

小麦株型相关基因*TaOTUB1*的克隆和功能标记开发

谢妍¹, 吴林楠¹, 张天星², 李梦², 马猛¹

(1. 西北农林科技大学生命科学学院, 陕西杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 为了开发小麦株型相关的功能标记, 对小麦 OTUBs 家族成员进行鉴定, 并克隆得到一个潜在株型相关基因*TaOTUB1*, 并对其表达模式进行分析。结果表明, *TaOTUB1* 基因在小麦各组织广泛表达, 且在小麦 OTUBs 家族 33 个成员中表达丰度最高。利用 748 份小麦基因组自然变异数据分析发现, *TaOTUB1-A* 启动子区主要存在 Hap I 和 Hap II 两种单倍型。基于 -761 bp 位点的 SNP 开发 dCAPS 分子标记, 利用该标记能够在 313 份小麦品种中有效鉴定 Hap I 和 Hap II。通过关联分析, Hap I 是有利于小麦株型改良和产量增加的优异单倍型。Hap I 在国内外栽培小麦中属于优势单倍型。研究结果有助于小麦株型改良和分子标记辅助选择育种。

关键词: 小麦; 株型; *TaOTUB1*; 功能标记

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)03-0279-08

Cloning and Functional Marker Development of Wheat Plant Type-Related Gene *TaOTUB1*

XIE Yan¹, WU Linnan¹, ZHANG Tianxing², LI Meng², MA Meng¹

(1. College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. College of Agronomy, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: To develop functional markers related to wheat plant type, we identified members of the wheat OTUBs family in this study, cloned a potential plant type-related gene, *TaOTUB1*, and analysed the expression pattern of the gene. The result showed that *TaOTUB1* gene was widely expressed in various tissues of wheat and had the highest expression abundance among the 33 members of the wheat OTUBs family. The natural variation of the *TaOTUB1* gene was analyzed using 748 wheat genome natural variation data, and it was found that two haplotypes, Hap I and Hap II, mainly existed in the *TaOTUB1-A* promoter region. The development of a dCAPS molecular marker based on SNPs at the -761 bp locus enabled the effective identification of Hap I and Hap II in 313 wheat varieties. Linkage analysis revealed that Hap I is an excellent haplotype for plant type improvement and yield increase. Evolutionary analysis revealed that Hap I is the dominant haplotype in domestic and foreign-cultivated wheat. These results can be helpful for plant type improvement and molecular marker-assisted selection breeding in wheat.

Keywords: Wheat; Plant type; *TaOTUB1*; Functional marker

株型是决定作物产量的主要因素之一, 对作物机械化、标准化种植等农业实践非常重要^[1]。

株型相关基因的发掘和利用在作物株型改良和产量提升中扮演着极其重要的角色。例如, 半矮秆

基因*sd1*(*semidwarf 1*)的发现与应用大大提高了谷类作物的抗倒伏性和籽粒产量,也使得农业机械化成为可能,从而掀起了一场作物的“绿色革命”^[2]。*IPA1*(*ideal plant architecture 1*)是调控水稻株型的关键基因之一,编码一个含有 SBP-box 结构域的转录因子 OsSPL14,受*miR156*和*miR529*的调控^[3-4]。*IPA1*能够调控分生组织活性,其功能获得性突变体具有无效分蘖减少、茎秆粗壮抗倒伏、穗大粒多产量高的理想水稻株型^[5-7]。*PROG1*(*PROSTRATE GROWTH 1*)在水稻株型调控方面发挥着关键性作用^[8],它的失活引起株型由匍匐多分蘖向直立少分蘖变化,同时穗变大、穗粒数增多,最终产量增加^[9]。近年来,许多株型相关的基因被克隆,例如,*OsNAC103*^[10]、*NAL11*^[11]、*SD8*^[12]、*DHT1*^[13]等,为作物株型的遗传改良和产量提升奠定了基础。

小麦(*Triticum aestivum* L.)是重要的粮食作物,其产量与中国乃至世界的粮食安全息息相关。小麦中,许多株型相关的基因也被鉴定。例如,抑制*miR319*表达可以增加小麦株高,减少分蘖数,增大穗数、旗叶面积和茎直径,进而提高产量;相反的,过表达*miR319*不利于株型和产量的改良^[14]。*TaTB1*(*Teosinte banded 1*)通过在茎秆伸长前低表达,在茎秆伸长过程中高表达,抑制茎秆伸长,降低株高^[15]。光敏色素互作因子 PIFs(phytochrome interacting factors)是一类 bHLH 家族转录因子,在调控模式植物光形态建成方面发挥关键作用^[16-17]。小麦 *TaPIL1* 通过直接激活 *TaTB1* 的转录来减少分蘖数,增加株高^[18]。*Ta-ACTIN7-D*和*TaARF12*(*Auxin response factor 12*)基因突变均抑制茎部细胞的伸长,降低株高^[19-20]。

OTUBs (ovarian tumor domain-containing ubiquitin aldehyde-binding protein)家族基因编码具体调控蛋白质泛素化修饰功能的去泛素酶,在人、动物、植物等多个物种中广泛存在。人类 OTUBs 是肿瘤发生和先天免疫系统的关键调节因子,而植物 OTUBs 在生长发育和逆境胁迫响应中发挥着重要作用^[21-24]。然而,不同植物间 OTUBs 调控产量性状的功能可能存在差异。例如,水稻中,OsOTUB1 通过调控 IPA1 的蛋白稳定性影响分生组织活性。OsOTUB1 功能缺失减少水稻分蘖、增加穗分枝和增大籽粒,最终增加水稻产量^[22]。相似的,*WTG1*(wide and thick grain 1)基因也编码 OsOTUB1 蛋白,*wtg1-1* 功能缺失

突变体的粒宽、粒厚和粒重均显著增加^[25]。然而,与水稻 OsOTUB1 基因功能缺失表型相反,拟南芥 *AtOTUB1* 基因功能缺失则导致种子大小和重量显著降低^[23]。小麦中,干旱和高温胁迫会影响 *TaOTUB1* 基因在小麦中的表达^[24],但其调控小麦株型和产量的功能仍然未知。因此,研究 OTUBs 家族成员改善小麦株型和产量的功能具有十分重要意义。

本研究克隆了小麦 *TaOTUB1* 基因,根据其启动子区 SNP 开发了 dCAPS 分子标记,发掘了与株高降低、产量增加相关的优异单倍型 Hap I,以期为小麦株型改良和分子标记辅助选择育种提供新的基因资源。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验选用小偃 6 号小麦用于 *TaOTUB1* 基因的克隆和表达模式分析;313 份小麦品种由中国农业科学院作物科学研究所景蕊莲研究员提供,用于分子标记验证和农艺性状调查;748 份小麦基因组自然变异数据来源于 SnpHub 数据库(<http://guoweilong.github.io/SnpHub/>)。

1.2 生物信息学分析

基于 OTUBs 家族保守结构域(OTU 结构域,PF10275: Peptidase C65 Otubain),利用 WheatOmics 1.0 数据库(<http://202.194.139.32/#>)中的 PfamSearch 工具,搜寻小麦中注释包含 OTU 结构域的蛋白。利用 Ensembl Plants (<https://ensembl.gramene.org/>)和 UniPort (<https://www.uniprot.org/>)数据库筛选具有转录本且包含 OTU 结构域的高可信基因。利用 Clustal W(<http://www.clustal.org/>)构建系统发育树。

利用前期测定的小偃 6 号小麦不同组织的转录组数据^[26],对 OTUBs 家族成员进行表达模式分析。利用 Ensembl Plants 数据库获取拟南芥、水稻、玉米、大麦和二穗短柄草中小麦 *TaOTUB1* 蛋白的同源序列及 Clustal W 构建系统发育树。

利用 SnpHub 数据库对中国地方小麦品种($n=102$)、中国栽培小麦品种($n=43$)、国外地方小麦品种($n=107$)和国外栽培小麦品种($n=422$)中 *TaOTUB1-Ap* 不同单倍型的分布规律进行分析。利用小麦基因组变异联合数据库(http://wheat.cau.edu.cn/WheatUnion/b_15/)中

单倍型地图工具分析*TaOTUB1-Ap*不同单倍型的地理分布。

1.3 *TaOTUB1* 基因的克隆和表达模式分析

为了克隆*TaOTUB1*基因,参考中国春基因组序列,分别设计*TaOTUB1*基因编码区和启动子区的特异性引物(表1),以小偃6号小麦叶片DNA为模版进行PCR扩增。

分别收集来自田间正常管理的普通小麦小偃6号的根、茎、叶、旗叶,5和10cm幼穗,花后5、10、15和20d籽粒样品,利用多糖多酚植物总RNA快速提取试剂盒(北京百泰克)提取总RNA,并利用反转录试剂盒(北京宝日医生物)进行cDNA合成。使用SYBR Premix Ex Taq试剂盒(北京宝日医生物)进行实时荧光定量PCR(qRT-PCR)实验。以小麦*Actin*基因作为内参,所得结果采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法进行分析。设置3个生物学重复。所用引物序列见表1。

1.4 SNP位点分析、分子标记开发和验证

通过 SnpHub 网站已公布的小麦基因组自然变异数据对*TaOTUB1-A*基因的启动子*TaO-*

*TUB1-Ap*进行SNP和单倍型分析。基于*TaOTUB1-Ap*的-761bp位点的SNP,利用dCAPS Finder 2.0软件(<http://helix.wustl.edu/dcaps/dcaps.html>)开发dCAPS分子标记,设计特异性引物TaOTUB1-dCAPS-F和TaOTUB1-dCAPS-R(表1)。以313份小麦品种的叶片DNA为模版,利用该特异性引物进行扩增。PCR反应条件为:95℃预变性3min;95℃变性15s,65℃退火15s,72℃延伸1min,35个循环。使用DraI I酶切PCR产物,4%的琼脂糖凝胶电泳对酶切产物进行检测。

1.5 相关性分析

选取8个具有Hap I单倍型的小麦品种和6个具有Hap II单倍型的小麦品种,采用随机区组进行种植。每个品种种植3个小区,小区长2m,行距20cm,共10行,每行40粒种子。成熟后调查株高、千粒重、收获系数、茎直径、旗叶面积($n=3$ 个小区 $\times 15$ 个生物学重复)以及小区产量($n=3$ 个小区)。利用*t*检验对表型和单倍型之间的相关性进行分析。

表1 试验所用引物

Table 1 Primers used in the study

引物名称 Primer	序列 Sequence(5'-3')	用途 Purpose
TaOTUB1-F	ATGGGCGACGCGCCCCCG	<i>TaOTUB1</i> 扩增
TaOTUB1-R	TCACCTTGGGTAGAGAATATCATAG	Amplification of <i>TaOTUB1</i>
TaOTUB1-Ap-F	GTTAACGCTGTTCTGCTGG	<i>TaOTUB1-Ap</i> 扩增
TaOTUB1-Ap-R	GCCAGAATAATTACAACCGAGGAAGCTT	Amplification of <i>TaOTUB1-Ap</i>
TaOTUB1-dCAPS-F	CGCCCCGCCCGACCTGCCATACC AGGTTCTTCTGGACTCTTCCTTTAA	dCAPS 标记开发
TaOTUB1-dCAPS-R	AACCACGAAGCACACAAGGCCTCAC	Development of dCAPS marker
TaOTUB1-A-F	CTTGACAAATTCGACCGTGGT	<i>TaOTUB1-A</i> 定量
TaOTUB1-A-R	TGTCACAGGAGCTTCGGTCC	Quantification of <i>TaOTUB1-A</i>
Actin-F	AGGTGCCCTGAGGTGCTGTT	内参基因
Actin-R	GCCAAAATAGAGCCACCGAT	Reference gene

2 结果与分析

2.1 小麦 OTUBs 家族成员鉴定和表达模式分析

基于 OTUBs 家族保守 OTU 结构域,利用 WheatOmics 1.0 数据库检索到小麦中注释含有 OTU 结构域的蛋白 66 条。进一步利用 Ensembl Plants 和 UniPort 数据库筛选具有转录本的高可信基因,发现小麦中潜在 OTUBs 家族成员 33

个。利用转录组数据^[26]对33个OTUBs家族成员在小麦各组织中的表达模式进行分析,发现OTUBs家族成员在根、茎、叶、幼穗和籽粒等器官和组织中广泛表达。值得注意的是,*TaOTUB1*基因的表达水平远超过其他OTUBs家族成员,表明在小麦中*TaOTUB1*基因是OTUBs家族的重要成员,各组织发育对于*TaOTUB1*基因的需求更高。

2.2 小麦TaOTUB1 基因的克隆和表达模式分析

进一步对小麦 *TaOTUB1* 基因进行分析,发现在第Ⅶ部分同源群染色体上 *TaOTUB1* 基因包含 *TaOTUB1-A*、*-B* 和 *-D* (TraesCS7A01G263900.1, TraesCS7B01G161900.2 和 TraesCS7D01G264800.1) 三个成员(图 1 和图 2)。以特异性引物在小偃 6 号小麦中对 *TaOTUB1-A*、*-B* 和 *-D* 编码区进行扩增。序列分析发现, *TaOTUB1-A*、*-B* 和 *-D* 之间的蛋白序列相似性在 98% 以上,与水稻 *OsOTUB1* 的蛋白序列相似性分别为 76.25%、75.63% 和 75.63%。 *TaOTUB1-A*、*-B* 和 *-D* 均由 319 个氨基酸组成,含有 OUT 结构域及 OUTBs 家族假定催化三联体中的保守氨基酸(天冬氨酸 D107、半胱氨酸 C110 和组氨酸 H312)(图 2a)。将小麦 *TaOTUB1-A* 与拟南芥、水稻、玉米、大麦、二穗短柄草和人类中 *OTUB1* 的同源蛋白进行进化分析,发现 *TaOTUB1* 与大麦 *HvOTUB1* 亲缘关系最近(图 2b)。

收集小偃 6 号小麦苗期的根、茎、叶,生殖期的旗叶、幼穗、籽粒样品,利用 qRT-PCR 对 *TaOTUB1* 基因(以 *TaOTUB1-A* 为代表)的组织表达模式进一步验证。发现与转录组结果相似, *TaO-*

TUB1 基因在检测的各个组织中广泛表达(图 2c)。

2.3 小麦TaOTUB1-Ap 自然变异分析及分子标记开发和验证

利用 SnpHub 数据库已公布的 748 份小麦基因组自然变异数据对 *TaOTUB1-A*、*-B* 和 *-D* 的启动子区(ATG 上游 2 000 bp)和编码区进行自然变异分析,发现在普通小麦中 *TaOTUB1-A* 启动子区(*TaOTUB1-Ap*)主要存在两种单倍型 Hap I 和 Hap II,它们之间存在 3 个 SNP 位点的差异(A/C、G/A、G/A)(图 3a)。而其他区域没有检测到有规律的自然变异。基于 *TaOTUB1-A* 启动子区-761 bp 位点的 SNP 开发了含有 *Dral* I 内切酶位点的 dCAPS 分子标记(图 3a),结果发现,根据酶切产物的大小,可以很好地区分两种单倍型(图 3b)。若酶切产物为 200 bp 的条带,则待测小麦基因型为 Hap I;若酶切产物为 153 bp 的条带,则待测小麦基因型为 Hap II。

为了进一步验证该分子标记的有效性,本研究利用 313 份黄淮麦区小麦品种进行验证,发现该 dCAPS 分子标记能有效区分两种单倍型。两种单倍型在 313 份小麦中所占比例分别为 89.1% 和 10.9%(图 3c)。

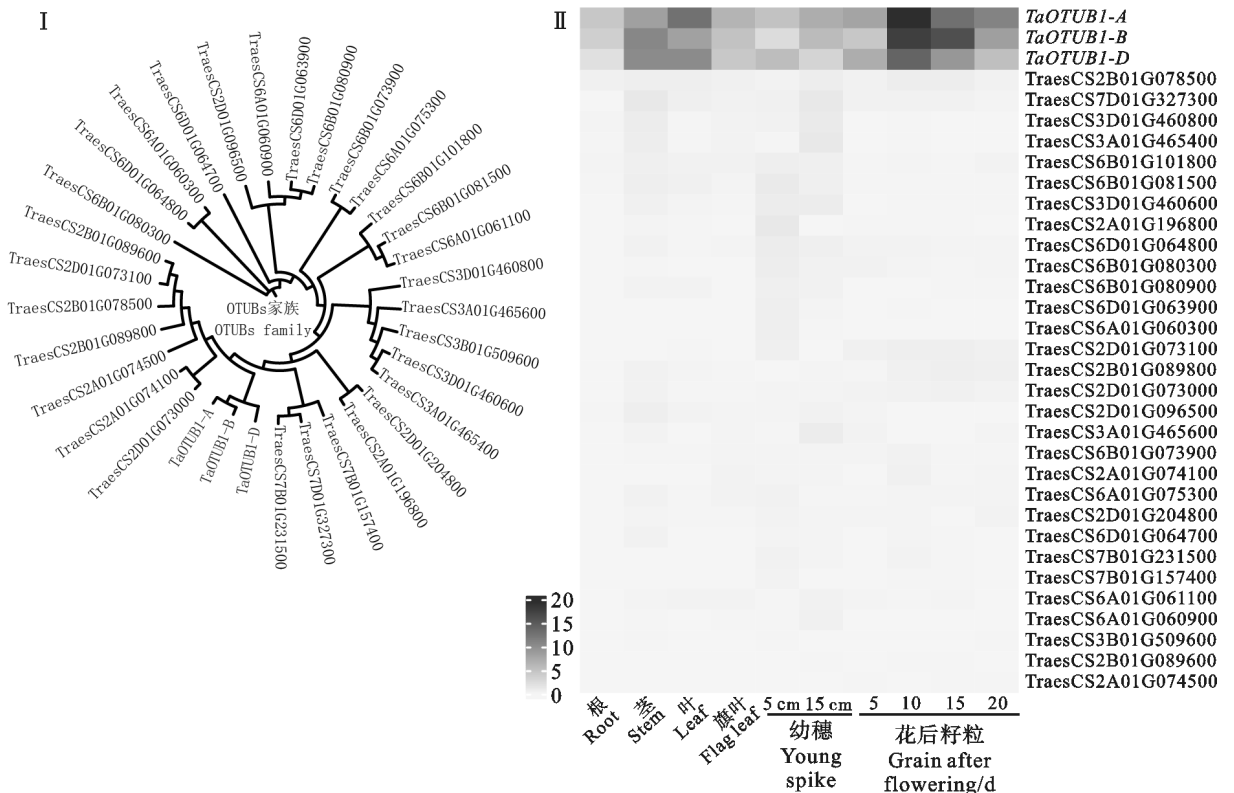
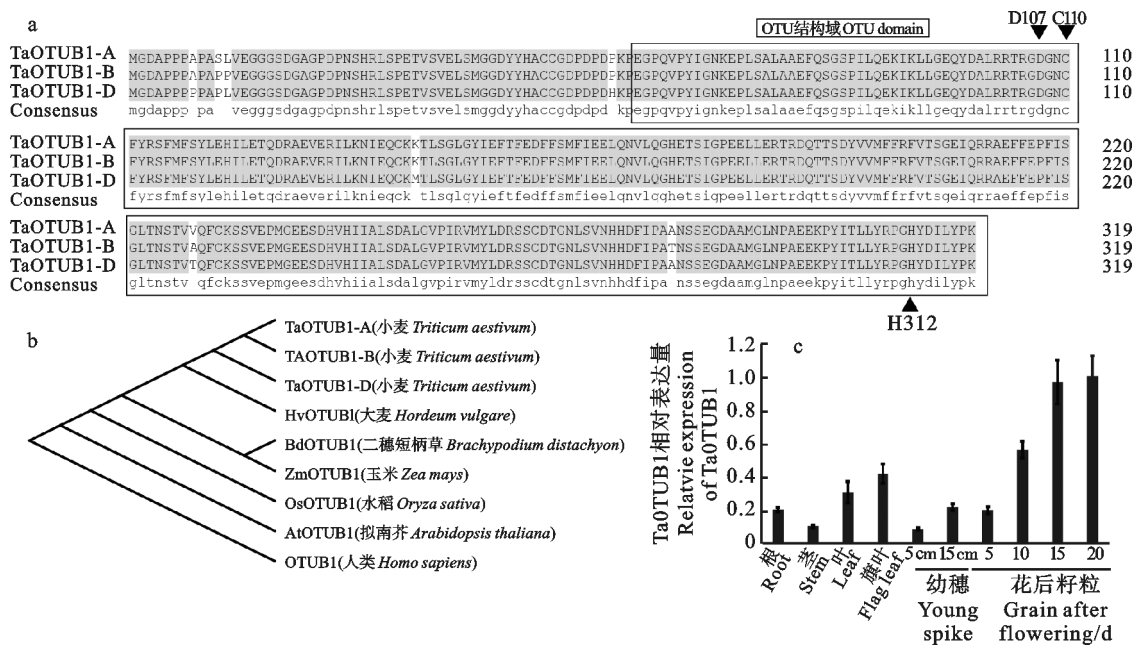


图 1 小麦 OTUBs 家族成员的进化 (I) 和表达模式 (II) 分析

Fig. 1 Phylogenetic (I) and expression pattern (II) analysis of the OTUBs family members in wheat

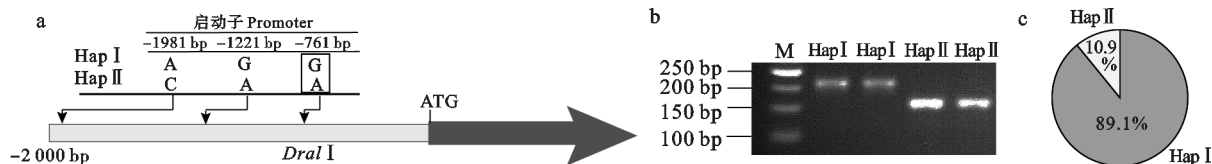


a: 箭头所指是 OTU 结构域中假定催化三联体的保守氨基酸, 分别为 107 位的天冬氨酸(D107)、110 位的半胱氨酸(C110)和 312 位的组氨酸(H312); b: 进化树; c: qRT-PCR (*TaOTUB1-A*)。

a: Arrows indicate the conserved amino acids assumed to catalyze the triad in the OTU domain, namely aspartic acid at position 107 (D107), cysteine at position 110(C110), and histidine at position 312(H312); b: Phylogenetic tree; c: qRT-PCR (by *TaOTUB1-A*).

图 2 *TaOTUB1* 的蛋白结构 (a) 和进化 (b) 及基因表达 (c) 分析

Fig. 2 Analysis of the protein structure (a), phylogenetic (b), and gene expression (c) of *TaOTUB1*



a: *TaOTUB1-Ap* 核苷酸多态性和单倍型分析; b: 分子标记开发和酶切验证; M: DL500; c: *TaOTUB1-Ap* 不同单倍型在 313 份小麦品种中的分布频率。

a: *TaOTUB1-Ap* nucleotide polymorphism and haplotype analysis; b: Molecular marker development and enzyme digestion validation; M: DL500; c: Distribution frequency of different haplotypes of *TaOTUB1-Ap* in 313 wheat varieties.

图 3 *TaOTUB1-Ap* 单倍型分析和分子标记开发

Fig. 3 Haplotype analysis and molecular marker development of *TaOTUB1-Ap*

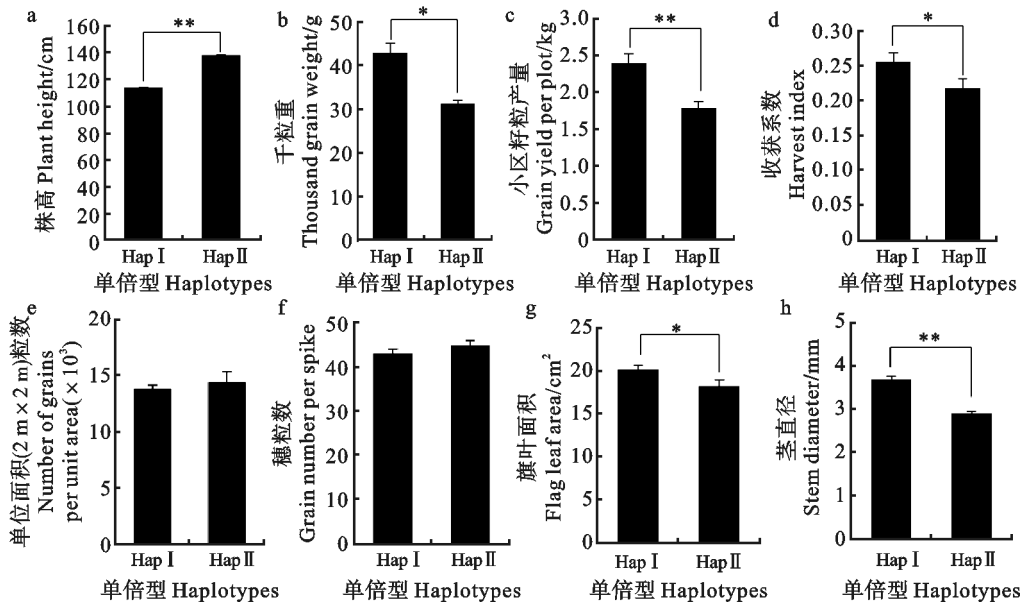
2.4 *TaOTUB1-Ap* 的自然变异与株型和产量相关

为了解 *TaOTUB1-Ap* 的自然变异与株型和其他产量相关性状的关系, 在 313 份小麦品种中随机选取 8 个具有 Hap I 单倍型的小麦品种和 6 个具有 Hap II 单倍型的小麦品种, 在大田环境下进行农艺性状调查。结果表明, 相较于具有 Hap II 的小麦品种, 具有 Hap I 的小麦品种其产量相关性状具有综合优势, 表现为株高更低, 千粒重和收获系数更高, 茎直径更粗, 旗叶面积更大 (图 4), 而穗粒数和小区产量 (2 m × 2 m) 没有显著差异。具有 Hap I 的小麦品种较具有 Hap II 的小

麦品种更高。

2.5 优异单倍型 Hap I 在小麦育种过程中受到选择

进一步利用 SnpHub 数据库对中国地方 (CL) 和栽培小麦品种 (CC), 以及国外地方 (NCL) 和栽培小麦品种 (NCC) 中 Hap I 和 Hap II 的分布规律进行分析, 发现在中国育种过程中, 优异单倍型 Hap I 在地方小麦品种 (CL) 中占比为 34.3%, 而在栽培小麦品种 (CC) 中则上升至 69.7%。相对的, 非优异单倍型 Hap II 在地方品种中占比为 65.7%, 而在栽培小麦品种中则下降至 30.3% (图 5a)。进一步对优异单倍型 Hap I 在

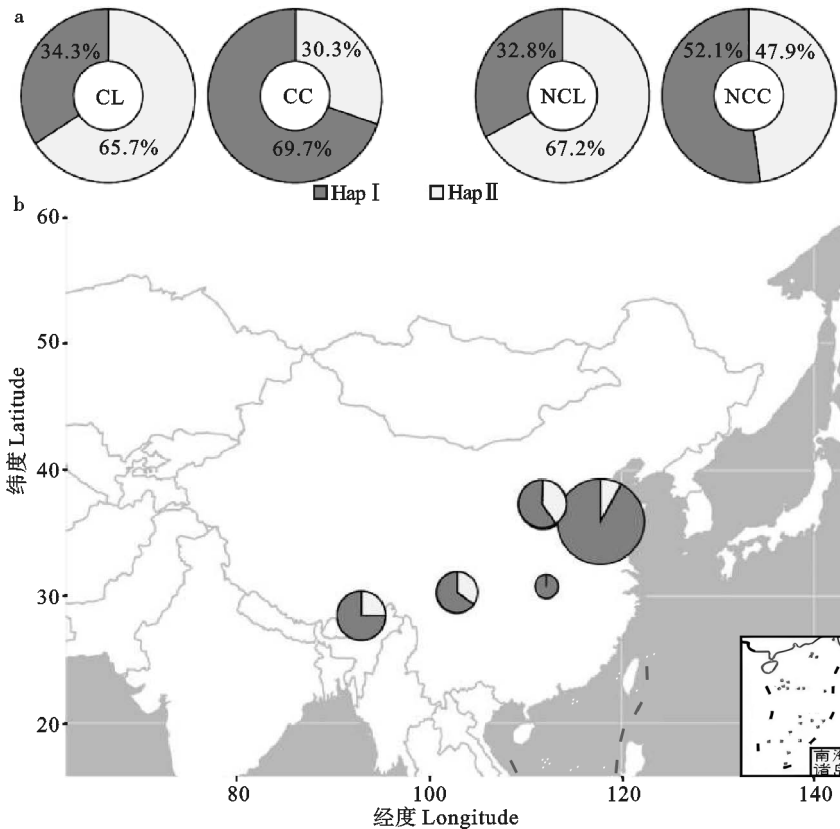


在大田环境下分别调查具有 Hap I 和具有 Hap II 小麦品种的农艺性状。所有数据为平均值±标准误[n = 8 个(Hap I)/6 个(Hap II)小麦品种 × 15 个生物学重复]。* 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$ 。

Agronomic traits were investigated in fields for wheat varieties possessing Hap I and Hap II, respectively. All data are presented as mean ± standard error [n = 8 (Hap I) / 6 (Hap II) wheat varieties × 15 biological replicates]. * and ** indicate significant difference at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

图 4 *TaOTUB1-Ap* 不同单倍型与农艺性状的相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis between different haplotypes of *TaOTUB1-Ap* and agronomic traits



a: 国内外普通小麦中 *TaOTUB1-Ap* 不同单倍型的分布频率。CL: 中国地方小麦品种 ($n = 102$); CC: 中国栽培小麦品种 ($n = 43$); NCL: 国外地方小麦品种 ($n = 107$); NCC: 国外栽培小麦品种 ($n = 422$); b: 中国栽培小麦中 *TaOTUB1-Ap* 不同单倍型的分布频率。

a: Distribution frequency of different haplotypes of *TaOTUB1-Ap* in domestic and foreign common wheat varieties. CL: Chinese landrace ($n = 102$); CC: Chinese cultivars ($n = 43$); NCL: None-Chinese landraces ($n = 107$); NCC: None-Chinese cultivars ($n = 422$); b: Distribution frequency of different haplotypes of *TaOTUB1-Ap* in Chinese cultivated wheat.

图 5 *TaOTUB1-Ap* 不同单倍型在普通小麦中的分布频率

Fig. 5 Distribution frequency of different *TaOTUB1-Ap* haplotypes in common wheat varieties

中国栽培小麦中的地理分布进行调查,发现在中国主要小麦产区,优异单倍型 Hap I 相较于非优异单倍型 Hap II 都是优势单倍型,被广泛利用(图 5b)。相似的,优异单倍型 Hap I 在国外栽培小麦品种中(NCC)的占比高于国外地方品种(NCL)(图 5a)。以上结果表明,优异单倍型 Hap I 在现代小麦育种过程中受到积极选择和利用。

3 讨论

自然变异是现代作物遗传育种的主要基因资源之一,充分挖掘作物中的自然变异对作物改良具有重要意义^[27-28]。目前,已有许多优异自然变异被发掘。例如,在水稻驯化过程中*COLD11*(CHILLING TOLERANCE DIVERGENCE 11)第一外显子中的 GCG 序列重复赋予水稻耐寒性^[29]。*OsDSK2a-G*(*OsDOMINANT SUPPRESSOR of KAR2a-G*)被认为是一种能有效提高水稻耐盐性的自然变异^[30]。*bZIP68*(*Basic leucine zipper 68*)启动子的自然变异改变玉米耐冷性^[31]。*ZmMSH7*(*ZmMutS-homologous 7*)的自然变异在减数分裂阶段能改善花粉育性,提高玉米产量^[32]。本研究利用 748 份小麦基因组自然变异数据对*TaOTUB1*基因进行自然变异分析,发现在普通小麦中主要存在 Hap I 和 Hap II 两种单倍型。其中,Hap I 是有利于株高降低、产量增加的优异单倍型。

多性状的协同改良是决定小麦改良效率的关键因素,而基因的多效性可能是小麦育种过程中影响多性状协同改良的关键因素^[33]。例如,小麦*TaGS5-A*(*Grain size 5*)外显子的自然变异引起粒宽增加、株高降低^[34]。*TaSnRK2.10-A*(*Sucrose non-fermenting related protein kinase 2.10*)的自然变异引起籽粒大小和穗长增加、株高降低^[35]。*TaPRR1*(*Pseudo-response regulator 1*)的等位变异与抽穗期、株高和粒宽等产量性状显著相关^[36]。*Rht24b*和*Rht8*(*Reduced height*)的自然变异可以在不影响小麦产量的情况下降低株高^[37-38]。本研究通过分析*TaOTUB1-Ap*的自然变异与产量性状的相关性,发现*TaOTUB1-Ap*的自然变异与株高、千粒重、茎直径、旗叶面积等多个产量性状显著关联。这可能归因于*TaOTUB1*在各个组织广泛表达,且可能参与调控分生组织活性^[22]。可见,多效基因在产量性状协同改良中可能极具应用前景。

普通小麦作为异源六倍体,大部分基因含有三个部分同源基因。虽然三个部分同源基因序列高度相似,但目前小麦中已经发掘的控制产量相关性状,如株型、穗粒数、千粒重的 QTL 多来自 A 基因组;同时普通小麦的形态特征也更像 A 基因组供体物种,这种现象称为 A 基因组显性^[39]。本研究结果也表明,*TaOTUB1-A*的等位变异与多个产量性状均密切相关。小麦中*GW2*(*Grain weight 2*)基因包含*TaGW2-A1*,*TaGW2-B1*和*TaGW2-D1*三个成员,*TaGW2-A1*是控制粒长、粒宽和籽粒大小的主效基因^[40]。而*TaGW2-B1*和*TaGW2-D1*调控籽粒性状的效应相对弱于*TaGW2-A1*^[41]。这种亚基因组拷贝之间的功能差异可能与亚基因组间启动子调元件的差异或者翻译后修饰有关^[42-43]。然而,相关机制仍有待进一步探索。

参考文献:

- [1]WANG B,SMITH S M,LI J. Genetic regulation of shoot architecture [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 437.
- [2]KHUSH G S. Green revolution: The way forward [J]. *Nature Reviews. Genetics*, 2001, 2(10): 815.
- [3]JIAO Y Q,WANG Y H,XUE D W, et al. Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice [J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(6): 541.
- [4]YUE E K,LI C,LI Y, et al. MiR529a modulates panicle architecture through regulating squamosa promoter binding-like genes in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, 94(4-5): 469.
- [5]MIURA K,IKEDA M,MATSUBARA A, et al. OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice [J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(6): 545.
- [6]LU Z F,YU H,XIONG G S, et al. Genome-wide binding analysis of the transcription activator ideal plant architecture1 reveals a complex network regulating rice plant architecture [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(10): 3743.
- [7]SONG X G,MENG X B,GUO H Y, et al. Targeting a gene regulatory element enhances rice grain yield by decoupling panicle number and size [J]. *Nature Biotechnology*, 2022, 40(9): 1403.
- [8]JIN J,HUANG W,GAO J P, et al. Genetic control of rice plant architecture under domestication [J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1365.
- [9]TAN L B,LI X R,LIU F X, et al. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication [J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1360.
- [10]SUN L,XU H Q,SONG J, et al. OsNAC103, a NAC transcription factor, positively regulates leaf senescence and plant architecture in rice [J]. *Rice*, 2024, 17(1): 15.
- [11]LUO L X,XIE Y L,YU S J, et al. The DNAJ domain-containing heat-shock protein NAL11 determines plant architecture by mediating gibberellin homeostasis in rice (*Oryza sativa*) [J]. *The New Phytologist*, 2023, 237(6): 2163.

- [12] QU R H, ZHANG P X, LIU Q, *et al.* Genome-edited ATP BINDING CASSETTE B₁ transporter SD8 knockouts show optimized rice architecture without yield penalty [J]. *Plant Communications*, 2022, 3(5): 100347.
- [13] LIU T Z, ZHANG X, ZHANG H, *et al.* Dwarf and High TILLERING1 represses rice tillering through mediating the splicing of D14 pre-mRNA [J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(9): 3301.
- [14] JIAN C, HAO P A, HAO C Y, *et al.* The miR319/TaGAMYB3 module regulates plant architecture and improves grain yield in common wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *The New Phytologist*, 2022, 235(4): 1515.
- [15] DIXON L E, PASQUARIELLO M, BODEN S A. TEOSINTE BRANCHED1 regulates height and stem internode length in bread wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(16): 4742.
- [16] YU X D, DONG J, DENG Z G, *et al.* *Arabidopsis* PP6 phosphatases dephosphorylate PIF proteins to repress photomorphogenesis [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(40): 20218.
- [17] KATHARE P K, XU X S, NGUYEN A, *et al.* A COP1-PIF-HEC regulatory module fine-tunes photomorphogenesis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2020, 104(1): 113.
- [18] ZHANG L C, HE G H, LI Y P, *et al.* PIL transcription factors directly interact with SPLs and repress tillering/branching in plants [J]. *The New Phytologist*, 2022, 233(3): 1414.
- [19] LI X T, CAO B L, DU D J, *et al.* TaACTIN7-D regulates plant height and grain shape in bread wheat [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2023, 50(11): 895.
- [20] KONG X C, WANG F, WANG Z Y, *et al.* Grain yield improvement by genome editing of TaARF12 that decoupled peduncle and rachis development trajectories via differential regulation of gibberellin signalling in wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(10): 1990.
- [21] LU L N, ZHAI X G, LI X L, *et al.* Met1-specific motifs conserved in OTUB subfamily of green plants enable rice OTUB1 to hydrolyse Met1 ubiquitin chains [J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 4672.
- [22] WANG S S, WU K, QIAN Q, *et al.* Non-canonical regulation of SPL transcription factors by a human OTUB₁-like deubiquitinase defines a new plant type rice associated with higher grain yield [J]. *Cell Research*, 2017, 27(9): 1142.
- [23] KEREN I, LACROIX B, KOHRMAN A, *et al.* Histone deubiquitinase OTU1 epigenetically regulates DA1 and DA2, which control *Arabidopsis* seed and organ size [J]. *iScience*, 2020, 23(3): 100948.
- [24] ZHANG H, MA J, LIU J J, *et al.* Molecular characterization of the TaWTG1 in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Gene*, 2018, 678: 23.
- [25] HUANG K, WANG D K, DUAN P G, *et al.* WIDE AND THICK GRAIN1, which encodes an otubain-like protease with deubiquitination activity, influences grain size and shape in rice [J]. *The Plant Journal*, 2017, 91(5): 849.
- [26] CHI Q, GUO L J, MA M, *et al.* Global transcriptome analysis uncovers the gene co-expression regulation network and key genes involved in grain development of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2019, 19(6): 853.
- [27] WANG T Y, HE W C, LI X X, *et al.* A rice variation map derived from 10 548 rice accessions reveals the importance of rare variants [J]. *Nucleic Acids Research*, 2023, 51(20): 10924.
- [28] MITCHELL-OLDS T, SCHMITT J. Genetic mechanisms and evolutionary significance of natural variation in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, 2006, 441(7096): 947.
- [29] LI Z T, WANG B, LUO W, *et al.* Natural variation of codon repeats in COLD11 endows rice with chilling resilience [J]. *Science Advances*, 2023, 9(1): eabq5506.
- [30] WANG J, ZHU R, MENG Q S, *et al.* A natural variation in OsDSK2a modulates plant growth and salt tolerance through phosphorylation by SnRK1A in rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(7): 1881.
- [31] ZHU Y F, ZHU G T, XU R, *et al.* A natural promoter variation of SIBBX31 confers enhanced cold tolerance during tomato domestication [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(5): 1033.
- [32] JIANG L G, GUO T, SONG X Y, *et al.* MSH7 confers quantitative variation in pollen fertility and boosts grain yield in maize [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(5): 1372.
- [33] LI A L, HAO C Y, WANG Z Y, *et al.* Wheat breeding history reveals synergistic selection of pleiotropic genomic sites for plant architecture and grain yield [J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(3): 504.
- [34] 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.
- [35] ZHANG Z G, LV G D, LI B, *et al.* Isolation and characterization of the TaSnRK2.10 gene and its association with agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *PLoS One*, 2017, 12(3): e0174425.
- [36] SUN H, ZHANG W P, WU Y Z, *et al.* The circadian clock gene, TaPRR1, is associated with yield-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 285.
- [37] TIAN X L, XIA X C, XU D A, *et al.* Rht24b, an ancient variation of TaGA2ox-A9, reduces plant height without yield penalty in wheat [J]. *New Phytologist*, 2022, 233(2): 738.
- [38] CHAI L L, XIN M M, DONG C Q, *et al.* A natural variation in Ribonuclease H-like gene underlies Rht8 to confer "Green Revolution" trait in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(3): 377.
- [39] YANG X Y, SU H D, ZHANG M Z, *et al.* Polyploidization and domestication [J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2021, 51(10): 1457.
- [40] SIMMONDS J, SCOTT P, BRINTON J, *et al.* A splice acceptor site mutation in TaGW2-A1 increases thousand grain weight in tetraploid and hexaploid wheat through wider and longer grains [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(6): 1099.
- [41] ZHANG Y, LI D, ZHANG D B, *et al.* Analysis of the functions of TaGW2 homoeologs in wheat grain weight and protein content traits [J]. *The Plant Journal*, 2018, 94(5): 857.
- [42] WANG M Y, LI Z J, ZHANG Y E, *et al.* An atlas of wheat epigenetic regulatory elements reveals subgenome divergence in the regulation of development and stress responses [J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(4): 865.
- [43] DIEZ C M, ROESSLER K, GAUT B S. Epigenetics and plant genome evolution [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 18: 1.