

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: 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、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QTL涉及45个不同QTL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位点分别位于1(3个)、3(4个)、4(2个)、5(1个)、6(4个)、7(1个)、8(3个)和9(1个)号染色体上, 并在其中12个QTL位点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提供依据。

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 five 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 (3), 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

收稿日期: 2023-02-01 修回日期: 2023-02-22 网络出版日期: 2023-03-14

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230201002>

第一作者研究方向为高粱分子遗传育种, E-mail: dyqycl@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(黔科合服企[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 (QNKYGJHBZ [2021] 07)

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,进行遗传机理研究,可以为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^[7]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。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^[9-10]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。研究者通过简化基因组测序技术(GBS, genotyping-by-sequencing)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、籽粒大小以及穗型性状相关的QTL^[11-12]。Souza等^[13]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相关的QTL。

截至目前,利用不同的遗传群体鉴定了约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,经单粒传法,构建了包含205个家系的F_{2,7}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(1.2~1.5 m),具有紧凑型小穗。红缨子株高较高(2.5~3.0 m),呈侧散长穗型。

1.2 表型调查及数据分析

RIL群体和2个亲本的田间种植在2020年的贵阳(2020GY)、安顺(2020AS)和乐东(2020LD)、以及2021年的贵阳(2021GY)和安顺(2021AS)共5个环境中开展。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]的相关规定、于欢欢^[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、穗长、穗轴节数、一级枝梗数和最长一级枝梗长。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,参照曹永策等^[21]的方法,根据公式(1)计算广义遗传率(h²_B)。

$$h^2_B = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + (\sigma_{ge}^2/n) + (\sigma_e^2/nr)} \quad (1)$$

式中, σ_g^2 为基因型方差, σ_{ge}^2 为基因型与环境互作方差, σ_e^2 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](标记

数为1910个,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5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。在不同环境/性状中检测到、且位于同一染色体区段的QTL视为1个QTL位点。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地对候选基因进行筛选和功能分析。

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地对候选基因进行筛选和功能分析。

2 结果与分析

2.1 表型性状的表现

2020–2021年,在贵州贵阳、安顺及海南乐东的5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%),大部分环境中调查的穗部相关性状平均值在2个亲本表型值范围内,最小值和最大值超过亲本表型值。此外,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。

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

不同小写字母表示亲本在0.05水平下的差异显著性;2020、2021分别代表2020和2021年度;GY、AS和LD分别指贵阳、安顺和乐东;下同
Different lowercase letters indicate significant difference between parents at 0.05 level. 2020 and 2021 indicate the year 2020 and 2021. GY, AS and LD indicate Guiyang, Anshun and Ledong. PL: Panicle length; PHL: Panicle handle length; NCN: Number of cob nodes; NPB: Number of primary branches; LLPB: Length of the longest primary branch; The same as below

为了进一步了解不同性状在不同环境之间的关系,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(90.24%~94.61%)。

表 2 RIL 群体中 5 个穗型相关性状的关联性分析

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

环境 Environment	性状 Traits	穗长 PL	穗柄长 PHL	穗轴节数 NCN	一级枝梗数 NPB
2020GY	穗柄长	0.376**			
	穗轴节数	0.152*	-0.142*		
	一级枝梗数	-0.043	-0.212**	0.558**	
	最长一级枝梗长	0.678**	0.285**	-0.099	-0.189**
2020AS	穗柄长	0.370**			
	穗轴节数	0.134	-0.199**		
	一级枝梗数	0.059	-0.192**	0.294**	
	最长一级枝梗长	0.669**	0.375**	-0.131	-0.196**
2020LD	穗柄长	0.367**			
	穗轴节数	0.183**	-0.093		
	一级枝梗数	-0.005	-0.272**	0.368**	
	最长一级枝梗长	0.729**	0.302**	0.017	-0.212
2021GY	穗柄长	0.223*			
	穗轴节数	0.198**	-0.133		
	一级枝梗数	0.253**	-0.205**	0.460**	
	最长一级枝梗长	0.739**	0.113	0.082	0.085
2021AS	穗柄长	0.288**			
	穗轴节数	0.134	-0.203**		
	一级枝梗数	0.131	-0.248**	0.262**	
	最长一级枝梗长	0.728**	0.307**	-0.068	-0.053

*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著。下同

* and ** are significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively. The same as below

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 Traits	均方 Mean square			F 值 F value			广义遗传率 (%) h^2_B
	基因型 Genotype	环境 Environment	基因型×环境 G×E	基因型 Genotype	环境 Environment	基因型×环境 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

G×E: Genotype × Environment

2.2 穗部相关性状 QTL 定位

利用 ICIM 方法, 在 5 个环境下共定位到 61 个 QTL 与高粱的 5 个穗部性状相关, 分别位于高粱的 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 QTL 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 4 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, 可解释表型变异率的平均值为 9.91%, 变化范围为 5.19%~19.16%。在 3 个环境下检测到 3 个 QTL ($qPL3.3$ 、 $qPL7.1$ 和 $qPL8.1$), 最大 LOD 值分别为 4.09、9.01 和 3.90, 可解释表型贡献率的最大值分别为 7.02%、12.72% 和 5.55%。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。

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	染色体	位点	环境	位置(cM)	标记区间	物理距离(Mb)	阈值	贡献率(%)	加性效应		
Traits	Chr.	QTL	Environment	Position	Marker interval	Physical distance	LOD	PVE	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		
		<i>qPL3.2</i>	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		
			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		
			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		
		<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		
			2021AS	43.80	Sb0813577~Sb0813508	48.99~50.62	2.62	4.32	0.92		
	8	<i>qPL8.1</i>	2020LD	44.00	Sb0813524~Sb0813584	49.58~51.03	3.60	5.55	0.98		
2020AS			44.10	Sb0813480~Sb0813584	47.76~51.03	3.90	5.20	0.92			
2020GY			83.90	Sb0814023~Sb0814025	61.58~61.58	4.01	5.19	-1.01			
9	<i>qPL9.1</i>	2021GY	0.60	Sb0914123~Sb0914124	0.37~0.55	3.49	4.02	-1.00			
		2020LD	78.60	Sb0915233~Sb0915254	52.93~53.94	3.16	4.98	-0.94			
		2021GY	79.50	Sb0915254~Sb0915270	53.94~54.55	2.70	3.19	-0.90			
10	<i>qPL10.1</i>	2020GY	9.70	Sb1016007~Sb1016043	23.01~35.44	2.96	3.81	0.86			
穗柄长 PHL	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		
			2020AS	78.80	Sb012123~Sb012129	74.54~74.58	4.98	7.50	-2.45		
		<i>qPHL1.2</i>	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	<i>qPHL8.4</i>	82.40	Sb0813988~Sb0813997	60.76~60.99	2.84	3.67	-1.91			
			2020GY	85.50	Sb0814061~Sb0814062	62.05~62.05	4.06	6.01	-2.29		
	穗轴节数 NCN	1	<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	
2				<i>qNCN2.1</i>	2020GY	95.20	Sb023957~Sb024033	64.43~66.06	3.64	7.99	-0.45
3		<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			

表 4 (续)

性状 Traits	染色体 Chr.	位点 QTL	环境 Environment	位置 (cM) Position	标记区间 Marker interval	物理距离 (Mb) Physical distance	阈值 LOD	贡献率 (%) PVE	加性效应 Add
一级枝梗数 NPB	3	<i>qNPB3.1</i>	2020AS	16.70	Sb0812825~Sb0812905	3.28~4.26	8.32	15.75	0.63
			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
			2020LD	45.10	Sb047636~Sb047553	44.12~48.97	3.07	5.72	-2.47
		<i>qNPB4.2</i>	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	
		5	<i>qNPB5.1</i>	2020GY	32.30	Sb059299~Sb059335	60.02~65.69	3.70	5.34
	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
	6	<i>qNPB6.1</i>	2021AS	32.30	Sb059299~Sb059335	60.02~65.69	4.64	7.77	-3.21
			2021AS	57.70	Sb0610677~Sb0610772	50.12~51.83	4.98	9.76	3.58
2020GY			58.00	Sb0610677~Sb0610772	50.12~51.83	4.34	7.19	2.90	
7	<i>qNPB7.1</i>	2021AS	78.80	Sb0712235~Sb0712263	56.27~57.43	3.19	5.24	2.74	
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	
最长一级枝 梗长 LLPB	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>qLLPB3.2</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	
	<i>qLLPB3.3</i>	2020AS	103.40	Sb036115~Sb036124	69.23~69.63	4.72	6.68	-0.64	
		2021AS	118.70	Sb036370~Sb036391	72.55~73.31	4.16	7.04	-0.77	
	6	<i>qLLPB6.1</i>	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
			2021GY	77.40	Sb0610981~Sb0611205	54.59~57.26	4.68	7.91	-0.75
	<i>qLLPB6.2</i>	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
8	<i>qLLPB8.1</i>	2020LD	43.80	Sb0813508~Sb0813577	48.99~50.62	5.96	8.97	0.83	
		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	
		2021GY	48.90	Sb0813651~Sb0813683	53.51~53.80	3.42	5.39	0.62	
<i>qLLPB8.2</i>	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		
10	<i>qLLPB10.1</i>	2020AS	33.00	Sb1016269~Sb1016286	54.66~55.27	2.62	3.70	0.48	

加性效应的正值和负值分别表示其增效等位基因来源于亲本 BTx623 和红缨子

Positive and negative additive effects refer to alleles from parents BTx623 and Hongyingzi, respectively; PEV: Phenotypic variance explained

与穗柄长性状相关的 10 个 QTL 分别定位于 1 (2 个)、3 (1 个)、6 (2 个)、7 (1 个) 和 8 (4 个) 号染色体上。在 4 个环境下均检测到的 3 个重要 QTL (*qPHL1.1*、*qPHL1.2* 和 *qPHL7.1*) 定位于 1 号和 7 号染色体上, LOD 值范围分别为 3.03~5.73、4.46~5.95 和 4.13~7.59, 可解释表型贡献率的范围分别为

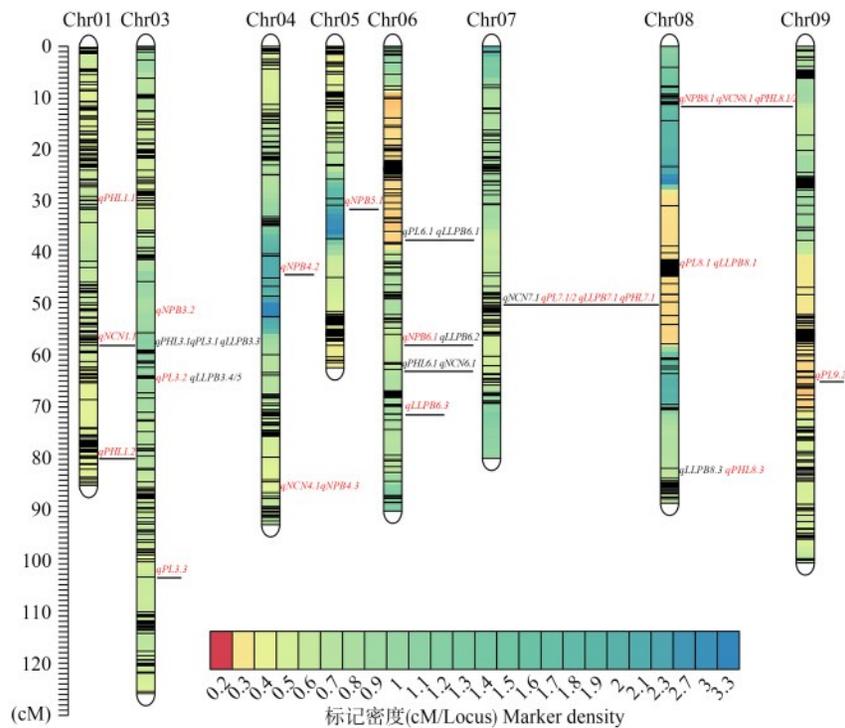
3.77%~8.66%、6.24%~9.20% 和 6.44%~13.82%。在 2 个环境下均检测到的 *qPHL8.3* 位于 8 号染色体, 其 LOD 值和表型贡献率的范围分别为 2.84~5.96 和 3.67%~8.89%。3 个 QTL (*qPHL1.1*、*qPHL3.1* 和 *qPHL7.1*) 的增效等位基因来源于亲本 BTx623, 其余 7 个 QTL 的增效等位基因来源于亲本红缨子。

与穗轴节数相关的8个QTL分别位于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1个重要QTL(*qNCN8.1*)定位于8号染色体上,最大LOD值和表型贡献率分别为8.32和15.75%,在2020年乐东和安顺环境下检测到2个QTL(*qNCN1.1*和*qNCN4.1*),其LOD值变化范围为3.31~4.66,可解释的表型贡献率为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值和表型贡献率分别为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值和表型贡献率分别为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个)号染色体上。在4个环境下都能检测到位于8号染色体的QTL(*qLLPB8.1*),其最大LOD值和表型贡献率分别为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号染色体和7号染色体上,LOD值分别为2.53~4.68和2.90~4.79,其表型贡献率范围分别为4.21%~7.91%和4.50%~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QTL位点,其中有19个重要的QTL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QTL位点分别位于3、7和8号染色体上。控制穗长、穗柄长、最长一级枝梗长和穗节数的5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4个QTL在8号染色体的2.51~4.60 Mb区段上重叠,而影响穗柄长、穗长和最长一级枝梗长的3个QTL一致定位于3号染色体的52.57~55.06 Mb区段。



单个环境下检测到的QTL呈黑色,两个或两个以上环境下重复检测到的QTL则呈红色;黑色下划线表示该QTL位点与先前已报道的高粱穗型相关性状的QTL一致

QTL detected in a single environment are shown in black, and those consistently detected in multi-environments are shown in red; Black underline indicates that the QTL locus is consistent with previously reported QTLs related to sorghum panicle traits

图1 高粱穗型相关性状QTL位点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, 针对 19 个重要的遗传位点进行候选基因分析。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, 结合前人研究报道, 在 19 个 QTL 位点中的 12 个置信区间内或附近确定了 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*, 其水稻同源基因分别为 *RGN1* (*LOC_Os01g49160*) 和 *RGAI* (*LOC_Os05g26890*) / *DEP1* (*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 Protein 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> (<i>LOC_Os05g26890</i>)	异三聚体 G 蛋白 α 亚基	0031683, 0007186, 0019001, 0003924	K04640
<i>qPHL3.1</i>	<i>Sobic.003G202200</i>	Chr03: 53189807~53194411	<i>LOG</i> (<i>LOC_Os01g40630</i>)	细胞分裂素激活酶		K06966
<i>qPL3.1</i>						
<i>qLLPB3.3</i>						
<i>qPL3.2</i>	<i>Sobic.003G260300</i>	Chr03: 59812779~59814750	<i>RGN1</i> (<i>LOC_Os01g49160</i>)	MYB 转录因子	0003677	
<i>qLLPB3.4</i>						
<i>qLLPB3.5</i>						
<i>qNPB5.1</i>	<i>Sobic.005G143300</i>	Chr05: 60679647~60688236	<i>OsChz1</i> (<i>LOC_Os11g34190</i>)	组蛋白伴侣	0046982	
<i>qPL6.1</i>	<i>Sobic.006G089300</i>	Chr06: 45893608~45897801	<i>SP1</i> (<i>LOC_Os11g12740</i>)	小肽转运蛋白	0006810, 0016020, 0005215	
<i>qLLPB6.1</i>						
<i>qNPB6.1</i>	<i>Sobic.006G171000</i>	Chr06: 52741860~52745908	<i>OsSPL7</i> (<i>LOC_Os04g46580</i>)	Squamosa 启动子 结合蛋白	0005634, 0003677	
<i>qLLPB6.2</i>						
<i>qPHL6.1</i>	<i>Sobic.006G182500</i>	Chr06: 53762626~53766480	<i>OsKRN</i> (<i>LOC_Os04g48010</i>)	WD40 蛋白	0005515	
<i>qNCN6.1</i>						
<i>qPL7.1</i>	<i>Sobic.007G149200</i>	Chr07: 58010696~58016328	<i>DEP1</i> (<i>LOC_Os09g26999</i>)	异三聚体 G 蛋白 γ 亚基	0007186, 0005834, 0004871	
<i>qPL7.2</i>						
<i>qPHL7.1</i>	<i>Sobic.007G189000</i>	Chr07: 62168847~62174483	<i>WTG1</i> (<i>LOC_Os08g42540</i>)	去泛素化酶		K09602
<i>qNCN7.1</i>						
<i>qLLPB7.1</i>						
<i>qPHL8.1</i>	<i>Sobic.008G037300</i>	Chr08: 3535583~3536770	<i>OsCSLD4</i> (<i>LOC_Os12g36890</i>)	类纤维素合酶	0003712, 0009910	
<i>qNCN8.1</i>						
<i>qNPB8.2</i>						
<i>qPL8.1</i>	<i>Sobic.008G115000</i>	Chr08: 52390176~52396758	<i>OsVIL2</i> (<i>LOC_Os12g34850</i>)	PRC2 复合体组分	0005515	
<i>qLLPB8.1</i>						
<i>qPHL8.3</i>	<i>Sobic.008G170500</i>	Chr08: 60472113~60473745	<i>OsPID</i> (<i>LOC_Os12g42020</i>)	苏氨酸蛋白激酶	0004672, 0006468, 0004713, 0005524	
<i>qLLPB8.3</i>						
<i>qPL9.2</i>	<i>Sobic.009G176400</i>	Chr09: 53137542~53147354	<i>EUI1</i> (<i>LOC_Os05g40384</i>)	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、具有较高种植密度的高粱新品种。

本研究中, 19 个 QTL 位点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]。在这

12个位点中,在8个QTL位点的置信区间内或附近确定了候选基因。位于6号染色体的QTL位点(50.12~51.83 Mb)包含一级枝梗数和最长一级枝梗长相关的2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5个QTL,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2.51~4.60 Mb区段上聚集了穗轴节数、一级枝梗数和穗柄长相关的4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,在4个未报道的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遗传位点(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2个穗长和最长一级枝梗相关的QTL与2个穗长和穗柄长相关的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遗传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

本研究应用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]。

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,后续将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5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QTL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(3):471-482
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(3):471-482
- [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):258-265
- [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 R R, Madhusudhana R, Murali M 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): 1921-1939
- [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): 1-12
- [8] Liu H H, Liu H Q, Zhou L N, Lin Z W. Genetic architecture of domestication-and improvement-related traits using a population derived from *Sorghum virgatum* and *Sorghum bicolor*. Plant Science, 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 E A, 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): jkab314
- [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 M O, Marla S R, Hu Z, Bouchet S, Perumal R, Morris G P. Dissecting adaptive traits with nested association mapping: genetic architecture of inflorescence morphology in sorghum. G3-Genes Genomes Genetics, 2020, 10(5): 1785-1796
- [16] Zhou Y, Srinivasan S, Mirnezami S V, 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): 180044
- [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. 北京: 中国农业大学, 2016
- Liu H H. Genetic architecture of domestication-related traits sorghum. Beijing: 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(1): 107-114
- 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(1): 107-114
- [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(4): 683-694
- 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(4): 683-694
- [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(2): 241-250
- 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(2): 241-250
- [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. The Crop Journal, 2015, 3(3): 269-283
- [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 Y M, 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, 128(9): 1685-1701
- [26] Hart G, 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: 1232-1242
- [27] Morris G P, Ramu P, Deshpande S P, Hash C T, Shah T, Upadhyaya H D, Riera-Lizarazu O, Brown P J, Acharya C B,

- 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): 453-458
- [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 genomic-microsatellite markers in sorghum. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(8): 1439-1454
- [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, DOI: 10.3835/plantgenome.2015.06.0044
- [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 (Oryzoideae). BMC Plant Biology, 2015, 15(1): 1-15
- [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: 1545-1564
- [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): 249-257
- [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): 1168-1184
- [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): 468-484
- [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: 652-655
- [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 J S, 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): 1778-1795
- [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(3): 585-596
- 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(3): 585-596
- [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(1): 19-29
- Chun Y, Li X Y. Research progress in genetic regulation of rice panicle architecture. Chinese Bulletin of Botany, 2017, 52(1): 19-29