为重要候选基因进一步研究。

## 4 结论

本研究创制了两对穗部性状显著差异的近等基因系 (N81 和 N82、N86 和 N87)。利用 660K SNP 基因芯片，确定了两对近等基因系在 1B、3B 和 5B 染色体上存在的一致性物理区间，并鉴定出 *TraesCS1B02G443200*、*TraesCS3B02G042400* 和 *TraesCS5B02G366500* 可能是调控小麦穗粒数的重要候选基

因。

## 参考文献

- [1] Xiao J, Liu B, Yao Y, Guo Z, Jia H, Kong L, Zhang A, Ma W, Ni Z, Xu S, Lu F, Jiao Y, Yang W, Lin X, Sun S, Lu Z, Gao L, Zhao G, Cao S, Chen Q, Zhang K, Wang M, Wang M, Hu Z, Guo W, Li G, Ma X, Li J, Han F, Fu X, Ma Z, Wang D, Zhang X, Ling H Q, Xia G, Tong Y, Liu Z, He Z, Jia J, Chong K. Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China. *Science China Life Sciences*, 2022, 65(9): 1718-1775
- [2] Shewry P R, Hey S J. The contribution of wheat to human diet and health. *Food and Energy Security*, 2015, 4(3): 178-202
- [3] Luo X, Yang Y, Lin X, Xiao J. Deciphering spike architecture formation towards yield improvement in wheat. *Journal of Genetics and Genomics*, 2023, 50(11): 835-845
- [4] Hao C, Jiao C, Hou J, Li T, Liu H, Wang Y, Zheng J, Liu H, Bi Z, Xu F, Zhao J, Ma L, Wang Y, Majeed U, Liu X, Appels R, Maccaferri M, Tuberosa R, Lu H, Zhang X. Resequencing of 145 Landmark Cultivars Reveals Asymmetric Sub-genome Selection and Strong Founder Genotype Effects on Wheat Breeding in China. *Molecular Plant*, 2020, 13(12): 1733-1751
- [5] Pang Y, Liu C, Wang D, St Amand P, Bernardo A, Li W, He F, Li L, Wang L, Yuan X, Dong L, Su Y, Zhang H, Zhao M, Liang Y, Jia H, Shen X, Lu Y, Jiang H, Wu Y, Li A, Wang H, Kong L, Bai G, Liu S. High-Resolution Genome-wide Association Study Identifies Genomic Regions and Candidate Genes for Important Agronomic Traits in Wheat. *Molecular Plant*, 2020, 13(9): 1311-1327
- [6] Li A, Hao C, Wang Z, Geng S, Jia M, Wang F, Han X, Kong X, Yin L, Tao S, Deng Z, Liao R, Sun G, Wang K, Ye X, Jiao C, Lu H, Zhou Y, Liu D, Fu X, Zhang X, Mao L. Wheat breeding history reveals synergistic selection of pleiotropic genomic sites for plant architecture and grain yield. *Molecular Plant*, 2022, 15(3): 504-519
- [7] 姚琦馥, 周界光, 王健, 陈黄鑫, 杨瑶瑶, 刘倩, 闫磊, 王瑛, 周景忠, 崔凤娟, 蒋云, 马建. 小麦穗长 QTL 鉴定及其遗传分析. *中国农业科学*, 2023, 56(24): 4814-4825  
Yao Q F, Zhou J G, Wang J, Chen H X, Yang Y Y, Liu Q, Yan L, Wang Y, Zhou J Z, Cui F J, Jiang Y, Ma J. Identification and Genetic Analysis of QTL for Wheat Spike Length. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(24): 4814-4825
- [8] 马艳明, 冯智宇, 王威, 张胜军, 郭营, 倪中福, 刘杰. 新疆冬小麦品种农艺及产量性状遗传多样性分析. *作物学报*, 2020, 46(12): 1997-2007  
Ma Y M, Feng Z Y, Wang W, Zhang S J, Guo Y, Ni Z F, Liu J. Analysis of Genetic Diversity of Agronomic and Yield Traits in Winter Wheat Varieties in Xinjiang. *The Crop Journal*, 2020, 46(12): 1997-2007
- [9] Zhang X, Jia H, Li T, Wu J, Nagarajan R, Lei L, Powers C, Kan C C, Hua W, Liu Z, Chen C, Carver B F, Yan L. *TaCol-B5* modifies spike architecture and enhances grain yield in wheat. *Science*, 2022, 376(6589): 180-183
- [10] Sakuma S, Golan G, Guo Z, Ogawa T, Tagiri A, Sugimoto K, Bernhardt N, Brassac J, Mascher M, Hensel G, Ohnishi S, Jinno H, Yamashita Y, Ayalon I, Peleg Z, Schnurbusch T, Komatsuda T. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(11): 5182-5187
- [11] Wang Y, Du F, Wang J, Wang K, Tian C, Qi X, Lu F, Liu X, Ye X, Jiao Y. Improving bread wheat yield through modulating an unselected AP2/ERF gene. *Nature Plants*, 2023, 9(2): 372
- [12] Shen L, Zhang L, Yin C, Xu X, Liu Y, Shen K, Wu H, Sun Z, Wang K, He Z. The wheat sucrose synthase gene *TaSus1* is a determinant of grain number per spike. *The Crop Journal*, 2024, 12(1): 295-300
- [13] Zhang B, Liu X, Xu W, Chang J, Li A, Mao X, Zhang X, Jing R. Novel function of a putative *MOC1* ortholog associated with spikelet number per spike in common wheat. *Scientific Reports*, 2015, 5, 12211
- [14] Shaw L M, Lyu B, Turner R, Li C, Chen F, Han X, Fu D, Dubcovsky J. *FLOWERING LOCUS T2* regulates spike development and fertility in temperate cereals. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(1): 193-204
- [15] Jablonski B, Bajguz A, Bocian J, Oreczyk W, Nadolska-Oreczyk A. Genotype-Dependent Effect of Silencing of *TaCKX1* and *TaCKX2* on Phytohormone Crosstalk and Yield-Related Traits in Wheat. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(21): 11494
- [16] Huang X, Qian Q, Liu Z, Sun H, He S, Luo D, Xia G, Chu C, Li J, Fu X. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nature Genetics*, 2009, 41(4): 494-497

- [17] Finnegan E J, Ford B, Wallace X, Pettolino F, Griffin P T, Schmitz R J, Zhang P, Barrero J M, Hayden M J, Boden S A, Cavanagh C A, Swain S M, Trevaskis B. Zebularine treatment is associated with deletion of *FT-B1* leading to an increase in spikelet number in bread wheat. *Plant Cell and Environment*, 2018, 41(6): 1346-1360
- [18] Debernardi J M, Greenwood J R, Jean Finnegan E, Jernstedt J, Dubcovsky J. *APETALA 2*-like genes *AP2L2* and *Q* specify lemma identity and axillary floral meristem development in wheat. *Plant Journal*, 2020, 101(1): 171-187
- [19] Lin X, Xu Y, Wang D, Yang Y, Zhang X, Bie X, Gui L, Chen Z, Ding Y, Mao L, Zhang X, Lu F, Zhang X, Uauy C, Fu X, Xiao J. Systematic identification of wheat spike developmental regulators by integrated multi-omics, transcriptional network, GWAS, and genetic analyses. *Molecular Plant*, 2024, 17(3): 438-459
- [20] Pei Y, Deng Y, Zhang H, Zhang Z, Liu J, Chen Z, Cai D, Li K, Du Y, Zang J, Xin P, Chu J, Chen Y, Zhao L, Liu J, Chen H. *EAR APICAL DEGENERATION1* regulates maize ear development by maintaining malate supply for apical inflorescence. *Plant Cell*, 2022, 34(6): 2222-2241
- [21] Yano A, Kodama Y, Koike A, Shinya T, Kim H J, Matsumoto M, Ogita S, Wada Y, Ohad N, Sano H. Interaction between methyl CpG-binding protein and ran GTPase during cell division in tobacco cultured cells. *Annals of Botany*, 2006, 98(6): 1179-1187
- [22] Zhang B, Li C, Li Y, Yu H. Mobile TERMINAL FLOWER1 determines seed size in *Arabidopsis*. *Nature Plants*, 2020, 6(9): 1146-1157
- [23] Smit M E, McGregor S R, Sun H, Gough C, Bågman A M, Soyars C L, Kroon J T, Gaudinier A, Williams C J, Yang X, Nimchuk Z L, Weijers D, Turner S R, Brady S M, Etchells J P. A PXY-Mediated Transcriptional Network Integrates Signaling Mechanisms to Control Vascular Development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2020, 32(2): 319-335
- [24] Papdi C, Pérez-Salamó I, Joseph M P, Giuntoli B, Bögre L, Koncz C, Szabados L. The low oxygen, oxidative and osmotic stress responses synergistically act through the ethylene response factor VII genes *RAP2.12*, *RAP2.2* and *RAP2.3*. *Plant Journal*, 2015, 82(5): 772-784
- [25] Chevalier F, Perazza D, Laporte F, Le Hénanff G, Hornitschek P, Bonneville J M, Herzog M, Vachon G. GeBP and GeBP-like proteins are noncanonical leucine-zipper transcription factors that regulate cytokinin response in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2008, 146(3): 1142-1154
- [26] Li M, Li H, Zhu Q, Liu D, Li Z, Chen H, Luo J, Gong P, Ismail A M, Zhang Z. Knockout of the sugar transporter *OsSTP15* enhances grain yield by improving tiller number due to increased sugar content in the shoot base of rice (*Oryza sativa L.*). *New Phytologist*, 2024, 241(3): 1250-1265
- [27] Huang C, Wang D, Yang Y, Yang H, Zhang B, Li H, Zhang H, Li Y, Yuan W. *SUPPRESSOR OF FRIGIDA 4* cooperates with the histone methylation reader EBS to positively regulate root development. *Plant Physiology*, 2024, 14: kiae321
- [28] Kim S, Choi K, Park C, Hwang H J, Lee I. *SUPPRESSOR OF FRIGIDA4*, encoding a C2H2-Type zinc finger protein, represses flowering by transcriptional activation of *Arabidopsis FLOWERING LOCUS C*. *Plant Cell*, 2006, 18(11): 2985-2998
- [29] Ahn C S, Cho H K, Lee D H, Sim H J, Kim S G, Pai H S. Functional characterization of the ribosome biogenesis factors *PES*, *BOPI*, and *WDR12* (PeBoW), and mechanisms of defective cell growth and proliferation caused by PeBoW deficiency in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(17): 5217-5232
- [30] Liu F, Qu P Y, Li J P, Yang L N, Geng Y J, Lu J Y, Zhang Y, Li S. *Arabidopsis* protein S-acyl transferases positively mediate BR signaling through S-acylation of BSK1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(7): e2322375121
- [31] Yang Y, Amo A, Wei D, Chai Y, Zheng J, Qiao P, Cui C, Lu S, Chen L, Hu Y G. Large-scale integration of meta-QTL and genome-wide association study discovers the genomic regions and candidate genes for yield and yield-related traits in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(9): 3083-3109
- [32] Saini D K, Srivastava P, Pal N, Gupta P K. Meta-QTLs, ortho-meta-QTLs and candidate genes for grain yield and associated traits in wheat (*Triticum aestivum L.*). *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(3): 1049-1081
- [33] Liu H, Ma J, Tu Y, Zhu J, Ding P, Liu J, Li T, Zou Y, Habib A, Mu Y. Several stably expressed QTL for spike density of common wheat (*Triticum aestivum L.*) in multiple environments. *Plant Breeding*, 2020, 139(2): 284-294
- [34] Li T, Deng G, Su Y, Yang Z, Tang Y, Wang J, Qiu X, Pu X, Li J, Liu Z, Zhang H, Liang J, Yang W, Yu M, Wei Y, Long H. Identification and validation of two major QTLs for spike compactness and length in bread wheat (*Triticum aestivum L.*) showing pleiotropic effects on yield-related traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(11): 3625-3641
- [35] Ai G, He C, Bi S, Zhou Z, Liu A, Hu X, Liu Y, Jin L, Zhou J, Zhang H, Du D, Chen H, Gong X, Saeed S, Su H, Lan C, Chen W, Li Q, Mao H, Li L, Liu H, Chen D, Kaufmann K, Alazab K F, Yan W. Dissecting the molecular basis of spike traits by integrating gene regulatory networks and genetic variation in wheat. *Plant Communications*, 2024, 5(5): 100879

- [36] Shang E, Wang X, Li T, Guo F, Ito T, Sun B. Robust control of floral meristem determinacy by position-specific multifunctions of KNUCKLES. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(36): e2102826118
- [37] Zhuang H, Wang H L, Zhang T, Zeng X Q, Chen H, Wang Z W, Zhang J, Zheng H, Tang J, Ling Y H, Yang Z L, He G H, Li Y F. *NONSTOP GLUMESI* Encodes a C2H2 Zinc Finger Protein That Regulates Spikelet Development in Rice. *Plant Cell*, 2020, 32(2): 392-413