

网络出版时间:2026-06-30

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20260629.1311.006

小麦株高全基因组关联分析及候选位点验证

孙圣洁¹, 郭笑冉¹, 陈军², 张鑫¹, 何家乐¹, 张傲琰¹, 张传量¹, 宋鹏博¹,
赵文莎¹, 赵慧玲¹, 卢佳¹, 魏俊杰¹, 孙道杰¹

(1. 西北农林科技大学农学院/重点实验室, 陕西杨凌 712100; 2. 三原县农业科学技术中心, 陕西咸阳 713800)

摘要:株高是影响小麦抗倒伏性和产量的重要农艺性状。为解析小麦株高的遗传基础并挖掘稳定调控位点,以来源于黄淮麦区的339份小麦自然群体为试验材料,结合9个环境下的株高表型数据和21K单核苷酸多态性(SNP)芯片基因型数据,采用混合线性模型开展全基因组关联分析(GWAS)。对关键关联区间进行连锁不平衡(LD)与单倍型分析,并利用包含327份材料、基于660K SNP芯片的自然群体进行跨群体验证,同时对关键区间进行基因注释并筛选候选基因。结果表明,共鉴定到66个与株高显著相关的稳定QTL。其中,在6D染色体490.34~492.42 Mb区间检测到一个新的主效稳定位点*QPh.nwafu-6D*,该位点在8个环境中稳定表达,平均表型变异解释率为8.23%;该区间可划分为2个LD区块,Block2中鉴定到3种单倍型,优势单倍型Block2_Hap1(频率84.1%)携带材料的株高显著低于其他单倍型,且在多个环境中与较高的千粒重显著相关。通过跨群体验证,核心SNP标记(*SNP_Chr6D_492211566*)Block2_Hap1基因型材料株高极显著低于Block2_Hap2基因型材料($P<0.001$)。在该区间(490.34~492.42 Mb)进一步注释筛选到8个候选基因,功能上主要涉及激酶信号、转录调控、泛素化降解与激素响应等过程。

关键词:小麦;株高;全基因组关联分析;分子标记辅助育种

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)08-1068-14

Genome-Wide Association Study of Plant Height in Wheat and Validation of the Candidate Loci

Sun Shengjie¹, Guo Xiaoran¹, Chen Jun², Zhang Xin¹, He Jiale¹, Zhang Aoyan¹,
Zhang Chuanliang¹, Song Pengbo¹, Zhao Wensha¹, Zhao Huiling¹,
Lu Jia¹, Wei Junjie¹, Sun Daojie¹

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

2. Sanyuan County Agricultural Science and Technology Center, Xianyang, Shaanxi 713800, China)

Abstract: Plant height (PH) is an important agronomic trait affecting lodging resistance and yield in wheat. To dissect the genetic basis of PH and identify stable loci, we analyzed a natural population of 339 wheat accessions from the Huang-Huai wheat region using PH phenotypes collected across nine environments and genotypes obtained with a 21K single nucleotide polymorphism (SNP) array. Genome-wide association study (GWAS) was conducted using a mixed linear model (MLM). Linkage disequilibrium (LD) and haplotype analyses were performed for the key associated interval, and the association was further validated in a natural population of 327 accessions genotyped with a 660K SNP array. Candidate genes within the target interval were annotated and prioritized. In total, 66 stable QTLs significantly associated with PH were identified. A novel major and stable QTL, *QPh.nwafu-6D*, was detected on chromosome 6D (490.34–492.42 Mb) and was consistently detected in eight en-

收稿日期:2026-03-03

修回日期:2026-03-23

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFD0101802)

第一作者 E-mail:15898745464@163.com(孙圣洁)

通讯作者 E-mail:Chinawheat@163.com(孙道杰)

vironments, explaining 8.23% of the phenotypic variance on average. The interval was divided into two LD blocks. In Block2, three haplotypes were identified, and the favorable haplotype Block2_Hap1 (frequency 84.1%) showed significantly reduced PH compared with other haplotypes and was significantly associated with higher thousand-kernel weight in multiple environments. In the validation population, accessions carrying the Block2_Hap1 genotype at the core SNP marker *SNP_Chr6D_492211566* exhibited significantly lower PH than those with the Block2_Hap2 genotype ($P < 0.001$). Eight candidate genes were further prioritized in this interval, mainly involved in kinase signaling, transcriptional regulation, ubiquitin-mediated protein degradation, and hormone responses.

Keywords: Wheat; Plant height; GWAS; Marker-assisted breeding

小麦是全球最重要的粮食作物之一,在保障粮食安全中具有不可替代的作用^[1]。在耕地资源受限与气候变迁的双重压力下,通过优化株型结构以协同提升单产与稳产已成为育种工作的核心目标^[2]。株高 (plant height, PH) 作为调控小麦抗倒伏性、收获指数及群体空间分布的关键农艺性状,受多基因、微效 QTL 及环境因素的共同驱动^[3]。自“绿色革命”以来,基于赤霉素信号途径的半矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 在全球范围内被广泛应用^[4],但在特定遗传背景下,这些基因常伴随根系发育受限、逆境适应性降低等负效应^[5-6]。因此,发掘能够平衡生长发育与环境适应性的新型株高调控位点,对完善小麦矮化育种的遗传基础具有重要价值。

近年来,随着基因组学的发展,全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS) 以定位精度高、可直接挖掘自然群体中优异等位变异等突出优势,已成为挖掘小麦复杂数量性状关键位点的核心手段^[7]。在株高遗传调控网络中,一系列关键矮秆基因的克隆与功能解析为理解其分子机制奠定了基础。其中,位于 4B 和 4D 染色体上的 *Rht-B1b* (*Rht1*) 和 *Rht-D1b* (*Rht2*) 是“绿色革命”的典范,它们编码赤霉素 (GA) 信号通路中的负调控因子 *DELLA* 蛋白,通过抑制 GA 应答使植株矮化^[8-9]。与之不同,位于 2D 染色体上的 *Rht8* 基因不依赖于 GA 途径,在现代育种中广泛用于降低株高,且其通常与较好的适应性相关^[10]。此外,近年来在 6A 染色体上克隆的 *Rht24* 基因,被证实是一个编码赤霉素 3- β -双加氧酶的功能获得性等位基因,通过调节活性赤霉素的合成来调控株高,为矮化育种提供了新的遗传资源^[11]。基于 GWAS 方法,研究者们在高通量挖掘株高新位点方面取得了显著进展。Fu 等^[12]通过 GWAS 鉴定到伪响应调节因子基因 *TaP-*

RR95,证实其主要通过影响穗下节细胞伸长来调控株高,且发现优异单倍型 *TaPRR95-B* 具有降低株高和增加千粒重的协同效应。谢小梅等^[13]从冬小麦突变体中克隆了 4A 染色体上的新型矮秆基因 *Rht-A1h*;温明星等^[14]利用 239 份国内外小麦品种的 55K SNP 芯片数据,鉴定到 44 个与株高显著关联的 SNP 位点。同时,针对其他染色体 (如 4B、5A、2D) 上的株高主效 QTL 也有大量报道^[15-17]。这些通过 GWAS 发现的新位点,与经典矮秆基因互为补充,不断丰富和刷新了对小麦株高遗传架构的认识。

在小麦 21 条染色体中,6D 染色体被认为是调控株型与穗部发育的遗传热点区^[18-19]。Liu 等^[20]通过 GWAS 在 6D 染色体长臂 383.7~391.1 Mb 鉴定到主效 QTL *QPL-6D.1*,发现其优先调控穗下节长度;Wang 等^[21]以 H461 为共同亲本构建了 3 个 RIL 群体,在 6D 染色体长臂 389.5~392.6 Mb 鉴定到主效位点 *QPh. sicau-6D*,其对株高的表型变异解释率达 6.6%~13.6%。除株高外,6D 染色体还被证实分布有与粒重、开花期相关的关键遗传区间^[22-24]。目前已报道的 6D 染色体株高及相关农艺性状 QTL 多集中于 380~395 Mb 区间,而针对该染色体其他区域,特别是长臂远端遗传潜力的探索仍相对有限。

本研究利用 339 份小麦材料的自然群体,结合 9 个环境下的株高表型数据开展 GWAS。通过 21K 芯片分型及连锁不平衡和单倍型分析,筛选 6D 染色体区段的优异单倍型,并利用 327 份小麦材料的自然群体进行跨群体验证,对关键区间进行基因注释,筛选候选基因。本研究为解析小麦株高的遗传基础提供新证据,丰富了 6D 染色体上株高的育种选择区段,也为分子标记辅助育种提供重要的基因资源和育种靶点。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验材料 339 份小麦品种(系)主要为中国黄淮麦区的种质资源。2023—2024 年,供试材料分别种植于陕西省杨凌区以及河南省的驻马店市、南阳市和濮阳市,共计 8 个田间种植环境。其中,2024 年在杨凌区、驻马店市同步设置两个播期处理,10 月早播,间隔 1 个月开展晚播;2023 年于上述 4 个试点均采用单一播期种植。8 个种植环境的具体编号及对应信息如下:E1(2024 年杨凌早播)、E2(2024 年杨凌晚播)、E3(2024 年驻马店早播)、E4(2024 年驻马店晚播);E5(2023 年杨凌)、E6(2023 年驻马店)、E7(2023 年南阳)、E8(2023 年濮阳)。对 8 个环境的株高表型进行最佳线性无偏估计(best linear unbiased estimation, BLUE),记为 BLUE(E9),这 8 个环境下的株高数据和 BLUE 值用于后续 GWAS。

验证材料是 327 份小麦品种(系)的自然群体,于 2023 年种植于陕西省杨凌区和河南省洛阳市,分别记作 YLPHM 和 LYPHM。这两个环境下的株高表型用于后续优异单倍型验证。

试验采取随机区组设计,行长 1.2 m,每个材料种 2 行,人工播种,播种间距为 3 cm。在试验田周围设置了保护行,依据当地农田管理措施进行田间管理。在小麦成熟期对每个材料选取至少 4 株生长正常且较为一致的单株进行测量,脱粒后自然风干,利用万深 SC-G 型自动种子考种仪测定千粒重,取平均值用于表型鉴定及遗传分析。

1.2 表型数据统计分析

利用 R 语言计算 339 份试验材料各表型数据采用 Excel 2016 进行处理,图形绘制在 R 语言中完成。使用 R 包 lme4 计算最佳线性无偏估计(BLUE)和广义遗传力(H^2)^[25]。 $H^2 = V_g / [V_g + (V_e/n)]$,其 V_g 为遗传方差, V_e 为环境方差, n 为环境数。

1.3 SNP 基因型

采用 CTAB 法提取小麦幼叶基因组 DNA,由成都天成未来科技有限公司进行 21K SNP 芯片分型。利用 Tassel 5.0 软件对原始分型数据进行质控过滤,剔除最小等位基因频率(minor allele frequency, MAF) < 5%、缺失率 > 20% 以及杂合度 > 10% 的位点,获得高多态性 SNP 标记用于后续关联分析。采用 R 包 CMplot 绘制 SNP

标记染色体分布图。

1.4 群体结构、主成分、亲缘关系分析及 LD 衰减

使用 plink 1.9 软件对基因型数据执行主成分分析(principal component analysis, PCA),以评估群体结构。利用 ADMIXTURE 软件进行群体结构分析,设定 K 值范围为 2~10,交叉验证误差取 5 次重复的平均值,依据交叉验证误差变化曲线的平滑度以及最小值确定最佳亚群数目。采用 PopLDdecay 软件计算全基因组及 A、B、D 亚基因组 SNP 间的连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)程度,设定最大距离为 15 Mb,以决定系数(R^2)衰减至最大值 50% 所对应的物理距离作为 LD 衰减距离。借助 Tassel 5.0 软件 Centered IBS 法计算亲缘关系(Kinship)矩阵。使用 R 包对分析结果进行可视化操作。

1.5 全基因组关联分析

使用 R 语言 GAPIT 软件包混合线性模型(mixed linear model, MLM: Q+K)进行 GWAS^[26-28]。其中, Q 矩阵(主成分)作为固定效应控制群体结构, K 矩阵(亲缘关系)作为随机效应控制个体间的复杂亲缘关系。显著性阈值设定为 $-\log_{10} P \geq 4$ (即 $P \leq 0.0001$)。位于同一 LD 区块内且在不同环境中被重复检测到的显著 SNP 集群为一个数量性状位点(quantitative trait locus, QTL),在不少于 4 个环境中被检测到的 QTL 为稳定 QTL。曼哈顿图与 Q-Q 图均通过 R 语言中的 CMplot 包绘制完成。

1.6 单倍型分析

定位的稳定 QTL 区间采用 Haploview 4.2 计算目标区段 SNP 间的连锁不平衡(LD),按软件默认的 Gabriel 法划分 LD 区块(Block)。当一段连续 SNP 之间大多数($\geq 95\%$)两两比较表现为强 LD 时即为一个 Block, Block 的起止边界分别用该区块最左侧和最右侧 SNP 的物理位置确定,在每个 Block 进行单倍型效应比较。采用单因素方差分析(ANOVA)及 Tukey HSD 检验,解析不同单倍型的差异显著性。

1.7 跨群体验证

根据目标 QTL 区间内效应最显著的代表性 SNP 对验证材料群体进行分组,采用独立样本 t 检验进行差异显著性分析,用 R 包 ggplot2 绘制箱线图。

1.8 候选基因的筛选和功能注释

基于 IWGSC RefSeq V2.1 基因注释文件,在目标 QTL 的物理区间内提取高置信度(HC)基

因,获得区间内基因 ID 及其物理位置信息。在 WheatOmics 1.0 平台 (<http://wheatomics.sdau.edu.cn/>) 结合 JBrowse 模块对区间基因进行检索与核对,根据功能描述对区间基因归类,筛选与生长发育相关联的基因作为候选基因。

2 结果与分析

2.1 小麦株高性状表型变异

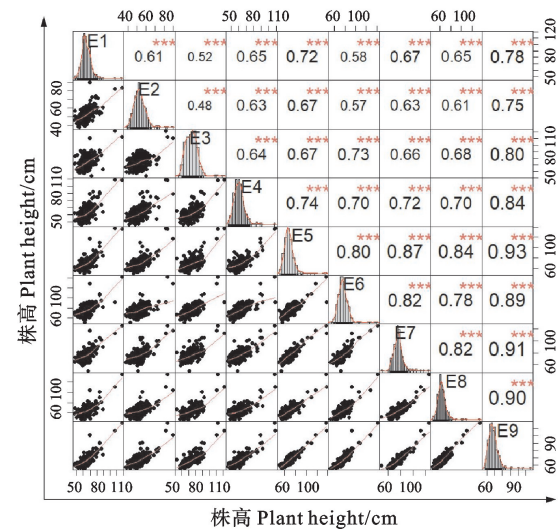
339 份小麦材料在 9 个环境下的株高性状描述性统计结果见表 1。不同环境间株高均值介于 51.95~75.32 cm 之间,最小值和最大值分别为

37.67 和 141.67 cm;各环境下株高的变异系数范围为 10.41%~14.94%。这表明供试群体的株高性状具有较为丰富的表型变异。株高性状的广义遗传力为 0.88,说明该性状受遗传因素影响较大。

从 9 个环境间株高频率分布曲线看,各环境下株高表型均呈近似正态分布,符合数量性状的分布特征(图 1)。环境间 Pearson 相关系数介于 0.48~0.93 之间,均达到极显著水平($P<0.001$),表明株高性状在不同环境具有较高的一致性,为后续关联分析提供了良好的表型基础。

表 1 339 份小麦材料在 9 个环境的株高性状分析
Table 1 Phenotypic analysis of plant height in 339 wheat accessions across nine environments

环境 Environment	平均值±标准差 Mean±SD/cm	最小值 Min. value/cm	最大值 Max. value/cm	变异系数 CV/%	遗传力 H^2
E1	63.86±7.59	46.70	117.60	11.88	0.88
E2	51.95±6.80	37.67	90.00	13.09	
E3	72.87±9.03	52.67	121.67	12.40	
E4	61.37±8.17	46.00	109.00	13.31	
E5	68.61±9.25	50.33	137.33	14.94	
E6	75.13±9.52	52.00	141.67	12.67	
E7	75.32±8.52	49.67	125.00	11.31	
E8	63.28±8.83	46.67	134.33	13.96	
E9	66.52±6.92	55.84	116.98	10.41	



对角线为各环境株高频率分布直方图及密度曲线;左下角为两环境间株高散点图及拟合曲线;右上角为 Pearson 相关系数;***: $P<0.001$ 。

The diagonal panels display the frequency distribution histograms and density curves of plant height for each environment; The bottom-left panel shows the scatter plot and fitted curve of plant height across the two environments; The top-right panel presents the Pearson correlation coefficient; ***: $P<0.001$.

图 1 339 份小麦材料 9 个环境的株高性状分布频率与相关性分析
Fig. 1 Frequency distribution and correlation analysis of plant height for the 339 wheat accessions across nine environments

2.2 SNP 标记基因分型

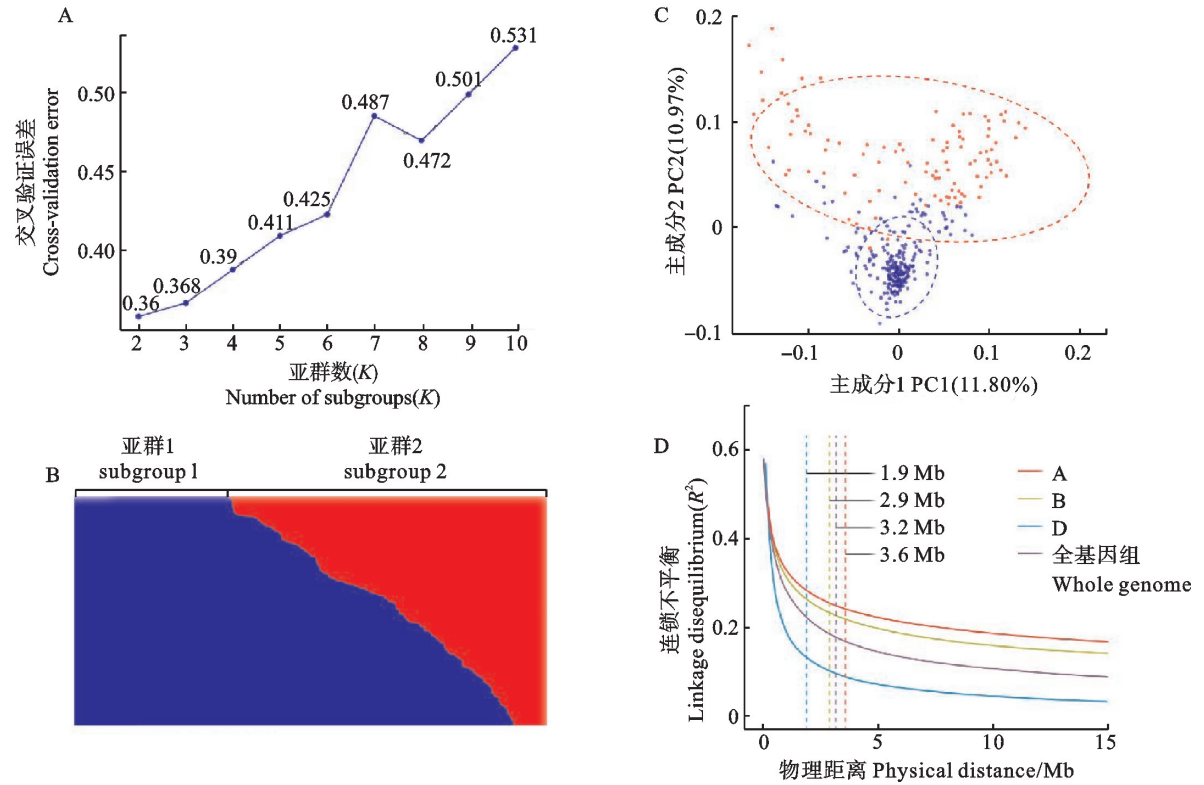
利用 21K 芯片测试分型,在供试群体中获得 52 606 个高质量 SNP 标记,这些标记广泛分布于小麦 21 条染色体。其中,A、B、D 亚基因组分别包含 23 614、22 403 和 6 589 个 SNP 标记,各占总标记数的 44.89%、42.59%和 12.52%,B 和 A 亚基因组标记数量较高,D 亚基因组标记数量相对较低(表 2)。不同染色体间 SNP 标记数量和密度均存在差异(表 2)。其中,7A 染色体的 SNP 标记数量最多(4 204 个),平均密度为 5.66 个·Mb⁻¹;4D 染色体的 SNP 标记数量最少(442 个),平均密度仅为 0.85 SNP/Mb。

2.3 群体结构、主成分、亲缘关系分析及 LD 衰减

供试群体结构分析发现,当 $K=2$ 时,交叉验证误差最小,即认为供试群体的最优亚群数为 2 (图 2)。通过主成分分析得到两个主成分 PC1 和 PC2,分别解释 11.80%和 10.97%的遗传变异。供试群体亲缘关系(Kinship)矩阵结果(图 3)显示,大部分材料间亲缘关系较低,仅存在少量近缘材料。

表 2 339 份小麦材料全基因组 SNP 标记密度
Table 2 Genome-wide SNP marker density in the 339 wheat accessions

染色体 Chromosome	起始位置 Start site	终止位置 End site	标记数量 Number of markers	标记占比 Marker proportion/%	标记密度 Density of marker/ (SNPs • Mb ⁻¹)
1A	1 206 051	598 569 264	3 406	6.48	5.70
1B	4 411 003	698 937 269	2 921	5.55	4.21
1D	65 325	496 600 704	1 421	2.70	2.86
2A	1 935 544	784 903 698	3 937	7.48	5.03
2B	2 423 055	808 132 843	3 392	6.45	4.21
2D	6 414 593	651 637 524	1 219	2.32	1.89
3A	730 766	752 252 167	2 923	5.56	3.89
3B	1 308 298	851 846 946	3 867	7.35	4.55
3D	620 014	619 452 756	963	1.83	1.56
4A	2 224 969	753 104 472	3 259	6.20	4.34
4B	635 546	672 773 688	1 966	3.74	2.92
4D	602 936	518 014 543	442	0.84	0.85
5A	1 188 537	712 495 711	2 777	5.28	3.90
5B	19 737	714 623 767	3 571	6.79	5.00
5D	303 787	569 292 120	896	1.70	1.57
6A	1 414 964	622 582 644	3 108	5.91	5.00
6B	4 065 545	730 891 359	3 714	7.06	5.11
6D	903 782	495 347 810	818	1.56	1.65
7A	1 716 753	744 265 322	4 204	7.99	5.66
7B	47 804	763 682 401	2 972	5.65	3.89
7D	488 331	636 353 272	830	1.58	1.31
A 基因组 A genome	—	—	23 614	44.89	—
B 基因组 B genome	—	—	22 403	42.59	—
D 基因组 D genome	—	—	6 589	12.52	—
总计 Total	—	—	52 606	100	—



A: 群体 K 值与交叉验证误差关系; B: 群体结构示意图; C: 主成分散点图; D: 连锁不平衡衰减距离。

A: Relationship between K values and cross-validation error; B: Population structure inferred by Admixture; C: Principal component analysis (PCA) scatter plot; D: Linkage disequilibrium (LD) decay distance.

图 2 339 份小麦材料的群体结构、主成分分析及连锁不平衡衰减特征

Fig. 2 Population structure, principal component analysis, and linkage disequilibrium decay of the 339 wheat accessions

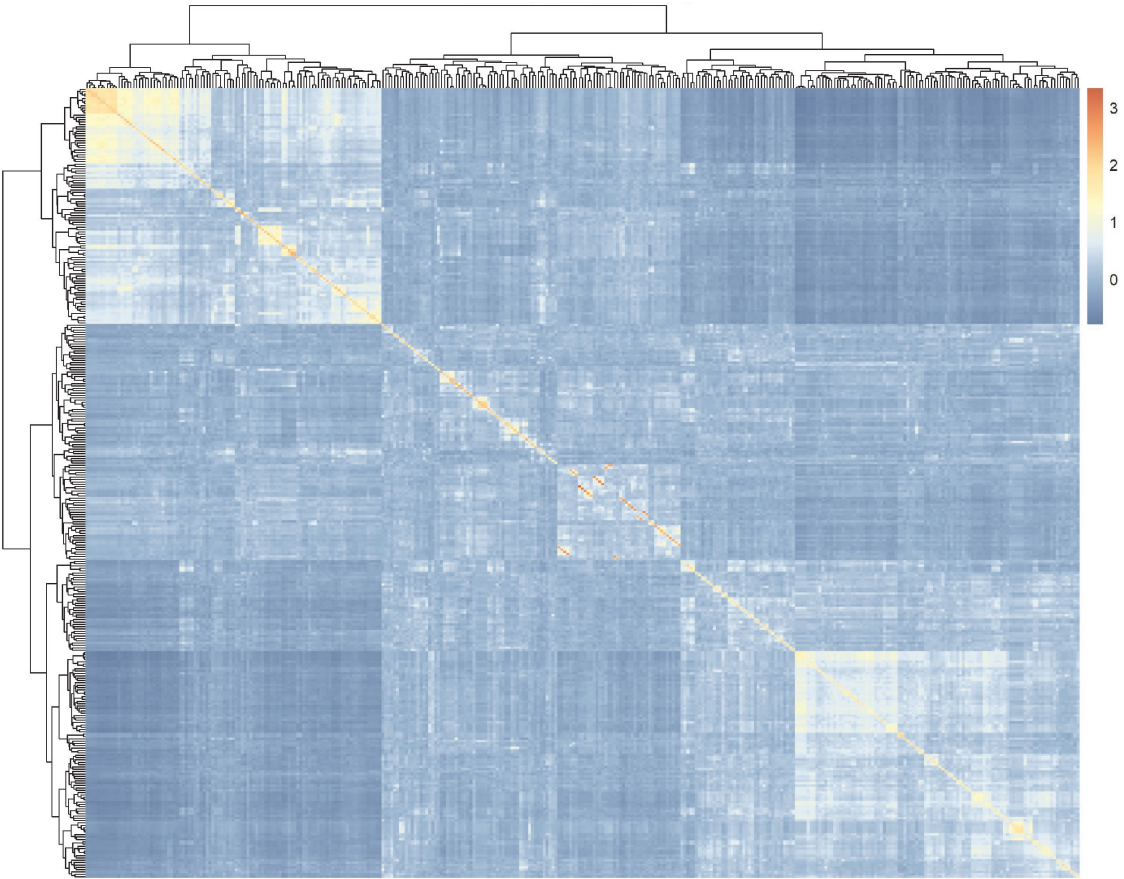


图 3 339 份小麦材料的亲缘关系 (Kinship) 矩阵热图

Fig. 3 Kinship heatmap of the 339 wheat accessions

亚基因组及全基因组的 LD 衰减距离结果 (图 2D) 表明,不同亚基因组的 LD 衰减特征存在差异,其中 A 亚基因组的 LD 衰减距离约为 3.6 Mb,B 亚基因组约为 2.9 Mb,D 亚基因组约为 1.9 Mb,全基因组平均 LD 衰减距离约为 3.2 Mb。

2.4 株高的全基因组关联分析

基于 339 份小麦材料 9 个环境的株高表型数据与 52 606 个高质量 SNP 标记,采用混合线性模型 (MLM, Q + K) 开展全基因组关联分析。9 个环境的 GWAS 结果 (表 3、图 4) 显示,不同环境下检测到的显著关联 SNP 数量存在差异。其中, E5 环境检测到的显著 SNP 数量最多 (290 个), E2 环境最少 (126 个)。显著 SNP 共分布于 19 条染色体上,1D 和 3D 染色体未检测到。显著 SNP 主要富集于 1A、1B、2A、2B、4A、5A、5B、6D、7A 和 7D 等染色体上。

在全基因组范围内共鉴定到 66 个与株高显著相关的稳定 QTL 区间 (表 4),覆盖 A、B、D 亚基因组的 17 条染色体 (1D、2D、3D、4B 染色体未定位

到显著关联 QTL)。从亚基因组分布来看,A 亚基因组 QTL 数量最多 (41 个,占 62.1%),其次为 B 亚基因组 (13 个,占 19.7%) 和 D 亚基因组 (12 个,占 18.1%)。单个 QTL 的表型变异解释率 (PVE) 介于 3.39%~17.42%。其中,14 个 QTL 在 4 个环境中检测到,PVE 为 3.54%~12.57%; 10 个 QTL 在 5 个环境中检测到,PVE 为 3.78%~13.04%; 20 个 QTL 在 6 个环境中检测到,PVE 为 4.11%~12.65%; 11 个 QTL 在 7 个环境中检测到,PVE 为 4.27%~12.70%; 8 个 QTL 在 8 个环境中检测到,PVE 为 4.67%~17.42%; 3 个 QTL (*QPh. nwafu-1A. 4*、*QPh. nwafu-2B. 4*、*QPh. nwafu-5D. 2*) 在 9 个环境中均稳定检测到,PVE 为 3.39%~14.95%,表现出较强的环境稳定性。

值得注意的是,*QPh. nwafu-6D* (490.34~492.42 Mb) 在 8 个环境中均检测到,平均 PVE 为 8.23%,且未发现该物理区间存在已报道的株高 QTL 或功能基因,表明该区间可能为一个新的株高遗传调控相关位点。

表 3 与株高显著关联的 SNP 分布
Table 3 Distribution of significant SNPs associated with plant height

染色体 Chromosome	环境 Environment									总计 Total
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	
1A	59	40	26	39	27	15	20	33	34	293
1B	1	4	0	16	22	2	16	13	3	77
1D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2A	37	16	28	27	27	0	15	29	27	206
2B	9	5	2	16	7	5	4	10	10	68
2D	0	2	0	0	0	7	0	0	0	9
3A	2	0	7	1	3	0	0	6	3	22
3B	2	1	2	3	2	4	6	4	2	26
3D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4A	6	6	26	1	42	51	55	8	32	227
4B	0	4	0	2	0	0	0	0	0	6
4D	0	4	1	5	6	1	5	1	5	28
5A	57	21	17	23	67	31	75	75	72	438
5B	1	2	11	8	1	13	1	13	5	55
5D	4	2	2	2	3	2	2	3	3	23
6A	8	0	2	14	3	4	1	4	4	40
6B	0	3	8	3	1	4	5	5	4	33
6D	0	2	3	9	17	15	1	3	16	66
7A	78	2	9	50	50	5	5	63	45	307
7B	0	4	1	1	1	3	1	1	3	15
7D	2	8	3	6	11	4	10	2	9	55
总计 Total	266	126	148	226	290	166	222	273	277	2461

2.5 单倍型分析

为解析 *QPh. nwafu-6D* (490.34 ~ 492.42 Mb) 区间的遗传变异特征及其对株高的调控作用, 对该区间开展连锁不平衡 (LD) 与单倍型分析。结果 (图 4、图 5) 表明, *QPh. nwafu-6D* 区间可划分为两个相对独立的 LD Block (图 4D)。其中, Block1 内 SNP 连锁程度极高, 遗传变异较为保守; Block2 内 SNP 呈紧密连锁关系 ($R^2 \geq 0.7$), 且单倍型多样性较高, 因此后续分析主要聚焦于遗传变异更为丰富的 Block2 区域。基于 Block2 内 SNP 的等位基因组合模式, 共鉴定到 3 种主要单倍型 (图 4C)。其中, Block2_Hap1 为优势单倍型, 群体频率为 84.1%; Block2_Hap2 和 Block2_Hap3 为中等频率单倍型, 群体频率分别为 8.2% 和 7.7%。单倍型与株高表型的关联分析结果显示, 不同单倍型在 9 个环境中均表现出显著的株高差异 (图 5A)。其中, Block2_Hap1 对应材料的株高在所有环境中均显著低于 Block2_

Hap2 和 Block2_Hap3, 且差异在多数环境中达到显著或极显著水平 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.001$); Block2_Hap2 与 Block2_Hap3 的株高水平整体高于 Block2_Hap1, 但二者之间差异相对较小, 且在部分环境中未达到显著水平。这说明, Block2_Hap1 是与株高降低显著相关的优势单倍型。

为评估 *QPh. nwafu-6D* 区间单倍型对其他重要农艺性状的潜在影响, 进一步比较了 3 种单倍型在 9 个环境下的千粒重表型差异。结果 (图 5B) 表明, 不同单倍型在多个环境间千粒重存在显著或极显著差异 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.001$)。其中, Block2_Hap1 对应材料的千粒重在多个环境中高于 Block2_Hap2 和 Block2_Hap3, 且在多数环境中差异达到显著或极显著水平; Block2_Hap2 与 Block2_Hap3 在各环境中的千粒重差异整体较小, 且多未达到显著水平。这说明 Block2_Hap1 为与千粒重显著相关的优势单倍型。

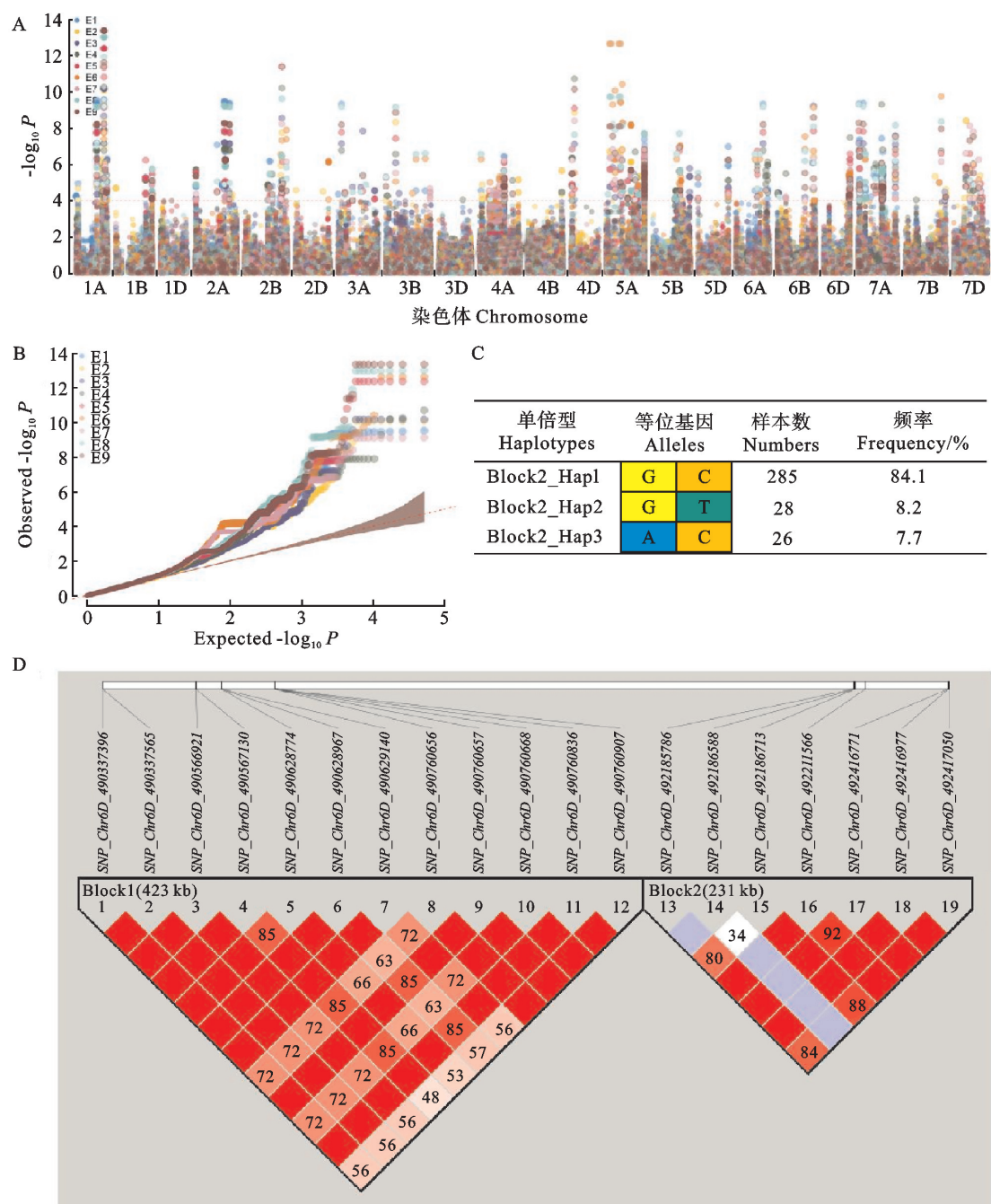


图 4 小麦株高全基因组关联分析曼哈顿图(A)、Q-Q 图(B)、单倍型结构分析(C)及*QPh. nwafu-6D* 区间连锁不平衡(D)

Fig. 4 Manhattan plot of genome-wide association analysis for plant height in wheat(A), Q-Q plot(B), haplotype structure analysis(C), and linkage disequilibrium in the *QPh. nwafu-6D* region(D)

2.6 *QPh. nwafu-6D* 区间的跨群体验证

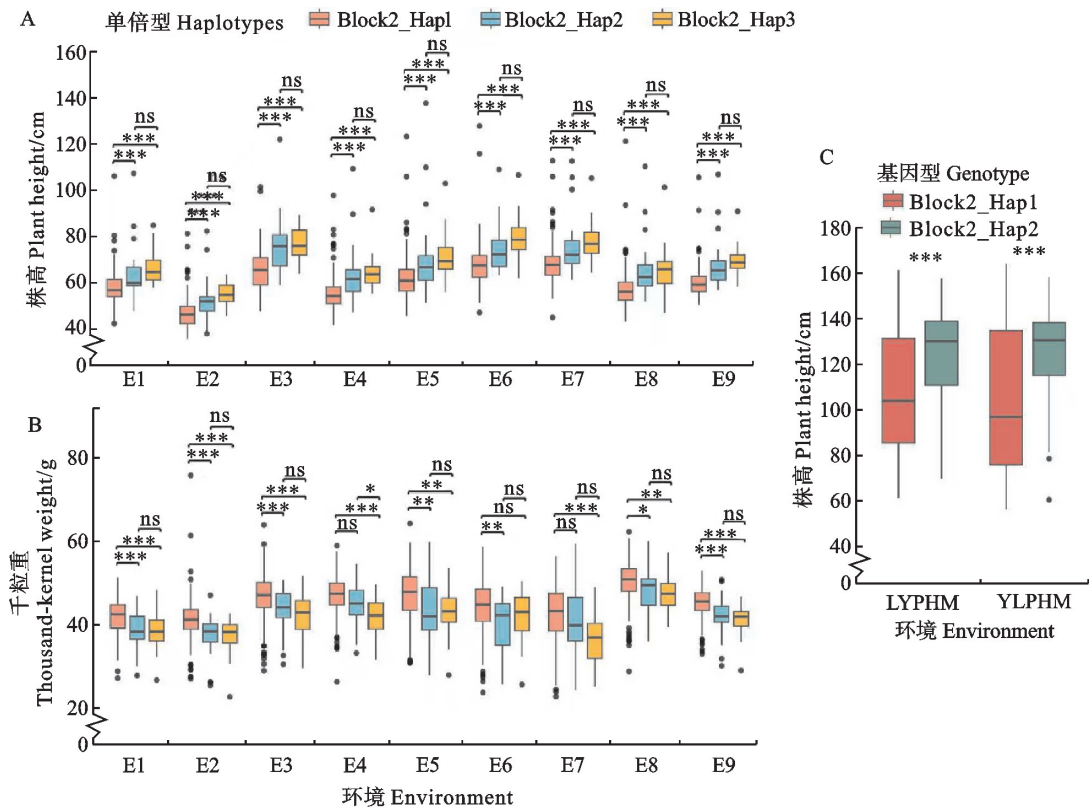
为验证主效位点*QPh. nwafu-6D* 遗传效应的普适性,选取该区间内最显著的核心 SNP 标记SNP_Chr6D_492211566 作为代表性标记。基于该 SNP 的基因型分组比较验证材料群体在洛阳(LYPHM)和杨凌(YLPHM)两个环境下的株高表型(图 5C)。在 LYPHM 和 YLPHM 环境下,Block2_Hap1 基因型

材料的株高均极显著低于 Block2_Hap2 基因型材料($P<0.001$),表型差异均值分别为 16.14 和 21.51 cm。箱线图直观地展示了 Block2_Hap1 基因型整体分布低于 Block2_Hap2 基因型的趋势(图 5C)。该结果在独立的遗传背景下成功验证了*QPh. nwafu-6D* 区间的矮化效应在不同遗传背景下具有良好的稳定性,表明其具有稳定的育种应用潜力。

表 4 株高性状的 QTL 统计
Table 4 Summary of QTLs associated with plant height

QTL	染色体 Chr.	物理位置 Position/Mb	P 值 P value	表型变异解释率 PVE/%	环境 Environment
<i>QPh. nwafu-1A. 1</i>	1A	370.12~372.08	4.42E-10~1.72E-07	10.23~11.44	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1A. 2</i>	1A	388.67~394.04	2.98E-10~4.49E-05	11.15~11.95	E1、E2、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1A. 3</i>	1A	502.45~505.06	1.22E-05~3.06E-05	6.23~7.45	E1、E4、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1A. 4</i>	1A	520.15~522.28	4.35E-14~4.53E-05	9.11~14.95	E1、E2、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1A. 5</i>	1A	542.64~542.83	7.68E-07~7.31E-05	5.90~6.51	E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1A. 6</i>	1A	546.19~548.74	1.84E-06~7.64E-05	4.27~11.19	E2、E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1A. 7</i>	1A	567.37~567.37	3.73E-06~5.00E-05	13.02~13.04	E1、E2、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1A. 8</i>	1A	577.58~577.58	5.06E-07~2.60E-05	11.77~11.77	E1、E3、E8、E9
<i>QPh. nwafu-1B. 1</i>	1B	678.94~679.53	8.34E-06~6.79E-05	4.42~10.76	E4、E5、E7、E8
<i>QPh. nwafu-1B. 2</i>	1B	684.10~684.10	1.81E-06~6.27E-05	10.93~12.24	E2、E4、E5、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2A. 1</i>	2A	20.11~22.27	2.01E-06~7.46E-05	7.65~13.48	E1、E3、E4、E5、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2A. 2</i>	2A	413.74~415.54	8.55E-08~3.53E-05	5.22~7.97	E1、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2A. 3</i>	2A	546.58~546.58	4.13E-10~2.32E-05	11.22~11.33	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2A. 4</i>	2A	555.96~555.96	3.40E-10~1.41E-07	11.33~11.34	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2A. 5</i>	2A	564.39~566.90	1.34E-07~7.34E-05	9.52~11.65	E1、E2、E3、E4、E5、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2A. 6</i>	2A	644.33~645.51	4.50E-10~4.21E-05	11.41~11.68	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2B. 1</i>	2B	471.35~471.35	6.78E-07~5.86E-05	10.06~10.13	E1、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2B. 2</i>	2B	518.83~520.19	3.53E-06~6.86E-05	7.41~10.92	E1、E4、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2B. 3</i>	2B	679.32~679.32	2.86E-07~1.74E-05	8.79~8.87	E2、E6、E7、E8
<i>QPh. nwafu-2B. 4</i>	2B	695.64~700.09	4.20E-12~4.61E-05	3.39~13.75	E1、E2、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-2B. 5</i>	2B	713.26~715.50	7.42E-07~1.36E-05	4.96~6.73	E2、E3、E4、E5、E9
<i>QPh. nwafu-2B. 6</i>	2B	784.82~786.64	1.31E-08~2.90E-05	5.11~6.92	E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-3A. 1</i>	3A	66.32~68.14	4.78E-10~1.73E-07	9.87~11.50	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-3A. 2</i>	3A	466.37~468.98	1.48E-08~2.98E-05	8.45~11.20	E3、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-3B</i>	3B	185.96~187.82	7.33E-10~8.90E-06	4.67~12.77	E2、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-4A. 1</i>	4A	436.05~450.59	2.16E-06~7.15E-05	5.67~10.34	E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-4A. 2</i>	4A	454.84~465.75	3.69E-07~7.72E-05	8.79~10.09	E1、E3、E5、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-4D. 1</i>	4D	17.34~19.69	1.46E-07~5.36E-05	9.57~9.87	E2、E4、E5、E7、E9
<i>QPh. nwafu-4D. 2</i>	4D	62.10~62.95	1.96E-11~2.31E-05	10.32~13.16	E2、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 1</i>	5A	56.83~59.40	2.26E-13~1.77E-05	6.75~11.13	E2、E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 2</i>	5A	83.59~85.28	2.26E-13~1.77E-05	6.34~9.84	E2、E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 3</i>	5A	113.35~115.80	5.18E-10~1.21E-05	4.23~10.55	E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 4</i>	5A	158.55~161.76	8.66E-11~6.51E-05	6.19~10.79	E2、E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 5</i>	5A	228.73~230.97	2.26E-13~1.77E-05	5.76~10.16	E2、E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 6</i>	5A	261.43~261.43	2.26E-13~5.38E-05	6.86~10.21	E2、E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 7</i>	5A	265.83~267.25	3.97E-10~5.60E-05	3.78~7.12	E3、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 8</i>	5A	291.92~294.91	3.85E-11~3.34E-05	5.81~9.88	E2、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 9</i>	5A	303.52~305.04	5.23E-09~3.34E-05	4.37~6.74	E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 10</i>	5A	458.54~458.54	6.61E-09~2.99E-05	7.47~7.50	E2、E4、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 11</i>	5A	533.95~535.46	2.07E-07~6.49E-05	3.54~5.01	E3、E4、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5A. 12</i>	5A	704.76~711.24	2.02E-08~7.44E-05	8.40~17.42	E1、E2、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5B</i>	5B	506.23~508.73	2.01E-08~3.46E-05	6.73~13.26	E2、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5D. 1</i>	5D	2.78~3.62	3.03E-06~7.20E-05	4.18~7.32	E1、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-5D. 2</i>	5D	566.66~566.66	1.08E-07~6.10E-05	7.89~10.00	E1、E2、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-6A. 1</i>	6A	390.47~393.44	1.87E-07~7.05E-05	4.86~7.43	E3、E4、E5、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-6A. 2</i>	6A	503.66~506.67	4.83E-10~1.73E-07	7.51~11.24	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-6B. 1</i>	6B	523.29~523.29	2.95E-08~6.58E-05	6.74~6.91	E3、E6、E8、E9

QTL	染色体 Chr.	物理位置 Position/Mb	P 值 P value	表型变异解释率 PVE/%	环境 Environment
<i>QPh. nwafu-6B. 2</i>	6B	682.95~682.95	6.13E-10~2.82E-05	8.47~12.70	E2、E3、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-6D</i>	6D	490.34~492.42	3.35E-08~6.02E-05	4.97~11.49	E2、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 1</i>	7A	17.95~20.85	4.62E-10~1.81E-07	5.93~11.79	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 2</i>	7A	33.74~35.43	4.25E-08~7.28E-05	10.07~12.37	E1、E3、E4、E5、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 3</i>	7A	101.77~103.57	4.33E-10~1.68E-07	6.38~11.18	E1、E3、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 4</i>	7A	301.48~303.08	1.64E-06~1.73E-05	6.22~8.16	E1、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 5</i>	7A	328.34~330.00	9.56E-07~3.75E-05	5.13~8.20	E1、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 6</i>	7A	361.37~362.19	1.45E-06~1.76E-05	4.38~7.73	E1、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 7</i>	7A	440.56~457.82	5.10E-10~7.66E-05	7.12~10.83	E1、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 8</i>	7A	461.33~463.57	1.56E-07~7.57E-05	6.21~10.37	E1、E2、E4、E5、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7A. 9</i>	7A	699.25~700.51	7.00E-09~7.39E-05	9.37~12.76	E1、E3、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7B</i>	7B	669.11~670.68	1.85E-10~7.25E-07	4.63~10.43	E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7D. 1</i>	7D	225.08~225.08	3.95E-09~1.73E-05	6.98~12.65	E2、E3、E4、E5、E7、E9
<i>QPh. nwafu-7D. 2</i>	7D	234.67~236.04	3.95E-09~7.53E-06	4.11~6.89	E2、E3、E4、E5、E7、E9
<i>QPh. nwafu-7D. 3</i>	7D	298.32~299.99	7.59E-09~7.46E-05	5.35~13.29	E1、E2、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7D. 4</i>	7D	364.12~365.35	1.61E-08~2.88E-05	7.83~11.94	E1、E4、E5、E6、E7、E8、E9
<i>QPh. nwafu-7D. 5</i>	7D	368.09~369.46	3.02E-06~7.46E-05	4.66~6.71	E2、E4、E5、E7、E9
<i>QPh. nwafu-7D. 6</i>	7D	465.21~466.41	5.47E-07~2.01E-05	7.08~12.57	E5、E6、E7、E9
<i>QPh. nwafu-7D. 7</i>	7D	504.33~505.75	1.17E-05~7.40E-05	5.69~8.68	E3、E4、E5、E7、E9



A: *QPh. nwafu-6D* 区间 Block2 单倍型在 9 个环境下的株高表型分布; B: *QPh. nwafu-6D* 区间 Block2 单倍型在 9 个环境下的千粒重表型分布; C: 验证群体中核心 SNP(*SNP_Chr6D_492211566*)不同基因型在洛阳(LYPHM)和杨凌(YLPHM)两个环境下的株高表型分布; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$ 。

A: Plant height distribution of different Block2 haplotypes across nine environments; B: Thousand-kernel weight distribution of different Block2 haplotypes across nine environments; C: Phenotypic distribution of plant height for different genotypes of the core SNP (*SNP_Chr6D_492211566*) in the validation population under the Luoyang(LYPHM) and Yangling(YLPHM) environments; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$

图 5 *QPh. nwafu-6D* 区间的单倍型分析及其对株高和千粒重的影响

Fig. 5 Haplotype analysis of the *QPh. nwafu-6D* region and its effects on plant height and thousand-kernel weight in wheat

2.7 候选基因分析

对*QPh. nwafu-6D* 物理区间(490. 34 ~ 492. 42 Mb)基因进行注释并筛选,获得 8 个重点候选基因(表 5),分别为 2 个受体 y 样蛋白激酶相关基因(TraesCS6D03G0909800、TraesCS6D03G0915900)、1 个 TCP 家族转录因子基因(TraesCS6D03G0910300)、2

个 F-box 家族蛋白基因(TraesCS6D03G0911600、TraesCS6D03G0912800)、1 个 U-box 结构域蛋白基因(TraesCS6D03G0917100),以及与激素或信号响应相关的赤霉素调控家族蛋白基因(TraesCS6D03G0911800)和响应调节蛋白基因(TraesCS6D03G0918800)。

表 5 *QPh. nwafu-6D* 区间候选基因功能注释
Table 5 Functional annotation of candidate genes in the *QPh. nwafu-6D* interval

候选基因 Candidate gene	位置 Position/bp	功能注释 Function annotation
TraesCS6D03G0909800	490 525 038~490 528 924	受体样蛋白激酶 Receptor-like protein kinase
TraesCS6D03G0910300	490 663 622~490 665 887	TCP 家族转录因子 TCP family transcription factor
TraesCS6D03G0911600	490 829 472~490 833 459	F-box 家族蛋白 F-box family protein
TraesCS6D03G0911800	490 849 515~490 851 091	赤霉素调控家族蛋白 Gibberellin-regulated family protein
TraesCS6D03G0912800	491 128 039~491 132 256	F-box 蛋白 F-box protein
TraesCS6D03G0915900	491 656 928~491 662 054	受体激酶 2 Receptor kinase 2
TraesCS6D03G0917100	491 893 431~491 899 271	含 U-box 结构域蛋白 62 U-box domain-containing protein 62
TraesCS6D03G0918800	492 204 642~492 206 470	响应调节蛋白 Response regulator protein

3 讨论

3.1 多环境表型的稳定性与群体遗传背景的可靠性

株高作为典型的数量性状,易受环境条件影响,在 GWAS 分析前需对多环境表型特征及群体结构进行系统评估^[29]。本研究对 339 份小麦自然群体在 9 个环境下的株高性状进行了分析。结果表明,各环境株高表型变异丰富,均呈近似正态分布,符合数量性状特征。株高性状的广义遗传力为 0.88,说明其表型变异主要受遗传因素控制,该结果与多数研究结论一致^[30-31]。

在遗传背景方面,群体结构分析将供试材料划分为两个亚群($K=2$),主成分分析(PCA)结果与此吻合,且亲缘关系矩阵显示绝大多数材料间遗传相似度较低。这种相对简单的群体结构和较弱的全基因组亲缘关系,能有效降低由群体分层导致的假阳性关联风险,是确保 GWAS 结果可靠性的关键前提^[32-33]。此外,本研究中全基因组 LD 衰减距离为稳定 QTL 的定位与区间解析提供了良好基础^[34]。综上,高质量的多环境表型数据与清晰的群体遗传背景,共同保证了本研究的 GWAS 结果具有较高的可信度。

3.2 株高遗传结构的解析与新主效 QTL 的发现

本研究通过多环境 GWAS 共鉴定到 66 个与株高显著相关的稳定 QTL,分布于 A、B、D 亚基

因组的 17 条染色体上。稳定 QTL 在亚基因组间呈现明显的不均匀分布特征,其中 A 亚基因组贡献的 QTL 数量最多(41 个,占 62.1%),B 和 D 亚基因组分别为 13 个和 12 个。该分布格局与前人关于小麦株高遗传调控的研究结论高度一致^[31]。

本研究多环境稳定 QTL 的物理位置及多个主效信号与已报道矮秆基因或株高热点区段高度一致,显示出良好的重复定位一致性。1A 染色体上,*QPh. nwafu-1A. 4*(520. 15~522. 28 Mb)在 9 个环境中稳定检出,其位置与 Zhang 等^[35]报道的稳定*QPH. sxau-1A* (511. 0 Mb)及结构变异位点*Mg1A-7*(526. 7 Mb)相距约 4~11 Mb,说明 1A 长臂中后段可能是较为保守的株高调控区段。2B 染色体上,*QPh. nwafu-2B. 4*(695. 64~700. 09 Mb)落入 Wang 等^[36]报道的矮秆基因*Rht4*(685. 3~784. 6 Mb)候选区间,说明该稳定位点可能与 2B 染色体矮秆效应区段相关。4D 染色体上,*QPh. nwafu-4D. 1*(17. 34~19. 69 Mb)与经典 GA 通路矮秆基因*Rht-D1* 所在区段高度接近^[37],表明“绿色革命”相关等位变异在本研究材料中仍可能贡献显著的降高效应。5A 染色体上,*QPh. nwafu-5A. 2*(83. 59~85. 28 Mb)与 Liu 等^[38]定位的主效 QTL *QPh. cas-5A. 3*(83. 758~85. 001 Mb)几乎完全重叠;同时,*QPh. nwafu-5A. 12*(704. 76~711. 24 Mb)与 Trini 等^[39]报道的矮秆基因*Rht12* (700~710 Mb)候选区段也高度重合。5D 染色

体, *QPh. nwafu-5D. 2* (566. 66 Mb) 与 Guo 等^[40] 在约 566 Mb 附近检测到的重要遗传信号相距约 0.7 Mb, 并可能与远端矮秆位点 *Rht23* 所在区域相关。与此同时, 本研究在 5A、7A 和 7D 染色体也定位到多个多环境稳定的株高 QTL, 这些染色体此前已被广泛报道为调控小麦株高的重要遗传热点区^[38]。本研究结果为进一步挖掘株高新遗传位点奠定了更广泛基础。

本研究首次在 6D 染色体长臂 490. 34~492. 42 Mb 区间鉴定到了 1 个株高相关主效位点。在所有稳定 QTL 中, *QPh. nwafu-6D* 位点在 8 个环境中被重复检测到, 平均表型变异解释率为 8. 23%, 表现出较强的环境稳定性。值得注意的是, 已有研究报道的小麦 6D 染色体株高 QTL 主要集中分布于约 380~395 Mb 区间^[41], 而 *QPh. nwafu-6D* 与该热点区段的物理距离超过 95 Mb, 远大于本研究中 6D 染色体约 1. 9 Mb 的 LD 衰减距离。结合 LD 分析结果及 Gramene 数据库与近十年相关文献的系统检索, 在该特定物理区间内尚未发现任何已报道的株高 QTL 或功能基因, 表明 *QPh. nwafu-6D* 是 1 个独立于已知位点的新遗传调控区间。考虑到普通小麦 D 基因组整体遗传多样性较低, 其株高相关遗传位点的报道亦相对匮乏^[42], *QPh. nwafu-6D* 的发现具有重要的理论意义和潜在应用价值。该位点不仅丰富了小麦株高遗传调控的位点资源, 更将研究视角拓展至 6D 染色体上 1 个此前未被充分关注的遗传区域, 为深入解析 D 基因组中株高调控的新机制、挖掘可用于育种利用的优异矮化等位变异提供了新的研究切入点。

3.3 *QPh. nwafu-6D* 的育种价值与应用展望

分子标记辅助选择在现代作物育种中的应用成效, 取决于标记-性状关联的稳定性与跨群体适用性。本研究鉴定的 *QPh. nwafu-6D* 位点为小麦株高改良提供了 1 个效应稳定、易于检测且具有明确育种价值的分子靶标。位于该区间内的核心 SNP 标记 *SNP_Chr6D_492211566* 在独立验证群体中表现出清晰的基因型分化, 表明该标记在不同遗传背景中具有稳定的选择有效性, 可直接应用于优良等位基因的定向导入^[43]。除单一标记外, 本研究鉴定的优势单倍型 Hap1 同样具有重要育种价值。该单倍型在自然群体中的频率高达 84. 1%, 暗示其可能已在现代育种过程中被持续富集。值得注意的是, 单倍型分析结果显示,

Hap1 在显著降低株高的同时, 在多数环境下并未对千粒重产生不利影响, 且在部分环境中表现出较高的千粒重水平, 表明该位点在株高调控与产量相关性状之间可能具有较为协调的遗传效应。这一特性使 *QPh. nwafu-6D* 有望作为兼顾矮化与产量稳定的优良育种位点加以利用。

与此同时, *QPh. nwafu-6D* 的候选区间约为 2. 08 Mb, 其内存在多个潜在功能基因。基于 WheatOmics 注释结果, 本研究在该区间筛选获得 8 个候选基因, 功能类型涵盖蛋白激酶信号转导(如受体样蛋白激酶和受体激酶)、转录调控(TCP 家族转录因子)、蛋白泛素化降解(F-box 蛋白与 U-box 蛋白)以及激素及信号响应相关因子(赤霉素调控蛋白与响应调节蛋白)。这些功能类别与株高形成过程中细胞伸长、激素信号及生长调控网络密切相关, 为 *QPh. nwafu-6D* 的分子基础解析提供了明确的候选方向。后续研究有必要通过构建近等基因系或分离群体进行精细定位, 结合基因组注释、转录组数据和功能验证手段, 明确其分子调控机制^[44]。此外, 鉴于株高与产量、抗倒伏及品质性状之间可能存在权衡关系, 仍需在多环境条件下系统评估 *QPh. nwafu-6D* 对其他重要农艺性状的潜在影响, 以全面判定其综合育种价值。

4 结论

本研究利用 339 份小麦材料在 9 个环境条件下的株高性状, 结合 21K SNP 芯片进行全基因组关联分析, 共鉴定到 66 个与株高显著相关的稳定 QTL。进一步在 6D 染色体 490. 34~492. 42 Mb 区间鉴定到 1 个新的主效稳定 QTL(*QPh. nwafu-6D*), 可在多个环境中稳定表达。对 *QPh. nwafu-6D* 区间进行基因注释与筛选, 共获得 8 个候选基因。

参考文献:

- [1] Cong J H, Zhao C, Asseng S, et al. Potential expansion of wheat planting areas driven by climate warming offsets yield losses and enhances global production [J]. *One Earth*, 2026, 9 (1): 101464.
- [2] 刘丽华, 刘阳娜, 周悦, 等. 基于高效 SNP 芯片的小麦产量相关性状全基因组关联分析[J]. *麦类作物学报*, 2023, 43(11): 1404.
- [3] Liu L H, Liu Y N, Zhou Y, et al. Genome-wide association analysis of wheat yield related traits based on efficient SNP array [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2023, 43(11): 1404.

- [3] 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.
- [4] Peng J R, Richards D E, Hartley N M, *et al.* 'Green Revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, 400(6741): 256.
- [5] Schierenbeck M, Alqudah A M, Lantos E, *et al.* Green Revolution dwarfing *Rht* genes negatively affected wheat floral traits related to cross-pollination efficiency [J]. *The Plant Journal*, 2024, 118(4): 1071.
- [6] Zhao Z C, Duan S, Hao J M, *et al.* The dwarf gene *Rht15* improved lodging resistance but differentially affected agronomic and quality traits in durum wheat [J]. *Field Crops Research*, 2021, 263: 108058.
- [7] Liu H J, Yan J B. Crop genome-wide association study: A harvest of biological relevance [J]. *The Plant Journal*, 2019, 97(1): 8.
- [8] Appleford N E J, Evans D J, Lenton J R, *et al.* Function and transcript analysis of gibberellin-biosynthetic enzymes in wheat [J]. *Planta*, 2006, 223(3): 568.
- [9] Pearce S, Saville R, Vaughan S P, *et al.* Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat [J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(4): 1820.
- [10] Zhou C Y, Xiong H C, Fu M Y, *et al.* Genetic mapping and identification of *Rht8-B1* that regulates plant height in wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 333.
- [11] Tian X L, Wen W E, Xie L, *et al.* Molecular mapping of reduced plant height gene *Rht24* in bread wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1379.
- [12] Fu M X, Liu S S, Che Y Q, *et al.* Genome-editing of a circadian clock gene *TaPRR95* facilitates wheat peduncle growth and heading date [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2024, 51(10): 1101.
- [13] Xie X M, Zhang Y, Xu L, *et al.* Mapping of dwarfing gene and identification of mutant allele on plant height in wheat [J]. *Molecular Breeding*, 2024, 44(11): 79.
- [14] 温明星, 肖进, 徐涛, 等. 利用 55K 芯片进行小麦生育期相关性状的 QTL 定位及效应分析 [J]. 作物学报, 2023, 49(12): 3188.
Wen M X, Xiao J, Xu T, *et al.* Mapping and effect analysis of QTL for phenology traits in wheat using 55K chip technology [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(12): 3188.
- [15] 赵蝶, 胡文静, 高德荣, 等. 小麦株高 QTL 的定位及对重要农艺性状的多效性分析 [J]. 麦类作物学报, 2023, 43(12): 1534.
Zhao D, Hu W J, Gao D R, *et al.* QTL mapping of wheat plant height and analysis of their genetic effects on important agronomic traits [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2023, 43(12): 1534.
- [16] Li R H, Liu J, Chai L L, *et al.* Natural variation in *TaERF-A1* confers semi-dwarf and lodging-resistant plant architecture in wheat [J]. *Plant Communications*, 2025, 6(3): 101194.
- [17] 郭宝晋. 小麦产量和抗旱性的 QTL 分析及株高基因的分离验证 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
Guo B J. QTL analysis of wheat yield and drought resistance and isolation and verification of plant height genes [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2022.
- [18] Lunzer M, Buerstmayr M, Grausgruber H, *et al.* Wheat (*Triticum aestivum* L.) chromosome 6D harbours the broad spectrum common bunt resistance gene *Bt11* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(9): 207.
- [19] Li G R, Li J B, Zhang Y, *et al.* Molecular and cytogenetic dissection of stripe rust resistance gene *Yr83* from rye 6R and generation of resistant germplasm in wheat breeding [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1035784.
- [20] Liu Z H, Zhao P, Lai X J, *et al.* The selection and application of peduncle length QTL QPL_6D. 1 in modern wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(3): 32.
- [21] Wang Z Q, Hu H Y, Jiang X J, *et al.* Identification and validation of a novel major quantitative trait locus for plant height in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 602495.
- [22] 张福彦, 孙丛苇, 陈晓杰, 等. 小麦矮秆小粒突变体 *smk56* 表型分析与基因初步定位 [J]. 河南农业科学, 2025, 54(2): 21.
Zhang F Y, Sun C W, Chen X J, *et al.* Phenotypic analysis and preliminary mapping of wheat dwarf small-kernel mutant *smk56* [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2025, 54(2): 21.
- [23] 秦琳. 小麦粒重基因 *TaGW2* 的遗传效应及进化选择研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
Qin L. Genetic effect of yield genes *TaGW2* and their selection in wheat evolution and improvement [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016.
- [24] Guo Z F, Liu G Z, Röder M S, *et al.* Genome-wide association analyses of plant growth traits during the stem elongation phase in wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(12): 2042.
- [25] Piepho H P, Möhring J, Melchinger A E, *et al.* BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing [J]. *Euphytica*, 2008, 161(1): 209.
- [26] Lipka A E, Tian F, Wang Q S, *et al.* GAPIT: Genome association and prediction integrated tool [J]. *Bioinformatics*, 2012, 28(18): 2397.
- [27] Liu X L, Huang M, Fan B, *et al.* Iterative usage of fixed and random effect models for powerful and efficient genome-wide association studies [J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12(2): e1005767.
- [28] Yu J M, Pressoir G, Briggs W H, *et al.* A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness [J]. *Nature Genetics*, 2006, 38(2): 203.
- [29] Mackay I, Powell W. Methods for linkage disequilibrium mapping in crops [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(2): 57.

- [30]Zanke C D,Ling J,Plieske J,*et al.* Whole genome association mapping of plant height in winter wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *PLoS One*,2014,9(11):e113287.
- [31]Zhao K Y,Tung C W,Eizenga G C,*et al.* Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa* [J]. *Nature Communications*,2011,2:467.
- [32]Bradbury P J,Zhang Z W,Kroon D E,*et al.* TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples [J]. *Bioinformatics*,2007,23(19):2633.
- [33]Pang Y L,Liu C X,Wang D F,*et al.* High-resolution genome-wide association study identifies genomic regions and candidate genes for important agronomic traits in wheat [J]. *Molecular Plant*,2020,13(9):1311.
- [34]Hao C Y,Wang L F,Ge H M,*et al.* Genetic diversity and linkage disequilibrium in Chinese bread wheat(*Triticum aestivum* L.) revealed by SSR markers [J]. *PLoS One*,2011,6(2):e17279.
- [35]Zhang H Y,Li Y,Wei N C,*et al.* Genetic dissection of plant height-related traits by combined methods in wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*,2025,25(1):988.
- [36]Wang Q G,Xiong H C,Guo H J,*et al.* Genetic analysis and mapping of dwarf gene without yield penalty in a γ -ray-induced wheat mutant [J]. *Frontiers in Plant Science*,2023,14:1133024.
- [37]Würschum T,Langer S M,Longin C F H,*et al.* A modern Green Revolution gene for reduced height in wheat [J]. *The Plant Journal*,2017,92(5):892.
- [38]Liu H,Shi Z P,Ma F F,*et al.* Identification and validation of plant height,spike length and spike compactness loci in common wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*,2022,22(1):568.
- [39]Trini J,Maurer H P,Neuweiler J E,*et al.* Identification and fine-mapping of quantitative trait loci controlling plant height in Central European winter *Triticale*($\times$ *Triticosecale* Wittmack) [J]. *Plants*,2021,10(8):1592.
- [40]Guo H J,Xiong H C,Xie Y D,*et al.* Functional mutation allele mining of plant architecture and yield-related agronomic traits and characterization of their effects in wheat [J]. *BMC Genetics*,2019,20(1):102.
- [41]Li L L,Bian Y J,Dong Y,*et al.* Identification and validation of stable quantitative trait loci for yield component traits in wheat [J]. *The Crop Journal*,2023,11(2):558.
- [42]Zhou H,Muehlbauer G,Steffenson B. Population structure and linkage disequilibrium in elite barley breeding germplasm from the United States [J]. *Journal of Zhejiang University SCIENCE B*,2012,13(6):438.
- [43]Rasheed A,Wen W E,Gao F M,*et al.* Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2016,129(10):1843.
- [44]Li T,Tang Y Y,Lin Z X,*et al.* Identification and development of KASP markers for genetic loci controlling plant height in bread wheat and evaluation their effects using near isogenic lines [J]. *BMC Plant Biology*,2025,25(1):832.