

大麦叶片形态和生理性状 QTL 元分析及候选基因预测

都斌斌¹, 周洁², 胡华萍², 王其飞³, 崔学军²

(1. 皖西学院 生物与制药工程学院, 安徽六安 237012; 2. 六安市农业科学研究所, 安徽六安 237000;

3. 浙江省农业科学院 作物与核技术利用研究所, 浙江杭州 310021)

摘要:叶片是大麦植株进行光合作用的重要器官,也是影响大麦产量的关键因素。本研究收集了1999至2023年发表的23篇大麦叶片形态和生理性状的数量性状基因座(quantitative trait loci, QTL)定位的文献,以研究大麦叶片相关性状的遗传机制。将来自不同遗传群体的356个初始QTL整合到大麦高密度一致性图谱中,并进行QTL元分析,鉴定到31个元QTL(meta-QTL, MQTL)。这些MQTL不均匀地分布在7条染色体上,多数MQTL(54.8%)由3~5个初始QTL组成,其中3个MQTL包含至少13个初始QTL。这些MQTL的平均置信区间(confidence interval, CI)宽度为1.54 cM,比初始QTL的平均CI宽度缩减了6.73倍。在31个MQTL中,筛选出了10个育种者MQTL,进一步进行候选基因的挖掘。基于大麦-水稻同源比较策略,在育种者MQTL区域内共鉴定到12个与水稻叶片形态或生理性状相关的大麦直系同源基因,这些可能是调控大麦叶片形态和生理性状的候选基因。

关键词: 大麦; 叶片形态性状和生理性状; MQTL; 候选基因

中图分类号: S512.3; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)05-0576-11

QTL Meta-Analysis and Candidate Gene Prediction for Leaf Morphological and Physiological Traits in Barley

DU Binbin¹, ZHOU Jie², HU Huaping², WANG Qifei³, CUI Xuejun²

(1. College of Biotechnology and Pharmaceutical Engineering, West Anhui University, Lu'an, Anhui 237012, China;

2. Lu'an Academy of Agricultural Science, Lu'an, Anhui 237000, China; 3. Institute of Crop and Nuclear Technology

Utilization, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou, Zhejiang 310021, China)

Abstract: Leaf is an important organ for photosynthesis and a key factor affecting yield in barley. In this study, a total of 23 papers on quantitative trait loci (QTL) mapping for leaf morphological and physiological traits in barley, published from 1999 to 2023, were collected to explore the genetic mechanisms of leaf-related traits in barley. The 356 initial QTLs from different genetic populations were integrated into a high-density consensus map of barley and subjected to QTL meta-analysis. A total of 31 meta-QTLs (MQTLs) were identified. These MQTLs were unevenly distributed across the seven chromosomes, with the majority (54.8%) consisting of 3–5 initial QTLs and three MQTLs containing at least 13 initial QTLs. The average confidence interval (CI) width of these MQTLs was 1.54 cM, which is 6.73 times narrower than the average CI width of the initial QTLs. Among these 31 MQTLs, 10 breeder's MQTLs were selected for further candidate gene mining. Using the barley-rice homology comparative strategy, a total of 12 barley orthologs associated with rice leaf morphology or physiological traits were identified within the breeder's MQTL regions, which may be candidate genes for regulating leaf morphology and physiological traits in barley.

收稿日期: 2024-05-28

修回日期: 2024-11-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(32001493); 皖西学院高层次人才科研启动项目(WGKQ2022029)

第一作者 E-mail: dubb92@126.com (都斌斌); 845257645@qq.com (周洁)

通讯作者 E-mail: 805165748@qq.com (崔学军)

Keywords: Barley; Leaf morphological and physiological traits; MQTL; Candidate gene

大麦作为重要的粮食和饲料作物,其种植范围遍布全球。为了应对粮食消费增长所带来的挑战,持续推动大麦产量的提升显得尤为重要^[1]。在土地资源有限的情况下,通过优化大麦的植株结构,增加种植密度,成为提高产量的有效手段^[2]。谷类作物的冠层叶片特别是旗叶,在籽粒灌浆期起着至关重要的作用,是干物质积累的主要来源^[3-4]。研究结果显示,旗叶能为小麦籽粒灌浆提供高达 41%~43%的碳水化合物^[5]。因此,全面了解旗叶生理和形态性状不仅有助于调整和优化旗叶的形态结构,还能改善植株的整体结构,增强光合效率,进而实现产量的增长。

大麦叶片形态和生理性状是受多种环境因素影响并由多基因控制的复杂的数量性状^[6-8]。近些年来,众多学者对大麦叶片形态和生理性状进行了 QTL 定位。Liu 等^[8]利用华大麦 6 号×华矮 11 衍生的双单倍体群体(double haploid lines, DH),检测到分布在 1H、2H、3H、4H、6H 和 7H 染色体上,与旗叶 7 个生理性状和 3 个形态性状相关的 38 个 QTLs,解释表型变异率(phenotypic variation effective, PVE)为 6.5%~31.3%。Niu 等^[9]利用野生大麦与澳大麦杂交的 DH 群体,在 7 条染色体上检测到 15 个与旗叶的长、宽、面积及厚度相关的 QTLs, PVE 在 5.8%~25.9%之间。此外,已有许多与大麦叶片形态相关的基因被鉴定或克隆,比如与叶片大小相关的基因 *blf1*、*blf2*、*nld1*、*Fol-b*、*mnd6*, 与叶角相关的 *ari-e*、*Jig1*、*uzul.a*、*brd1*、*brh2* 等,这些 QTLs 或主效基因在揭示大麦叶片形态和生理性状的遗传基础方面发挥了重要作用。

QTL 元分析作为一种行之有效的手段,能够将不同试验中的 QTL 数据整合至一致性图谱上,鉴定出可靠且稳定的元 QTL (meta-QTL, MQTL)^[10]。QTL 元分析方法在多种作物及不同性状的研究中已得到广泛应用,如水稻在干旱条件下的产量相关性状^[11],棉花的产量及品质性状^[12],玉米的产量相关性状^[13],小麦产量、品质性状和抗逆性^[14-16]等。

为了更有效地利用这些 QTLs 于大麦育种实践中,深入剖析旗叶相关性状的遗传基础^[17-19],对前人鉴定的 QTLs 进行系统性、综合性的分析至关重要。本研究对 1999 至 2023 年关于大麦叶

片形态和生理性状的 QTL 数据进行了系统的元分析,利用 R 语言 LPmerge 程序构建大麦一致性图谱,通过 BioMercator V4. 2. 2 软件将初始 QTL 映射到一致性图谱上,进行元分析鉴定与旗叶形态和生理性状相关的 MQTL。同时,利用比较基因组学的方法,在调控水稻叶片相关性状的基因中鉴定出大麦直系同源基因,以探寻影响大麦旗叶的基因组区域和关键候选基因。

1 材料与方法

1.1 大麦叶片形态和生理性状 QTL 的收集

从中国知网 (<https://www.cnki.net/>)、PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>) 和谷歌学术 (<https://scholar.google.com/>) 等公共数据库,对大麦叶片形态和生理性状的 QTL 研究进行了全面的收集,确定了 1999 年至 2023 年发表的 23 篇文献,整理了每项研究的群体亲本、类型、大小、涉及的性状和分子标记类型等基本信息,详细信息列于表 1。此外,每个 QTL 的相关性状、侧翼或邻近标记、置信区间(CI, 95%)、表型变异率等信息均被收集整理。若是个别 QTL 缺少置信区间,可采用以下公式来估算 95%的置信区间上下限:

$$CI_1 = 530 / (N \times R^2) \quad (1)$$

$$CI_2 = 163 / (N \times R^2) \quad (2)$$

其中 CI_1 和 CI_2 表示 QTL 95%置信区间上下限, N 表示作图群体的大小, R^2 表示 QTL 的表型变异率。这种方法可以在未知时估计 CI, 其中公式(1)可用于 F_2 群体和回交群体,公式(2)可用于双单倍体、重组自交系及近等基因系群体^[20-21]。

1.2 构建一致性遗传图谱

从 GrainGenes 网站 (<http://wheat.pw.usda.gov>) 下载了 4 张大麦遗传图谱,即:“Barley, Consensus 2006, Marcel”^[41]、“Barley, Consensus 2006, DArT”^[42]、“Barley, Consensus 2007, SSR”^[43] 和 “Barley, OPA 2009, Consensus”^[44], 以及由 InDel 标记和 SSR、DArT 及 SNP 标记整合的大麦遗传图谱^[45] 和 “Barley 50k iSelect SNP Array” 的大麦 SNP 遗传图谱^[46]。利用 R 语言 LPmerge 程序包整合和组装上述遗传图谱,构建大麦参考遗传图谱^[47]。此外,利用 BioMercator V4. 2. 2 软件的迭代图谱编译工具从 23 项研究中

表 1 用于元分析的大麦叶片形态和生理性状 QTL 的基本信息

Table 1 Basic information on QTLs for leaf morphological and physiological traits in barley used for meta-QTL analysis

序号 Code	群体 Population	群体类型/大小 Population type/size	性状 Trait	标记类型 Marker type	QTL 数目 QTL number	参考文献 Reference
1	春大麦品种 Primsa×Apex Spring barley cultivars Primsa×Apex	RIL/94	SLA	AFLP	11	[6]
2	春大麦品种 Primsa×Apex Spring barley cultivars Primsa×Apex	RIL/94	LNC, SLA	AFLP	8	[22]
3	二棱和六棱大麦品种 Lewis×Karl Two-rowed and six-rowed barley cultivars Lewis×Karl	RIL146	NA, NMGF, NM, DNCAM	AFLP	19	[23]
4	大麦品种 Ashqelon×Mehola Barley cultivars Ashqelon×Mehola	F ₃ /233	FLL, FLW, FAR, SLA, NF	SSR, AFLP	19	[7]
5	二棱和野生大麦品种 Brenda×HS584 Two-rowed and wild barley cultivars Brenda ×HS584	BC ₃ /207	FLL, FLA	SSR	10	[24]
6	大麦品种 Harrington×OUH602 Barley cultivars Harrington×OUH602	BC ₂ F ₈ /98	FLL, FLW	SSR	6	[25]
7	大麦品种 Arta×Hordeum spontaneum 41-1 Barley cultivars Arta×Hordeum spontaneum 41-1	RIL/94	IF, MF, VF, MPPQE, CHC	SSR, AFLP	15	[26]
8	六棱和二棱大麦品种 Yerong×Franklin Six-rowed and two-rowed barley cultivars Yerong×Franklin	DH/154	CHC, FLL, FLW	DArT	9	[27]
9	大麦品种 ZQ320×1277 大麦品种 ZQ320×1277	F ₂ /246	FLL	SSR	2	[28]
10	六棱大麦品种 Steptoe×Morex 六棱大麦品种 Steptoe×Morex	DH/150	FLL	RFLP	2	[29]
11	六棱和二棱大麦品种华矮 11×华大麦 6 Six-rowed and two-rowed barley cultivars Huaai 11×Huadamai 6	DH/122	NPR, SC, CC, TR, FLA, FLL, FLW, RWC, CHC, LNC	SSR	38	[8]
12	大麦品种 ND24260×Flagship Barley cultivars ND24260×Flagship	DH/100	FLL, SLL, LAG, GFL	DArT	8	[30]
13	澳大利亚精英品种 Commander×Fleet Elite Australian varieties Commander×Fleet	DH/229	LR, LW, NDVI	SNP	4	[31]
14	澳大利亚精英品种和先进育种品系 Com- mander×WI4304 Elite Australian variety and advanced breed- ing line Commander×WI4304	DH/228	LW, NDVI	SNP	4	[31]
15	澳大利亚精英品种和先进育种品系 Fleet× WI4304 Elite Australian variety and advanced breed- ing line Fleet×WI4304	DH/299	LR, LW, NDVI, CHC	SNP	7	[31]
16	六棱大麦品种 Steptoe×Morex Six-rowed barley cultivars Steptoe×Morex	DH/150	FLL, FLW, FLA, CHC, RWC, PC, WSC	RFLP, RAPD	20	[32]
17	大麦品种 CM72×Gairdner Barley cultivars CM72×Gairdner	DH/108	SPA, TR, SC, CC, LT, LVPD, AWL, SCL, FLW, SCV	DArT, SSR	15	[33]
18	二棱和六棱大麦品种 Clipper×Sahara 3771 Two-rowed and six-rowed barley cultivars Clipper×Sahara 3771	DH/146	FLL	RFLP, SSR	3	[34]
19	六棱和二棱大麦品种华矮 11×华大麦 6 Six-rowed and two-rowed barley cultivars Huaai 11×Huadamai 6	DH/122	FLL, SLL, TLL, FOLL, FLA, SELA, TLA, FOLA	SNP, SSR	44	[35]
20	大麦品种 Badia×Kavir Barley cultivars Badia×Kavir	F _{2,4} /104	FLL	SSR, ISSR	6	[36]

(续表 1 Continued table 1)

序号 Code	群体 Population	群体类型/大小 Population type/size	性状 Trait	标记类型 Marker type	QTL 数目 QTL number	参考文献 Reference
21	大麦品种 J36528×BMJ89 Barley cultivars J36528×BMJ89	RIL/125	FLL, FLA	DArT, SSR	16	[37]
22	二棱大麦品种 Gairdner×SYR01 Two-rowed barley cultivars Gairdner × SYR01	DH/155	FLT, FLL, FLW, FLA	DArT, SNP	29	[9]
23	大麦品种 H602×Golden Promise Barley cultivars H602×Golden Promise	RIL/134	CHC	SNP	15	[38]
24	六棱栽培和二棱野生大麦 Morex×AWCS276 Six-rowed cultivars and two-rowed wild barley Morex×AWCS276	RIL/201	FLT, SLT	SNP	33	[39]
25	大麦品种 Nure×Tremois Barley cultivars Nure×Tremois	DH/136	FLW, FLSL, FLL, FLA	DArT, SSR, SNP, AFLP	13	[40]

RIL: 重组自交系; SLA: 特殊叶面积; LNC: 叶片含氮量; NA: 开花期氮含量; NMGF: 灌浆期氮含量; NM: 成熟期氮含量; DNCAM: 花期和成熟期叶氮含量的差异; FLL: 旗叶长度; FLW: 旗叶宽度; FAR: 叶面积比率; SLA: 特殊叶面积; NF: 叶片数; FLA: 旗叶面积; IF: 初始荧光; MF: 最大荧光; VF: 可变荧光; MPPQE: PS II 的最大/潜在量子效率; CHC: 叶绿素含量; DH: 双单倍体; NPR: 净光合速率; SC: 气孔导度; CC: 二氧化碳浓度; TR: 蒸腾速率; RWC: 相对含水量; SLL: 第二叶长度; LAG: 绿色下的叶面积; GFL: 旗叶下的第一片绿叶; LR: 叶片卷叶程度; LW: 叶片蜡质; NDVI: 归一化差异植被指数; PC: 脯氨酸含量; WSC: 水溶性碳水化合物; SPA: 气孔面积; LT: 叶温; LVPD: 叶片蒸气压亏损; AWL: 气孔长宽比; SCL: 附属细胞长度; SCV: 附属细胞体积; TLL: 第三叶长度; FOLL: 第四叶长; SELA: 第二叶面积; TLA: 第三叶面积; FOLA: 第四叶面积; FLT: 旗叶厚度; SLT: 第二叶厚度; FLSL: 旗叶鞘长。

RIL: Recombinant inbred line; SLA: Specific leaf area; LNC: Leaf nitrogen content; NA: Nitrogen at anthesis; NMGF: Nitrogen at mid-grain fill; NM: Nitrogen at maturity; DNCAM: Difference in leaf nitrogen content between anthesis and maturity; FLL: Flag leaf length; FLW: Flag leaf width; FAR: Leaf area ratio; SLA: Specific leaf area; NF: Number of leaves; FLA: Flag leaf area; IF: Initial fluorescence; MF: Maximum fluorescence; VF: Variable fluorescence; MPPQE: Maximum/potential quantum efficiency of PSII; CHC: Chlorophyll content; DH: Doubled haploid; NPR: Net photosynthetic rate; SC: Stomatal conductance; CC: CO₂ concentration; TR: Transpiration rate; RWC: Relative water content; SLL: Second leaf length; LAG: Leaf area under the green; GFL: Green first leaf under the flag leaf; LR: Leaf rolling; LW: Leaf waxiness; NDVI: Normalised difference vegetation index; PC: Proline content; WSC: Water soluble carbohydrates; SPA: Stomatal pore area; LT: Leaf temperature; LVPD: Leaf vapour pressure deficit; AWL: Aperture width/length; SCL: Subsidiary cell length; SCV: Subsidiary cell volume; TLL: Third leaf length; FOLL: Fourth leaf length; SELA: Second leaf area; TLA: Third leaf area; FOLA: Fourth leaf area; FLT: Flag leaf thickness; SLT: Second leaf thickness; FLSL: Flag leaf sheath length.

选出了 8 个遗传图谱, 将其整合到参考遗传图谱中, 构建成最终的一致性图谱^[48]。

1.3 QTL 映射和元分析

使用 BioMercator V4. 2. 2 软件的 QTLProj 工具将初始 QTL 投影到一致性图上。然后, 使用 Veyrieras 等^[49]的两步元分析方法进行分析。第一步, 使用 5 个模型对初始 QTL 进行聚类: Akaike 信息准则(AIC)、AIC 校正(AIC_c)、AIC3 候选模型(AIC3)、贝叶斯信息准则(BIC)和平均证据权重(AWE), 5 个模型计算出的最常见值被认为是每个染色体上元 QTL 的最佳数量; 第二步, 根据上一步确定的 MQTL 数量, 计算一致性图上每个 MQTL 的峰值和置信区间。每个 MQTL 的 PVE 值由其包含的所有初始 QTL 的相应平均值计算得出。将 MQTL 的侧翼标记序列与大麦参考基因组序列(MorexV3)^[50]进行比

对, 以获得 MQTL 的物理位置。AFLP、RFLP 和 SSR 标记的引物序列信息来自 GrainGenes 网站(<https://wheat.pw.usda.gov/GG3>), DArT 标记的序列信息来自 <https://www.diversityarrays.com>, SNP 标记序列来自 Close 等^[44]和 Bayer 等^[46]的研究。MQTL 的侧翼标记通过 Barleymap(<https://barleymap.eead.csic.es>)映射到大麦 MorexV3 参考基因组上^[51]。

1.4 大麦叶片形态和生理性状候选基因预测

为了从 MQTL 区域预测候选基因模型信息, 本研究采用 Löffler 等^[52]提出的标准, 筛选出遗传距离小于 2 cM、来自不同研究的初始 QTL 数量不少于 4 个, 且 MQTL 的 PVE > 10% 的 MQTL 作为育种者 MQTL。考虑到水稻基因组学研究在国际上的领先地位, 利用比较基因组学方法确定育种者 MQTL 区域内影响水稻叶片相

关性状基因的大麦直系同源基因。在国家水稻数据中心(<https://www.ricedata.cn/>)搜索了控制水稻叶片相关性状的基因。在 Ensembl 植物数据库(<https://plants.ensembl.org/index.html>)中利用 BioMart 工具搜索育种者 MQTL 区域内大麦基因对应的水稻直系同源基因。

2 结果与分析

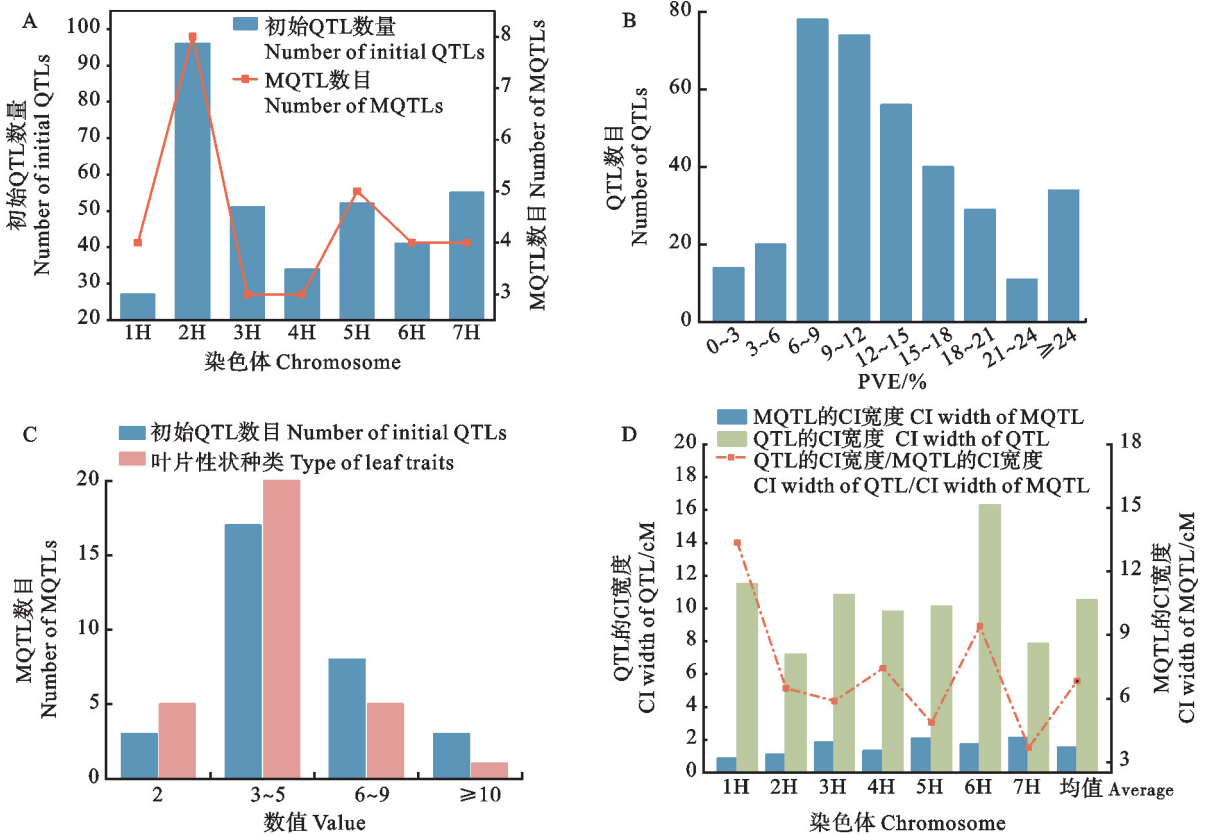
2.1 大麦叶片形态和生理性状的初始 QTL 特征研究

从已报道的文献中收集了自 1999 至 2023 年发表的 23 篇关于大麦叶片形态和生理性状 QTL 研究的文献,共得到 356 个初始 QTL。这些 QTL 来源于 25 个不同的分离群体,具体包括 13 个双单倍体(DH)、7 个重组自交系群体(RIL)、2 个回交群体(BC)及 3 个 F₂ 群体(表 1)。不同遗传背景的作图群体涉及众多叶片性状,如旗叶的长、宽、面积,叶片数等 21 个叶片形态性状,以及

叶绿素含量、二氧化碳浓度、叶片含氮量、相对含水量、气孔导度、蒸腾速率、水溶性碳水化合物等 23 个叶片生理性状(表 1),其中与叶片形态性状相关的 QTL 占初始 QTL 总数的 62.9%,生理性状占 37.1%。这些初始 QTL 在每条染色体上的分布是不均匀的,2H 染色体上分布的 QTL 数量最多(96 个),1H 染色体分布的 QTL 数量最少(27 个),其余染色体上分布的 QTL 数量在 34~55 个之间(图 1A)。单个 QTL 的 PVE 范围为 1.1%~38.6%,大部分 QTL 的 PVE 范围为 6.0%~9.0%、9.0%~12.0%和 12.0%~15.0%(图 1B)。

2.2 大麦高密度一致性遗传图谱的构建

利用 R 语言 LP merge 程序包对 6 张广泛应用的大麦遗传连锁图谱进行整合组装,构建大麦参考遗传图谱。接着,利用 BioMercator V4.2.2 软件将 8 张单独的遗传图谱映射到参考遗传图谱上,从而构建成大麦高密度一致性遗传图谱(图 2)。

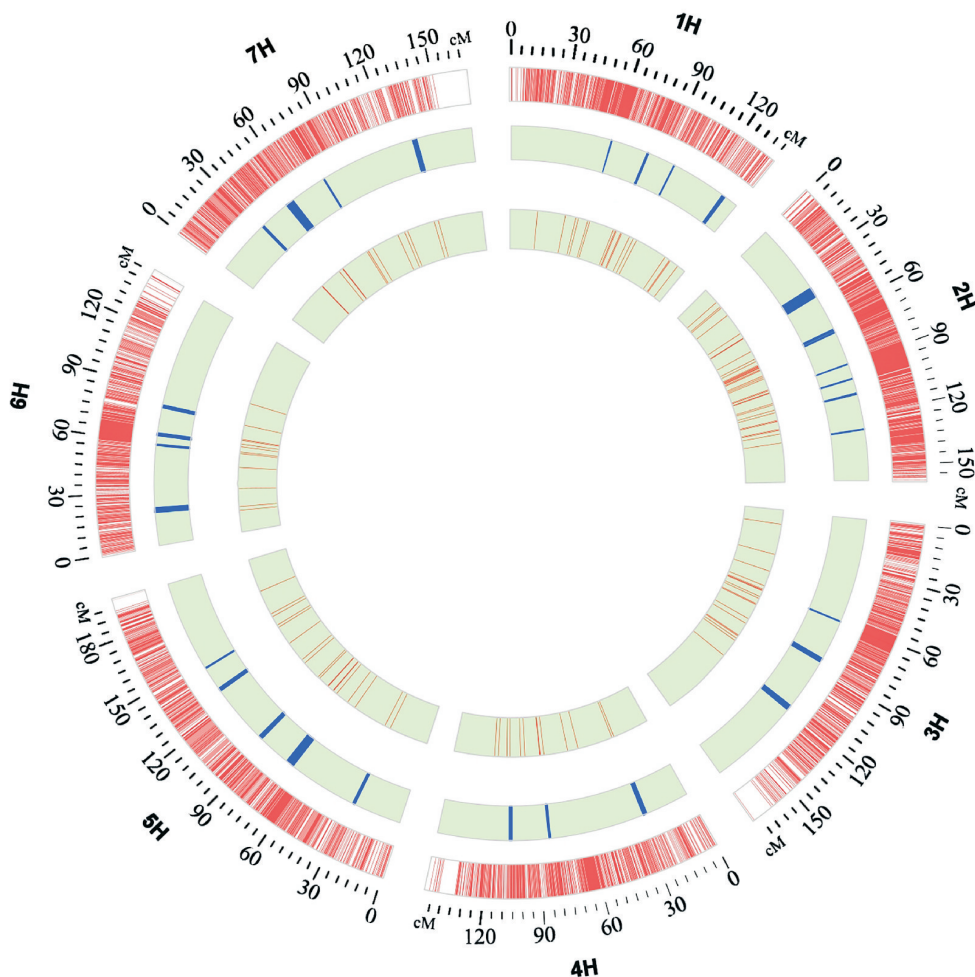


A. 初始 QTL 和 MQTL 在染色体上的分布; B. 初始 QTL 的 PVE 频率分布; C. MQTL 包含的性状种类与初始 QTL 数量; D. 初始 QTL 和 MQTL 置信区间(CI)宽度的比较。

A. Distribution of initial QTL and MQTL on each chromosome; B. Frequency distribution of PVE for initial QTL; C. Number of trait types and initial QTLs included in MQTLs; D. Comparison of CI widths for initial QTL and MQTL.

图 1 初始 QTL 和 MQTL 基本信息

Fig. 1 Basic information of initial QTL and MQTL



圆圈由内至外依次表示初始 QTL 在一致性图谱上的位置、MQTL 在一致性图谱上的位置和一致性遗传图谱。外圈数字表示每条染色体的遗传长度。

From inside to outside, the circles indicates the position of the initial QTL on the consensus map, Position of the MQTL on the consensus map and Consensus genetic map, respectively. The numbers in the outer circle indicate the genetic length of each chromosome.

图 2 大麦叶片形态和生理性状初始 QTL 和 MQTL 在一致性图谱上的位置

Fig. 2 Position of initial QTL and MQTL for leaf morphology and physiological traits in barley on consensus map

该一致性图谱共由 28 062 个分子标记组成,总长度为 1 131.95 cM,平均染色体长度为 161.71 cM (表 2)。标记在各染色体上的分布并不均匀,其中 4H 染色体上的标记最少(2 813 个),2H 染色

体上的标记最多(5 413 个)。不同染色体的标记密度不同,其中 2H 染色体的标记密度最高(34.18 个/cM),4H 染色体的标记密度最低(19.01 个/cM)。标记间的平均遗传距离为 0.04 cM(表 2)。

表 2 大麦高密度一致性图谱的基本信息

Table 2 Basic information on high-density consensus mapping in barley

染色体 Chromosome	标记数目 Marker number	染色体长度 Chromosome length/cM	标记密度 Marker density/(markers · cM ⁻¹)
1H	3 494	140.08	24.94
2H	5 413	158.39	34.18
3H	4 261	173.17	24.61
4H	2 813	148.00	19.01
5H	4 335	198.86	21.80
6H	3 555	146.23	24.31
7H	4 191	167.22	25.06
均值 Average	4 008.86	161.71	24.84

2.3 大麦叶片形态和生理性状的 MQTL 鉴定

将收集的 356 个初始 QTL 中缺少侧翼标记的 QTL 剔除后,共有 193 个 QTL 被映射到一致性图谱上,其中 175 个初始 QTL 通过元分析被整合为 31 个 MQTL,而 18 个 QTL 没有与上述任何 MQTL 重叠(图 2,表 3)。这些 MQTL 在染色体上不均匀分布,数量从 3 个(3H 和 4H)到 8 个(2H)不等(图 1A,图 2)。每个 MQTL 由 2 至 19 个不同数量的初始 QTL 组成。大多数 MQTL(54.8%)由 3~5 个初始 QTL 组成,其中 3 个 MQTL 包含至少 10 个初始 QTL(图 1C)。相应地,每个 MQTL 至少与 2 个不同的叶片性状相关,20 个(64.5%)MQTL 包含 3~5 个不同叶片相关性状的 QTL,

6 个(19.4%)MQTL 影响 6 个及以上不同的叶片相关性状(图 1C)。不同染色体上 MQTL 的置信区间(CI)宽度在 0.86 cM(1H)和 2.13 cM(7H)之间变化,平均 CI 宽度为 1.54 cM,比初始 QTL 的平均 CI 宽度缩减了 6.73 倍(图 1D)。不同染色体上的 MQTL 的 CI 缩小程度差异显著,5H 和 7H 染色体上的 MQTL 的平均 CI 分别缩减了 4.87 倍和 3.69 倍,1H 和 6H 染色体上的 MQTL 的平均 CI 缩减了 13.36 倍和 9.50 倍(图 1D)。将 MQTL 侧翼标记序列与大麦参考基因组进行比对,得到 31 个 MQTL 的物理区间,分布范围在 0.13~286.00 Mb 之间。根据 Löffler 等^[52]提出的标准,筛选出了 10 个育种者 MQTL,可进一步进行候选基因的挖掘。

表 3 大麦叶片形态和生理性状的 MQTL 详细信息

Table 3 Details of MQTL for leaf morphological and physiological traits in barley

MQTL	位置 Position/cM	CI/cM	CI 宽度 CI width/cM	侧翼标记 Flanking marker	物理位置 Physical interval/Mb	QTL 数目 Number of QTL
MQTL1H-1	58.82	58.57~58.92	0.35	11_20121~JHI-Hv50k-2016-37599	449.70~449.93	2
MQTL1H-2	80.91	80.47~81.35	0.88	bPb-2007~1_0822	476.91~479.34	4
MQTL1H-3	97.62	97.38~97.86	0.48	JHI-Hv50k-2016-50355~bPb-5014	490.59~497.20	4
MQTL1H-4	131.02	130.22~131.94	1.72	bPb-8307~3_0264	512.49~512.62	6
MQTL2H-1	44.31	41.29~47.33	6.04	bPt-8049~JHI-Hv50k-2016-79830	37.32~50.44	3
MQTL2H-2	68.85	68.52~69.13	0.61	2_1337~JHI-Hv50k-2016-105525	278.05~564.05	19
MQTL2H-3	69.45	69.25~69.46	0.21	2HL_43960788~2_406934594	347.26~565.55	9
MQTL2H-4	70.44	70.32~70.56	0.24	JHI-Hv50k-2016-106227~2_394340366	566.28~566.61	17
MQTL2H-5	90.31	90.14~90.47	0.33	bPb-4706~1_0969	582.17~583.34	4
MQTL2H-6	99.01	98.91~99.1	0.19	bPb-3563~1_1346	596.19~601.54	3
MQTL2H-7	107.75	107.35~108.15	0.80	JHI-Hv50k-2016-120806~JHI-Hv50k-2016-121639	618.43~619.95	5
MQTL2H-8	128.92	128.71~129.16	0.45	2_0895~JHI-Hv50k-2016-136118	633.01~644.73	4
MQTL3H-1	60.64	60.52~60.77	0.22	JHI-Hv50k-2016-196030~SCRL_RS_116760	524.07~586.99	7
MQTL3H-2	85.45	84.22~86.68	2.46	JHI-Hv50k-2016-204497~JHI-Hv50k-2016-205353	560.81~563.58	7
MQTL3H-3	118.33	116.91~119.75	2.84	bPb-2550~2_0788	581.69~585.42	6
MQTL4H-1	26.65	25.6~27.71	2.11	JHI-Hv50k-2016-230504~JHI-Hv50k-2016-230725	12.38~13.48	4
MQTL4H-2	83.59	82.85~83.83	0.27	2_0765~2_0358	569.19~569.33	3
MQTL4H-3	106.02	105.23~106.8	1.57	3_1472~JHI-Hv50k-2016-269901	593.60~597.54	7
MQTL5H-1	28.64	27.91~29.37	1.46	2_1327~3257067D5	4.92~5.97	2
MQTL5H-2	72.15	69.73~74.56	4.83	JHI-Hv50k-2016-312838~JHI-Hv50k-2016-314647	473.85~480.25	4
MQTL5H-3	94.86	93.94~95.78	1.84	JHI-Hv50k-2016-321115~JHI-Hv50k-2016-322553	498.31~503.07	4
MQTL5H-4	130.8	129.84~131.76	1.92	3_0556~JHI-Hv50k-2016-339429	535.91~536.28	7
MQTL5H-5	145.77	145.56~145.89	0.33	3_0165~bPt-9923	557.72~559.36	4
MQTL6H-1	20.63	19.21~22.04	2.83	JHI-Hv50k-2016-374485~JHI-Hv50k-2016-377234	13.56~16.70	4
MQTL6H-2	58.24	57.81~58.67	0.86	JHI-Hv50k-2016-411985~JHI-Hv50k-2016-413596	490.37~502.98	4
MQTL6H-3	64.29	63.51~65.06	1.55	2_0190~E33M61-130	444.22~451.68	4
MQTL6H-4	80.72	79.88~81.57	1.69	JHI-Hv50k-2016-419606~JHI-Hv50k-2016-421076	530.57~534.23	3
MQTL7H-1	32.07	31.56~32.58	1.02	3_0040~JHI-Hv50k-2016-459165	30.40~39.56	2
MQTL7H-2	52.6	50.29~54.92	4.63	JHI-Hv50k-2016-467399~bPb-9803	62.44~65.79	3
MQTL7H-3	76.48	76.24~76.61	0.37	3_1415~2_0042	444.38~505.11	13
MQTL7H-4	133.58	132.33~134.84	2.51	bPb-8702~2_0926	616.02~620.45	7

加粗的 MQTL 表示育种者 MQTL。

Bolded MQTL indicates breeder's MQTL.

2.4 大麦叶片形态和生理性状候选基因的预测

根据育种者 MQTL 选择标准,结合 MQTL 物理距离小于 20 Mb,筛选出 10 个育种者 MQTL 进行候选基因预测。在这些育种者 MQTL 区域内共鉴定到 1 395 个基因。为了进一步鉴定出与大麦

叶片形态和生理性状相关的候选基因,在 10 个育种者 MQTL 区域内,通过大麦-水稻间同源关系比较,共发现了 12 个调控水稻叶片衰老、气孔导度、叶角、气孔闭合等相关基因的大麦直系同源基因(表 4),这些可能是调控大麦叶片相关性状的候选基因。

表 4 育种者 MQTL 区域内水稻叶片相关性状基因的大麦直系同源基因

Table 4 Barley orthologs of rice leaf-related trait genes within the breeder's MQTL region

MQTL	基因 ID Gene ID	描述 Description	水稻同源基因 Ortholog in rice	性状 Trait	参考文献 Reference
MQTL1H-2	HORVU. MOREX. r3. 1HG0077210	氨基甲酰基磷酸合成酶 Carbamoyl-phosphate synthase large chain	Os05g0518800	叶片衰老 Leaf senescence	[53]
MQTL1H-2	HORVU. MOREX. r3. 1HG0077340	类 Ras 蛋白 Ras-like protein	Os05g0516600	叶片衰老 Leaf senescence	[54]
MQTL2H-5	HORVU. MOREX. r3. 2HG0186720	S 型阴离子通道 S-type anion channel	Os04g0574700	气孔导度 Stomatal conductance	[55]
MQTL2H-8	HORVU. MOREX. r3. 2HG0204830	RING/U-box 超家族蛋白 RING/U-box superfamily protein	Os04g0648800	光调生长 Light-regulated growth	[56]
MQTL2H-8	HORVU. MOREX. r3. 2HG0205260	色氨酸脱羧酶 Tryptophan decarboxylase	Os08g0140300	叶片衰老 Leaf senescence	[57]
MQTL2H-8	HORVU. MOREX. r3. 2HG0205290	色氨酸脱羧酶 Tryptophan decarboxylase	Os08g0140300	叶片衰老 Leaf senescence	[57]
MQTL2H-8	HORVU. MOREX. r3. 2HG0205310	色氨酸脱羧酶 Tryptophan decarboxylase	Os08g0140300	叶片衰老 Leaf senescence	[57]
MQTL2H-8	HORVU. MOREX. r3. 2HG0205970	转录因子蛋白 Transcription factor protein	Os04g0641700	植物发育 Plant development	[58]
MQTL4H-3	HORVU. MOREX. r3. 4HG0413050	NAC 结构域蛋白 NAC domain protein	Os03g0119966	叶片衰老 Leaf senescence	[59]
MQTL4H-3	HORVU. MOREX. r3. 4HG0413540	锌指蛋白 Zinc finger protein, putative	Os07g0153600	植株结构 Plant structure	[60]
MQTL5H-3	HORVU. MOREX. r3. 5HG0499370	二磷酸铜酰合成酶 Copalyl diphosphate synthase	Os04g0178300	气孔闭合 Stomatal closure	[61]
MQTL6H-3	HORVU. MOREX. r3. 6HG0604470	含 B3 结构域的蛋白质 B3 domain-containing protein	Os02g0683500	叶角 Leaf angle	[62]

3 讨论

通过构建一张高密度的遗传图谱,可以显著提升 QTL 定位的精确性和效率。本研究选取了 6 张广泛使用的大麦遗传图谱进行整合组装,构建成大麦参考图谱。接着,将收集的 23 项 QTL 研究中的 8 张遗传图谱映射到参考图谱上,最终绘制成包含 28 062 个标记,总长 1 131.95 cM 的大麦高密度一致性遗传图谱。由于一致性图谱包含的分子标记类型丰富,数量多,能够提高初始 QTL 的映射效果,缩短 MQTL 的遗传距离,为后续的精确定位工作奠定了坚实的基础。

以往研究中积累了大量大麦叶片形态和生理性状的 QTL,但其中许多 QTL 的效应低,置信区

间宽,限制了它们在分子标记辅助选择中的应用。此外,在不同作图群体中鉴定到的 QTL 遗传位置和效应也各不相同,阻碍了它们在遗传改良中的应用。QTL 元分析能够将来自不同试验的 QTL 数据整合到一张一致性图谱上,不仅有助于显著缩小 QTL 的置信区间,而且能够精准鉴定出可靠且稳定的 MQTL^[10]。目前,该技术已应用于大麦抗逆性、产量相关性状及品质性状的研究^[17-19]。Akbari 等^[63]收集了大麦耐非生物胁迫性状的 1 162 个初始 QTL 进行元分析,共检测到 128 个 MQTL,在此基础上,鉴定到 3 个 PVE 超 30% 的超级 MQTL,同时影响多个抗逆性状;Du 等^[19]对 2000 年以来发表的控制大麦籽粒品质性状的 454 个 QTL 进行元分析,鉴定到 41 个

MQTL, 平均 CI 宽度为 1.66 cM, 其平均 CI 相比初始 QTL 缩小了 88.9%, 表明 QTL 元分析能更加精细地定位到目标性状。本研究收集了来自 23 项研究的 356 个大麦叶片形态和生理性状的 QTL, 构建了高密度一致性图谱, 通过元分析鉴定出 31 个 MQTL, 其平均 CI 宽度为 1.54 cM, 相比于初始 QTL, 缩小了 6.73 倍。此外, MQTLs 的准确性和可靠性与包含的初始 QTL 数量显著相关^[64]。在本研究中, 超过 90% 的 MQTL 包含 3 个及以上的初始 QTL, 其中, 11 个 MQTL 由至少 6 个初始 QTL 组成。相对而言, 本研究大大提高了鉴定控制大麦叶片形态和生理相关性状的遗传区域的准确性。在所收集的大麦叶片相关性状中, 多数 MQTL 均与旗叶长、宽、面积和叶绿素含量相关, 这些叶片相关性状的 QTL 高频率出现可能是由于这些性状易于测量, 在不同的 QTL 研究中经常被报道。此外, 这些性状一般受多个基因调控, 在不同背景的遗传群体中可能携带不同的等位基因组合^[8,26-27,38]。

相较于其他禾本科作物, 大麦的基因组庞大, 因此适宜采用比较基因组学的策略来鉴定重要农艺性状的候选基因。鉴于水稻在禾本科植物中作为研究深入的模式植物, 其在基因组学研究和基因克隆领域均处于领先地位, 因此剖析大麦与水稻的同源基因对于揭示大麦重要性状的候选基因具有重要意义。本研究在 10 个育种者 MQTL 区域内检测到 1 395 个基因。从这些基因中, 共鉴定出 12 个与水稻叶片衰老、气孔导度、叶角、气孔闭合等性状相关基因的大麦直系同源基因, 表明它们可能是影响大麦叶片形态和生理性状的候选基因。例如, 位于 MQTL1H-2 区域的基因 HORVU. MOREX. r3. 1HG0077210, 编码氨基甲酰基磷酸合成酶, 在水稻中, 其同源基因 *OsS40-2* 在旗叶自然衰老期间和各种促衰老胁迫处理下表达量明显上调, 影响水稻叶片的衰老进程^[53]; 位于 MQTL2H-5 区域的基因 HORVU. MOREX. r3. 2HG0186720 (*HvSLAC1*), 编码 S 型阴离子通道蛋白, 在盐胁迫下显著上调^[65], 其水稻同源基因 *OsSLAC1*, 调控水稻的气孔导度并进一步影响叶片光合作用^[55]; 位于 MQTL5H-3 区域的基因 HORVU. MOREX. r3. 5HG0499370, 编码二磷酸铜酰合酶, 在水稻中, 其同源基因 *OsCPS4* 调控气孔闭合, 其突变体 *cps4* 气孔闭合数目减少, 对干旱极其敏感^[61]; 位于 MQTL6H-3 区域的基因 HOR-

VU. MOREX. r3. 6HG0604470, 编码含 B3 结构域蛋白, 其水稻同源基因 *OsRAV6* 通过调节芸苔素类固醇的稳态来影响水稻叶片角度和籽粒大小^[62]。同时, 在其他育种者 MQTL 区域还发现一些与植株结构、叶片衰老、光调生长等性状的相关的水稻基因的大麦同源基因。这些水稻-大麦同源基因为大麦叶片形态和生理性状的遗传机制提供了新的信息。

参考文献:

- [1] BAIK B K, ULLRICH S E. Barley for food: Characteristics, improvement, and renewed interest [J]. *Journal of Cereal Science*, 2008, 48(2): 233.
- [2] CAO Y, ZHONG Z, WANG H, et al. Leaf angle: A target of genetic improvement in cereal crops tailored for high-density planting [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(3): 426.
- [3] SICHER R. C. Assimilate partitioning within leaves of small grain cereals [M]// ABROL YP, MOHANTY P, GOVINDJEE. Photosynthesis: Photoreactions to Plant Productivity, Netherlands: Springer, 1993, 351.
- [4] LI Z, PINSON S R M, STANSEL J W, et al. Genetic dissection of the source-sink relationship affecting fecundity and yield in rice (shape *Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 1998, 4(5): 419.
- [5] SHARMA S N, SAIN R S, SHARMA R K. The genetic control of flag leaf length in normal and late sown durum wheat [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2003, 141(3-4): 323.
- [6] YIN X, KROPFF M J, STAM P. The role of ecophysiological models in QTL analysis: The example of specific leaf area in barley [J]. *Heredity*, 1999, 82 Pt 4: 415.
- [7] ELBERSE I A M, VANHALA T K, TURIN J H B, et al. Quantitative trait loci affecting growth-related traits in wild barley (*Hordeum spontaneum*) grown under different levels of nutrient supply [J]. *Heredity*, 2004, 93(1): 22.
- [8] LIU L, SUN G, REN X, et al. Identification of QTL underlying physiological and morphological traits of flag leaf in barley [J]. *BMC Genetics*, 2015, 16: 29.
- [9] NIU Y, CHEN T, ZHENG Z, et al. A new major QTL for flag leaf thickness in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 305.
- [10] GOFFINET B, GERBER S. Quantitative trait loci: A meta-analysis [J]. *Genetics*, 2000, 155(1): 463.
- [11] KHAHANI B, TAVAKOL E, SHARIATI V, et al. Genome wide screening and comparative genome analysis for Meta-QTLs, ortho-MQTLs and candidate genes controlling yield and yield-related traits in rice [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 294.
- [12] SAID J I, LIN Z, ZHANG X, et al. A comprehensive meta QTL analysis for fiber quality, yield, yield related and morphological traits, drought tolerance, and disease resistance in

- tetraploid cotton [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 776.
- [13] WANG Y, WANG Y, WANG X, *et al.* Integrated meta-QTL and genome-wide association study analyses reveal candidate genes for maize yield [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(1): 229.
- [14] KUMAR A, SARIPALLI G, JAN I, *et al.* Meta-QTL analysis and identification of candidate genes for drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(8): 1713.
- [15] YANG Y, AMO A, WEI D, *et al.* 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 [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(9): 3083.
- [16] GUDI S, SAINI D K, SINGH G, *et al.* Unravelling consensus genomic regions associated with quality traits in wheat using meta-analysis of quantitative trait loci [J]. *Planta*, 2022, 255(6): 115.
- [17] ZHANG X, SHABALA S, KOUTOULIS A, *et al.* Meta-analysis of major QTL for abiotic stress tolerance in barley and implications for barley breeding [J]. *Planta*, 2017, 245(2): 283.
- [18] KHAHANI B, TAVAKOL E, SHARIATI J V. Genome-wide meta-analysis on yield and yield-related QTLs in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(4): 56.
- [19] DU B, WU J, WANG M, *et al.* Detection of consensus genomic regions and candidate genes for quality traits in barley using QTL meta-analysis [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 14: 1319889.
- [20] DARVASI A, SOLLER M. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location [J]. *Behavior Genetics*, 1997, 27: 125.
- [21] GUO B, SLEPER D A, LU P, *et al.* QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode in soybean: Meta-analysis of QTL locations [J]. *Crop Science*, 2006, 46(2): 595.
- [22] YIN X, STAM P, DOURLEIJN C J, *et al.* AFLP mapping of quantitative trait loci for yield-determining physiological characters in spring barley [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 99(1): 244.
- [23] MICKELSON S, SEE D, MEYER F D, *et al.* Mapping of QTL associated with nitrogen storage and remobilization in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(383): 801.
- [24] LI J Z, HUANG X Q, HEINRICHS F, *et al.* Analysis of QTLs for yield components, agronomic traits, and disease resistance in an advanced backcross population of spring barley [J]. *Genome*, 2006, 49(5): 454.
- [25] GYENIS L, YUN S J, SMITH K P, *et al.* Genetic architecture of quantitative trait loci associated with morphological and agronomic trait differences in a wild by cultivated barley cross [J]. *Genome*, 2007, 50(8): 714.
- [26] GUO P, BAUM M, VARSHNEY R K, *et al.* QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought [J]. *Euphytica*, 2008, 163(2): 203.
- [27] XUE D W, CHEN M C, ZHOU M X, *et al.* QTL analysis of flag leaf in barley (*Hordeum vulgare* L.) for morphological traits and chlorophyll content [J]. *Journal of Zhejiang University. Science. B*, 2008, 9(12): 938.
- [28] CHEN W Y, LIU Z M, DENG G B, *et al.* Genetic relationship between lodging and lodging components in barley (*Hordeum vulgare*) based on unconditional and conditional quantitative trait locus analyses [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2014, 13(1): 1909.
- [29] SADEGHI M B, AHMAD S W, ALI P S, *et al.* QTL analysis for malt quality in DH lines of barley (Steptoe × Morex) grown in Iran [J]. *Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology*, 2013, 1(2): 56.
- [30] GOUS P W, HICKEY L, CHRISTOPHER J T, *et al.* Discovery of QTL for stay-green and heat-stress in barley (*Hordeum vulgare*) grown under simulated abiotic stress conditions [J]. *Euphytica*, 2016, 207(2): 305.
- [31] OBSA B T, EGLINTON J, COVENTRY S, *et al.* Genetic analysis of developmental and adaptive traits in three doubled haploid populations of barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(6): 1139.
- [32] SHAHRAKI H, FAKHERI B A. QTLs mapping of morphophysiological traits of flag leaf in Steptoe × Morex doubled haploid lines of barley in normal and salinity stress conditions [J]. *International Journal of Farming and Allied Sciences*, 2016, 5: 356.
- [33] LIU X, FAN Y, MAK M, *et al.* QTLs for stomatal and photosynthetic traits related to salinity tolerance in barley [J]. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 9.
- [34] VAFADARSHAMASBIASBI U, JAMALI S H, SADEGHZADEH B, *et al.* Genetic mapping of quantitative trait loci for yield-affecting traits in a barley doubled haploid population derived from Clipper × Sahara 3771 [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 688.
- [35] DU B, LIU L, WANG Q, *et al.* Identification of QTL underlying the leaf length and area of different leaves in barley [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 4431.
- [36] BAKHTIARI S, SABOURI H, MOLLASHAHI M, *et al.* The effect of pesticide application on QTLs controlling traits in barley [J]. *Acta Biologica Szegediensis*, 2020, 64(1): 63.
- [37] 姚琦瑰, 魏佳泰, 李水琴, 等. 大麦旗叶长和宽的 QTL 分析 [J]. 麦类作物学报, 2021, 41(11): 1365.
- YAO Q F, WEI J T, LI S Q, *et al.* QTL mapping for barley flag leaf length and width [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(11): 1365.
- [38] NIU C, CEN Q, CHEN Y, *et al.* QTL analysis of Chlorophyll Content at different growth stages of Barley [J]. *Plant Growth Regulation*, 2022, 98(3): 491.
- [39] ZHENG Z, HU H, GAO S, *et al.* Leaf thickness of barley: Genetic dissection, candidate genes prediction and its rela-

- tionship with yield-related traits [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(6):1843.
- [40] BEHESHTIZADEH H, FAKHERI B A., AGHNOUM R, *et al.* Genetic dissection of flag-leaf related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.) under normal and drought stress conditions [J]. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 2023, 2:132.
- [41] MARCEL T C, VARSHNEY R K, BARBIERI M, *et al.* A high-density consensus map of barley to compare the distribution of QTLs for partial resistance to *Puccinia hordei* and of defence gene homologues [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114(3):487.
- [42] WENZL P, LI H, CARLING J, *et al.* A high-density consensus map of barley linking DArT markers to SSR, RFLP and STS loci and agricultural traits [J]. *BMC Genomics*, 2006, 7:206.
- [43] VARSHNEY R K, MARCEL T C, RAMSAY L, *et al.* A high density barley microsatellite consensus map with 775 SSR loci [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114(6):1091.
- [44] CLOSE T J, BHAT P R, LONARDI S, *et al.* Development and implementation of high-throughput SNP genotyping in barley [J]. *BMC Genomics*, 2009, 10:582.
- [45] ZHOU G, ZHANG Q, TAN C, *et al.* Development of genome-wide InDel markers and their integration with SSR, DArT and SNP markers in single barley map [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16:804.
- [46] BAYER M M, RAPAZOTE-FLORES P, GANAL M, *et al.* Development and evaluation of a barley 50K iSelect SNP array [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1792.
- [47] ENDELMAN J B, PLOMION C. LPmerge: An R package for merging genetic maps by linear programming [J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(11):1623.
- [48] SOSNOWSKI O, CHARCOSSET A, JOETS J. BioMercator V3: An upgrade of genetic map compilation and quantitative trait loci meta-analysis algorithms [J]. *Bioinformatics*, 2012, 28(15):2082.
- [49] VEYRIERAS J B, GOFFINET B, CHARCOSSET A. Meta QTL: A package of new computational methods for the meta-analysis of QTL mapping experiments [J]. *BMC Bioinformatics*, 2007, 8:49.
- [50] MASCHER M, WICKER T, JENKINS J, *et al.* Long-read sequence assembly: A technical evaluation in barley [J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(6):1888.
- [51] CANTALAPIEDRA C P, BOUDIAR R, CASAS A M, *et al.* BARLEYMAP: Physical and genetic mapping of nucleotide sequences and annotation of surrounding loci in barley [J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35(1):13.
- [52] LÖFFLER M, SCHÖN C C, MIEDANER T. Revealing the genetic architecture of FHB resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) by QTL meta-analysis [J]. *Molecular Breeding*, 2009, 23(3):473.
- [53] ZHENG X, JEHAZEB M, HABIBA, *et al.* Characterization of S40-like proteins and their roles in response to environmental cues and leaf senescence in rice [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1):174.
- [54] PITAKRATTANANUKOOL S, KAWAKATSU T, ANUNTALABHOCHAI S, *et al.* Overexpression of OsRab7B3, a small GTP-binding protein gene, enhances leaf senescence in transgenic rice [J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2012, 76(7):1296.
- [55] KUSUMI K, HIROTSUKA S, KUMAMARU T, *et al.* Increased leaf photosynthesis caused by elevated stomatal conductance in a rice mutant deficient in SLAC1, a guard cell anion channel protein [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(15):5635.
- [56] SUN S Y, CHAO D Y, LI X M, *et al.* OsHAL3 mediates a new pathway in the light-regulated growth of rice [J]. *Nature Cell Biology*, 2009, 11(7):845.
- [57] KANG K, KIM Y S, PARK S, *et al.* Senescence-induced serotonin biosynthesis and its role in delaying senescence in rice leaves [J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(3):1380.
- [58] ZHANG L Y, BAI M Y, WU J, *et al.* Antagonistic HLH/bHLH transcription factors mediate brassinosteroid regulation of cell elongation and plant development in rice and *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(12):3767.
- [59] SAKURABA Y, KIM D, HAN S H, *et al.* Multilayered regulation of membrane-bound ONAC054 is essential for abscisic acid-induced leaf senescence in rice [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(3):630.
- [60] JIN J, HUANG W, GAO J P, *et al.* Genetic control of rice plant architecture under domestication [J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11):1365.
- [61] ZHANG J, LI R, XU M, *et al.* A (conditional) role for labdane-related diterpenoid natural products in rice stomatal closure [J]. *New Phytologist*, 2021, 230(2):698.
- [62] ZHANG X, SUN J, CAO X, *et al.* Epigenetic mutation of RAV6 affects leaf angle and seed size in rice [J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(3):2118.
- [63] AKBARI M, SABOURI H, SAJADI S J, *et al.* Mega meta-QTLs: A strategy for the production of golden barley (*Hordeum vulgare* L.) tolerant to abiotic stresses [J]. *Genes*, 2022, 13(11):2087.
- [64] QURAIISHI U M, PONT C, AIN Q U, *et al.* Combined genomic and genetic data integration of major agronomical traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1843.
- [65] LIU X, MAK M, BABLA M, *et al.* Linking stomatal traits and expression of slow anion channel genes HvSLAH1 and HvSLAC1 with grain yield for increasing salinity tolerance in barley [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:634.