王佳旭,赵泽阳,杨琳琳,等.基于BSA-seq的高粱柄伸长度QTL定位[J].山西农业大学学报(自然科学版),2025,45(4):37-45.
Wang J X, Zhao Z Y, Yang L L, et al. QTL mapping of sorghum peduncle exsertion length using BSA-seq[J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2025,45(4):37-45.
doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202503032

基于BSA-seq的高粱柄伸长度QTL定位

王佳旭,赵泽阳,杨琳琳,陈柏志,柯福来,张飞,朱凯,张旷野*

(辽宁省农业科学院 高粱研究所,辽宁 沈阳 110161)

摘　要:[目的]利用BSA-seq技术对高粱柄伸长度进行QTL定位,筛选出具有优良柄伸长度性状的高粱植株,可为高粱骨干品系改良、适宜机械化品种选育提供理论依据。[方法]以柄伸长度存在明显差异的高粱保持系7050B、Tx2925B以及二者去雄杂交构建的F_2群体为试验材料。对亲本及群体的柄伸长度进行性状调查,构建长柄伸混池(EL-L)和短柄伸混池(EL-S)并进行QTL定位研究。[结果]7050B柄伸长度显著小于Tx2925B,群体的柄伸长度变异系数达到76.1%。EL-L、EL-S、7050B和Tx2925B这4个样本分别检测到SNP变异1 574 836、2 041 538、2 512 953和688 446个,在99%置信水平定位到16个高粱柄伸长度的QTL位点,分别位于1、4、5、8和10号染色体上,其中1号染色体上QTL有9个,4号染色体上有4个,5号、8号和10号染色体上各存在1个,区间内包含基因数在2到1401之间。GO和KEGG数据库分别注释到2748和1779个转录本。[结论]本研究在高粱5条染色体上鉴定出16个与柄伸长度显著相关的QTL位点,为解析高粱柄伸长度遗传机制提供了候选基因资源,同时可为机械化品种选育和骨干品系改良奠定分子基础。

关键词:高粱;柄伸长度;遗传分析;QTL
中图分类号:S514　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1671-8151(2025)04-0037-09

QTL mapping of sorghum peduncle exsertion length using BSA-seq

Wang Jiaxu, Zhao Zeyang, Yang Linlin, Chen Baizhi, Ke Fulai, Zhang Fei, Zhu Kai, Zhang Kuangye*

(*Sorghum Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China*)

Abstract: [Objective] This study aimed to identify quantitative trait loci (QTL) associated with sorghum peduncle length using BSA-seq technology, screen sorghum plants with excellent peduncle elongation traits, and provide a theoretical basis for improving elite sorghum backbone lines and breeding mechanization-adapted varieties. [Methods] The study used sorghum maintainer lines 7050B (short peduncle) and Tx2925B (long peduncle), along with their F_2 population derived from emasculated hybridization. Peduncle length was measured in parents and the segregating population. Two bulked pools, EL-L (long peduncle) and EL-S (short peduncle), were constructed for QTL mapping. [Results] The peduncle length of 7050B was significantly shorter than that of Tx2925B, with a phenotypic variation coefficient variation of 76.1% in the F_2 population. SNP variations detected in EL-L, EL-S, 7050B, and Tx2925B were 1 574 836, 2 041 538, 2 512 953 and 688 446 respectively. At a 99% confidence level, 16 QTLs were identified on chromosomes 1, 4, 5, 8 and 10, including 9 on chromosome 1, 4 on chromosome 4, and 1 each on chromosomes 5, 8 and 10. The candidate intervals contained 2 to 1,401 genes, with 2748 and 1779 transcripts annotated in GO and KEGG databases, respectively. [Conclusion] This study identified 16 QTLs significantly associated with peduncle length across five sorghum chromosomes, providing candidate gene resources for deciphering the genetic

收稿日期:2025-03-20　　**修回日期**:2025-06-17
基金项目:抗逆高粱种质挖掘与核心种质构建(2023020405-JH/102-01-03);辽宁省农业科学院院长基金项目(2022BS0705);沈阳市种业创新专项(24-215-2-02);国家现代农业产业技术体系高粱产业辽宁创新团队;高粱生物育种(2025XTCX0401-3-3);国家谷子高粱产业技术体系(CARS-06-14.5-A22)
作者简介:王佳旭(ORCID:0009-0008-2215-8518),助理研究员,研究方向:高粱育种与栽培
*通信作者:张旷野(ORCID:0009-0006-5778-9067),副研究员,E-mail:973219040@qq.com

mechanisms of peduncle elongation. These findings establish a molecular foundation for breeding mechanized sorghum varieties and improving elite germplasms.

Keywords: Sorghum, Peduncle Elongation Length, Genetic Analysis, QTL

高粱作为全球第5大禾谷类作物,在食品、饲料、酿造等行业应用广泛[1]。随着农业现代化进程的加速,高粱生产中面临提高产量、改善品质、适应机械化栽培等多重挑战。理想株型育种通过塑造合理的植株形态结构,优化群体光合效率和物质分配,对提升高粱产量、品质及适应机械化生产意义重大[2-4]。高粱柄伸长度指穗基部至最上部叶片叶鞘的距离,关系到穗部与植株主体的相对位置,是高粱理想株型育种中的核心性状之一[5]。柄伸过长时穗部重量集中,易倒伏,收获时易导致籽粒脱落,增加损失率;柄伸过短时穗部贴近茎秆,收获后籽粒含杂率较高,破损率增加[6-10]。

张旷野等[11]研究认为较长的柄伸长度有利于机械化收获的整齐性,减少收获过程中的籽粒损耗,并与株高存在显著的相关关系。在其它作物相关研究中,水稻*EUI1*和*EUI2*为2个已克隆的长穗颈基因,*EUI1*和*EUI2*分别位于水稻5号染色体和10号染色体上,二者均参与调控内源赤霉素(GA)的合成,功能缺失后会造成GA在最上节间大量积累,从而使水稻穗颈伸长[12-15]。位于水稻的第1号染色体上的*SUI1*,编码1个磷脂酰丝氨酸合成酶,通过调节倒一节的细胞长度来调控水稻穗颈的伸长[16]。赵春华等[17]在6BS上发现1个控制小麦穗茎长的QTL,其位于Xcn1113和Xwmc756之间。马健等[18]以RIL群体材料共检测4个控制小麦穗颈长的QTL位点,分布于3A、5A和6B染色体上。穗颈长与株高呈显著正相关在水稻和小麦中均被证实[13,16,18]。在高粱穗部性状相关研究中,已鉴定与高粱柄伸长度相关的QTL位点有40余个[19-20]。其中贵州省农科院利用Btx623和红缨子构建重组自交系,在多地不同环境下对包括穗柄长在内的多个穗部性状展开调查,确定了20个高粱穗型性状的重要QTL位点,涵盖穗柄长相关的位点,确定了13个候选基因[21]。

本研究通过正向遗传学利用BSA-seq技术,对高粱骨干品系进行柄伸长度的遗传分析和QTL定位,开发相关分子标记,精准地筛选出具有优良柄伸长度性状的高粱植株,提高育种效率和准确性,为深入探究高粱穗柄长的遗传机制及生物育种提供理论依据。同时也为高粱株型改良及理想株型品种选育提供新靶点。

1 材料与方法

1.1 试验地点及试验材料

试验于2022年在辽宁省农业科学院高粱研究所试验基地(41°49′ N,123°33′ E)进行,以柄伸长度存在显著差异的高粱保持系7050B(柄伸短)为母本、Tx2925B(柄伸长)为父本,及通过去雄杂交构建的F_2群体为试验材料。

1.2 试验设计

试验为完全随机设计。双亲分别种植1行,F_2群体每株系种植2行,小区行长3 m,行距0.60 m。灌浆期调查双亲及F_2群体柄伸长度,在F_2群体中分别选取30株柄伸极长和30株柄伸极小的单株,构建长柄伸混池(EL-L)和短柄伸混池(EL-S)。

1.3 BSA-seq分析

1.3.1 DNA提取和质量检测

使用植物基因组试剂盒提取DNA,Nanodrop ND-2000紫外可见分光光度计和Qubit荧光定量仪进行浓度初步检测与精确定量。

1.3.2 文库构建

将基因组DNA随机打断,片段长度约350 bp,合格片段依次进行末端修复、3′端加入A尾及接头连接反应,并纯化产物。使用Illumina TruSeq DNA LT试剂盒完成文库制备工作,双端测序工作使用Illumina HiSeq™ PE150平台进行。

使用Fastp软件对测序数据进行过滤,过滤后数据与高粱参考基因组进行比对,SAMtools软件去重,GATK v. 8-1软件的UnifiedGenotyper模块进行SNP和InDel的变异检测,过滤标准如下:SNP:"QD<4.0||FS>60.0||MQ<40.0||GQ<20";InDel:"QD<4.0||FS>200.0"。

使用ANNOVAR注释工具进行基因功能注释,SNP-index和InDel-index计算标准如下:

与参考亲本完全一致的位点index=0;与参考亲本完全不一致的位点index=1。

过滤SNP深度<7、SNP-index<0.3及SNP-index缺失的位点;△值=(EL-L变异频率)-

(EL-S)变异频率。1000次置换检验确定95%置信阈值。

1.3.3　候选基因的定位

Δ值>95%置信阈值的基因组区域定义为候选区间,筛选位点标准如下:

表型与参考亲本一致时,选择index≈0.2的位点;表型与参考亲本相反时,选择index≈0.8的位点。基于变异注释结果,选取终止密码子获得/丢失、非同义突变及剪接位点变异等变异类型相对应的基因。

1.4　数据处理

GO和KEGG数据库进行基因功能注释。R语言clusterProfiler、ggplot2等程辑包进行数据的显著性富集分析及可视化等操作。

2　结果与分析

2.1　表型分析

图1为不同柄伸长度高粱保持系表型图,结合表1可见,7050B的柄伸长度显著小于Tx2925B,7050B柄伸长度为8.6 cm,Tx2925B柄伸长度为1.3 cm。表2和图2为群体柄伸长度遗传分析结果,其中群体柄伸长度变异范围在1~30 cm,平均值为6.68 cm,变异系数在76.10%以上,呈现高变异特征,且存在超亲个体,不符合正态分布。



图1　亲本表型

Fig.1　Parental phenotype

表1　亲本株型相关性状比较

Table 1　Comparison of plant type related traits of parents

亲本 Parent	叶面积/cm² Leaf area	叶片数 Leaf number	株高/cm Plant height	穗长/cm Panicle length	柄伸长/cm Peduncle length	穗柄长/cm Peduncle length of panicle
7050B	4.79	18.56	16.70	26.30	8.60	32.50
Tx2925B	381.24	17.38	138.10	24.00	1.30	33.30
T-test	2.48*	2.18	6.56**	2.86*	-4.36**	-0.38

注:*表示2个亲本之间差异显著($P<0.05$);**表示2个亲本之间差异极显著($P<0.01$)。

Note: * indicated significant differences at 0.05 level between parents; while ** indicated highly significant differences at 0.01 level.

表2　群体柄伸长分析

Table 2　Analysis of EL in the population

项目 Items	柄伸长 Exsertion length
平均数/cm Means	6.68±0.34
变异系数/% CV	76.10
变异范围 Range	1~30
W-test	0.901

2.2　数据测序质量

本研究共涉及4个样本,分别为长柄伸混池(EL-L)、短柄伸混池(EL-S)、7050B和Tx2925B。样本测序数据质量如表3所示。其中亲本7050B和Tx2925B样本测序共得到Reads 109 415 020条和124 407 184条,Base数为16 315 248 409 bp和18 408 224 167 bp,2个混池EL-L和EL-S样本测序共得到Reads 127 355 058条和120 736 318条,Base数为18 818 200 529 bp和17 943 062 585 bp,4个样本的错误率为0.026 7%~0.027 3%,Q20为96.99%~97.25%,Q30为9.19%~9.70%,GC为4.96%~4.63%。综上所述,样本测序错误率较低,测序Q20和Q30质量合格,GC分布正常,建库测序成功。

将各测序样本与高粱参考基因组进行比对,比对结果去除重复后结果见表4。EL-L、EL-S、7050B和Tx2925B这4个样本比对到参考基因组

表3　测序数据质量

Table 3　Sequencing data quality

样本 Sample	Total_Reads	Total_Bases	Error/%	Q20/%	Q30/%	GC/%
EL-L	127 355 058	18 818 200 529	0.027 1	97.10	9.36	4.48
EL-S	120 736 318	17 943 062 585	0.026 9	97.16	9.55	4.54
7050B	109 415 020	16 315 248 409	0.027 3	96.99	9.19	4.96
Tx2925B	124 407 184	18 408 224 167	0.026 7	97.25	9.70	4.63

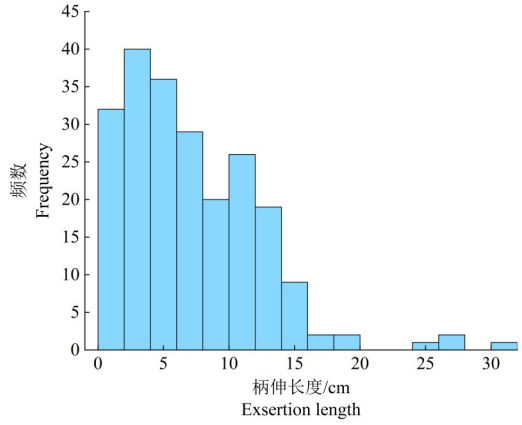


图2 频数分布图

Fig.2 Frequency distribution diagram

条数分别为112 087 934、106 458 952、94 868 975和109 324 801条，比对比率分别为97.09%、96.69%、96.54%和97.34%，平均测序深度分别为21.62×、20.67×、18.64×和21.28×。4个样本覆盖度1×比率均在91%以上，5×覆盖度比率为87.57%～9.53%，10×覆盖度比率为77.78%～88.66%。

2.3 SNP变异分析

对2个子代池和双亲的测序结果比对后根据参考基因组进行SNP检测及注释(图3)。EL-L、EL-S、7050B和Tx2925B这4个样本分别检测到SNP变异1 574 836、2 041 538、2 512 953和688 446个，Tx2925B的变异数明显少于其余3个样本，这可能是Tx2925B与参考基因组所用材料Tx430血缘较近导致的。4个样本位于基因间的SNP数量占比分别为77.76%、77.11%、78.27%和80.26%，位于基因功能区(外显子、3'-UTR、5'-UTR及基因上下游区域)的SNP位点分别有201 111个、274 341个、320 409个和76 974个，占比分别为1.77%、1.43%、1.75%和11.18%。

EL-L、EL-S、7050B和Tx2925B这4个样本位于基因外显子上的SNP变异分别有46 663、65 200、74 498、18 636个，其中非同义突变分别有23 049、32 756、37 733、9426个，占比分别为49.39%、50.24%、50.65%、50.58%，4个样本转录提前终止位点分别有317、469、550、148个，终止密码子丢失的变异类型分别有93、109、134、33个，剩余位点均为同义突变位点。

表4 测序数据与参考基因组比对

Table 4 Comparison of sequencing data with reference genomes

样本 Sample	Mapped_Reads	Unmapped_Reads	Mean Depth	Coverage_Rate (1×)/%	Coverage_Rate (5×)/%	Coverage_Rate (10×)/%
EL-L	112 087 934	3 363 512	21.62	94.56	9.36	86.41
EL-S	106 458 952	3 645 333	20.67	94.87	9.01	85.40
7050B	94 868 975	3 403 050	18.64	91.09	87.57	77.78
Tx2925B	109 324 801	2 992 194	21.28	94.44	9.53	88.66

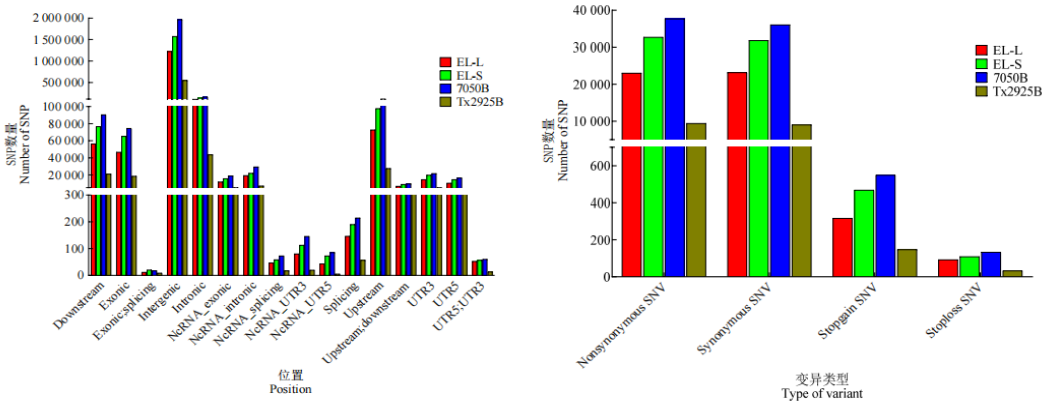


图3 不同样本SNP变异注释统计图

Fig.3 Statistical annotation of SNP variation in different samples

2.4 BSA-Seq定位结果

对SNP-index在染色体上的分布进行作图以便直观反映子代SNP-index在染色体上的分布情况。选择1 Mb为窗口，1 kb为步长，计算每个窗口

中SNP-index的平均值来反映子代的SNP-index分布。由图4和表4可知,在99%置信水平下共定位到16个高粱柄伸长度的QTL位点,分别位于1、4、5、8和10号染色体上,其中1号染色体上的QTL较多,共有9个,4号染色体上存在4个,5号、8号和10号染色体上各存在1个。

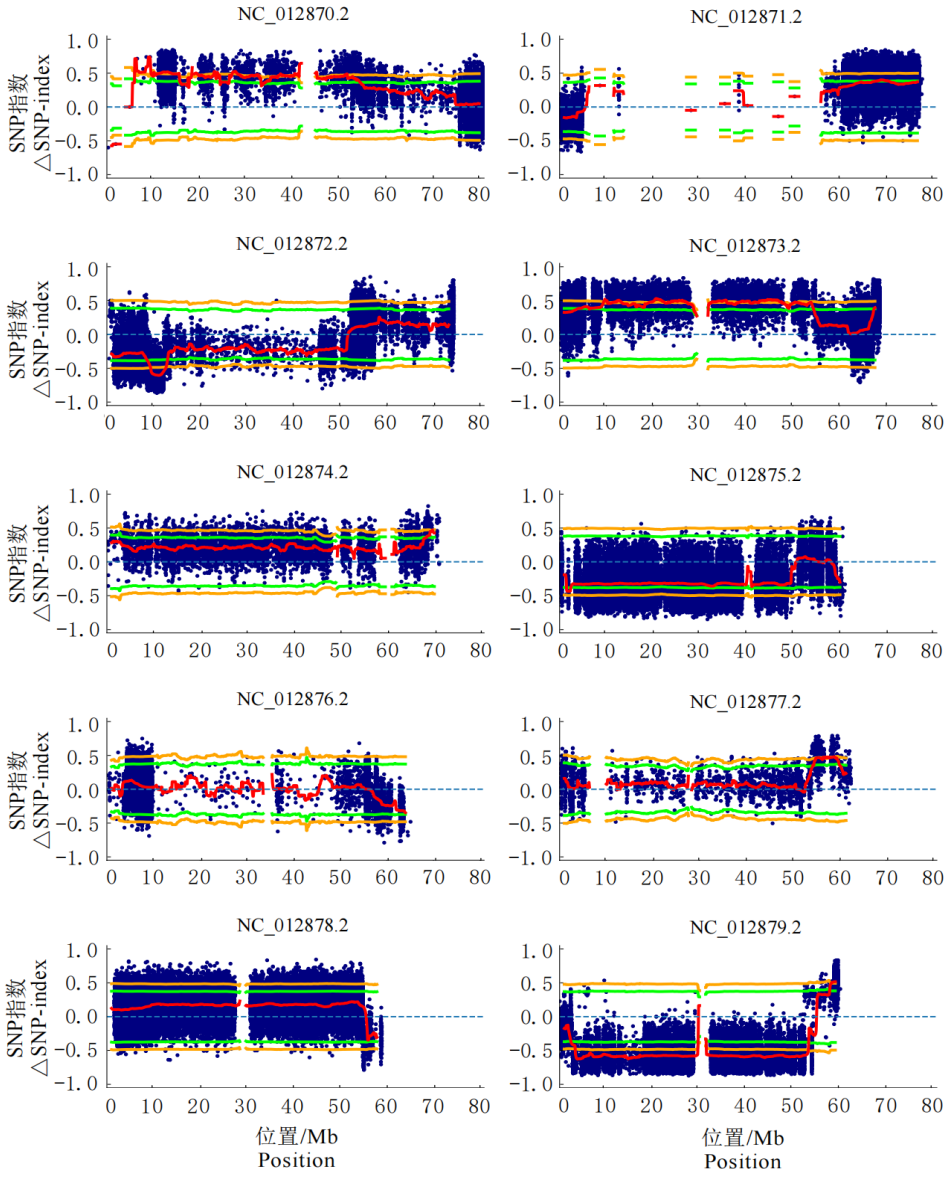


图4　柄伸长度BSA定位结果ΔSNP-index在染色体上的分布图

Fig.4　BSA localization results of EL ΔSNP-index distribution map on chromosome

16个高粱柄伸长度的QTL位点的起始位置、终止位置、区间大小和区间内包含的基因数如表5所示。其中QTL区间大小为2.0~14.2 Mb,区间内包含基因数为2~1401个。

2.5　区间内基因的注释

对16个QTL区段内的基因进行注释分析,选择GO和KEGG这2个注释数据库。GO数据库注释到2748个转录本,KEGG数据库共注释到1779个转录本。Go数据库注释结果如图5所示。其中Organelle(GO:0043226)、Cellular process(GO:0009987)和Cell(Cell part)(GO:0005623)注释到的序列条数较多,分别有2359、2438和2603个,Biological phase(GO:0044848)、Virion part(GO:0044423)和Virion(GO:0019012)注释到的序列数较少,分别有1、1和2个。KEGG分析如图6所示。结果表明,Translation、Signal transduction和

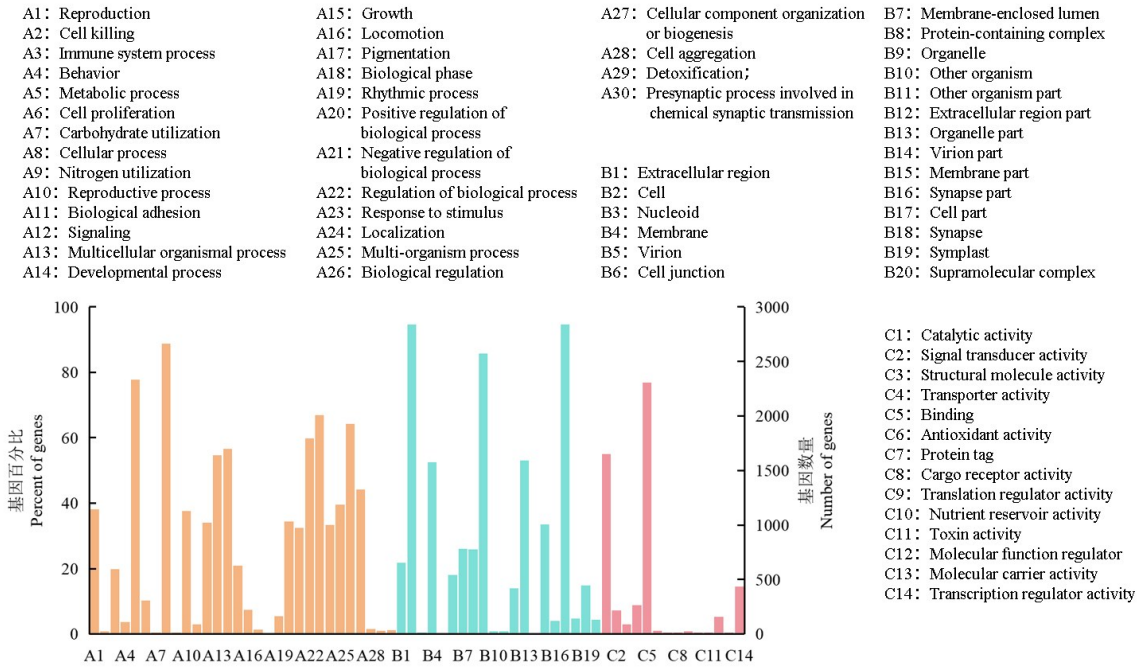


图5 GO分析结果

Fig.5 GO analysis results

表5 柄伸长度BSA定位结果

Table 5 BSA localization results of EL

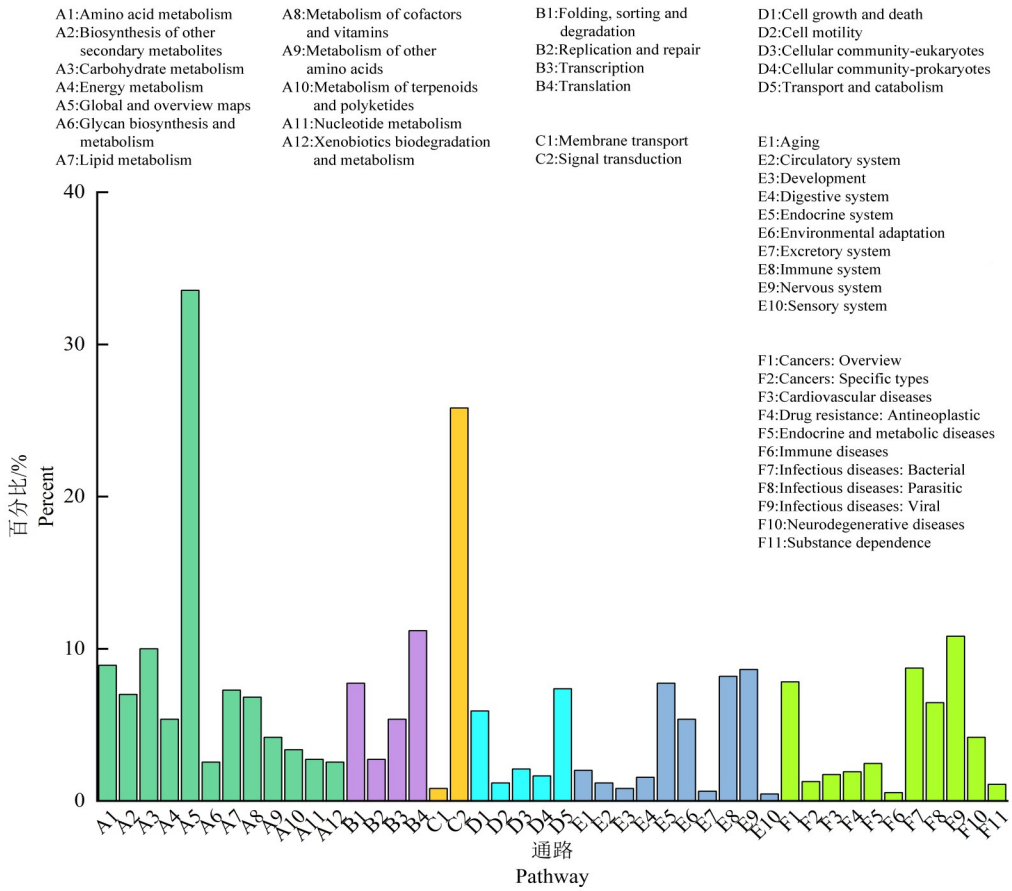
染色体 Chromosomes	起始位置/bp Starting position	终止位置/bp Termination position	区间大小/MB Interval size	包含基因 Contain genes
Chr1	5 000 001	16 500 000	11.5	1401
Chr1	17 200 001	20 600 000	3.5	315
Chr1	22 000 001	24 700 000	2.7	119
Chr1	25 900 001	29 400 000	3.5	123
Chr1	30 000 001	33 400 000	3.4	77
Chr1	35 700 001	39 100 000	3.4	45
Chr1	39 200 001	42 700 000	3.5	7
Chr1	43 700 001	46 000 000	2.3	2
Chr1	50 000 001	52 500 000	2.5	50
Chr4	8 500 001	14 200 000	5.7	368
Chr4	18 200 001	28 400 000	10.2	66
Chr4	31 500 001	36 700 000	5.2	20
Chr4	37 400 001	51 600 000	14.2	320
Chr5	68 800 001	70 800 000	2.0	180
Chr8	55 500 001	59 900 000	4.4	464
Chr10	57 300 001	60 100 000	2.8	479

Global and overview maps这3个通路中所注释到的基因数目较多,分别有123、284和369个,Sensory system、Immune diseases和Excretory system这3个通路中所注释到的基因数目较少,分别有5、6和7个。

3 讨论

高粱柄伸长度对机械化收获的影响与玉米穗位高度、水稻茎秆抗倒伏性具有相似的应用价值[22-24]。高粱的农艺性状并非独立存在,柄伸长度可能与株高、穗长等性状存在遗传上的互作,将相关性状进行遗传位点整合分析,定位与这些性状共分离的QTL位点,构建“理想株型”遗传调控网络,将有助于培育出综合农艺性状优良、更适合机械化生产的高粱新品种。

近年来,研究人员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,其中丁延庆等[25-30]基于高密度遗传图谱对高粱穗长、穗柄长进行QTL定位,QTL位点分别为14和10个。本研究利用BSA-seq技术共鉴定到16个与柄伸长度显著相关的QTL位点,分布于1、4、5、8和10号染色体上。其中,1号染色体上的QTL分布最为密集,贡献了9个QTL,占比达56.25%,区间内包含基因数差异较大(2~1401个),该染色体可能存在主效调控柄伸长度的关键区域。这一结果与高粱株型发育相关QTL的染色体分布特征一致,推测其可能包含调控茎秆与穗部协同发育的关键基因,也与其它相关研究结果互为佐证。不同科研人员的研究



A、B、C、D、E、F分别代表代谢通路、遗传信息处理通路、细胞过程通路、环境信息处理通路、生物体系统通路和疾病通路

A, B, C, D, E, and F represent metabolic pathways, genetic information processing pathways, cellular process pathways, environmental information processing pathways, organism system pathways, and disease pathways

图6　KEGG分析结果

Fig.6　KEGG analysis results

结果存在异同,相同的结论是柄伸长度是受多基因控制的数量性状,与株高、穗长等农艺性状密切相关,多个QTL位点共同影响该性状;不同的是,不同环境、不同遗传背景材料定位的QTL区间存在显著差异,有研究利用特定的重组自交系群体,通过GWAS定位到多个柄伸长度相关的QTL,其中多个位点聚集于1号染色体的特定区间;而在另一些基于不同遗传背景材料构建的群体研究中,在4号、5号等染色体上也检测到较多柄伸长度QTL[14,21,25-26]。此外对于一些效应较小的QTL位点,其在不同遗传背景和环境下的稳定性尚未得到充分验证,无法明确真正对柄伸长度起关键作用的核心区域。

对16个QTL区间的基因进行GO和KEGG富集分析,GO二级功能注释中“细胞器”(GO:0043226)和“细胞过程”(GO:0009987)的高富集度表明,柄伸长度调控可能涉及细胞分裂、伸长及细胞壁重构等生物学过程。细胞器相关基因通过调控细胞极性生长影响柄细胞伸长速率,依赖细胞骨架的动态重组以驱动细胞纵向扩张,加快柄伸生长。而细胞壁修饰相关基因的富集,影响柄部细胞壁松弛与合成之间的动态平衡,进而决定柄部组织的机械强度与伸长潜力。KEGG注释的“细胞过程”和“信号转导”等通路显著富集,表明可能通过调控激素信号或细胞壁代谢间接影响柄伸发育,柄伸发育可能受GA-IAA协同作用,GA信号通过降解DELLA蛋白激活IAA生物合成基因,促进柄部IAA积累。IAA介导的极性运输形成浓度梯度,诱导部分基因表达以松弛细胞壁,同时激活促进纤维素合成基因,共同驱动细胞纵向伸长。进一步支持了基因表达调控网络在柄伸长度发育中的核心作用。

与已有作物QTL定位研究相比,本研究发现的QTL区间(2.0~14.2 Mb)较大,可能受限于BSA-seq方法的分辨率以及群体规模。后续可通过加密分子标记或扩大分离群体规模,进一步缩小候选区间。此外,Tx2925B与参考基因组材料Tx430的亲缘关系较近,其SNP变异数显著低于其它样本,可能导致部分QTL位点未被有效检测。尽管已定位到众多QTL,但是否存在尚未被精细定位的主效QTL或候选基因是进一步研究重点。深入挖掘调控柄伸长度的主效QTL位点并进行精细定位,有助于克隆出关键的调控基因,解析其调控柄伸长度的分子机制。

基于上述研究基础,未来研究中将通过构建多样化的遗传群体,涵盖不同地理来源、不同用途(如食用高粱、饲用高粱、酿造高粱等)的高粱品种,在多种环境下对柄伸长度QTL进行检测,明确各QTL的稳定表达范围,筛选在不同遗传背景下均能稳定影响柄伸长度的关键QTL,利用高分辨率遗传图谱、三代测序技术等,对已有的QTL区间进行缩小和细化;结合基因编辑、转基因等基因功能验证实验,确定主效QTL及候选基因,为高粱穗颈长度的遗传改良提供更具普适性的遗传靶点。

4 结论

本研究借助BSA-seq技术,在高粱1、4、5、8和10号染色体上定位到16个柄伸长度QTL位点,其中1号染色体集中分布9个。群体变异系数达76.1%,4个样本检测到6 817 773个SNP。经功能注释,相关QTL区间含2748个GO注释基因、1779个KEGG通路转录本,为解析遗传机制提供候选基因,为高粱株型生物育种提供理论支持。

参 考 文 献

[1]邹剑秋. 高粱育种与栽培技术研究新进展[J]. 中国农业科学,2020,53(14):2769-2773.
Zou J Q. New research progress on *Sorghum* breeding and cultivation techniques[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(14):2769-2773.

[2]王春语,王平,丛玲,等.矮化基因dw1、dw2和dw3对高粱株高的贡献效应分析[J/OL].山西农业大学学报(自然科学版),2025: 1-8 (2025-01-07) [2025-03-19]. https://doi. org/10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202411024.
Wang C Y, Wang P, Cong L, et al. Contribution effect of dwarf genes dw1, dw2 and dw3 on plant heights in sorghum[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition). 2025:1-8(2025-01-07)[2025-03-19].https://doi.org/10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202411024.

[3]徐建霞,丁延庆,曹宁,等. 中国高粱株高和节间数全基因组关联分析及候选基因预测[J]. 作物学报,2025,51(3):568-585.
Xu J X, Ding Y Q, Cao N, et al. Genome-wide association analysis and prediction of candidate genes for plant height and internode number in Chinese *Sorghum*[J]. Acta Agronomica Sinica,2025,51(3):568-585.

[4]邱述金,张庆辉,于泽虎,等. 高粱机械化收获效果影响因素分析研究[J]. 智能化农业装备学报(中英文),2024(1):23-30.
Qiu S J, Zhang Q H, Yu Z H, et al. Analysis and research on influencing factors of mechanized harvest of *Sorghum* [J]. Journal of Intelligent Agricultural Mechanization, 2024 (1): 23-30.

[5]张旷野,王佳旭,柯福来,等.不同高粱F_2群体的株型相关性状的遗传分析[J].山西农业大学学报(自然科学版),2022,42(3):43-53.
Zhang K Y, Wang J X, Ke F L, et al. Genetic analysis of plant type related traits in different sorghum F_2 populations [J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 2022,42(3):43-53.

[6]Kankal U S, Thakare S H, Gajakos A V, et al. Mechanical properties of *Sorghum* (*S. bicolor*) in relation to harvesting [J]. Asian Research Journal of Agriculture, 2025, 18(1): 231-244.

[7]赵欣蕊,任根增,韩永亮,等. 高粱株型表型性状精准鉴定及综合评价[J]. 植物遗传资源学报,2022,23(6):1644-1659.
Zhao X R, Ren G Z, Han Y L, et al. Accurate identification and comprehensive evaluation of plant architecture related traits in *Sorghum*[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(6): 1644-1659.

[8]刘素华. 深入探讨高粱生产全程机械化技术特点与发展趋势[J]. 种子世界,2025(1):51-53.
Liu S H. In-depth discussion on the technical characteristics and development trend of the whole mechanization of *Sorghum* production[J]. Seed World, 2025(1):51-53.

[9]李顺国,刘猛,刘斐,等. 中国高粱产业和种业发展现状与未来展望[J]. 中国农业科学,2021,54(3):471-482.
Li S G, Liu M, Liu F, et al. Current status and future prospective of *Sorghum* production and seed industry in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(3):471-482.

[10]王智,柯福来,宋迎辉,等.黄淮海地区酿酒高粱品种生态适应性综合评价指标体系的构建与应用[J].中国种业,2023(5):53-57.
Wang Z, Ke F L, Song Y H, et al. Construction and application of comprehensive evaluation index system for ecological adaptability of brewing sorghum varieties in Huang-Huai-Hai Region[J]. China Seed Industry, 2023(5):53-57.

[11]张旷野,王佳旭,柯福来,等.高粱F_2群体株型性状的主成分分析和综合评价[J].辽宁农业科学,2023(2):1-6.
Zhang K Y, Wang J X, Ke F L, et al. Principal component analysis and comprehensive evaluation of plant type traits in sorghum F_2 population [J]. Liaoning Agricultural Sciences,

2023(2):1-6.

[12]黄伟素. 水稻穗颈伸长基因*EU12*的功能验证[D]. 杭州:浙江大学,2006.
Huang W S. Functional validation of the elongated uppermost internode gene *EU12* in rice [D]. Hangzhou: Zhejiang University,2006.

[13]肖辉海. 长穗颈温敏核不育水稻穗颈节间伸长与内源激素的关系[J]. 植物生理学通讯,2008, 44(4):656-660.
Xiao H H. Relationship between uppermost internodes elongation of TGMS rice with eui gene and endogenous plant hormones[J]. Plant Physiology Communications, 2008, 44(4):656-660.

[14]朱宏波. 水稻穗颈伸长基因*EUI2(t)*的精细定位与克隆[D]. 福州:福建农林大学,2003.
Zhu H B. Fine mapping and cloning of the rice elongated uppermost internode gene *EUI2 (t)* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University,2003.

[15]杨晓颖,胡又川,杨淇,等. 水稻赤霉素类受体基因*OsGRL1*调控水稻穗外露及籽粒大小的功能分析[J]. 中国科学:生命科学,2023,53(9):1310-1323.
Yang X Y,Hu Y C,Yang Q,et al. Functional analysis of rice gibberellin receptor like gene *OsGRL1* in regulating panicle exsertion and grain size in rice[J]. Scientia Sinica (Vitae), 2023,53(9):1310-1323.

[16]Zhu L, Hu J, Zhu K M, et al. Identification and characterization of shortened uppermost internode 1, a gene negatively regulating uppermost internode elongation in rice [J]. Plant Molecular Biology,2011,77(4-5):475-487.

[17]赵春华,樊小莉,王维莲,等. 小麦候选骨干亲本科农9204遗传构成及其传递率[J]. 作物学报,2015,41(4):574-584.
Zhao C H,Fan X L,Wang W L,et al. Genetic composition and its transmissibility analysis of wheat candidate backbone parent kenong 9204[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(4):574-584.

[18]马建,孙敏,丁浦洋,等. 控制小麦穗颈长数量性状位点的遗传鉴定[J]. 麦类作物学报,2017,37(3):319-324.
Ma J,Sun M,Ding P Y,et al. Genetic identification of QTL for neck length of spike in wheat[J]. Journal of Triticeae Crops,2017,37(3):319-324.

[19]赖上坤,潘明泉,朱莉,等. 国内外高粱种质资源在江苏淮北地区的遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报,2025,26(4):731-746.
Lai S K,Pan M Q,Zhu L,et al. Genetic diversity analysis of *Sorghum* germplasm resources from different countries in northern Jiangsu[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2025,26(4):731-746.

[20]姜昱雯,赵强,张国兵,等.糯高粱F_2群体农艺性状数量遗传分析[J].贵州农业科学,2023,51(6):7-13.
Jiang Y W, Zhao Q, Zhang G B, et al. Quantitative genetic analysis of agronomic traits in F_2 population of waxy sorghum [J]. Guizhou Agricultural Sciences,2023,51(6):7-13.

[21]徐建霞,丁延庆,冯周,等.基于Super-GBS的高粱株高和节间数QTL定位[J].生物技术通报,2023,39(7):185-194.
Xu J X, Ding Y Q, Feng Z, et al. QTL mapping of sorghum plant height and internode numbers based on Super-GBS technique[J]. Biotechnology Bulletin,2023,39(7):185-194.

[22]燕树锋,范艳萍,刘海芳.基于SNP芯片玉米抗倒性状的QTL定位[J].玉米科学,2022,30(2):29-34.
Yan S F, Fan Y P, Liu H F. QTL identification for lodging-resistant traits based on SNP chip in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2022,30(2):29-34.

[23]鞠晓晨,胡杰,高冠军,等. 水稻茎秆抗倒伏相关QTL定位与分析[J]. 分子植物育种,2016,14(2):475-481.
Ju X C, Hu J, Gao G J, et al. Relevant QTL mapping and analysis of lodging resistance in rice[J]. Molecular Plant Breeding,2016,14(2):475-481.

[24]贾绮玮,钟芊芊,顾育嘉,等.水稻茎秆细胞壁相关组分含量QTL定位及候选基因分析[J].植物学报,2023,58(6):882-892.
Jia Q W, Zhong Q Q, Gu Y J, et al. Mapping of QTL for cell wall related components in rice stem and analysis of candidate genes[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2023,58(6):882-892.

[25]丁延庆,汪灿,徐建霞,等. 基于高密度遗传图谱对高粱穗部性状的QTL定位[J]. 植物遗传资源学报,2023,24(4):1122-1132.
Ding Y Q,Wang C,Xu J X,et al. QTL identifying for panicle architecture-related traits in *Sorghum* based on high-density genetic map[J]. Journal of Plant Genetic Resources,2023,24(4):1122-1132.

[26]李魁印,周光怡,丁延庆,等. 高粱重要性状分子基础研究进展与展望[J]. 生物工程学报,2024,40(10):3375-3394.
Li K Y,Zhou G Y,Ding Y Q,et al. Progress and prospects in the molecular basic research on important traits in *Sorghum* [J]. Chinese Journal of Biotechnology,2024,40(10):3375-3394.

[27]Wang L H, Upadhyaya H D, Zheng J, et al. Genome-wide association mapping identifies novel panicle morphology loci and candidate genes in *Sorghum* [J]. Frontiers in Plant Science,2021,12:743838.

[28]Olatoye M O,Marla S R,Hu Z B,et al. Dissecting adaptive traits with nested association mapping: genetic architecture of inflorescence morphology in *Sorghum*[J]. G3,2020,10(5):1785-1796.

[29]Zhou Y,Srinivasan S,Mirnezami S V,et al. Semiautomated feature extraction from RGB images for *Sorghum* panicle architecture GWAS[J]. Plant Physiology, 2019, 179(1):24-37.

[30]Hu Z B, Olatoye M O, Marla S, et al. An integrated genotyping-by-sequencing polymorphism map for over 10,000 *Sorghum* genotypes[J]. The Plant Genome, 2019, 12(1):180044.

(编辑:吕俊俐)