

小麦穗发育机制及影响因素的研究进展

韦加固¹, 杨佳庆¹, 冉莉萍², 董颀闻¹, 吴雨阳¹, 熊飞¹, 余徐润¹

(1. 扬州大学生物科学与技术学院, 江苏扬州 225009; 2. 扬州大学广陵学院, 江苏扬州 225000)

摘要: 小麦穗发育是一个复杂的形态建成过程, 包括生长锥分化、幼穗器官分化、性细胞发育等。该过程不仅受多基因构成的网络调控, 还会因外界环境因素(光照、温度、水分和营养供给等)的影响, 表现出明显的可塑性。本综述旨在系统梳理和分析当前国内外关于小麦穗发育机制的研究结果, 重点探讨小麦小穗分生组织分化和小花发育过程的基因调控特征, 以及温度、水分和激素等非生物胁迫对小麦穗发育的影响, 以探索小麦穗性状的遗传改良及栽培技术的优化。

关键词: 小麦; 穗; 籽粒; 基因; 非生物胁迫

中图分类号: S512.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)08-1121-15

Research Progress on Mechanism and Influencing Factors of Wheat Spike Development

WEI Jiagu¹, YANG Jiaqing¹, RAN Liping², DONG Jinwen¹, WU Yuyang¹, XIONG Fei¹, YU Xurun¹

(1. College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China;

2. Guangling College, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225000, China)

Abstract: The development of wheat spike is a complex morphogenetic process, including the differentiation of growth cones, the differentiation of young spike organs, and the development of sex cells. This process is not only regulated by the network composed of multiple genes, but also influenced by external environmental factors (light, temperature, water, and nutrient supply, etc.), showing obvious plasticity. This review aims to systematically review and analyze the current domestic and foreign research results on the mechanism of wheat spike development, focusing on the gene regulation characteristics of wheat spike meristem differentiation and floret development, as well as the effects of abiotic stresses such as temperature, water, and hormones on wheat spike development, so as to explore the genetic improvement of wheat spike traits and the optimization of cultivation techniques.

Keywords: Wheat; Spike; Grain; Gene; Abiotic stress

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 作为世界上最重要的粮食作物之一, 满足了世界上三分之一以上人口的饮食需求^[1]。然而, 面对全球人口的迅速增长和气候变化带来的挑战, 迫切需要通过提高小麦的产量以满足逐渐增长的需求^[2]。小麦产量由单位面积有效穗数、穗粒数和千粒重三个要素共

同决定。随中国农业生产力水平的不断提高, 小麦单位面积的穗数增长已趋于平缓, 而千粒重主要受品种的遗传特性影响, 因此, 调整影响穗粒数形成及其多少的相关因素, 已成为提高小麦产量的重要途径^[3]。

穗粒数的多少直接取决于存活的可育小花数

收稿日期: 2024-10-28 修回日期: 2025-03-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(31801269, 31971810); 中国博士后科学基金项目(2018M642332); 江苏省青蓝项目[su(2020)no. 42]; 江苏省高等学校重点学科发展项目

第一作者 E-mail: 2917455175@qq.com(韦加固)

通讯作者 E-mail: xryu@yzu.edu.cn(余徐润)

量。在小麦幼穗分化的早期阶段,一个小穗可以分化出 8 个以上的小花原基。然而,随着小麦进入拔节期,穗的顶部、基部以及中部小穗中四号位以上的小花出现大量退化,只有存活下来的小花继续发育,成为可育小花,可育小花最终形成籽粒,而小花的退化导致小麦穗粒数减少,并直接影响了小麦的产量。此外,穗粒数的多少也受到花序结构的显著影响,优化小麦穗发育过程中的花序结构也成为提升产量的关键策略^[4-5]。

近年来,大量研究揭示了影响小麦穗发育的相关基因以及影响花序结构形成的环境因素。本文综述了小麦穗的形态发育,穗发育相关基因解析及穗形态建成机制,分析了高温、干旱和激素等非生物逆境对穗发育的影响,旨在为小麦生产的高产、高质、高效发展提供理论参考。

1 小麦穗发育的形态特征

1.1 幼穗发育规律

小麦是禾本科小麦属植物,其花序结构与同为禾本科植物的水稻不同,表现为无分枝的穗状花序^[6]。小麦穗发育过程中花序的穗轴不形成长枝,而是直接由无柄的小穗以两行交错的方式附着,构建成无分支的穗状结构。每个小穗能够孕育 8 朵以上小花,但最终仅形成 3~6 朵可育小花,其余小花退化^[7-8]。

小麦的幼穗分化期是其整个生长周期中最为关键的阶段之一,对最终的籽粒产量具有显著影响。小麦幼穗分化是一个连续且精细的生长过程,前人根据穗器官分化的特征,将幼穗的生长发育过程划分为八个时期(图 1 和图 2):伸长期、单棱期、二棱期、护颖原基分化期、小花原基分化期、雌雄蕊分化期、药隔形成期和四分体时期^[9]。在

小麦生长至 3~4 叶期时,茎顶端分生组织分化形成穗原基,标志着小麦正式开始生殖生长,该阶段穗的生长锥迅速生长并在基部分化出第一个叶原基,此时茎生长锥即为穗原基^[10],此阶段被称为幼穗原基分化期(伸长期)(图 1A)。随着生长锥的发育,基部自下而上分化出环状突起的苞叶原基,幼穗呈环状圆柱体形状,定义为单棱期(图 1B)。穗原基继续分化,上部出现新的苞叶原基和小穗原基,并进入二棱期(图 1C)。在二棱后期,小穗原基明显大于苞叶原基,并呈现交错排列。小麦幼穗的进一步发育导致护颖原基在穗中部的小穗基部出现,称作下位护颖原基,随后在小穗基部的另一侧出现第二个护颖原基,称作上位护颖原基,上部小穗和下部小穗的护颖原基也随穗的生长相继出现,该时期称为护颖原基分化期^[11](图 1D)。在小麦穗的中部,当小穗中下位护颖的上方逐渐出现小花外颖原基的突起时,这标志着幼穗的发育进入了小花原基分化期(图 1E)。在外颖原基出现后,将在其上部出现小花生长锥,后续雌雄蕊原基将由其分化而成^[12]。幼穗的中部出现护颖原基,标志着小花分生组织的分化,直至顶小穗的出现,最终确定小麦穗中小穗的数量^[13]。

1.2 性细胞发育过程

在小麦小穗发育过程中,减少小花退化率和增加可育小花数量成为优化农作物花序结构、提高产量的关键策略之一。为了便于研究小花的发育过程,研究者根据雌雄蕊发育的形态变化,将该过程划分为不同发育时期^[14]。

小穗雌雄蕊原基分化期的标志是小花原基顶部形成 3 个雄蕊以及中间突起的椭圆形雌蕊原基^[15](图 2A),当一个穗中第三位小花出现雌

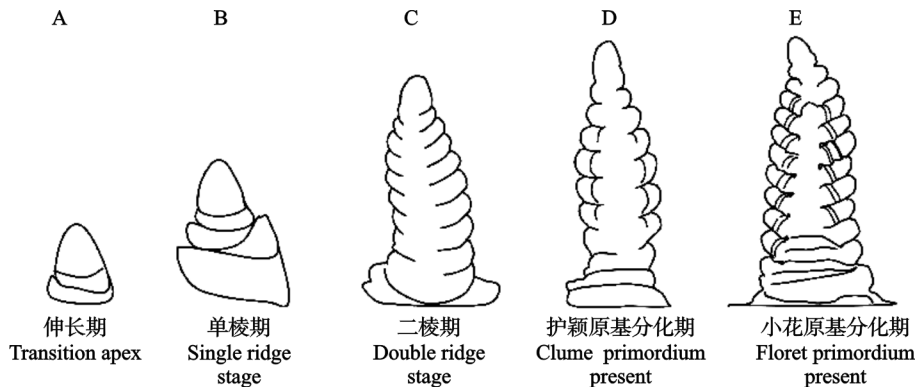


图 1 小麦幼穗分化过程

Fig. 1 Process of wheat spike differentiation

雄蕊原基,且第一位小花雌雄蕊原基明显增大时,药隔形成期开始出现。药隔形成期分为小凹期、凹期和大凹期(图 2B)。小凹期是药隔形成的初期,特征是雌蕊顶部出现凹陷和雄蕊的突起。随着雌蕊的发育,体积增大,花药的 4 个腔室开始显现,这一阶段即为凹期。在大凹期,雌蕊两侧迅速生长,形成更深的内陷结构,外颖的芒也开始生长和伸长。雌蕊远轴侧细胞快速分裂和生长,形成 2 个明显突起即雌蕊柱头原基,标志着柱头突起期的开始(图 2C)。未退化小花柱头继续伸长,雌雄蕊高度相近,子房开始形成,进入柱头伸长

期^[16](图 2D)。当柱头伸长至最大时,在柱头上开始形成羽毛或冠毛突起,迅速覆盖柱头的基部并向上生长。此时雌雄蕊发育进入柱头羽毛突起期(图 2E)。然后柱头羽毛不断伸长,进入柱头羽毛伸长期(图 2F),此时内颖与外颖壳等长,其珠心中的胚囊母细胞经历减数分裂形成大孢子四分体^[17]。随着发育的推进,远端的孢子发育成成熟的胚囊,其余 3 个孢子解体退化。在四分体时期至开花期,最早形成柱头羽毛的小花继续生长,后续发育的小花也逐渐进入柱头伸长期^[18]。

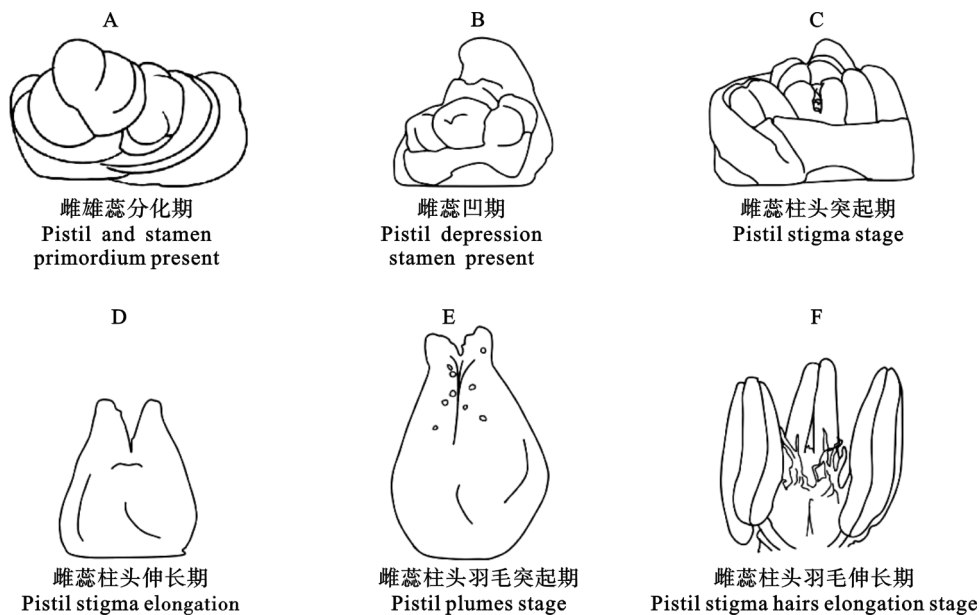


图 2 小麦雌蕊分化过程

Fig. 2 Differentiation process of wheat pistil

2 小麦穗部形态建成的基因调控机制

已有研究表明,调控小麦穗发育的基因和数量性状位点(QTL)对小穗数量、小花活性等性状具有重要影响。这些基因包括控制小麦开花时间的调节基因,参与植物激素调节穗发育的相关基因,影响小穗发育的转录因子(TF)和 microRNA,以及调控小麦小花中雌雄蕊发育的相关基因^[19-21]。可见,通过调节小麦穗发育进程或结构,以影响小穗数量及小花活性,是提高小麦产量的一个重要策略。

2.1 基因调控小麦穗从 SAM 向 IM 转变

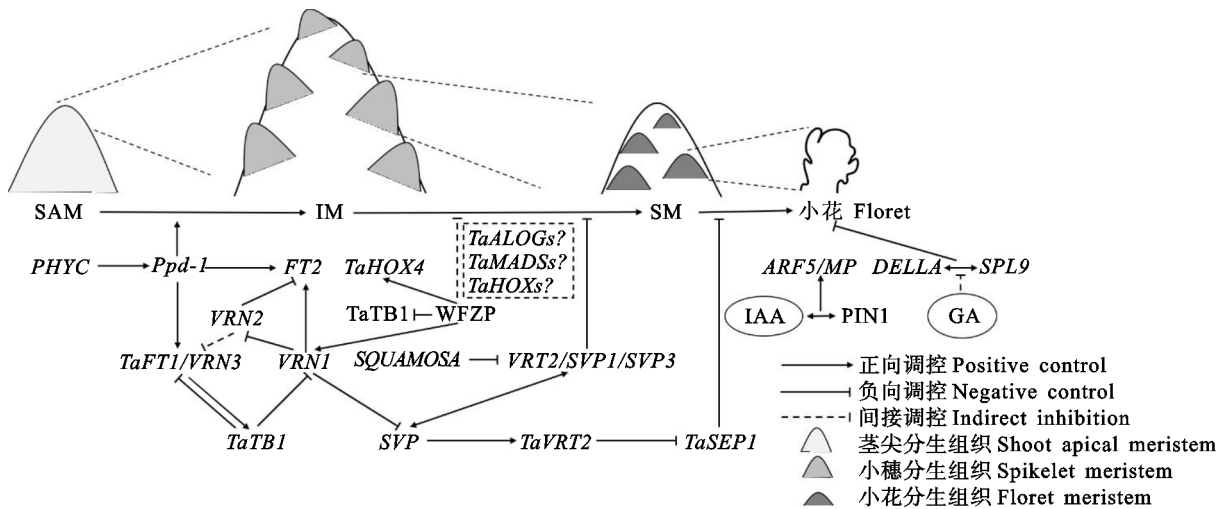
在小麦穗发育过程中,从营养生长期的顶端分生组织向生殖生长期的花序分生组织的转变是一个关键的步骤。这一时期的转变由多个基因通过相互作用共同调控^[22]。目前,已在小麦中鉴定

出参与茎尖分生组织(SAM)向花序分生组织(IM)转换的基因。

对于冬性小麦,需要经历冬季低温条件的春化过程才可以正常开花,而春性小麦因春化相关基因的突变而不需要经过这一过程。在小麦和大麦中,主要调控春化反应的基因包括 *VERNALIZATION1* (*VRN1*)^[23]、*VRN2*^[24] 和 *VRN3*^[25], 这些基因通过复杂的上位相互作用,在调节小麦 IM 活性和维持 SM 的身份过程中起着至关重要的作用^[26]。特别是, *VRN1* 作为影响小麦开花时间的关键基因,春化过程中在叶片中表达增加,抑制 *VRN2* 的转录活性^[27],促进 *VRN3* 的表达以及小麦从营养生长到生殖生长的过渡(图 3)。Li 等^[28] 研究发现,与小麦春化基因 *VRN1* 相似,拟南芥中的 *FRUITFULL 1* (*FUL1*)、*FUL2* 和 *FUL3* 在确定 IM 身份方面起冗余作用。

调节小麦开花的基因除了 *VRN* 之外,光周期基因 *Ppd* 是影响小麦开花时机的第二个关键环境信号^[26]。小麦是一种光周期敏感植物,只有在达到足够的日照长度后才会开花。光周期基因 (photoperiod, *Ppd*) 在遗传上控制对光周期的反应,对于光周期不敏感的小麦品种,其无论日照长短都会诱导开花^[29]。*Ppd-1* 是伪反应调节因子 (PRR) 基因家族的成员,其蛋白质复合体中包含一个 CCT [CONSTANS, CONSTANS-like, TIMING OF CAB 1 (TOC1)] 和一个伪接收体结构域^[30]。在温带谷物中,*Ppd-1* 基因发生突变会影响作物对长日照 (LD) 的敏感性。Boden 等^[31] 发现, *Ppd-1* 通过调控 *FLOWERING LOCUS T1 (FT1)* 的表达调节开花, *FT1* 的表达增加会促进花的生

长发育 (图 3)。这与拟南芥中 *FLOWERING LOCUS T (FT)* 基因通过促进 *APETALA1* 表达来加速开花一致^[32]。小麦中的拟南芥 *FT* 同源基因 *TaFT1* 在叶片中表达并转运至 SAM, 与 *FLOWERING LOCUS D-like (FDL)* 和 14-343 蛋白形成复合物^[33]。该复合物通过调节发育中花序感知到的开花信号的强度控制开花时间, 从而促进 SAM 向 IM 的转变。对 *Ppd-1* 及 *FT1* 功能缺失突变体的研究, 揭示了他们在延缓从 SAM 向 IM 的过渡、延长穗发育时间以及在增加小穗数量的重要作用^[31,34]。此外, *Ppd-1* 还能激活 *FLOWERING LOCUS T2 (FT2)* 基因的表达, *FT2* 是六倍体小麦中小穗发育的关键调节因子, 通过促进 IM 向顶端小穗形成阶段的过渡最终确定小穗数量^[35] (图 3)。



SAM: 枝条顶端分生组织; IM: 花序分生组织; SM: 小穗分生组织。
 SAM: Shoot apical meristem; IM: Inflorescence meristem; SM: Spikelet meristem.

图 3 小麦花序发育过程中分生组织转变的遗传调控

Fig. 3 Genetic regulation of the transition of meristems during inflorescence development of wheat

除此之外, *FT* 直系同源物 *VERNALIZATION3 (VRN3)* 也可以通过激活 *VRN1* 的表达来促进开花。光敏色素 C (*PHYC*) 是 *Ppd-1* 和 *VRN3/TaFT1* 的上游激活因子, 与小麦穗的发育相关, 使其具有更长的穗轴和穗长, 以及更少的小穗数^[36]。*BRANCHED1/TEOSINTE BRANCHED1-LIKE 1 (BRCL)* 是 *TEOSINTE BRANCHED 1 (TB1)*、*CYCLOIDEA* 和 *PCF (TCP)* 转录因子家族的成员, 被鉴定为玉米 (*Zea mays*) 中 *TB1* 的直系同源基因^[37]。*BRCL* 在腋芽中表达, 调控分生组织的分化。当 *BRCL* 在 SAM 中异位表达时, 它能够与 *FT* 蛋白相互作用, 从而抑制 *FT* 蛋白的功能, 通过延迟 SAM 中花的发育来发挥作用^[38]。Dixon LE 等^[39] 研究发现, 小麦中的

TB1 以剂量依赖的方式调节花序结构。*TB1* 蛋白通过与 *FT1* 相互作用, 抑制 *FT1* 促进花分生组织基因表达的能力, 从而负向调节 SAM 向 IM 的转变。此外, 通过增加 *TB1* 的表达量, 可以减少小穗分生组织基因的表达, 进而促进成对小穗的发育并延缓花序的生长^[40]。*MADS-box* 蛋白作为转录因子, 其表达模式的变化与小麦花序形态的多样性密切相关。特别是, *MADS-box* 家族成员 *MADS14*、*MADS15* 和 *MADS18* 的敲除突变体表现出从 SAM 到 IM 的过渡延迟, 导致形成更多的芽而非花序^[41]。因此, *VRN1*、*Ppd-1*、*FT1* 和 *TaTB1* 基因的精确调控对于 SAM 到 IM 的转变至关重要, 这些因素共同微调小麦穗发育的形态

建立。

此外,对小麦雌雄蕊的发育机制的研究在改良小麦性状、提高小麦产量方面具有重要意义。*TRP* 基因参与小麦中三雌蕊表型的调控,与正常的亲本小麦品系相比,4个 *TRP* 基因突变体的子一代群体的籽粒重量增加了2倍以上,表明 *TRP* 基因在提高产量和发展小麦杂交育种方面具有巨大潜力^[42]。Guo等^[43]研究发现,在*TaW12* 敲除突变体中,观察到雄蕊向雌蕊不同程度的同源转化。乙烯也调节小麦中雌雄蕊的发育,乙烯转导基因*TaETR1*、*TaCTR1*、*TaEIN2* 和乙烯响应基因*TaERF* 在雌蕊发育中表达显著上调,外源喷施ETH抑制多雌蕊性状小麦中雄蕊的发育,并促进雄蕊转化为雌蕊或类雌蕊结构^[44]。

2.2 基因调控小麦小穗的发育

在小麦中,茎部从营养生长向生殖生长的转换,即从内生分生组织到花序分生组织的过渡,标志着穗发育的初期。这一阶段涉及数千个基因的启动和相互作用,这些基因共同促进和调控穗和小花的形态建成过程,最终形成籽粒^[45]。小麦穗的总小穗数以及每个小穗内能够发育成的小花数由花序分生组织至小穗分生组织过渡的时间决定,这两个因素直接影响了小麦的籽粒产量。因此,深入理解这一发育过程的调控机制对提高小麦产量具有重要意义。

转录因子在小麦从营养生长到生殖生长的转变及其花序结构的最终形成中扮演了关键角色^[12]。特别是AP2和MADS家族的转录因子通过相互作用,构建了一个复杂的调控网络,有效地控制了小麦穗发育过程中IM到SM的转变以及小穗的发育。在小麦穗发育中,作为四聚体复合物的MADS-box蛋白,其通过不同蛋白间的组合实现多样化的功能,类似于拟南芥和水稻中的ABCDE模型^[46-47]。Li等^[48]研究发现,属于SQUAMOSA家族的小麦MADS-box基因*VRN1*和*FUL2*在推动顶部小穗(TS)的形成及其发育中起着至关重要的作用(图3)。在*vrn1/ful2* 双突变体中,IM无法向TS转变,而在*vrn1*或*ful2* 单个突变体中,虽然IM可以向TS转变,但末端小穗的形成受到延迟^[49]。进一步的研究揭示,小麦中的*FUL2*和*FUL3*基因与拟南芥中的*API*、*CAL*和*FUL2*具有直系同源性,他们在确定SM身份中具有功能上的冗余^[28]。此外,SVP家族基因在调控开花时间方面发挥着重要作用^[50]。在拟南芥中,SVP

基因作为开花的抑制因子发挥作用^[51],而在小麦中,SVP基因的表达下调对于小穗和小花的正常发育是必需的。SVP家族分支MADS-box基因*TaVRT2*的高表达导致了*TaSEP1*的下调,延迟了小穗向小花发育的转换,增加了残基小穗的数量。有趣的是,在辣椒(*Capsicum annuum* L.)和番茄(*Solanum lycopersicum* L.)中,*TaSVP*同源基因*CaJOINTLESS*和*JOINTLESS*都起着促进开花的作用^[52-53]。在辣椒和番茄中,与小麦*VRT2*和*SVPI*基因功能相似的*CaJOINTLESS*和*JOINTLESS*基因都促进开花。Li等^[41]发现*SQUAMOSA*基因通过抑制SVP家族分支中的MADS-box基因*VEGETATIVE TO REPRODUCTIVE TRANSITION 2 (VRT2)*、*SHORT VEGETATIVE PHASE 1 (SVPI)*和*SVPI3*来促进小麦穗从IM向SM身份的转变(图3)。而在水稻中,MADS家族基因*MADS14*、*MADS15*和*MADS18*以及*PAN-CILE PHYTOMER 2/MADS34 (PAP2)*和*FRIZZY PANICLE (FZP)*表达上调可以促进BM向SM转化,导致产生更少的小穗^[54-55]。将这些基因敲除或抑制其表达将导致水稻穗复杂性的增加。小麦*TaPAP2*是编码水稻*PAP2*直系同源物,然而,与水稻中*OsPAP2*基因功能不同,小麦中过表达*TaPAP2*基因将减少其每穗小穗数,以此抑制SM的启动^[38]。Oxana等^[56]发现,小麦*WFZP*基因在促进SM向FM转化中发挥功能。*WFZP*正向调控*VRN1*和小麦*HOMEBOX 4 (TaHOX4)*的表达,影响小麦的穗粒数、穗大小和穗长,但其过表达也抑制次生小穗形成基因*BARREN STALK1 (TaBA1)*的表达,导致小穗数减少。此外,*WFZP*基因可能通过调节*TaALOG2*、*TaHOXs*和*TaMADSs*基因的表达来抑制IM向SM的转变,并调节穗粒数(图3)。小麦中哪些基因以及这些基因如何调控*WFZP*的表达有待进一步研究。

综上,许多基因通过其介导的信号转导路径以及关键的转录因子,对小麦从IM到SM的转变发挥了核心作用。尽管目前对于小麦IM向SM转换过程的研究尚存在局限,但小穗的精细发育机制仍然是植物学研究中值得深入探索的领域。

3 小麦穗发育过程的非生物胁迫调控

小麦穗发育状况与最终籽粒产量密切相关。小麦的生长周期可能遭受干旱、水浸、温度及光照

强度变化等非生物胁迫(图 4),都可能对穗部发育和籽粒形成产生负面影响。因此,深入了解影响小麦穗发育以及籽粒形成的因素,对实现小麦高产、优质意义重大^[57-58]。

3.1 外界温度变化对小麦穗发育的影响

温度作为影响小麦生长发育的关键非生物胁迫因素,对于确保小麦穗的正常发育及籽粒形成至关重要。然而,随着气候变化的加剧,极端高温或低温事件的频繁发生增加了小麦等农作物减产的风险^[59]。研究统计,全球超过 40%的小麦产量波动可归咎于气候变化导致的高温^[60]。高温胁迫通过加速小麦生长发育进程,扰乱光合作用与呼吸作用的平衡,叶片光合效率下降,同化物供给减少,籽粒灌浆期提前结束,导致小麦产量降低^[61]。Liu 等^[62]研究发现,处于生殖发育阶段的小麦遭受 30 °C 以上的高温胁迫,小穗中可育小花数明显减少,进而影响小麦穗粒数。极端高温还会导致活性氧(ROS)和活性氮(RNS)过量产生,当这类化合物生成与消耗平衡被打破时,会破坏小麦穗发育进程,导致可育小花数量减少^[63-65]。

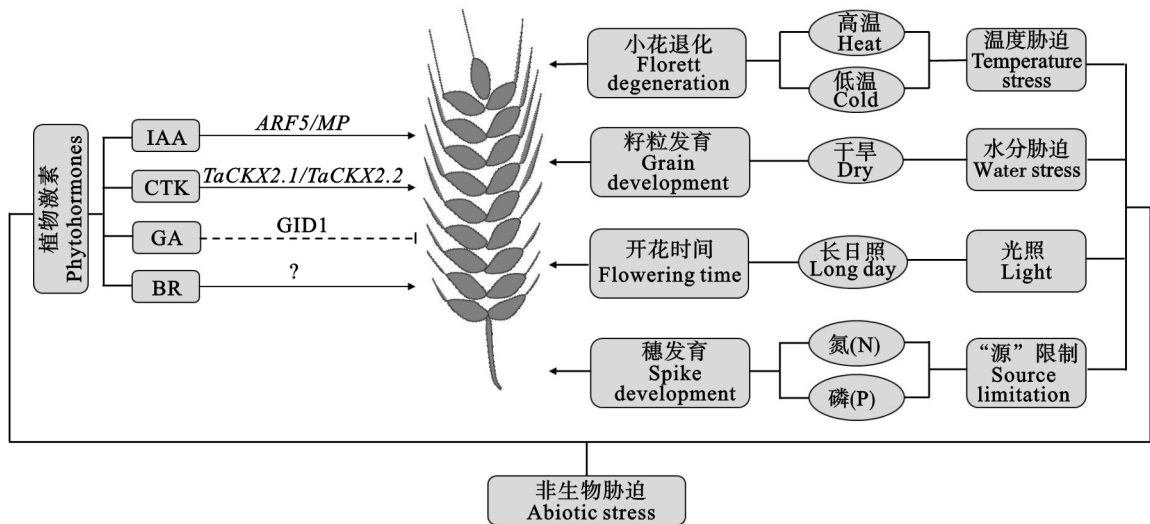
低温同样是限制小麦穗发育的一个重要因素。小麦中单个穗包含多个侧小穗,仅有一个顶部小穗。Liu 等^[66]通过盆栽实验观察到,小麦穗中顶部小穗对低温最为敏感,其次是基部小穗和中部小穗。早春的低温延缓了小穗基部小花的发育,有时甚至引起小花退化,导致无法形成籽粒^[67]。冬

季持续的冷风可降低每穗可育小花数和籽粒数,对小麦穗的生长发育产生不利影响^[68]。低温还会减少小麦穗中同化物的积累进而限制穗发育^[69]。低温诱导冷响应蛋白基因和 ABA 信号通路相关基因(*PP2Cs*、*SnRK* 基因等)的差异表达,从而影响穗发育过程的代谢反应,导致花器官发育延迟和顶小穗过早形成,最终减少每穗粒数^[70]。

研究表明,提高小麦中 *SnRK* 基因的表达可以增强植物对低温等非生物胁迫的耐受性,缓解低温对穗发育的影响。Zhang 等^[71]发现 *TaSnRK1* 通过磷酸化 *TaPAP6L* 来增加小麦体内的内源性 JA 含量,从而减轻低温胁迫对小麦生长发育的不利影响。低温胁迫下, *SnRK2s*、*ABFs* 和 *PP2C* 基因的表达增强,促进抗氧化酶和次生代谢产物增加,可缓解低温对小麦生长发育的影响^[72]。多项研究发现,外源海藻糖能缓解低温和高温对植物的不良影响^[73]。崔莹等^[74]指出,外源海藻糖可抑制顶小穗提早形成和小花退化,显著缓解低温导致的单穗粒数减少。外源海藻糖还能提高小花中内源性亚精胺水平,增加谷胱甘肽和抗坏血酸含量,促进谷胱甘肽—抗坏血酸循环,降低小花中活性氧含量,提高小花育性^[75]。

3.2 干旱胁迫对小麦小花发育和籽粒形成的影响

小麦穗发育过程中对于旱极其敏感,干旱胁迫可导致小穗不育的概率增加。干旱胁迫时,小麦花药细胞壁转化酶相关基因(*IVR1*)表达降低^[76],



箭头表示特定因素与穗发育相关联,虚线表示间接调控。问号表示目前尚未有研究阐明其具体机制。

The arrow indicates that specific factors are associated with spike development, and the dashed line indicates indirect regulation. The question mark indicates that there are no studies to clarify the specific mechanism.

图 4 非生物胁迫对小麦穗发育的影响
Fig. 4 Effects of abiotic stresses on the development of wheat spike

植物叶片的电子传递和 ATP 合成速度减缓^[77], 影响小麦穗的发育。小麦开花期每穗可育小花数量与成熟期每穗粒数呈显著正相关, 籽粒数量最终取决于小花原基存活或败育的数量^[78]。小花的分化与退化密切依赖于碳水化合物, 其中以蔗糖、果聚糖、葡萄糖和果糖为主的水溶性碳水化合物是同化物积累的关键指标。穗中小花的发育需要这些同化物从源器官到库器官的转移, 在生殖生长期前, 干旱胁迫通过影响氮的重新分配和多胺代谢, 减少了可育小花的数量和谷物数量^[79]。因此, 同化物浓度的变化成为影响籽粒数量和产量的重要因素^[80]。在孕穗期或灌浆期遭遇干旱, 会削弱光合作用, 减少同化物产量, 抑制穗发育, 导致小花提前退化^[81-82]。

理解干旱胁迫诱导的生殖发育变化及其遗传调控, 对于确保如小麦等温带谷物的稳定至关重要^[83]。油菜素内酯(BRs)是一类能够调节植物生长发育和生理过程的植物激素^[84], 对于维持植物生长过程中的结构调整和胁迫耐受性之间的平衡至关重要^[85]。谷类作物通过减少叶片大小和延迟穗发育来适应干旱环境^[86], 研究表明, BR 代谢缺陷突变体在水稻、拟南芥和二穗短柄草中表现出更强的耐旱性和抗倒伏性^[87]。这些半矮秆品种能够更有效地分配光照, 提高光合作用效率和氮素储存, 促进穗发育和籽粒灌浆, 支持密集种植以增加产量。Wei 等^[88]研究指出, 开花前秸秆覆盖能保持土壤湿度, 减轻干旱压力, 提升小麦穗对同化物的利用率, 增加可育小花数量。多胺(PAs)作为低分子量含氮脂肪族化合物^[89], 被认为是刺激细胞分裂、调节穗分生组织发育, 并增强植物对胁迫抵抗力的信号分子^[90]。在干旱胁迫下, 外源多胺可降低活性氧和丙二醛(MDA)水平, 增强细胞膜稳定性, 提高耐旱性^[91]。Li 等^[72]研究表明, 干旱抑制幼穗中部和顶部小花发育, 降低多胺合酶基因表达, 导致亚精胺和腐胺水平下降。外源亚精胺处理可优化氮分配, 缓解干旱导致的单穗粒数减少。尽管干旱限制了穗发育和小花肥力, 但某些植物表现出适应性。例如拟南芥在干旱下加速生殖发育, 这种“干旱逃逸”可能由脱落酸调节时钟基因 *GIGANTEA* (*GI*) 活性, 从而在长日照下激活 *FT1* 基因介导开花^[92-93]。然而, 与拟南芥不同, 水稻和小麦在干旱下表现出开花延迟和穗发育减缓, 涉及 *Hd3a* 和 *FT1* 基因的表达下调^[94]。

耐旱性由多种参与胁迫信号感知、信号转导和放大以及植物胁迫调节基因控制。NAC 蛋白是植物特异性转录因子的大基因家族, 其成员参与植物的多种调控和发育过程^[95]。在小麦中, 敲除 *TaNAC071-A* 会削弱抗旱性, 导致小花不育和穗粒数减少, 而过表达 *TaNAC071-A* 基因可提高水分利用效率, 增加胁迫响应基因的表达并显著增强抗旱性, 从而缓解小花退化。候选基因关联分析显示, *TaNAC071-a* 启动子中插入 108 bp 碱基会改变其表达水平, 显著提高干旱敏感品种的抗旱性, 减轻小麦干旱敏感品种在穗中籽粒灌浆时的干旱胁迫^[96]。ERF(乙烯反应因子)蛋白家族是另一类在非生物胁迫下迅速激活的转录因子家族^[97], 过表达 *TaERF87* 增强了小麦的耐旱性, 而敲除 *TaERF87* 则导致小麦对干旱敏感。 *TaERF87* 通过直接结合 GCC box 元件激活脯氨酸生物合成基因 *TaP5CS1* 和 *TaP5CR1* 的表达, 促进脯氨酸积累, 以维持干旱胁迫下细胞的正常结构和功能, 提高耐旱性^[98]。此外, 小麦中过表达 α -*expansin* (*TaEXPA*) 表现出耐旱表型, 而 RNAi 下调 *TaEXPA2* 会提高干旱敏感性。过表达 *TaEXPA2* 可以通过保持较高的水分状态和渗透调节能力、提高抗氧化酶活性以及促进侧根生长发育, 为小花分化和小穗发育提供足够的养分, 从而降低小花退化率^[99]。通过全基因组关联研究和转录组分析, 鉴定出一个小麦非典型碱性螺旋-环-螺旋(bHLH) 转录因子 *TabHLH27-A1*。敲除 *TabHLH27-A1/Bl/Dl* 降低了小麦的耐旱性、产量和水分利用效率, 而 *TabHLH27-A1* 等位基因的插入则有效缓解小麦在干旱胁迫下的穗发育^[100]。 *bZIP* 也是参与小麦干旱响应的转录因子家族成员, 过表达 *TabZIP156* 增强小麦的耐旱性, 显著上调干旱和抗氧化相关基因的表达, 而 *TabZIP156* 敲除突变体则表现出抗氧化酶活性降低, 以及干旱和抗氧化相关基因的下调^[101]。干旱胁迫对小麦穗的生长发育和最终籽粒产量有着严重的影响, 因此, 通过鉴定抗旱基因并分析其调控机制, 培育具有抗旱能力的小麦品种是解决这一问题的有效途径之一。

3.3 外源氮肥与磷肥对穗发育的影响

氮是植物生长与发育的关键营养元素^[102], 提升氮利用效率对小花发育和穗生长至关重要^[103-104]。合理施用氮肥不仅能促进同化物向籽粒的转移, 还提高小麦对光合产物的利用率^[105]。Hall 等^[106]研究发现, 在高氮条件下, 小麦通过加

速穗部生长来增加可育小花数量和籽粒形成,而在缺氮条件下,补充氮肥则促进幼穗生长^[107],这可能是通过加速小花发育速度和延长小花分化进程实现,确保小花原基的存活率。小麦在四分体时期对氮素供应极为敏感,氮肥不足会导致小花退化。有研究表明,小麦穗发育和小花分化过程受到多种代谢途径的调控,其中,氮代谢途径影响小麦穗发育时间和小花分化数量,冬小麦在拔节期施氮有利于延长穗发育时间^[108],而春小麦在开花期施氮有利于同化物积累^[109]。小麦穗部氮素的大量积累也有助于促进营养物质向穗部的转移,进而提高穗粒数。Arisnabarreta 等^[110]研究发现,高氮水平下,穗生长加快小花原基发育,增加可育小花数量。此外,氮素通过调节内源激素,如与多效唑相互作用影响赤霉素,从而影响穗和小花发育^[111]。在拔节期同时施用外源氮和多效唑可以提高光合速率,促进穗发育,增加穗粒重^[112]。

目前的研究表明,调控参与氮代谢的基因可影响小麦对氮素的吸收。组氨酸激酶 1 在低铵态氮浓度下上调^[113],表明其在低氮条件下可能提高氮素利用率。核因子 Y(NF-Y)转录因子在植物的多种发育和生理过程中起重要调节作用。*TaNFYA-B* 在低氮和低磷条件下诱导,在小麦中过表达可增加氮和磷的吸收^[114]。GOGAT 是氮同化过程中的关键酶,通过催化 α -酮戊二酸与谷氨酰胺生成谷氨酸影响小麦的氮素吸收效率。在缺氮条件下,小麦幼苗中 *GOGAT* 基因的表达显著增加,促进氮素吸收效率^[115]。*NAR2* 基因编码的小蛋白参与硝酸盐的转运,低氮浓度下过表达 *TaNAR2.1* 可促进硝酸盐的摄取和转运,而高氮浓度下则抑制氮的吸收穗发育^[116]。因此,合理的氮肥管理对于稳定促进小麦穗发育至关重要。

小麦生长对土壤磷水平也非常敏感。缺磷胁迫显著减少小麦产量,可能是因为药隔形成期至四分体时期,缺磷增加了小花退化^[117]。小麦穗快速生长中,同化物利用效率是可育小花数的主要限制因素。生殖生长阶段施磷肥可促进磷吸收,改善同化物利用效率,促进穗生长,增加穗粒数^[118]。Chen 等^[117]研究发现,小麦籽粒产量的提高与地上部生物量和穗数增加有关,这一过程受土壤中磷向植株转移的调控。因此,施磷肥以增加分蘖穗数是提高小麦产量的有效策略。

3.4 植物激素在调控小麦穗发育中的作用

植物激素包括生长素(indole-3-acetic acid,

IAA)、细胞分裂素(cytokinins,CK)、赤霉素(gibberellins,GA)和油菜素内酯(brassinolide,BR)等,在小麦的穗发育过程中起着至关重要的作用^[41]。研究揭示,这些激素参与调节细胞分裂与分化、光合同化物的运输与分配,并通过不同的信号转导途径,精细调控小麦穗的形态建成。

3.4.1 生长素

生长素(IAA)在植物多个发育阶段发挥关键作用。在拟南芥中,IAA 转运蛋白 PIN1 激活 *ARF5/MP* 基因,决定小花原基在小穗中的定位,影响 FM 基因的表达^[119]。在小麦中,IAA 同样是决定小穗起始点及位置的关键因子,其浓度自基部向顶端递减。研究表明,IAA 在小花发育早期达到峰值,高浓度 IAA 抑制小穗形成,与小穗数目呈负相关。在二棱期,IAA 水平与可育小花数呈正相关,而在四分体时期则相反,表明 IAA 通过动态变化调控小麦穗发育^[51]。生长素信号通路在开花和籽粒发育等过程中发挥重要作用。细胞色素 P450 单加氧酶编码基因 *TaCYP78A5* 的过表达能够促进生长素积累,略微延迟开花时间,增加粒重和籽粒产量^[120]。*TaIAA5-1A* 是调控植物开花的重要基因,过表达 *TaIAA15-1A* 可通过调节 Aux 和 ABA 信号通路、开花相关通路及 PA 生物合成通路中的基因表达,促进小麦的早期开花^[121]。分蘖角是提高光合作用效率和粮食产量的重要农艺性状。Zhao 等^[122]鉴定出一个控制分蘖角的脱乙酰酶 *HST1-like* 基因,该基因通过调节生长素信号传导和内源生长素水平来改变分蘖角的大小,从而影响分蘖数和穗数,在提高小麦产量方面展现出巨大潜力。生长素反应因子(ARF)是生长素信号通路中的重要转录调节因子,参与植物生长发育的调控,包括根系发育、开花时间、穗发育和植物结构控制。*TaARF7* 和 *TaARF12* 与小花和谷物发育以及植物结构密切相关。*TaARF7* 由 *tae-miR167a* 介导,控制花粉育性,影响穗粒数^[123]。全基因组关联研究发现,*TaARF7* 有效调节株高和粒重。*TaARF7* 的 RNAi 干扰降低株高和节间长度,但促进穗的伸长^[124]。Kong 等^[125]通过 CRISPR/Cas9 技术对 *TaARF12* 进行编辑,降低株高和改变株型,显著增加穗粒数和千粒重。

3.4.2 细胞分裂素

细胞分裂素(CTK)在植物生长发育中调节细胞分裂与分化、根系结构、环境胁迫响应及衰老

控制。在水稻中,CTK 调控分生组织活性、穗分支及籽粒数^[126]。特别是,*LONELY GUY (LOG)* 基因能将非活性的细胞分裂素转化为活性形式^[127]。*LOG* 基因缺陷型水稻表现出较小的 SAM 和败育的 IM,导致花序较小,分枝减少^[128]。水稻细胞分裂素氧化酶/脱氢酶 2 (*OsCKX2*) 催化细胞分裂素的不可逆降解,其在小麦中的同源物 *TaCKX2.1* 和 *TaCKX2.2* 在幼穗和秸秆中高度表达,表明这些基因可能在穗状形态发生中发挥作用^[129]。细胞分裂素在籽粒发育中也扮演着关键角色,不仅促进籽粒中细胞分裂素的积累和增加胚乳细胞的增殖,还增强谷粒等生殖器官的汇强度,促进同化物的有效积累^[130]。干旱胁迫显著降低了籽粒产量,但外源施用细胞分裂素可以通过调节有机酸和脂肪酸等物质的含量,有效缓解干旱对小麦产量的负面影响^[131]。磷酸异戊烯基转移酶 (IPT) 是细胞分裂素生物合成中的限速酶。过表达 *TaIPT* 基因的小麦在干旱胁迫下表现出对光合系统的更好保护,并通过增加氧化还原电位,提高小麦的抗旱性,从而减轻干旱对小麦产量的影响^[132]。此外,CTKs 促进小花发育,其数量受内源 CTK 水平限制。在小麦开花期外施 6-BA (人工合成的细胞分裂素) 能有效降低小花退化率,促进同化物转运,增加结实率。内源 CTKs 与 IAA 的相互作用可抑制穗顶端优势,增加每穗粒数。

3.4.3 赤霉素

赤霉素 (GAs) 是一类促进开花植物生长并调节多种发育过程的植物激素。在已鉴定的 130 多种赤霉素中,GA1、GA3、GA4 和 GA7 等少数几种被认为具有广泛的生物活性,能够刺激种子萌发并促进植物各器官的生长发育。研究表明, *TaGA3ox* 基因参与 GA 生物合成最后阶段,其转录激活可以调节赤霉素的水平,而这种水平在小麦的营养组织和生殖组织之间表现出不同的调节模式^[133]。随着小麦小穗的生长和分化,茎生长锥中的 GA 含量上升,在雌雄蕊原基分化时达到峰值,促进穗轴伸长。然而,高水平 GA 可能抑制小穗分化,诱导穗轴的过度伸长^[134]。除此之外,赤霉素通过信号转导过程,特别是与 DELLA 蛋白的相互作用来发挥作用。DELLA 蛋白在 GA 信号通路中是一个关键的抑制因子,它与 *Gibberellin Insensitive Dwarf 1 (GID1)* 结合,促进 DELLA 蛋白的降解,解除对下游调控因子的抑制,从而调控生物学过程^[135]。DELLA 蛋白的累积与 *SQUA-*

MOSA Promoter Binding Protein-like 9 (SPL9) 相互作用,触发 *APETALA 1 (API)* 的表达激活,进而加速花序分生组织的形成^[136]。在大麦中,DELLA 蛋白的功能性突变体 *Slender1d (Sln1d)* 已被发现对分生组织的发育产生影响^[137]。然而,GA 在小麦小穗形态建成中的具体机制尚需进一步研究。

此外,赤霉素在缓解非生物胁迫方面也发挥着重要作用。GA3 通过维持激素系统的稳态、提高水分利用效率以及增加离子的摄取和分配,能够缓解盐胁迫对小麦产量的不利影响。在小麦中,叶片喷施 GA3 可以通过增加籽粒重量,尤其是在盐胁迫条件下^[138]。因此,了解赤霉素在小麦的胁迫反应中的作用,对于帮助植物应对不利环境条件、提高生存和生产能力具有重要意义。

3.4.4 油菜素内酯

油菜素甾醇 (BRs) 是一类多羟基甾醇化合物,对植物生长发育起关键作用^[139]。BRs 通过促进细胞伸长和分裂、加速维管分化、促进营养运输以及增强抗逆性,显著影响植物的生长发育^[140-141]。BRs 与其他激素的相互作用,例如与 GA 协同作用,促进小麦生长,并通过增加生物量积累和调控糖代谢与转运,促进同化物向“库”器官的转移,从而调节源库关系^[142]。

此外,BRs 显著提高植物的抗逆性。在干旱等非生物胁迫下,外施 BRs 能提高植物抗氧化酶系统活性,如超氧化物歧化酶、过氧化酶和过氧化氢酶,清除活性氧,并调节相关基因表达,增强抗逆性,从而保护植物免受非生物胁迫的影响。研究表明,低氮胁迫会导致活性氧积累,引发细胞死亡并加剧小花的退化,而 BRs 能够通过改善小麦穗的氧化还原状态来缓解小花退化,提高每穗的粒数^[143]。在高温条件下,喷施外源 BR 显著提高淀粉合成酶的活性,增加了直链淀粉、B 型淀粉和 C 型淀粉的含量,从而提高小麦产量并改善淀粉品质^[144]。因此,深入研究 BRs 对小麦穗发育和籽粒形成的调控机制具有重要意义。

4 总结与展望

在小麦等禾本科植物中,小穗是花序的基本单元,其数量和发育状况直接影响花序结构和籽粒产量。小穗的生长发育受遗传因素、环境条件和营养供应的综合影响。本综述详细探讨了小麦小穗各发育阶段中分生组织的基因调控机制、发

育过程中的遗传网络、对非生物胁迫的响应机制,以及外源性营养元素(特别是氮和磷)对其生长的影响,加深了对小麦小穗发育和籽粒形成机制的理解,提出了提高小麦产量和改善品质的一些策略。

发现和解析关键基因对理解小麦产量潜力至关重要。近年来,通过分子生物学和遗传学方法,确定了许多关键基因,他们通过调节小麦花序结构、麦穗大小,最终对籽粒产量发生作用。除了遗传因素,非生物胁迫如温度、干旱和氮磷缺乏也显著影响小麦穗和籽粒发育,他们参与植物体内的多项生理活动,一旦缺乏,就会抑制小麦穗的正常发育,这些胁迫因素之间还存在相互作用,例如干旱可能加剧高温的影响并限制氮磷的吸收利用。因此,深入了解这些胁迫因素单独或协同影响小麦穗发育,对采取有效改善措施、提高产量和品质至关重要。

综上所述,小麦穗的发育和籽粒形成是一个复杂的生物过程,涉及广泛的基因调控和环境适应策略。未来研究需进一步阐明这些基因和信号通路的作用机制,并利用现代生物技术加速高产优质小麦品种的培育,为保障粮食安全提供强有力的科学支撑。

参考文献:

- [1]XIAO J, LIU B, YAO Y Y, *et al.* Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China [J]. *Science China: Life Sciences*, 2022, 65(9): 1719.
- [2]GRIERSON C S, BARNES S R, CHASE M W, *et al.* One hundred important questions facing plant science research [J]. *New Phytologist*, 2011, 192(1): 7.
- [3]BRINTON J, UAUY C. A reductionist approach to dissecting grain weight and yield in wheat [J]. *Integr Plant Biol.*, 2019, 61(3): 338.
- [4]DOEBLEY J F, GAUT B S, SMITH B D. The molecular genetics of crop domestication [J]. *Cell*, 2006, 127(7): 1309.
- [5]GAUT B S. Evolutionary dynamics of grass genomes [J]. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 15.
- [6]丁浦洋. 小麦小穗数遗传位点的鉴定与效应分析[D]. 雅安: 四川农业大学, 2022: 1.
DING P Y. Identification and effect analysis of spikelet number genetic loci in wheat [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2022: 1.
- [7]CHEN Z Y, KE W S, HE F, *et al.* A single nucleotide deletion in the third exon of *FT-D1* increases the spikelet number and delays heading date in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(5): 920.
- [8]GONZÁLEZ F G, MIRALLES D J, SLAFER G A. Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(14): 4892.
- [9]WADDINGTON S R, CARTWRIGHT P M, WALL P C. A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat [J]. *Annals of Botany*, 1983, 51(1): 120.
- [10]KIRBY E J M. Ear development in spring wheat [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 1974, 82(3): 441.
- [11]张婷. 小麦AP2亚家族基因的鉴定及Q基因调控小麦株型建成的机制解析[D]. 南京: 南京农业大学, 2020: 7.
ZHANG T. Identification of wheat AP2 subfamily gene and mechanism analysis of Q gene regulation of wheat plant type formation [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020: 7.
- [12]GARDNER J S, HESS W M, TRIONE E J. Development of the young wheat spike: A sem study of Chinese spring wheat [J]. *American Journal of Botany*, 1985, 72(4): 549.
- [13]GAO X Q, WANG N, WANG X L, *et al.* Architecture of wheat inflorescence: Insights from rice [J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(9): 803.
- [14]王一钊. 哈萨克斯坦小麦春化光周期基因鉴定及其幼穗分化进程研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023: 11.
WANG Y Z. Identification of verbalization phot-cycle gene and its differentiation process in young panicle of Kazakh wheat [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023: 11.
- [15]韩金玲, 杨晴, 王文颇, 等. 播期对冬小麦茎蘖幼穗分化及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(2): 304.
HAN J L, YANG Q, WANG W P, *et al.* Effects of sowing date on the caulis and tillers differentiation of young spike and yield in winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, 31(2): 304.
- [16]崔金梅, 郭天财. 小麦的穗[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 27.
CUI J M, GUO T C. Spike of wheat [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2008: 27.
- [17]顾晶晶. 小麦穗发育突变体 SMS1 的鉴定和基因定位[D]. 郑州: 河南农业大学, 2017: 10.
GU J J. Identification and gene mapping of wheat ear developmental mutant SMS1 [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2017: 10.
- [18]BROWNE R G, IACUONE S, LI S F, *et al.* Anther morphological development and stage determination in *Triticum aestivum* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 4.
- [19]FLAVELL R B. A framework for improving wheat spike development and yield based on the master regulatory TOR and SnRK gene systems [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(3): 755.
- [20]VAHAMIDIS P, KARAMANOS A, ECONOMOU G, *et al.* A new scale for the assessment of wheat spike morphogenesis [J]. *Annals of Applied Biology*, 2014, 164(2): 220.
- [21]NAN W Z, SHI S D, JEEWANI D C, *et al.* Genome-wide identification and characterization of wALOG family genes involved in branch meristem development of branching head

- wheat [J]. *Genes*, 2018, 9(10): 510.
- [22] KOPPOLU R, SCHNURBUSCH T. Developmental pathways for shaping spike inflorescence architecture in barley and wheat [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(3): 279.
- [23] YAN L, LOUKOIANOV A, TRANQUILLI G, et al. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(10): 6263.
- [24] YAN L L, LOUKOIANOV A, BLECHL A, et al. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization [J]. *Science*, 2004, 303(5664): 1640.
- [25] YAN L, FU D, LI C, et al. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(51): 19581.
- [26] DISTELFELD A, LI C, DUBCOVSKY J. Regulation of flowering in temperate cereals [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(2): 1163.
- [27] CHEN A, DUBCOVSKY J. Wheat *TILLING* mutants show that the vernalization gene *VRN1* down-regulates the flowering repressor *VRN2* in leaves but is not essential for flowering [J]. *PLoS Genetics*, 2012, 8(12): 1.
- [28] LI C X, LIN H Q, CHEN A, et al. Wheat *VRN1*, *FUL2* and *FUL3* play critical and redundant roles in spikelet development and spike determinacy [J]. *Development*, 2019, 146(14): 1.
- [29] LANGER S M, FRIEDRICH H, LONGIN C, WÜRSCHUM T. Flowering time control in European winter wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 1.
- [30] BEALES J, TURNER A, GRIFFITHS S, et al. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(5): 722.
- [31] BODEN S A, CAVANAGH C, CULLIS B R, et al. *Ppd-1* is a key regulator of inflorescence architecture and paired spikelet development in wheat [J]. *Nature Plants*, 2015, 1: 4.
- [32] JAEGER K E, WIGGE P A. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis* [J]. *Current Biology*, 2007, 17(12): 1050.
- [33] LI C X, DUBCOVSKY J. Wheat FT protein regulates *VRN1* transcription through interactions with *FDL2* [J]. *The Plant Journal*, 2008, 55(4): 543.
- [34] SHAW L M, TURNER A S, LAURIE D A. The impact of photoperiod insensitive *Ppd-1* mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *The Plant Journal*, 2012, 71(1): 71.
- [35] GAULEY A, BODEN S A. Stepwise increases in *FT1* expression regulate seasonal progression of flowering in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *New Phytologist*, 2021, 229(2): 1163.
- [36] XIE L, ZHANG Y, WANG K, et al. *TaVrt2*, an *SVP*-like gene, cooperates with *TaVRN1* to regulate vernalization-induced flowering in wheat [J]. *New Phytologist*, 2021, 231(2): 834.
- [37] FINLAYSON S A. *Arabidopsis Teosinte Branched1-like 1* regulates axillary bud outgrowth and is homologous to monocot *Teosinte Branched1* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2007, 48(5): 668.
- [38] NIWA M, DAIMON Y, KUROTANI K I, et al. *BRANCHED1* interacts with *FLOWERING LOCUS T* to repress the floral transition of the axillary meristems in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(4): 1228.
- [39] DIXON L E, GREENWOOD J R, BENCIVENGA S, et al. *TEOSINTE BRANCHED1* regulates inflorescence architecture and development in bread wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(3): 563.
- [40] 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.
- [41] ZHANG D B, YUAN Z. Molecular control of grass inflorescence development [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 278.
- [42] LIU T, SUN Y, MA C, et al. Morphological characterization and genetic analysis of tri-pistil trait, a precisely regulated pistil number mutation in bread wheat [M]. *In Review*, 2022: 3.
- [43] GUO Y H, ZHANG Y, LI Y H, et al. *TaW112* may be involved in pistillody and leaf cracking in wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2025, 25(1): 2.
- [44] LIAO M L, CHEN Z Y, WU Y C, et al. Ethylene may be the key factor leading to the homologous transformation of stamens into pistils in three-pistil wheat [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2024, 43(7): 2265.
- [45] WANG Y G, YU H P, TIAN C H, et al. Transcriptome association identifies regulators of wheat spike architecture [J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(2): 754.
- [46] THEIBEN G, MELZER R, RÜMPLER F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: Linking plant development and evolution [J]. *Development*, 2016, 143(18): 3259.
- [47] WU D, LIANG W Q, ZHU W W, et al. Loss of LOFSEP transcription factor function converts spikelet to leaf-like structures in rice [J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(2): 1646.
- [48] LI K, DEBERNARDI J M, LI C X, et al. Interactions between *Squamosa* and short vegetative phase mads-box proteins regulate meristem transitions during wheat spike development [J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(12): 3634.
- [49] LI F J, WEN W E, LIU J D, et al. Genetic architecture of grain yield in bread wheat based on genome-wide association studies [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 168.
- [50] MICHAELS S D, DITTA G, GUSTAFSON-BROWN C, et

- al. *AGL24* acts as a promoter of flowering in *Arabidopsis* and is positively regulated by vernalization [J]. *The Plant Journal*, 2003, 33(5): 868.
- [51] HARTMANN U, HÖHMANN S, NETTESHEIM K, et al. Molecular cloning of *SVP*: A negative regulator of the floral transition in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2000, 21(4): 356.
- [52] COHEN O, BOROVSKY Y, DAVID-SCHWARTZ R, et al. *CaJOINTLESS* is a *MADS*-box gene involved in suppression of vegetative growth in all shoot meristems in pepper [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(13): 4947.
- [53] THOUET J, QUINET M, LUTTS S, et al. Repression of floral meristem fate is crucial in shaping tomato inflorescence [J]. *PLoS One*, 2012, 7(2): 1.
- [54] KOMATSU M, CHUJO A, NAGATO Y, et al. *FRIZZY PANICLE* is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets [J]. *Development*, 2003, 130(16): 3841.
- [55] KOBAYASHI K, MAEKAWA M, MIYAO A, et al. *PANICLE PHYTOMER2 (PAP2)*, encoding a *SEPALLATA* subfamily *MADS*-box protein, positively controls spikelet meristem identity in rice [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2010, 51(1): 47.
- [56] DOBROVOLSKAYA O B, AMAGAI Y, POPOVA K I, et al. Genes *WHEAT FRIZZY PANICLE* and *SHAM RAMIFICATION 2* independently regulate differentiation of floral meristems in wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17: 252.
- [57] YUAN Z, PERSSON S, ZHANG D B. Molecular and genetic pathways for optimizing spikelet development and grain yield [J]. *aBIOTECH*, 2020, 1(4): 276.
- [58] GAHLAUT V, JAISWAL V, KUMAR A, et al. Transcription factors involved in drought tolerance and their possible role in developing drought tolerant cultivars with emphasis on wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(11): 2019.
- [59] LESK C, ROWHANI P, RAMANKUTTY N. Influence of extreme weather disasters on global crop production [J]. *Nature*, 2016, 529(7584): 1.
- [60] ZAMPIERI M, CEGLAR A, DENTENER F, et al. Wheat yield loss attributable to heat waves, drought and water excess at the global, national and subnational scales [J]. *Environmental Research Letters*, 2017, 12(6): 1.
- [61] LOBELL D B, HAMMER G L, CHENU K, et al. The shifting influence of drought and heat stress for crops in Northeast Australia [J]. *Global Change Biology*, 2015, 21(11): 4115.
- [62] LIU B, ASSENG S, LIU L L, et al. Testing the responses of four wheat crop models to heat stress at anthesis and grain filling [J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(5): 1890.
- [63] LUO Q Y. Temperature thresholds and crop production: A review [J]. *Climatic Change*, 2011, 109(3): 583.
- [64] SEMENOV M A, SHEWRY P R. Modelling predicts that heat stress, not drought, will increase vulnerability of wheat in Europe [J]. *Scientific Reports*, 2011, 1: 1.
- [65] ZANDALINAS S I, MITTLER R, BALFAGÓN D, et al. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 162(1): 2.
- [66] LIU L L, XIA Y M, LIU B, et al. Individual and combined effects of jointing and booting low-temperature stress on wheat yield [J]. *European Journal of Agronomy*, 2020, 113: 1.
- [67] LIN F F, LI C, XU B, et al. Late spring cold reduces grain number at various spike positions by regulating spike growth and assimilate distribution in winter wheat [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(4): 1272.
- [68] ZHANG W J, WANG J Q, HUANG Z L, et al. Effects of low temperature at booting stage on sucrose metabolism and endogenous hormone contents in winter wheat spikelet [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 498.
- [69] HU J, REN B, DONG S, et al. Poor development of spike differentiation triggered by lower photosynthesis and carbon partitioning reduces summer maize yield after waterlogging [J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(2): 478.
- [70] YU X R, JIANG Y F, YAO H H, et al. Cytological and molecular characteristics of delayed spike development in wheat under low temperature in early spring [J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(3): 840.
- [71] ZHANG L R, ZHANG N, WANG S S, et al. A *TaSnRK1a* modulates *TaPAP6L*-mediated wheat cold tolerance through regulating endogenous jasmonic acid [J]. *Advanced Science*, 2023, 10(31): 1.
- [72] CHEN K, LI G J, BRESSAN R A, et al. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(1): 32.
- [73] LUO Y, LI F, WANG G P, et al. Exogenously-supplied trehalose protects thylakoid membranes of winter wheat from heat-induced damage [J]. *Biologia Plantarum*, 2010, 54(3): 495.
- [74] 崔莹, 吴洁萍, 张俊霞, 等. 外源海藻糖影响赤霞珠幼苗抗寒性的生理生化作用 [J]. *果树学报*, 2023, 40(3): 507.
- CUI Y, WU J P, ZHANG J X, et al. Physiological and biochemical mechanism of the effect of exogenous trehalose on cold resistance in *Cabernet sauvignon* seedlings [J]. *Journal of Fruit Science*, 2023, 40(3): 507.
- [75] LIANG Z M, LUO J, WEI B, et al. Trehalose can alleviate decreases in grain number per spike caused by low-temperature stress at the booting stage by promoting floret fertility in wheat [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2021, 207(4): 717.
- [76] JI X M, SHIRAN B, WAN J L, et al. Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(6): 927.
- [77] GALMÉS J, ABADÍA A, CIFRE J, et al. Photoprotection

- processes under water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits [J]. *Physiologia Plantarum*, 2007, 130(4):495.
- [78]ZHANG Z, LI J, HU N Y, *et al.* Spike growth affects spike fertility through the number of florets with green anthers before floret abortion in wheat [J]. *Field Crops Research*, 2021, 260:1.
- [79]LI J, LI Q, GUO N, *et al.* Polyamines mediate the inhibitory effect of drought stress on nitrogen reallocation and utilization to regulate grain number in wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(3):1016.
- [80]XUE G P, MCINTYRE C L, JENKINS C L D, *et al.* Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat [J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(2):441.
- [81]CARMO-SILVA E, JOHN ANDRALOJC P, SCALES J C, *et al.* Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(13):3473.
- [82]ZOU J, HU W, LI Y X, *et al.* Leaf anatomical alterations reduce cotton's mesophyll conductance under dynamic drought stress conditions [J]. *The Plant Journal*, 2022, 111(2):391.
- [83]GOL L, HARALDSSON E B, VON KORFF M. *Ppd-H1* integrates drought stress signals to control spike development and flowering time in barley [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(1):123.
- [84]GRUSZKA D. Exploring the brassinosteroid signaling in monocots reveals novel components of the pathway and implications for plant breeding [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(1):1.
- [85]GRUSZKA D. Crosstalk of the brassinosteroid signalosome with phytohormonal and stress signaling components maintains a balance between the processes of growth and stress tolerance [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(9):1.
- [86]BHARGAVA S, SAWANT K. Drought stress adaptation: Metabolic adjustment and regulation of gene expression [J]. *Plant Breeding*, 2013, 132(1):27.
- [87]FENG Y, YIN Y H, FEI S Z. Down-regulation of *BdBR11*, a putative brassinosteroid receptor gene produces a dwarf phenotype with enhanced drought tolerance in *Brachypodium distachyon* [J]. *Plant Science*, 2015, 234:163.
- [88]XIE W, HE P, MA H L, *et al.* Straw mulching combined with phosphorus fertilizer increases fertile florets of wheat by enhancing leaf photosynthesis and assimilate utilization [J]. *Agronomy*, 2023, 13(9):1.
- [89]KUSANO T, BERBERICH T, TATEDA C, *et al.* Polyamines: Essential factors for growth and survival [J]. *Planta*, 2008, 228(3):367.
- [90]ALCÁZAR R, ALTABELLA T, MARCO F, *et al.* Polyamines: Molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance [J]. *Planta*, 2010, 231(6):1237.
- [91]EBEED H T, HASSAN N M, ALJARANI A M. Exogenous applications of polyamines modulate drought responses in wheat through osmolytes accumulation, increasing free polyamine levels and regulation of polyamine biosynthetic genes [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118:438.
- [92]RIBONI M, GALBIATI M, TONELLI C, *et al.* *GIGANTEA* enables drought escape response *via* abscisic acid-dependent activation of the florigens and suppressor of overexpression of *CONSTANS* [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(3):1706.
- [93]RIBONI M, ROBUSTELLI TEST A, GALBIATI M, *et al.* ABA-dependent control of *GIGANTEA* signalling enables drought escape *via* up-regulation of flowering locus T in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(22):6309.
- [94]ZHANG C Y, LIU J, ZHAO T, *et al.* A drought-inducible transcription factor delays reproductive timing in rice [J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(1):334.
- [95]SHAO H B, WANG H Y, TANG X L. NAC transcription factors in plant multiple abiotic stress responses: Progress and prospects [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:2.
- [96]MAO H D, LI S M, CHEN B, *et al.* Variation in *Cis*-regulation of a NAC transcription factor contributes to drought tolerance in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(2):276.
- [97]MIZOI J, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. *AP2/ERF* family transcription factors in plant abiotic stress responses [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, 1819(2):86.
- [98]DU L Y, HUANG X L, DING L, *et al.* *TaERF87* and *TaAKS1* synergistically regulate *TaP5CS1/TaP5CR1*-mediated proline biosynthesis to enhance drought tolerance in wheat [J]. *New Phytologist*, 2023, 237(1):232.
- [99]YANG J J, ZHANG G Q, AN J, *et al.* Expansin gene *TaEX-PA2* positively regulates drought tolerance in transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Science*, 2020, 298:2.
- [100]WANG D Z, ZHANG X X, CAO Y, *et al.* *TabHLH27* orchestrates root growth and drought tolerance to enhance water use efficiency in wheat [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(7):1295.
- [101]BU Y N, YU Y, SONG T Q, *et al.* The transcription factor *TabZIP156* acts as a positive regulator in response to drought tolerance in *Arabidopsis* and wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 216:1.
- [102]TEGEDER M, MASCLAUX-DAUBRESSE C. Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use [J]. *New Phytologist*, 2018, 217(1):35.
- [103]LIU C Z, XUE Z H, TANG D, *et al.* Ornithine δ -amino transferase is critical for floret development and seed setting through mediating nitrogen reutilization in rice [J]. *The Plant Journal*, 2018, 96(4):842.

- [104] FUNAYAMA K, KOJIMA S, TABUCHI-KOBAYASHI M, *et al.* Cytosolic glutamine synthetase1;2 is responsible for the primary assimilation of ammonium in rice roots [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2013, 54(6):934.
- [105] MA D Y. Effects of nitrogen application rates on accumulation, translocation, and partitioning of photosynthate in winter wheat at grain filling stage [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(6):1027.
- [106] HALL A J, SAVIN R, SLAFER G A. Is time to flowering in wheat and barley influenced by nitrogen; A critical appraisal of recent published reports [J]. *European Journal of Agronomy*, 2014, 54:40.
- [107] PRYSTUPA P, SAVIN R, SLAFER G A. Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to N × P fertilization in barley [J]. *Field Crops Research*, 2004, 90(2-3):245.
- [108] MITHAT NURI G E V R E K, GÜLDEN DENIZ A T A S O Y. Effect of post anthesis drought on certain agronomical characteristics of wheat under two different nitrogen application conditions [J]. *Turkish Journal of Field Crops*, 2012(1):19.
- [109] WALSH O S, SHAFIAN S, CHRISTIAENS R J. Nitrogen fertilizer management in dryland wheat cropping systems [J]. *Plants*, 2018, 7(1):2.
- [110] ARISNABARRETA S, MIRALLES D J. Nitrogen and radiation effects during the active spike-growth phase on floret development and biomass partitioning in 2- and 6-rowed barley isolines [J]. *Crop and Pasture Science*, 2010, 61(7):578.
- [111] 杨忠义, 范春晖, 郭平毅. 氮肥与多效唑对冬小麦叶片生理功能的调控[J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(5):947.
YANG Z Y, FAN C H, GUO P Y. Regulation of paclobutrazol and N fertilizer on physiological function of winter wheat leaves [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2008, 14(5):947.
- [112] ZHANG S W, ZHANG D, FAN S, *et al.* Effect of exogenous GA3 and its inhibitor paclobutrazol on floral formation, endogenous hormones, and flowering-associated genes in ‘Fuji’ apple (*Malus domestica* Borkh.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 107:178.
- [113] WANG R, XU S J, JIANG C C, *et al.* Transcriptomic sequencing and co-expression network analysis on key genes and pathways regulating nitrogen use efficiency in *Myriophyllum aquaticum* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(7):1.
- [114] ZHAO Y, ISLAM S, ALHABBAR Z, *et al.* Current progress and future prospect of wheat genetics research towards an enhanced nitrogen use efficiency [J]. *Plants*, 2023, 12(9):8.
- [115] LI S S, JIAO B, WANG J, *et al.* Identification of wheat glutamate synthetase gene family and expression analysis under nitrogen stress [J]. *Genes*, 2024, 15(7):827.
- [116] ZHANG M M, HUI J, CHEN Y, *et al.* *Ta*NAR2. 1 and *Ta*-NAR2. 2 differ in influencing nitrogen uptake and growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 281:1.
- [117] CHEN X X, ZHANG W, LIANG X Y, *et al.* Physiological and developmental traits associated with the grain yield of winter wheat as affected by phosphorus fertilizer management [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1):1.
- [118] 王鹏博, 张冬霞, 乔唱唱, 等. 秸秆还田和施磷量对豫西旱地小麦土壤酶活性和产量形成的影响[J]. *作物学报*, 2025, 51(2):534.
WANG P B, ZHANG D X, QIAO C C, *et al.* Effects of straw returning and phosphorus application on soil enzyme activity and yield formation of wheat in western Henan dryland [J]. *The Crop Journal*, 2025, 51(2):534.
- [119] PRETINI N, ALONSO M P, VANZETTI L S, *et al.* The physiology and genetics behind fruiting efficiency: A promising spike trait to improve wheat yield potential [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(11):3987.
- [120] GUO L J, MA M, WU L N, *et al.* Modified expression of *TaCYP78A5* enhances grain weight with yield potential by accumulating auxin in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(1):168.
- [121] SU P S, SUI C, WANG S H, *et al.* Genome-wide evolutionary analysis of *AUX/IAA* gene family in wheat identifies a novel gene *TaIAA15-1A* regulating flowering time by interacting with *ARF* [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2023, 227:285.
- [122] ZHAO L, ZHENG Y T, WANG Y, *et al.* A *HST1*-like gene controls tiller angle through regulating endogenous auxin in common wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(1):122.
- [123] WANG Y K, DUAN W J, BAI J F, *et al.* Constitutive expression of a wheat microRNA, *TaemiR167a*, confers male sterility in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Growth Regulation*, 2019, 88(3):227.
- [124] 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.
- [125] 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.
- [126] ASHIKARI M, SAKAKIBARA H, LIN S Y, *et al.* Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. *Science*, 2005, 309(5735):742.
- [127] KURAKAWA T, UEDA N, MAEKAWA M, *et al.* Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme [J]. *Nature*, 2007, 445(7128):652.
- [128] HUANG X Z, QIAN Q, LIU Z B, *et al.* Natural variation at

- the *DEPI* locus enhances grain yield in rice [J]. *Nature Genetics*, 2009, 41(4):494.
- [129]ZHANG J P, LIU W H, YANG X M, *et al.* Isolation and characterization of two putative cytokinin oxidase genes related to grain number per spike phenotype in wheat [J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38(4):2337.
- [130]NGUYEN H N, PERRY L, KISIALA A, *et al.* Cytokinin activity during early kernel development corresponds positively with yield potential and later stage ABA accumulation in field-grown wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Planta*, 2020, 252(5):75.
- [131]KHOSRAVI-NEJAD F, KHAVARI-NEJAD R A, MORADI F, *et al.* Cytokinin and abscisic acid alleviate drought stress through changing organic acids profile, ion immolation, and fatty acid profile to improve yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2022, 28(5):1119.
- [132]WANG N, CHEN J, GAO Y, *et al.* Genomic analysis of isopentenyl transferase genes and functional characterization of *TaIPT8* indicates positive effects of cytokinins on drought tolerance in wheat [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(1):46.
- [133]CSEH A, LENYKÓ-THEGZE A, MAKAI D N, *et al.* Meiotic instability and irregular chromosome pairing underpin heat-induced infertility in bread wheat carrying the *Rht-B1b* or *Rht-D1b* green revolution genes [J]. *New Phytologist*, 2024, 241(1):180.
- [134]COTTRELL J E, DALE J E, JEFFCOAT B. Early growth of the developing ear of spring barley [J]. *Annals of Botany*, 1985, 55(6):827.
- [135]WU J, KONG X Y, WAN J M, *et al.* Dominant and pleiotropic effects of a *GAI* gene in wheat results from a lack of interaction between *DELLA* and *GIDI* [J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(4):2120.
- [136]YAMAGUCHI N, WINTER C M, WU M F, *et al.* Gibberellin acts positively then negatively to control onset of flower formation in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2014, 344(6184):638.
- [137]SERRANO-MISLATA A, BENCIVENGA S, BUSH M, *et al.* *DELLA* genes restrict inflorescence meristem function independently of plant height [J]. *Nature Plants*, 2017, 3(9):749.
- [138]IQBAL M, ASHRAF M. Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants; Growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 86:76.
- [139]MASSOLO J, DÍAZ A. Brassinosteroid biology, potential uses in post-harvest technology and future challenges [J]. *Post-harvest Biology and Technology*, 2024, 212:1.
- [140]ZHANG W Y, HUANG H H, ZHOU Y J, *et al.* Brassinosteroids mediate moderate soil-drying to alleviate spikelet degeneration under high temperature during meiosis of rice [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46(4):1340.
- [141]KHRIPACH V, ZHABINSKII V, DE GROOT A. Twenty years of brassinosteroids; Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century [J]. *Annals of Botany*, 2000, 86(3):441.
- [142]MORINAKA Y, SAKAMOTO T, INUKAI Y, *et al.* Morphological alteration caused by brassinosteroid insensitivity increases the biomass and grain production of rice [J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(3):924.
- [143]LIANG Z M, LI J, FENG J Y, *et al.* Brassinosteroids improve the redox state of wheat florets under low-nitrogen stress and alleviate degeneration [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2024:1.
- [144]WEN J L, TANG Y Y, LI J Y, *et al.* Effects of exogenous brassinosteroids on the starch structure, physicochemical properties and digestibility of wheat under high-temperature stress at the early grain-filling stage [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 283:8.