麦类作物学报 2026,46(9):1147－1155
Journal of Triticeae Crops doi: 10.7606/j.issn.1009-1041.2026.09.03

网络出版时间:2026-09-03
网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260903.1054.002

小麦穗长性状基因定位及功能研究进展

陈朝丽,杜庭庭,业 瑛,王 奕,李明追,岩温海,罗建飞,杨宝菊
(云南农业大学农学与生物技术学院,云南昆明 650201)

摘 要:小麦是全球重要的粮食作物之一,其高产稳产对于保障粮食安全具有重要意义。小麦穗长作为决定穗粒数的关键农艺性状,与产量呈正相关。发掘穗长主效基因并分析其分子作用机制对小麦高产育种有着重要的支撑作用。本文从小麦穗长性状的遗传基础、基因定位、穗长相关基因功能研究、分子标记开发及育种利用现状进行综述,为小麦穗长性状基础研究和遗传改良提供参考。

关键词:小麦;穗长;QTL;基因定位;功能
中图分类号:S512.1; S330 **文献标识码**:A **文章编号**:1009-1041(2026)09-1147-09

Progress in Gene Mapping and Function Research of Spike Length in Wheat

Chen Chaoli, Du Tingting, Ye Ying, Wang Yi, Li Mingzhui, Yan Wenhai, Luo Jianfei, Yang Baoju
(College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201, China)

Abstract: Wheat is one of the world's important staple crops, and its high and stable yield is of great significance for ensuring food security. Wheat spike length, as a key agronomic trait, determines the grain number per spike and positively correlates with yield. Identifying major-effect genes for spike length and elucidating their molecular mechanisms play an important supportive role in high-yield wheat breeding. This paper reviews the genetic basis, gene mapping, functional research on candidate genes for spike length, molecular marker development and current breeding application of wheat spike length trait, providing a basis for research and genetic improvement of wheat spike length trait.

Keywords: Wheat; Spike length; QTL; Gene mapping; Function

小麦(*Triticum aestivum* L.)是全球重要的粮食作物之一,为人类膳食提供约20%的蛋白质和约19%的热量[1]。小麦作为第二大粮食作物,在中国的粮食安全体系中占据核心地位[2]。目前,全球极端气候事件频发,有效耕地缩减,人口数量不断增加,使得粮食供给面临巨大挑战。因此,提高小麦产量仍是育种工作的首要目标。

单位面积穗数、穗粒数以及千粒重是决定小麦产量的关键要素[3]。穗长(spike length,SL)决定穗粒数[4],是影响产量的重要性状之一。研究表明,穗长与小穗数呈显著正相关[5-6],在不改变小穗密度的情况下适当增加穗长可以为更多的小穗提供着生空间,能显著提高穗粒数,促进产量增长[7]。因此,挖掘小麦穗长的相关基因并解析其功能,阐明穗长发育的分子机制,可为小麦产量相关性状的遗传改良与分子标记辅助育种提供理论基础。

1 小麦穗长性状的遗传特点

小麦穗长在不同品种、群体和环境下普遍表现为连续变异,是典型的数量性状。以科农9204与京411杂交构建的群体,其穗长表型数据呈现

收稿日期:2026-04-23 修回日期:2026-07-13
基金项目:云南省农业联合专项(202501BD070001-003);云南省"兴滇英才支持计划"青年人才项目;云南省作物生产与智慧农业重点实验室开放课题(2024ZHNY11)
第一作者 E-mail:1678629721@qq.com(陈朝丽); 3199153693@qq.com(杜庭庭)
通讯作者 E-mail:yangbaoju@nwsuaf.edu.cn(杨宝菊)

出广泛的连续正态分布[8]。从遗传定位结果来看，大量研究利用不同亲本组合，鉴定出分布在全基因组多个染色体上的穗长相关数量性状位点(QTL)；其中，既有效应小、易受环境影响的微效位点，也有在多环境中稳定表达的主效 QTL。例如，*qSl-2B* 被鉴定为具有增加穗长显著加性效应的主效位点[8]；*QSl/Sc. cib-2D. 1* 可同时影响穗长和穗密度[9]；*QGns. cib-5A* 也被证实参与穗长调控[10]。Yang 等[11]整合前人报道的 227 个穗长初始 QTL，归纳出 48 个 Meta-QTL，发现穗长遗传基础具有明显的多位点聚合特征。

值得注意的是，穗长并非孤立的性状，其与穗密度、小穗数、穗粒数、株高等产量性状之间存在显著相关性[7-9,12-13]。Cui 等[7]利用两个重组自交系(RIL)群体进行 QTL 共定位分析，发现穗长与其他穗部性状的 QTL 存在广泛重叠区间，从遗传水平上解释了性状间表型相关性的内在原因。同时，穗长表型对环境条件较为敏感，播期、水分和氮素供应以及干旱和低氮胁迫等因素均可影响幼穗分化进程、穗轴伸长及最终穗长，即使同一基因型在不同环境下也表现出差异[13-18]。总之，小麦穗长的性状为多基因控制、主效位点与微效位点并存，且基因型与环境互作显著，针对穗长性状的表型研究需要多年多点的试验结果。

2 穗长基因定位研究

迄今为止，育种工作者利用回交群体、双单倍体群体[19-20]、杂交分离(F_2)群体[21-23]、RIL 群体[24-27]、自然群体等，通过连锁分析和全基因组关联分析在小麦全基因组范围内检测并命名了约 814 个控制穗长的数量性状位点，遍布小麦 21 条染色体。这些 QTL 所贡献的表型变异解释率(phenotypic variation explained，PVE)在 0.15%～61.59%之间，其中 PVE 大于 15%的有 60 个(表 1)。

已定位的主效 QTL 分布于小麦的 21 条染色体，其中以 2D、5A 和 6A 染色体上的 QTL 分布最为集中。2D 染色体作为最核心区域共定位到 10 个主效 QTL(PVE>15%)，且多个 QTL 的 PVE 值处于高值区间，同时发现在 2D 染色体上存在多个相互重叠的物理区域。吕栋云等[28]利用西农 1376 × 小偃 81 构建的 RIL 群体定位到 1 个控制穗长的主效位点 *QSL-XX. 2D*(23.42～31.56 Mb，来源于亲本西农 1376)，其 PVE 最高可达 50.44%，其与水志杰等[29]定位的 *qSl-2D. 1*(30.49～31.58 Mb，来源于人工合成小麦 KU98)物理位置存在重叠区间。此外，Yu 等[23]在西藏地方品种白朗麦与改良品种川渝 20 杂交构建的 RIL 群体中，利用混合分组外显子测序和小麦 660K SNP 芯片分型技术定位到 3 个稳定主效 QTL(PVE 为 7.00%～28.56%)，推测其 2D 位点可能与 Wang 等[9]的研究位点重叠或邻近。针对 5A、6A 及其他染色体的研究进一步揭示了穗长遗传调控的复杂性。

5A 染色体共定位、命名 10 个主效 QTL，其 PVE 范围在 4.22%～31.64%之间。5A 染色体上 *QSl. yaas-5A*(57.80～62.20 cM，来源于亲本偃展 1 号)与 *qSl-5A. 3*(57.50～67.50 cM，来源于京 411)在物理位置上高度重叠，推测可能为同一遗传位点。Qiao 等[31]利用 SY95-71 × CH7034 构建的 RIL 群体，在 5A 染色体上定位到主效位点 *QSl. sxau-5A*(来源于育种品系 SY95-71)，最高可解释 31.64%的表型变异。王梦可等[32]在 Avocet 为母本、Chilero 为父本构建的群体中发现 *QSl. haust-5AL1*(来源于亲本 Chilero)，该位点是所定位到的 QTL 中唯一在 3 个环境稳定表现的主效位点。

刘阳娜等[33]以普通小麦 BS 366 和白玉 149 杂交组成的 DH 群体为材料，检测出 20 个穗长 QTL，发现 *QSL. 1-5D*、*QSL. 1-6A* 和 *QSL. 2-6A* 位点表现出显著的超显性效应，进一步说明 6A 染色体在穗长调控中的特殊作用。

在其他群体的不同染色体中也有穗长相关 QTL 位点。如 Sardouei-Nasab 等[34]以共同亲本系 Roshan 分别与 Sabalan、Falat、Superhead 杂交构建的 3 个 RIL，利用多样性序列芯片技术标记构建遗传图谱并鉴定出 19 个穗长 QTL，其中 *qSL1B*(来源于亲本 Sabalan)PVE 高达 61.59%，但并未在多环境中重复，而 *qSL1D*(来源于亲本 Roshan)和 *qSL1B. 3*(来源于亲本 Superhead)为新稳定位点。郭媛等[35]利用科大 116×科大 101 构建 F_2 群体，在 4B 染色体定位到 2 个主效 QTL，并在标记区间 yzu397456～yzu404917 和 yzu409422～yzu405167 内筛选出 7 个在穗中持续高表达的调

表 1　已定位穗长 QTL(PVE＞15%)

Table 1　Quantitative trait loci(QTLs) for spike length(PVE＞15%)

群体 Population	数量性状位点 QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	位置 Position/cM	表型变异 PVE/%	参考文献 Reference
13F10×川麦 42 RIL　13F10×Chuanmai 42 RIL	*QSl. cib-5A*	5A	SSR1017544～SSR1018075	4.84	7.88～26.60	[4]
川育 25×川育 12D7 BC_1F_7　Chuanyu 25×Chuanyu 12D7 BC_1F_7	*QSl/Sc. cib-2D. 1*	2D	AX-110276364～AX-111593853	1.71	45.63～57.87	[9]
科农 9204×京 411 RIL　Kenong 9204×Jing 411 RIL	*qSl-5A. 3*	5A	AX-110071854～AX-111139819	57.50～67.50	13.09～30.43	[16]
科农 9204×京 411 RIL　Kenong 9204×Jing 411 RIL	*qSl-2D. 1*	2D	—	125.50～131.50	7.99～16.58	[16]
川麦 42×川农 16 DH　Chuanmai 42×Chuannong 16 DH	*QSl. cib-CC-5A*	5A	RAC875_c61597_327～BobWhite_rep_c57159_360	62.93～68.78	16.93～27.74	[20]
川麦 42×科成麦 1 号 DH　Chuanmai 42×Kechengmai 1 DH	*QSl. cib-CK1-5A*	5A	AX-110964922～AX-109915142	93.39～102.49	7.13～29.49	[20]
兜麦×石 4185 $F_{2:6}$ RIL　Doumai×Shi 4185 $F_{2:6}$ RIL	*qSL-4B-2*	4B	—	75.00～80.00	3.60～16.99	[22]
兜麦×石 4185 $F_{2:6}$ RIL，藁城 8901×周麦 16 $F_{2:6}$ RIL，周 8425B×中国春 $F_{2:8}$ RIL Doumai× Shi 4185 $F_{2:6}$ RIL，Gaocheng 8901 × Zhoumai 16 $F_{2:6}$ RIL，Zhou 8425B×Chinese Spring $F_{2:8}$ RIL	*qSL-6B-4*	6B	—	180.80～198.60	3.36～21.30	[22]
藁城 8901×周麦 16 $F_{2:6}$ RIL，周 8425B×中国春 $F_{2:8}$ RIL Gaocheng 8901×Zhoumai 16 $F_{2:6}$ RIL，Zhou 8425B×Chinese Spring $F_{2:8}$ RIL	*qSL-2D-1*	2D	—	29.20～43.20	2.85～31.06	[22]
白朗麦×川育 20 RIL　Bailangmai×Chuanyu 20 RIL	*QSc/Sl. cib-2D*	2D	Kasp_A014486～Kasp_A014484	0～0.21	11.36～22.26	[23]
小偃 81×西农 1376 $F_{9:10}$ RIL　Xiaoyan 81×Xinong 1376 $F_{9:10}$ RIL	*Qsl. nwsuaf-2D*	2D	tplb0053n05_793～Kukri_c51992_290	2	18.34～22.51	[26]
早花突变体×轮选 987 F_6～F_8 RILs Early heading mutant(eh1)×Lunxuan 987 F_6～F_8 RILs	*qSL6A*	6A	AX-109505625～AX-111507391	29	13.10～22.50	[27]
西农 1376×小偃 81 $F_{11:12}$ RIL　Xinong 1376×Xiaoyan81 $F_{11:12}$ RIL	*QSL-XX. 2D*	2D	AX-111561744～AX-179557748	13～15	27.98～50.44	[28]
西农 389×人工合成小麦材料 KU98 $F_{7:8}$ RIL Xinong 389×Crossing the synthetic wheat KU98 $F_{7:8}$ RIL	*qSL-5A. 2*	5A	AX-108792246～AX-111048027	6.68	15.18	[29]
西农 389×人工合成小麦材料 KU98 $F_{7:8}$ RIL Xinong 389×Crossing the synthetic wheat KU98 $F_{7:8}$ RIL	*qSL-7B. 2*	7B	AX-111650139～AX-110087763	0.78	15.91	[29]
小麦品系 20828×川农 16 F_6 RIL　Wheat line 20828× Chuannong 16 F_6 RIL	*QSl. sau. 4B. 1*	4B	AX-111738217～AX-110549715	44～49	6.15～26.26	[30]
SY95-71×CH7034　$F_{2:10}$ RIL	*QSl. sxau-5A*	5A	SX990542(451.88)～SX-D3947745(681.46)	N/A	9.42～31.64	[31]
Avocet×Chilero F_6 RIL	*QSl. haust-5AL1*	5A	AX-109814839～AX-110925567	153～158	4.22～19.10	[32]
	QSl. haust-4DL	4D	AX-111567155～AX-89624188	103～106	29.52～30.94	
	QSl. haust-5DL	5D	AX-109005371～AX-110492887	138	15.95	
	QSl. haust-2AS	2A	AX-108966684～AX-109940674	27	17.40	
	QSl. haust-7BL	7B	AX-108967924～AX-95685082	155	16.48	
Roshan×Sabalan RIL	*qSL1B*	1B	wPt-3465～wPt-7259	113	61.59	[34]
高麦 1 号×密小穗 F_2　Gaomai 1×Mixiaosui F_2	*Qsl3A*	3A	Xbare310～Xbarc314	0.58	15.26	[36]
10-A×BE89 F_2	*QSL-2A. 3*	2A	4536490～2280853	4.6	20.24	[38]
10-A×BE89 F_2	*QSL-2A. 2*	2A	3024925～4536490	2.5	21.80	[38]
MD01W233-06-1×Southern States 8641 DH	*QSl. czm-1A*	1A	Xwmc496～1AL_3962319_3787	0	9.20～23.60	[39]
Tugela-DN×Elands DH	*QSl. sgi-6A. 2*$^+$	6A	3025617|F|0-30;C＞T	18	11.56～17.50	[40]

（续表 1　Continued table 1）

群体 Population	数量性状位点 QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	位置 Position/cM	表型变异 PVE/%	参考文献 Reference
Tugela-DN×Elands DH	*QSl. sgi-7A*	7A	4911195|F|0-8:T>C;3952934|F|0-27:G>A;3064815|F|0-27:A>G	51～84	10.47～25.05	[40]
扬麦 12×偃展 1 号 RIL　Yangmai 12×Yanzhan 1 RIL	*QSl. yaas-5A*	5A	AX-111153208～AX111102760	57.8～62.2	9.11～15.85	[41]
波兰小麦×普通小麦品系中 13 F_8 RIL　Poland wheat×common wheat line Zhong 13 F_8 RIL	QSl3A-3	3A	Xgwm369～Xbarc86	1.09	22.94	[42]
兰考 906×小偃 81 F_6～F_7 RIL　Lankao 906×Xiaoyan 81 F_6－F_7 RIL	*Qsl-4B*	4B	Xgwm375～Xwmc238	0.26	19.96	[43]
兰考 906×小偃 81 F_6～F_7 RIL　Lankao 906×Xiaoyan 81 F_6－F_7 RIL	*Qsl-4D. 2*	4D	Xgpw7672～Xpsp3103	4.2～5.2	12.58～23.14	[43]
兰考 906×小偃 81 F_6～F_7 RIL　Lankao 906×Xiaoyan 81 F_6－F_7 RIL	*Qsl-7D*	7D	Xgpw2327～gpw7683	0.31	7.45～18.43	[43]
豫麦 8679×京 411 F_9 RIL　Yumai 8679×Jing 411 F_9 RIL	*QSl. cau-2D. 2*	2D	Xcfd53～Xgwm261	5.1～11.1	35.55	[44]
10-A×BE89 F_2 & $F_{2:3}$	*QSl. sicau-4A*	4A	977534_37～3020781_18	0.54	36.60	[45]
10-A×BE89 F_2 & $F_{2:3}$	*QSl. sicau-7B. 2*	7B	4260822_10～4909531_26	1	15.90	[45]
Baguette Premium 11×BioINTA 2002 DH	*QSL. perg-2B*	2B	wsnp_Ex_rep_c70228_69172301～RAC875_c27297_2153	77.6～78.6	11.99～16.40	[46]
Baguette 19×BioINTA 2002 DH	*QSL. perg-5A*	5A	BS00022003_51～BS00022818_51	41.2～49.3	8.40～27.80	[46]
Baguette Premium 11×BioINTA 2002 DH	*QSL. perg-7A*	7A	Tdurum_contig16244_105～wsnp_Ra_rep_c69620_67130107	36.1～46.1	8.50～17.00	[46]
普冰 3228×藁城 8901 RIL Pubing 3228×Gao 8901 RIL	*QSl. cas-6B. 2*	6B	AX-108874447～AX-108763535	112.8～121.4	5.58～25.68	[47]
普冰 3228×藁城 8901 RIL Pubing 3228×Gao 8901 RIL	*QSl. cas-2D. 2*	2D	AX-110462142～AX-110168677	122.1～132.4	3.79～27.29	[47]
川农 18×T1208 F_{16}～F_{19} RIL　Chuannong 18×T1208 F_{16}－F_{19} RIL	*Q. Sl. sau-6A. 2*	6A	AX-108852271～AX-111808526	65.5～66.5	22.97	[48]
川农 18×T1208 F_{16}～F_{19} RIL　Chuannong 18×T1208 F_{16}－F_{19} RIL	*QSl. sau-1A*	1A	AX-111653785～AX-108768102	6.5～11.5	26.74	[48]
川农 18×T1208 F_{16}～F_{19} RIL　Chuannong 18×T1208 F_{16}－F_{19} RIL	*Q. Sl. sau-6A. 1*	6A	AX-109820371～AX-109352951	11.5～16.5	6.49～19.34	[48]
花培 3 号×豫麦 57 DH Huapei 3×Yumai 57 DH	*QSl. sdau-2D-1*	2D	Xwmc112～Xcfd53	1	10.39～22.89	[49]
花培 3 号×豫麦 57 DH Huapei 3×Yumai 57 DH	*QSl. sdau-2D-2*	2D	Xcfd53～Xwmc18	3	14.64～24.20	[49]
花培 3 号×豫麦 57 F_2 Huapei 3×Yumai 57 F_2	*QSl2A*	2A	Xgwm558～Xbarc015	68	5.92～22.23	[50]
科大 116×科大 101 F_2 Keda 116×Keda 101 F_2	*Qsl4B-1*	4B	yzu397456～yzu404917	103	17.59	[35]
科大 116×科大 101 F_2 Keda 116×Keda 101 F_2	*Qsl4B-2*	4B	yzu409422～yzu405167	296	23.16	[35]
周 8425B×小偃 81 F_8 RIL Zhou 8425B×Xiaoyan 81 F_8 RIL	*QSl. nafu-6A. 3*	6A	Kukri_c10711_632～RAC875_c64560_111	447	16.33	[51]
周 8425B×小偃 81 F_8 RIL Zhou 8425B×Xiaoyan 81 F_8 RIL	*QSl. nafu-1A*	1A	Excalibur_c25353_1171～BS00081682_51	281	17.94	[51]
周 8425B×小偃 81 F_8 RIL Zhou 8425B×Xiaoyan 81 F_8 RIL	*QSl. nafu-6A. 2*	6A	IAAV1652～Ra_cl1721_631	403	23.99	[51]
周 8425B×小偃 81 F_8 RIL Zhou 8425B×Xiaoyan 81 F_8 RIL	*QSl. nafu-7A*	7A	RAC875_c52124_90～Ex_c6196_971	233	29.05	[51]
小偃 81×西农 1376 $F_{10:11}$ RIL Xiaoyan 81×Xinong 1376 $F_{10:11}$ RIL	*Qsl5D. 2-1*	5D	RAC875_c3925_763～RAC875_rep_c78046_324	49	15.18	[52]
小偃 81×周 8425B F_8 RIL Xiaoyan 81×Zhou 8425B F_8 RIL	*Qsl4A-2*	4A	Excalibur_c18758_77～wsnp_CAP11_c8366_3622210	282.5	32.18	[52]
小偃 81×周 8425B F_8 RIL Xiaoyan 81×Zhou 8425B F_8 RIL	*Qsl5A-1*	5A	wsnp 28632894～wsnp_Ex_rep_c68829_67704044	98.5	28.71	[52]
小偃 81×周 8425B F_8RIL Xiaoyan 81×Zhou 8425B F_8 RIL	*Qsl6A-3*	6A	BS00039515_51～tplb0032i10_420	75.5	20.63	[52]
小偃 81×周 8425B F_8 RIL Xiaoyan 81×Zhou 8425B F_8 RIL	*Qsl5B-1*	5B	wsnp_Ex_c10902_17715268～BS00065895_51	158.5	18.81	[52]
矮兰麦×野生二粒小麦 LM001 F_8 RIL Ailanma×Wild emmer wheat LM001 F_8 RIL	*QSl. sicau-AM-2B. 2*	2B	AX-111588559～AX-108738623	—	10.41～16.29	[53]

—：无。
—：None.

控穗长的候选基因。刘书含等[36]、王掌军等[37]及张志鹏等[38]分别在 F_2 群体中检测到分布于 1B、2A、3A、4A 等染色体上的多个 QTL,PVE 多介于 2%～15%之间。其中,刘书含等[36]共检测到 7 个与穗长相关 QTL,在 3A 染色体上的 QTL 位点距离其最近标记只有 0.58 cM,为连锁最紧密位点,其加性效应值最大。这些研究不仅验证了穗长调控的全基因组分布特征,也为后续的功能基因克隆奠定了基础。尽管如此,由于试验在不同的环境下展开以及所使用的材料不同,定位到的 QTL 遗传效应及环境稳定性均存在较大差异。

目前在已定位到的穗长 QTL 中,其中 60 个 QTL 的 PVE 大于 15%,占 7.37%,其余 92.63% 的 QTL PVE 低于 15%,且大部分穗长 QTL 是从育成品种如川农 18、小偃 81、周 8425B 中定位而来,对小麦地方品种自然群体当中的穗长基因定位的研究相对不足。

3　穗长相关基因克隆及功能研究

与穗长 QTL 定位研究相比,小麦穗长基因单倍型分析、功能验证及作用机理研究较少。有研究表明,穗长发育涉及激素信号传导、细胞分裂和伸长相关基因的表达调控。如 Liu 等[54]研究发现,位于 6B 染色体的*TaPL1* 可抑制*TaBKI1* 的表达而促进穗部细胞伸长。他们发现,在*tapl1* 单突变体中穗长略有缩短,而双突变体中穗长、小穗数均显著减少;过表达*TaPL1* 株系穗长显著增加。Liu 等[55]首次阐明了 *Q* 基因能够通过双重抑制赤霉素(GA)途径来调控穗轴伸长。首先,Q 基因可以直接结合*TaGA3ox2* 启动子上的 GCC 基序来抑制其转录,*TaGA3ox2* 作为 GA 合成的关键酶被抑制使 GA_4 含量显著下降;其次,Q 基因可以竞争性结合 F-box 蛋白 TaGID2 来阻碍 GA 诱导的 DELLA 蛋白 RHT1 的降解,导致 RHT1 积累,持续抑制细胞伸长而缩短穗长。

部分泛素化相关蛋白和酶类也被证实参与穗长调控。Zhang 等[56]发现小麦 E3 泛素连接酶*TaAIRP2-1B* 正向调控穗长,其启动子区的自然突变形成了 Hap-1B-1 和 Hap-1B-2 单倍型,而优异单倍型 Hap-1B-1 因缺失 ERF 转录因子的结合位点,导致其不受*TaERF3* 的抑制使得表达量较高,从而促进了下游靶标 TaHIPP3 的降解;关联分析表明 Hap-1B-1 在 30 个环境中均与穗长显著相关,TaAIRP2-1B 与 TaERF3 互作促进,后者通过泛素蛋白酶途径降解从而增强穗长。除激素、酶类途径外,多个其他基因家族成员也与穗长发育密切相关。位于 7A 染色体上的*TaSAP1* 成员*TaSAP1-A1* 在多种环境下与穗长等产量性状显著相关[57];*TaCol-B5* 基因过表达可增加穗长,在田间实验的 T_2 代中过表达株系较野生型穗长增加了 7.3 cm[58]。除此之外,部分基因对穗长表现为负调控。如苏培森等[59]分析发现,过表达*TaPRX-2A* 的转基因株系穗长较野生型显著缩短,穗粒数也明显减少,显示*TaPRX-2A* 为负调控穗长基因。*TaGS5* 基因正向调控粒宽、千粒重的同时负向调控穗长和穗下节间长度[60]。*TaCCA1* 过表达会破坏昼夜节律并导致穗长缩短[61]。

多项研究显示 NAC 转录因子家族是调控小麦穗部特征的关键组件。张宏娟等[62]研究发现,*TaNAC67-6D* 基因与穗长及每穗小穗数显著关联,其优异单倍型 Hap-6D-3 是增加穗长和每穗小穗数的最优单倍型,转基因水稻也验证了过表达*TaNAC67* 能显著增加穗长和穗粒数。Xie 等[63]结合基因注释和幼穗转录组分析鉴定到 NAC 转录因子基因 TraesCS6B03G1211800,该基因在调控穗长中具有潜在功能。其他类型的转录因子亦参与穗长遗传调控,如 SQUAMOSA 启动子结合蛋白样(SPL)类转录因子在穗发育中也发挥关键作用,*TaSPL7* 和*TaSPL15* 突变体背景下分蘖数和穗长都受到影响[64]。而 Chen 等[65]利用基因编辑技术对小麦*TaSPL14s* 和与*OsSPL14* 最近的同源基因*TaSPL17s* 进行了功能研究,发现这些基因冗余地影响株高、分蘖数、穗长及千粒重。通过对 2A 及 2D 染色体上主效位点的分析,Yu 等[23]预测了包括 YABBY 转录因子、AP2 类转录因子、NAC 及 JA 信号抑制因子在内的 4 个候选基因,这些基因主要参与穗部生长、花序调控等。

目前为止,已报道的大部分穗长相关基因或 QTL 仍处于初步定位阶段,尚未通过转基因、基因编辑、反向遗传学手段等试验进行功能验证。其次,多数研究聚焦于单个基因的功能验证,缺乏对多基因协同调控的系统解析,自然等位变异的挖掘不够深入,优异单倍型在现代品种中频率相对偏低,其育种应用潜力仍然未知。

4　穗长基因分子标记开发与利用现状

穗长基因的分子标记开发与育种利用是连接

基础研究与品种改良的关键环节，其中分子标记辅助选择技术是实现这一环节并将 QTL 信息高效应用于育种实践的关键手段。

第 2 同源染色体群是控制小麦穗部性状的重要遗传区域，也是穗长相关 KASP 标记的富集区。Wang 等[9]在 2DS 上针对主效 QTL *QSl/Sc. cib-2D. 1* 开发出与之紧密连锁的 60 个 KASP 标记，并筛选出 20 个可区分双亲的多态性标记，同时开发了 1 个新 SSR 标记*CIB6*。Li 等[66]通过多环境和 BLUP 分析鉴定出与穗部性状相关的 6 个主效 QTL，开发了 3 个 KASP 标记，在包含 193 个株系的 RIL 群体中标记基因型与对应性状表型显著关联。针对已定位的 QTL 位点*QSc/Sl. cib-2AS* 、*QSc/Sl. cib-2AL* 、*QSc/Sl. cib-2D* 分别开发了多个侧翼 KASP 标记，将遗传区间缩短至 0.21 cM，并在 182 个株系的 RIL 群体、6 个环境及 BLUE 分析进行验证[23]。在 2B 染色体上，Ding 等[8]基于 RIL 群体在*qSl-2B* 区间开发了 InDel 标记*2B-ID63*，该标记可以稳定区分双亲及 RIL 基因型，同时筛选出 3 个 SNP 标记用于自然群体优良单倍型的精准分析。

在 5 号和 7 号染色体上也富集了控制穗长的关键基因位点。Jiang 等[12]通过 EMS 诱变矮抗 58 获得长穗突变体 LS1，利用 BSA-seq 将控制穗长的关键基因初步定位在 5A 和 7B 染色体上，并开发出两个 KASP 标记*KASP-LS1-681460621* 和 *KASP-LS1-692013966*。王梦可等[32]基于 *QSl. haust-5AL1* 和 *QSl. haust-7BL1* 开发了相应 KASP 标记*KASP-QSl. haust-5AL1*、*KASP-QSl. haust-7BL1*，在 130 份小麦自然群体中验证其不同基因型穗长差异显著。Zhao 等[41]也将位于 5A、5B 染色体上的穗长主效 QTL *QSl. yaas-5A* 、*QSl. yaas-5B* 位点紧密连锁的 SNP 标记转化为 KASP 标记*KASP_ Q. 5A* 、*KASP_ Q. 5B*，并在 180 份小麦品种或品系中验证了其育种效应。

在精细定位的基础上，针对特定候选基因的功能标记开发也取得了一些进展。Yang 等[11]鉴定了*TaPP2C-3B* 为调控穗长的候选基因，开发了一个 KASP 标记*TaPP2C-3B-KASP*，其能够利用 272 bp(A/G)处的单核苷酸多态性来区分穗长单倍型。

目前开发的一系列穗长相关 KASP 标记，可在苗期快速筛选含目标等位基因的个体，大大缩短育种周期，使小麦长穗性状的选择从传统的表型鉴定转向了基因型选择。但基于穗长的功能基因挖掘与分子调控机制解析仍然较为有限，适用于多环境穗长性状标记不多，一定程度限制了基于分子标记辅助的育种应用。

将已鉴定的小麦穗长 QTL 和开发的分子标记整合至小麦育种程序当中，能够实现小麦穗长及其他与产量相关性状的精准改良。例如，位于 2D 染色体上的主效 QTL *QSl/Sc. cib-2D. 1* 同时控制穗长和穗密度，将*QSl/Sc. cib-2D. 1* 的等位基因与矮秆基因 *Rht8* 聚合能够使穗长增加 5.89%、千粒重增加 9.01%，同时降低株高、提高抗倒伏性，而对其他产量相关性状没有明显影响[9]。陈黄鑫等[53]将 *QSl. sicau-AM-2B. 2* 和 *QSl. sicau-AM-4B. 4* 这两个主效 QTL 聚合能极显著地改良株高和穗长表型，穗长较不携带该 2 个位点的株系增加 14.01%，较单独携带单个 QTL 的株系增幅 6.19%～7.16%。将不同位点的优异等位基因聚合能够产生超越单个位点的累加效应，显著提升小麦的穗长。但许多穗长 QTL 同时对穗密度、粒重、每穗可育小穗数等性状起调控作用[10,47]，在聚合多个数量位点时需要考虑其协同效应，避免多个穗长 QTL 聚合后性状效应叠加不明显或不利性状连锁等问题。

5 展望

小麦穗长作为决定产量的重要性状，其遗传解析和分子育种应用对小麦高产育种具有重要支撑作用。当前利用多种作图群体通过高密度 SNP 芯片和 BSA-seq 等技术，在全基因组范围内鉴定出大量穗长相关 QTL，其主效位点集中在 2D、5A、6A 染色体。但现有定位群体多源自北方麦区个别亲本与育成品种，如科大 116、科农 9204、豫麦等，对大量的地方品种、外缘种质中的穗长基因挖掘力度不够，由于初定位区段通常包含较多候选基因且标记密度有限，导致这些成果在分子育种中的应用受到限制。其次，在候选基因克隆与功能解析层面，只有个别穗长基因如 *TaPL1*、*TaAIRP2-1B* 和 *TaSPL14/17* 等分子机制被逐步阐明，大量 QTL 未进行精细定位，候选基因未被锁定。在分子标记开发与育种层面，已开发的穗长相关分子标记在辅助选择育种中的应用仍较有限。

针对当前小麦穗长遗传解析与分子育种研究中存在的问题，后续可从 4 个方向推进：第一，拓

展研究材料的遗传多样性,重点挖掘地方品种、外缘种质中的优异穗长基因;第二,深化主效 QTL 的精细定位与克隆工作,进一步解析更多穗长基因的分子功能与调控网络,明确不同基因间的互作效应,丰富对穗长复杂遗传机制的认识;第三,开发通用性强、成本低、适用于高通量检测的穗长优异等位变异标记;第四,推动成熟标记在高产育种辅助选择中的应用。

参考文献:

[1]范 涛,李 治,蒋 庆,等. 小麦单位面积穗数和粒长主效 QTL 紧密连锁 KASP 标记的开发及其效应评价[J]. 中国农业科学,2021,54(14):2941.
Fan T,Li Z,Jiang Q,*et al*. Development and effect evaluation of KASP markers closely linked to major QTLs of spike number per unit area and grain length in wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*,2021,54(14):2941.

[2]李海泳,殷贵鸿. 从国家粮食安全角度探讨我国小麦育种发展趋势[J]. 江苏农业科学,2022,50(18):36.
Li H Y,Yin G H. On development trend of China s wheat breeding from perspective of national grain security [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*,2022,50(18):36.

[3]Ma F F,Xu Y F,Ma Z Q,*et al*. Genome-wide association and validation of key loci for yield-related traits in wheat founder parent Xiaoyan 6 [J]. *Molecular Breeding*,2018,38(7):91.

[4]Ji G S,Xu Z B,Fan X L,*et al*. Identification of a major and stable QTL on chromosome 5A confers spike length in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Molecular Breeding*,2021,41(9):56.

[5]Ai G,He C,Bi S T,*et al*. Dissecting the molecular basis of spike traits by integrating gene regulatory networks and genetic variation in wheat [J]. *Plant Communications*,2024,5(5):100879.

[6]Song P B,Li Y Y,Song K F,*et al*. QTL analysis of spike traits and KASP marker validation for basal sterile spikelet number in wheat [J]. *BMC Plant Biology*,2025,25(1):458.

[7]Cui F,Ding A M,Li J,*et al*. QTL detection of seven spike-related traits and their genetic correlations in wheat using two related RIL populations [J]. *Euphytica*,2012,186(1):177.

[8]Ding H K,Wang C Y,Cai Y B,*et al*. Characterization of a wheat stable QTL for spike length and its genetic effects on yield-related traits [J]. *BMC Plant Biology*,2024,24(1):292.

[9]Wang M X,Lu J,Liu R,*et al*. Identification and validation of a major quantitative trait locus for spike length and compactness in the wheat (*Triticum aestivum* L.) line Chuanyu12D7 [J]. *Frontiers in Plant Science*,2023,14:1186183.

[10]Jiang C,Xu Z B,Fan X L,*et al*. Genetic dissection of major QTL for grain number per spike on chromosomes 5A and 6A in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*,2023,14:1305547.

[11]Yang C G,Zhang X T,Wang S H,*et al*. Integrated meta-QTL and in silico transcriptome assessment pinpoint major genomic regions responsible for spike length in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *The Plant Genome*,2024,17(3):e20492.

[12]Jiang T T,Meng L P,Ji C,*et al*. Identification of spike length gene and development of KASP markers in wheat [J]. *Plants*,2025,14(23):3703.

[13]Wu X S,Chang X P,Jing R L. Genetic insight into yield-associated traits of wheat grown in multiple rain-fed environments [J]. *PLoS One*,2012,7(2):e31249.

[14]Aghayani B,Zarei L,Cheghamirza K,*et al*. Agronomic performance of wild emmer wheat germplasm (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*) grown under irrigated and rainfed conditions [J]. *BMC Plant Biology*,2025,25(1):1424.

[15]Kumar M,Yadav R,Gaikwad K B,*et al*. Deciphering the environmental impact on spike architectural traits for grain yield consolidation in bread wheat(*T. aestivum* L.) [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*,2022,29(4):2800.

[16]Fan X L,Cui F,Ji J,*et al*. Dissection of pleiotropic QTL regions controlling wheat spike characteristics under different nitrogen treatments using traditional and conditional QTL mapping [J]. *Frontiers in Plant Science*,2019,10:187.

[17]Allahverdiyev T. Yield and yield traits of durum wheat(*Triticum durum* Desf.) and bread wheat(*Triticum aestivum* Desf.) genotypes under drought stress [J]. *Genetika*,2016,48(2):717.

[18]蔡明浩,赵 杰,胡梦芸,等. 干旱和低氮胁迫对冬小麦产量、品质相关性状的影响[J]. 山西农业科学,2025,53(2):113.
Cai M H,Zhao J,Hu M Y,*et al*. Effects of drought and low nitrogen on yield and quality related traits of winter wheat [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*,2025,53(2):113.

[19]Li T,Deng G B,Su Y,*et al*. 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 [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2021,134(11):3625.

[20]李 涛. 小麦穗型和粒型形成的遗传基础解析[D]. 雅安:四川农业大学,2021.
Li T. Genetic analysis for the formation basis of spike morphology and grain size in bread wheat(*Triticum aestivum* L.) [D]. Ya'an:Sichuan Agricultural University,2021.

[21]Cao P,Liang X N,Zhao H,*et al*. Identification of the quantitative trait loci controlling spike-related traits in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Planta*,2019,250(6):1967.

[22]Qu P P,Wang J K,Wen W E,*et al*. Construction of consensus genetic map with applications in gene mapping of wheat (*Triticum aestivum* L.) using 90K SNP array [J]. *Frontiers in Plant Science*,2021,12:727077.

[23]Yu Q,Feng B,Xu Z B,*et al*. Genetic dissection of three major quantitative trait loci for spike compactness and length in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*,2022,13:882655.

[24]Chai L L,Chen Z Y,Bian R L,*et al*. Dissection of two quan-

titative trait loci with pleiotropic effects on plant height and spike length linked in coupling phase on the short arm of chromosome 2D of common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(12): 2621.

[25]Li C, Tang H P, Luo W, *et al*. A novel, validated, and plant height-independent QTL for spike extension length is associated with yield-related traits in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(12): 3381.

[26]姚俭昕,张传量,宋晓朋,等. 基于 90K 芯片的小麦穗长和旗叶长 QTL 分析[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(11): 1283.
Yao J X, Zhang C L, Song X P, *et al*. QTL analysis of wheat spike length and flag leaf length based on 90K SNP assay [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(11): 1283.

[27]Xiong H C, Li Y T, Guo H J, *et al*. Genetic mapping by integration of 55K SNP array and KASP markers reveals candidate genes for important agronomic traits in hexaploid wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 628478.

[28]吕栋云. 基于两个 RIL 群体的小麦产量相关性状的 QTL 定位[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2021.
Lü D Y. QTL mapping for yield-related traits in wheat based on two RIL populations [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2021.

[29]水志杰,安沛沛,刘天相,等. 利用人工合成小麦 RIL 群体进行小麦穗长和穗宽性状的 QTL 分析[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(6): 656.
Shui Z J, An P P, Liu T X, *et al*. QTL analysis of spike length and width using RIL population of synthetic wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(6): 656.

[30]李 聪,马 建,刘 航,等. 基于小麦 55K SNP 芯片检测小麦穗长和株高性状 QTL[J]. 麦类作物学报, 2019, 39(11): 1284.
Li C, Ma J, Liu H, *et al*. Detection of QTLs for spike length and plant height in wheat based on 55K SNP array [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(11): 1284.

[31]Qiao L Y, Zhang X J, Li X, *et al*. Genetic incorporation of genes for the optimal plant architecture in common wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2022, 42(10): 66.

[32]王梦可,赵德辉,曾占奎,等. 小麦穗长性状基因的发掘与标记开发[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2023, 51(2): 11.
Wang M K, Zhao D H, Zeng Z K, *et al*. Gene detection and marker development of spike length traits in wheat [J]. *Journal of Northwest A&F University* (*Natural Science Edition*), 2023, 51(2): 11.

[33]刘阳娜,刘丽华,张风廷,等. 利用永久 F_2 群体定位小麦穗部性状相关的 QTL[J]. 麦类作物学报, 2021, 41(5): 525.
Liu Y N, Liu L H, Zhang F T, *et al*. QTL mapping for spike traits of wheat using immortalized F_2 population [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(5): 525.

[34]Sardouei-Nasab S, Mohammadi-Nejad G, Nakhoda B. Identification of stable QTLs and candidate genes associated with plant height and spike length in common wheat [J]. *Crop & Pasture Science*, 2024, 75: CP23197.

[35]郭 媛,马指挥,王世雨,等. 小麦科大 116×科大 101 F_2 群体穗长主效 QTL 定位及候选基因预测[J]. 华北农学报, 2023, 38(5): 84.
Guo Y, Ma Z H, Wang S Y, *et al*. Major QTL mapping and candidate gene prediction of spike length in F_2 population of wheat Keda 116×Keda 101 [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2023, 38(5): 84.

[36]刘书含,侯立江,华冠勋,等. 大穗材料高麦 1 号/密小穗 F_2 群体穗长性状的 QTL 初步定位[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(4): 409.
Liu S H, Hou L J, Hua G X, *et al*. Quantitative trait loci mapping of spike length using F_2 population of Gaomai 1/Mixiaosui in wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(4): 409.

[37]王掌军,刘 妍,刘凤楼,等. 宁春 4 号与河东乌麦杂交 F_2 代穗部性状分析及其重要 QTL 发掘[J]. 南方农业学报, 2019, 50(4): 685.
Wang Z J, Liu Y, Liu F L, *et al*. Analysis on panicle traits and important QTL discovery of F_2 hybrids from Ningchun No. 4 and Hedong black wheat [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2019, 50(4): 685.

[38]张志鹏,赵晓芳,易晓余,等. 多小穗种质 10-A 穗部性状的 QTL 定位与分析[J]. 西南农业学报, 2020, 33(10): 2137.
Zhang Z P, Zhao X F, Yi X Y, *et al*. QTL mapping and analysis for spike traits of wheat germplasm 10-A with multi-spikelets [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 33(10): 2137.

[39]Zhou Y P, Conway B, Miller D, *et al*. Quantitative trait loci mapping for spike characteristics in hexaploid wheat [J]. *The Plant Genome*, 2017, 10(2): 2016.10.0101.

[40]Lephuthing M C, Khumalo T P, Tolmay V L, *et al*. Genetic mapping of quantitative trait loci associated with plant height and yield component traits in a wheat(*Triticum aestivum* L.) doubled haploid population derived from Tugela-DN×Elands [J]. *Agronomy*, 2022, 12(10): 2283.

[41]Zhao D, Hu W J, Fang Z W, *et al*. Two QTL regions for spike length showing pleiotropic effects on Fusarium head blight resistance and thousand-grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 2023, 43(11): 82.

[42]杨 睿,刘联正,李 华,等. 波兰小麦×普通小麦品系中 13 重组自交系(RIL)群体穗部性状的 QTL 分析[J]. 农业生物技术学报, 2012, 20(5): 506.
Yang R, Liu L Z, Li H, *et al*. QTL analysis of spike traits in a recombinant inbred lines(RILs) population derived from the cross of *Triticum polonicum*×*T. aestivum* line Zhong 13 [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2012, 20(5): 506.

[43]付金梅,党政平,李 波,等. 小麦旗叶大小及穗部相关性状的 QTL 定位[J]. 麦类作物学报, 2017, 37(6): 713.
Fu J M, Dang Z P, Li B, *et al*. QTL mapping for flag leaf size and spike related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(6): 713.

[44]Zhai H J, Feng Z Y, Li J, *et al*. QTL analysis of spike morphological traits and plant height in winter wheat (*Triticum*

aestivum L.) using a high-density SNP and SSR-based linkage map [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1617.

[45] Kuang C H, Zhao X F, Yang K, *et al*. Mapping and characterization of major QTL for spike traits in common wheat [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(6): 1295.

[46] Pretini N, Vanzetti L S, Terrile I I, *et al*. Mapping QTL for spike fertility and related traits in two doubled haploid wheat (*Triticum aestivum* L.) populations [J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 353.

[47] Liu H, Shi Z P, Ma F F, *et al*. Identification and validation of plant height, spike length and spike compactness loci in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 568.

[48] 罗勤怡. 小麦穗部、旗叶相关性状和降落值的 QTL 定位及 KASP 分子标记开发[D]. 雅安:四川农业大学, 2024.
Luo Q Y. QTL mapping and development of KASP markers for spike and flag leaf related traits and falling number of wheat [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2024.

[49] Deng Z Y, Cui Y, Han Q D, *et al*. Discovery of consistent QTLs of wheat spike-related traits under nitrogen treatment at different development stages [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2120.

[50] 袁倩倩. 小麦苗期性状和穗部性状的 QTL 定位及杂种优势的遗传分析[D]. 泰安:山东农业大学, 2012: 1.
Yuan Q Q. Genetic analysis of QTL mapping and heterosis for seeding traits and spike related traits [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2012: 1.

[51] 武炳瑾, 简俊涛, 张德强, 等. 利用 90K 芯片技术进行小麦穗部性状 QTL 定位[J]. 作物学报, 2017, 43(7): 1087.
Wu B J, Jian J T, Zhang D Q, *et al*. QTL mapping for spike traits of wheat using 90K chip technology [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(7): 1087.

[52] 张传量. 小麦株型相关性状的 QTL 定位[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2018.
Zhang C L. QTL mapping for plant-type related traits in wheat [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2018.

[53] 陈黄鑫, 李 聪, 吴坤燕, 等. 四倍体小麦株高和穗长性状的 QTL 定位及其遗传效应分析[J]. 麦类作物学报, 2022, 42(7): 799.
Chen H X, Li C, Wu K Y, *et al*. Detection of QTLs for plant height and spike length in tetraploid wheat and analysis of their genetic effect [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(7): 799.

[54] Liu H, Zhi L Y, Qiao H L, *et al*. *PEDUNCLE LENGTH 1* regulates wheat peduncle elongation through brassinosteroid signaling pathway [J]. *Molecular Plant*, 2025, 18(10): 1606.

[55] Liu P, Xue S L, Jia J Z, *et al*. The wheat transcription factor Q functions in gibberellin biosynthesis and signaling and regulates height and spike length [J]. *The Plant Cell*, 2025, 37(8): koaf183.

[56] Zhang J L, Li C N, Li L, *et al*. RING finger E3 ubiquitin ligase gene *TaAIRP2-1B* controls spike length in wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(17): 5014.

[57] Chang J Z, Zhang J N, Mao X G, *et al*. Polymorphism of *TaSAP1-A1* and its association with agronomic traits in wheat [J]. *Planta*, 2013, 237(6): 1495.

[58] Zhang X Y, Jia H Y, Li T, *et al*. *TaCol-B5* modifies spike architecture and enhances grain yield in wheat [J]. *Science*, 2022, 376(6589): 180.

[59] 苏培森, 隋 超, 郭尚敬, 等. 过氧化物酶基因*TaPRX-2A* 调控小麦穗部性状的功能分析[J]. 麦类作物学报, 2023, 43(3): 296.
Su P S, Sui C, Guo S J, *et al*. Function analysis of *TaPRX-2A* encoding peroxidase on regulating traits of wheat spike [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2023, 43(3): 296.

[60] Wang S S, Zhang X F, Chen F, *et al*. A single-nucleotide polymorphism of *TaGS5* gene revealed its association with kernel weight in Chinese bread wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1166.

[61] Gong J, Tang Y M, Liu Y J, *et al*. The central circadian clock protein TaCCA1 regulates seedling growth and spike development in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 946213.

[62] 张宏娟, 李玉莹, 苗丽丽, 等. 小麦转录因子基因*TaNAC67* 参与调控穗长和每穗小穗数[J]. 作物学报, 2019, 45(11): 1615.
Zhang H J, Li Y Y, Miao L L, *et al*. Transcription factor gene *TaNAC67* involved in regulation spike length and spikelet number per spike in common wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(11): 1615.

[63] Xie X H, Meng X H, Ren K Z, *et al*. Fine mapping and candidate gene mining of major QTL *QSL. caas-6BL. 1* for spike length in bread wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 16: 1744596.

[64] Pei H C, Teng W, Gao L F, *et al*. Low-affinity SPL binding sites contribute to subgenome expression divergence in allohexaploid wheat [J]. *Science China Life Sciences*, 2023, 66(4): 819.

[65] Chen H, Zhang X, Xu S H, *et al*. *TaSPL17s* act redundantly with *TaSPL14s* to control spike development and their elite haplotypes may improve wheat grain yield [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1229827.

[66] Li T, Li Q, Wang J H, *et al*. High-resolution detection of quantitative trait loci for seven important yield-related traits in wheat(*Triticum aestivum* L.) using a high-density SLAF-seq genetic map [J]. *BMC Genomic Data*, 2022, 23(1): 37.