

网络出版时间: 2025-12-16

网络出版地址: <https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251215.0924.006>

普通小麦产量相关农艺性状的全基因组关联分析

宋科峰¹, 邢远航¹, 赵慧玲¹, 张传量¹, 李月月¹, 宋鹏博¹,
赵文莎¹, 张傲琰¹, 简俊涛², 孙道杰¹

(1. 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100; 2. 南阳市农科院, 河南南阳 473000)

摘要: 为解析小麦产量相关农艺性状遗传规律, 对 319 份小麦材料进行 16K SNP 芯片检测, 通过全基因组关联分析(GWAS)方法, 对株高、穗长、每穗小穗数、千粒重、粒长、粒宽和粒长宽比共 7 个产量相关性状进行了 5 个环境下的相关分析。结果表明, 7 个性状均表现出广泛的表型变异, 变异系数为 5.97%~15.77%, 广义遗传力为 82.42%~96.62%。在 5 个环境中, 共检测到 98 个显著且稳定的 SNP 位点, 表型变异解释率为 2.9%~12.1%, 其中 1D-325966494、2D-645942075、7D-166300030 共 3 个 SNP 位点表现出多效性。通过单倍型分析, 获得 2 个显著降低株高的优异单倍型, 它们分别位于 2A 和 3A 染色体特定区域。筛选到 1 个与株高相关的候选基因 TraesCS2A02G457400, 其功能尚未明确。

关键词: 小麦; 全基因组关联分析; 产量性状; SNP 标记; 候选基因

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)01-0032-12

Genome-Wide Association Study on Agronomic Traits Related to Yield in Common Wheat

SONG Kefeng¹, XING Yuanhang¹, ZHAO Huiling¹, ZHANG Chuanliang¹, LI Yueyue¹,
SONG Pengbo¹, ZHAO Wensha¹, ZHANG Aoyan¹, JIAN Juntao², SUN Daojie¹

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

2. Nanyang Academy of Agricultural Sciences, Nanyang, Henan 473000, China)

Abstract: To analyze the genetic rules of agronomic traits related to wheat yield, in this study, 319 wheat materials and 16K SNP array data were utilized. Through the method of genome-wide association study(GWAS), seven yield-related traits, namely plant height, spike length, number of spikelets per spike, 1 000-grain weight, grain length, grain width, and grain length-to-width ratio, were analyzed in five environments. The results showed that all the seven traits exhibited extensive phenotypic variations, with the coefficient of variation ranging from 5.97% to 15.77%, and the broad-sense heritability ranging from 82.42% to 96.62%. The results of the genome-wide association analysis indicated that a total of 98 significant and stable SNP loci were detected in five environments, explaining 2.9% to 12.1% of the phenotypic variations. Among them, three SNP loci, namely 1D-325966494, 2D-645942075, and 7D-166300030, showed pleiotropy. Through haplotype analysis, two excellent haplotypes that significantly reduced the plant height were obtained, which were located in specific regions of chromosomes 2A and 3A. One candidate gene TraesCS2A02G457400 related to plant height was identified, and its function has not been clarified yet.

Keywords: Wheat; Genome-wide association study; Yield traits; SNP markers; Candidate genes

收稿日期: 2025-02-25

修回日期: 2025-04-28

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0101802)

第一作者 E-mail: 2509175195@qq.com(宋科峰); 1795640752@qq.com(邢远航)

通讯作者 E-mail: Chinawheat@163.com(孙道杰)

小麦(*Triticum aestivum* L.)是世界重要粮食作物之一,对保障全球粮食安全有重要作用。随着世界人口的增加,对小麦产量的要求不断增加。据报道,到 2050 年,小麦产量需要增加 1 倍才能满足全球人口增长的需要,目前小麦每年的产量增速远低于未来的需求^[1]。因此,高产育种仍是当下小麦育种的主题。

小麦产量的遗传基础十分复杂,受到植株形态性状、生理性状、环境因素等的影响^[2-3],直接影响因素为单位面积穗数、穗粒数及千粒重^[4]。株高、穗长、每穗小穗数、千粒重、粒长、粒宽、粒长宽比等与产量相关性状通过影响植株形态、穗部结构以及籽粒形态影响小麦产量^[5-7]。因此,探索产量相关性状的遗传调控机制对小麦高产育种具有重要意义。

小麦产量相关性状表现为多基因控制的数量性状^[8]。随着分子标记技术和高通量基因分型技术的发展,基于连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)的全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)被广泛应用于小麦数量性状的研究中。与传统的连锁作图相比, GWAS 提供了更加广泛的检测范围和更高的分辨率。目前,应用 GWAS 对小麦数量性状的研究已很多。Xu 等^[9]对 314 份小麦材料进行全基因组关联分析,定位到了 337 个与穗部性状相关且稳定的 SNP 位点,其中 2 个为多效性 SNP 位点。Wang 等^[10]利用 35K SNP 芯片对 198 份小麦材料的 5 个籽粒性状进行分析,在 21 条染色体上共检测到 146 个显著相关的标记-性状关联(MTA),其中 12 个 MTA 在多个环境下被检测到,预测了 4 个候选基因。Halder 等^[11]对 297 个硬粒冬小麦品种用 15 590 个高质量 SNP 标记进行 GWAS,共定位到 14 个多环境显著相关的 MTA,其中 5 个为多性状 MTA。Krishnappa 等^[12]使用 35 K Axiom 阵列对 280 个面包小麦的 3 个重要性状进行了 GWAS,在三种环境下共检测到 26 个 MTA,分布在三个亚基因组的 18 条染色体上,其中有 4 个与 TKW 显著相关。Liu 等^[13]对中国的 723 份小麦地方品种在 6 个环境下的 23 个农艺性状进行了关联分析,共鉴定到 149 个显著相关的 MTA,其中有 6 个与穗粒重相关,6 个与穗长相关,4 个与 TKW 相关。

尽管已有大量利用 GWAS 对小麦产量相关

性状进行分析的研究,但仍存在一定局限性。本研究拟利用小麦 16K 基因芯片对 319 份小麦材料的株高、穗长、每穗小穗数、千粒重、粒长和粒宽进行多环境下的全基因组关联分析,旨在检测与小麦产量相关性状显著关联的 SNP,为解析小麦产量相关性状的遗传机制、促进高产育种提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料及田间种植

供试材料为 319 份小麦品种(系),于 2023 年 10 月种植在 4 个不同的环境中,分别是陕西省杨陵区(E1, 34.27°N, 108.08°E)、河南省南阳市(E2, 33.01°N, 114.05°E)、河南省驻马店市(E3, 33.01°N, 114.01°E)和河南省濮阳市(E4, 35.70°N, 115.48°E)。每份材料种植 2 行,行长 1.35 m,行距 0.25 m,随机区组设计,两次重复。田间管理同当地大田生产。

1.2 表型性状评价及分析

成熟期,测定株高、穗长、每穗小穗数、千粒重、粒长、粒宽、粒长宽比共 7 个产量相关性状。株高为土壤到最顶端小穗的距离,不包括芒;穗长为穗轴基部到不包括芒的最顶端小穗的长度;粒长、粒宽、千粒重通过万深 SC-G 型考种仪获取。计算各个性状在每个环境中的平均值、标准差、最大值、最小值、变异系数(CV)。使用 R/lem4 package 进行每个性状最佳线性无偏估计(BLUE)和广义遗传力(H^2)的计算。BLUE 作为第五个环境(E5)也进行 GWAS。 H^2 的计算公式为 $H^2 = V_g^2 / (V_g^2 + V_e^2 / n)$,其中 V_g^2 为遗传方差, V_e^2 为环境方差, n 为环境数。

1.3 基因分型及质量控制

在小麦幼苗期采集叶片,使用十六烷基三甲基溴化铵(CTAB)法提取每份品种(系)的 DNA。利用博瑞迪生物技术有限公司(石家庄)的小麦 16K SNP 芯片对 319 份小麦供试材料进行基因分型(<https://www.molbreeding.com>)。然后对基因型数据进行质量过滤,剔除最小等位基因频率(MAF) < 0.05 并且缺失率 > 20% 的 SNP。过滤后的基因型数据包含 19 005 个高质量的 SNP,用于后续的全基因组关联分析。

1.4 群体结构和连锁不平衡分析

基于过滤后的基因型数据,使用 Admixture v1.3.0 软件进行群体结构分析,根据结构分析结

果文件中每个 K 值对应的 Loglikelihood 计算 ΔK , 用 K 值和 ΔK 作图, ΔK 最大时对应的 K 值即为最佳 K 值。为了进一步分析自然群体的遗传结构, 使用 TASSEL v5.0 软件进行主成分和亲缘关系分析。使用 PopLDdecay 软件进行连锁不平衡分析, 将 R^2 下降到最大值一半时所经过的距离作为 LD 衰减距离。

1.5 全基因组关联分析

利用 TASSEL v5.0 软件中的混合线性模型 (MLM)^[14] 对 5 个环境下的株高、穗长、每穗小穗数、千粒重、粒长、粒宽、籽粒长宽比的表型数据与 19 005 个高质量 SNP 进行全基因组关联分析。MLM 将主成分和亲缘关系分析作为协变量, 以减少关联结果的假阳性。当 $P \leq 0.001$ 时, 标记被认为与性状显著相关, 两个及两个以上环境中检测到的标记被认为是显著且稳定标记^[15]。

1.6 单倍型分析和候选基因预测

将 1.5 中筛选到的显著且稳定 SNP 位点上、下游 5 Mb 范围指定为候选区间。单倍型分析依据 LDBlockShow 和 R/geneHapR package。使用 <http://wheat.cau.edu.cn/wGRN/> 网站查找候选区间中的候选基因及其表达量^[16]。候选基因功能信息来源于 the Triticeae-Gene Tribe (<http://wheat.cau.edu.cn/TGT/>)。通过 <https://knetminer.com/> 网站查找候选基因对应的基因功能信息。

1.7 数据处理

数据分析用 Excel 2016 完成, 图形绘制用 R 语言完成。

2 结果与分析

2.1 被测性状分布及其相关性分析

分析 7 个性状在不同环境下的分布频率以及各性状之间的相关性, 结果(表 1)显示, 7 个性状的变异系数在 5.97%~15.77% 之间, 其中株高和千粒重的变异系数较大, 分别为 12.00% 和 12.12%; 其次是穗长和每穗小穗数的变异系数, 分别为 9.7% 和 7.4%。株高的广义遗传力最大, 为 96.62%; 千粒重广义遗传力最小, 为 82.42%。由图 1 可以看出, 每个性状都呈近似正态分布, 说明可以进行相关性分析。对不同性状进行相关性分析, 结果(图 2)显示, 株高与穗长呈显著的正相关 ($P < 0.05$), 与每穗小穗数、千粒重、粒

宽均呈显著负相关; 穗长与每穗小穗数和粒长宽比呈显著正相关; 每穗小穗数与其他性状相关性均不显著; 千粒重与粒长、粒宽呈显著正相关, 与粒长宽比呈显著负相关; 粒长与粒宽和粒长宽比均呈显著正相关。

2.2 SNP 标记分布

对筛选到的 19 005 个高质量的 SNP 进行分析, 发现其分布于小麦的 21 条染色体上(表 2, 图 3a)。其中, A 基因组上有 7 626 个 SNP, 占总数的 40.13%; B 基因组上有 8 597 个 SNP, 占总数的 45.24%; D 基因组上有 2 782 个 SNP, 占总数的 14.64%。就单个染色体而言, 3B 染色体上的 SNP 数目最多, 占总数的 9.21%, 具有最高分布密度; 6D 染色体上的 SNP 数目最少, 占总数的 1.18%, 分布密度最低。

共发现 12 种 SNP, 分别为 A/C、A/G、A/T、C/A、C/G、C/T、G/A、G/C、G/T、T/A、T/C、T/G。其中, C/A 最丰富, 约占所有 SNP 的 24%; 其次是 A/G、C/T、T/C, 分别占总数的 20.6%、15.0%、12.0%(图 3b)。剩余类型占比较少, 平均不超过总数的 5%。

2.3 供试群体结构、连锁不平衡分析

对过滤后的基因型数据进行群体结构分析, 发现 $K=3$ 时 ΔK 达到最大(图 4a), 由此将供试群体分为 3 个亚群。对供试群体进行主成分分析, 结果显示, 前 3 个主成分方差分别占总方差的 12.04%、4.69% 和 3.61%, 表明群体结构较弱, 可能是由于中国小麦育种材料之间的广泛交流利用。

由图 4d 可以看出, 全基因组的 LD 衰减距离平均约 5 Mb, D 亚基因组的 LD 衰减距离最短, 约为 1.3 Mb, LD 系数 (R^2) 衰减速度最快; A 亚基因组的 LD 衰减距离最长, 约为 6.2 Mb, R^2 衰减速度最慢。这表明 A 基因组上的 SNP 位点间在更大的物理距离范围内存在较高的连锁不平衡, D 基因组 SNP 位点间多样性丰富, 连锁不平衡程度较低。这些结果为后续的全基因组关联分析提供了重要的基础数据。

2.4 产量相关性状的稳定 SNP 分布

通过 GWAS 共鉴定到 98 个与产量性状显著相关且稳定的 SNP, 分布在小麦的 21 条染色体上, 表型变异解释率 (phenotypic variation explained, PVE) 为 2.9%~12.1%(图 5)。

与株高显著关联的 SNP 有 56 个, 分别位于

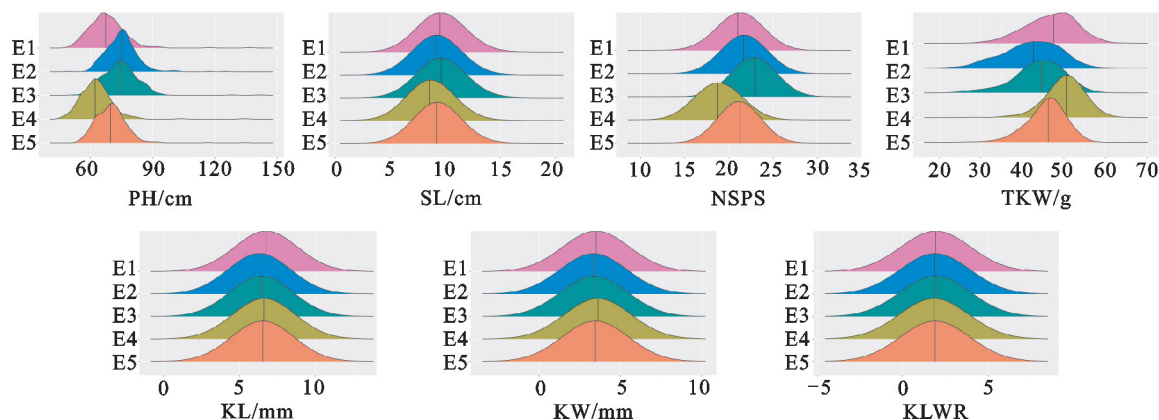
表 1 7 个产量相关性状在 5 个不同环境下的表型统计

Table 1 Phenotypic statistics of seven yield-related traits in five different environments

性状 Trait	环境 Environment	平均值 Mean	标准差 SD	最小值 Min.	最大值 Max.	变异系数 CV/%	$H^2/\%$
PH/cm	E1	67.96	9.02	50.33	136.67	13.27	96.62
	E2	74.96	7.89	49.67	125.00	10.52	
	E3	74.70	9.13	52.00	141.67	12.22	
	E4	62.90	8.11	46.67	134.33	12.89	
	E5	70.05	7.92	54.92	134.42	11.31	
SL/cm	E1	9.67	0.99	7.43	14.60	10.24	91.11
	E2	9.27	0.93	6.90	13.37	10.07	
	E3	9.66	0.99	7.10	14.07	10.21	
	E4	8.73	0.85	6.53	13.40	9.77	
	E5	9.33	0.78	7.45	13.68	8.39	
NSPS	E1	21.25	1.70	15.00	26.33	8.02	86.30
	E2	21.71	1.59	17.33	25.67	7.31	
	E3	22.82	1.53	18.33	27.67	6.69	
	E4	18.86	1.72	14.67	24.00	9.15	
	E5	21.15	1.26	17.75	24.17	5.97	
TKW/g	E1	46.86	5.99	29.19	64.04	12.79	82.42
	E2	42.20	6.66	22.57	59.20	15.77	
	E3	44.04	5.96	23.56	58.50	13.53	
	E4	50.24	4.54	28.60	62.05	9.03	
	E5	45.78	4.33	27.11	55.72	9.47	
KL/mm	E1	6.76	0.34	5.87	7.71	4.97	93.21
	E2	6.32	0.31	5.28	7.21	4.98	
	E3	6.45	0.33	5.41	7.44	5.08	
	E4	6.63	0.30	5.71	7.40	4.47	
	E5	6.54	0.29	5.60	7.41	4.38	
KW/mm	E1	3.51	0.19	2.89	4.09	5.43	76.77
	E2	3.35	0.24	2.64	3.89	7.13	
	E3	3.39	0.20	2.74	3.87	5.91	
	E4	3.62	0.15	2.87	4.02	4.09	
	E5	3.47	0.15	2.80	3.81	4.31	
KLWR	E1	1.95	0.12	1.69	2.30	5.93	88.82
	E2	1.91	0.13	1.59	2.37	6.98	
	E3	1.92	0.14	1.57	2.37	7.06	
	E4	1.84	0.10	1.58	2.38	5.27	
	E5	1.91	0.10	1.67	2.31	5.43	

E1~E5 分别指 5 个环境。PH:株高; SL:穗长; NSPS:每穗小穗数; TKW:千粒重; KL:粒长; KW:粒宽; KLWR:粒长宽比; H^2 : 广义遗传力。

E1—E5 refer to the five environments. PH: Plant height; SL: Spike length; NSPS: Number of spikelets per spike; TKW: Thou- sand kernel weight; KL: Kernel length; KW: Kernel width; KLWR: Kernel length to width ratio; H^2 : Broad-sense heritability.



E1~E5 分别指 5 个环境。PH、SL、NSPS、TKW、KL、KW 和 KLWR 分别指株高、穗长、每穗小穗数、千粒重、粒长、粒宽和粒长宽比。下图同。

E1—E5 refer to the five environments. PH, SL, NSPS, TKW, KL, KW and KLWR refer to plant height, spike length, number of spikelets per spike, thousand kernel weight, kernel length, kernel width and kernel length-width ratio, respectively. The same in the following figures.

图 1 7 个产量相关性状在 5 个不同环境中的分布

Fig. 1 Distribution of seven yield-related traits in five different environments

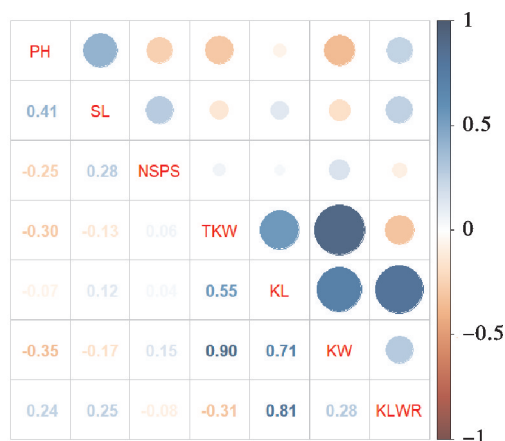


图 2 被测性状的相关性

Fig. 2 Correlations of the measured traits

1A、1B、1D、2A、2B、3A、3B、5A、5B、6A、6D、7A、7B、7D 染色体上,单个 SNP 解释了 3.6%~10.8%的表型变异。其中,有 9 个 SNP 在 5 个环境中均被检测到,分别为 1A-560894770、1B-110944504、1D-397083832、1D-423918988、1D-423918991、2B-31818998、2B-31819004、6A-175233738、6D-34323525,单个 SNP 的平均 PVE 为 9.5%。

与穗长显著关联的 SNP 有 13 个,分别位于 1A、2A、6A、6B、7B、7D 染色体上,单个 SNP 的 PVE 为 3.8%~7.2%。其中,6B 染色体上的 6B-27617083 在 5 个环境中被鉴定到,平均 PVE 为 5.78%。7D 染色体上的 7D-166300030 在 3 个环境(E1、E4、E5)被鉴定到,平均 PVE 为 5.43%。

与每穗小穗数显著关联的 SNP 有 7 个,分别

位于 2A、2D、3D、4A 染色体上。其中,3D 染色体上的 3D-38643506 在 3 个环境(E2、E4、E5)被检测到,平均 PVE 为 3.76%。2D 染色体上的 2D-273610465 具有最高的 PVE(4.63%)。

与千粒重显著关联的 SNP 有 9 个。每个 SNP 均在两个环境下被检测到,分别位于 1D、2A、2D、6B、7B、7D 染色体上,单个 SNP 的 PVE 为 3.28%~5.84%。2D 染色体上的 2D-645942075 具有最大的 PVE(5.26%)。

与粒长显著关联的 SNP 有 5 个,分别位于 1D、2A、4A、6A、7B 染色体上。单个 SNP 的 PVE 为 3.56%~5.37%。4A 染色体上的 4A-98500102 在四个环境(E2、E3、E4、E5)下被检测到,平均 PVE 为 4.47%。

7D-166300030 在 E4 和 E5 两个环境下被检测到与粒宽显著相关,平均 PVE 为 4.51%。

与籽粒长宽比显著关联的 SNP 有 7 个。每个 SNP 均在两个环境下被检测到,分别位于 1B、1D、2D、4A、7A、7B 染色体上。单个 SNP 的 PVE 为 3.69%~5.11%。

2.5 多效性 SNP 位点分析

在 98 个稳定 SNP 位点中,有 3 个 SNP 与两个以上的性状相关,且均位于 D 染色体。位于 1D 染色体上的 1D-325966494 与每穗小穗数、千粒重、粒长显著相关,分别解释 4.43%的每穗小穗数表型变异、3.77%的千粒重表型变异、3.55%的粒长表型变异。位于 2D 染色体上的 2D-645942075

与千粒重、粒长、粒宽显著相关,分别解释 5.26% 的千粒重表型变异、5.18% 的粒长表型变异、5.09% 的粒宽表型变异。位于 7D 染色体上的 7D-166300030 与穗长、千粒重、粒宽显著相关,分别解释 5.43% 的穗长表型变异、5.06% 的千粒重表型变异、4.5% 的粒宽表型变异。

2.6 与株高相关的单倍型分析及候选基因预测

对 56 个与株高显著相关的 SNP 上下游 5 Mb 序列进行连锁不平衡分析,共获得 26 个 Block 区块,其中 Block5 和 Block11 对株高有显著影响,Block5 位于 2A 染色体的 709.2~709.7 Mb 之间,由 10 个 SNP 构成;Block11 位于 3A 染色体的 520.8~521.8 Mb 之间,由 2 个 SNP 构成

(图 6a、图 7a)。

Block5 处有 Block5-H001 和 Block5-H002 两种单倍型,二者分别在 155 份和 134 份材料中被检测到(图 6b)。对两种单倍型小麦材料的株高进行比较发现,携带 Block5-H002 材料的株高显著低于携带 Block5-H001 材料(图 6c),推测 Block5-H002 为矮秆优异单倍型。Block11 处也有两种单倍型,Block11-H001 在 210 份材料中被检测到,Block11-H002 在 99 份材料中被检测到(图 7b)。对两种单倍型小麦材料的株高进行比较发现,携带 Block11-H001 的材料显著矮于携带 Block11-H002 的材料(图 7c),推测 Block11-H001 为矮秆优异单倍型。

表 2 小麦 SNP 在全基因组上的分布
Table 2 Distribution of SNP in wheat genome

染色体 Chromosome	起始位置 Start site	终止位置 End site	数量 Number	占比 Proportion/%	密度 Density/Mb ⁻¹
1A	1208114	593590608	1 025	5.39	1.73
1B	4339755	687066858	1 087	5.72	1.59
1D	250377	485437419	524	2.76	1.08
2A	1316717	778168946	1 637	8.61	2.11
2B	2132160	797282050	1 223	6.44	1.54
2D	10070288	648634501	556	2.93	0.87
3A	414567	747278808	893	4.70	1.20
3B	531959	825508350	1 750	9.21	2.12
3D	2967876	614269769	417	2.19	0.68
4A	3801470	741786618	763	4.01	1.03
4B	561098	671832113	821	4.32	1.22
4D	3716489	500382750	266	1.40	0.54
5A	3811471	701575389	1 081	5.69	1.55
5B	9581457	712411183	1 342	7.06	1.91
5D	1613240	562726606	348	1.83	0.62
6A	1665233	616822131	883	4.65	1.44
6B	4550936	717105104	1 312	6.90	1.84
6D	1621363	464020946	224	1.18	0.48
7A	4742696	732187598	1 344	7.07	1.85
7B	43752	730376889	1 062	5.59	1.45
7D	3865403	628818143	447	2.35	0.72
A 基因组 A genome	—	—	7 626	40.13	—
B 基因组 B genome	—	—	8 597	45.24	—
D 基因组 D genome	—	—	2 782	14.64	—
总计 Total	—	—	19 005	100	—

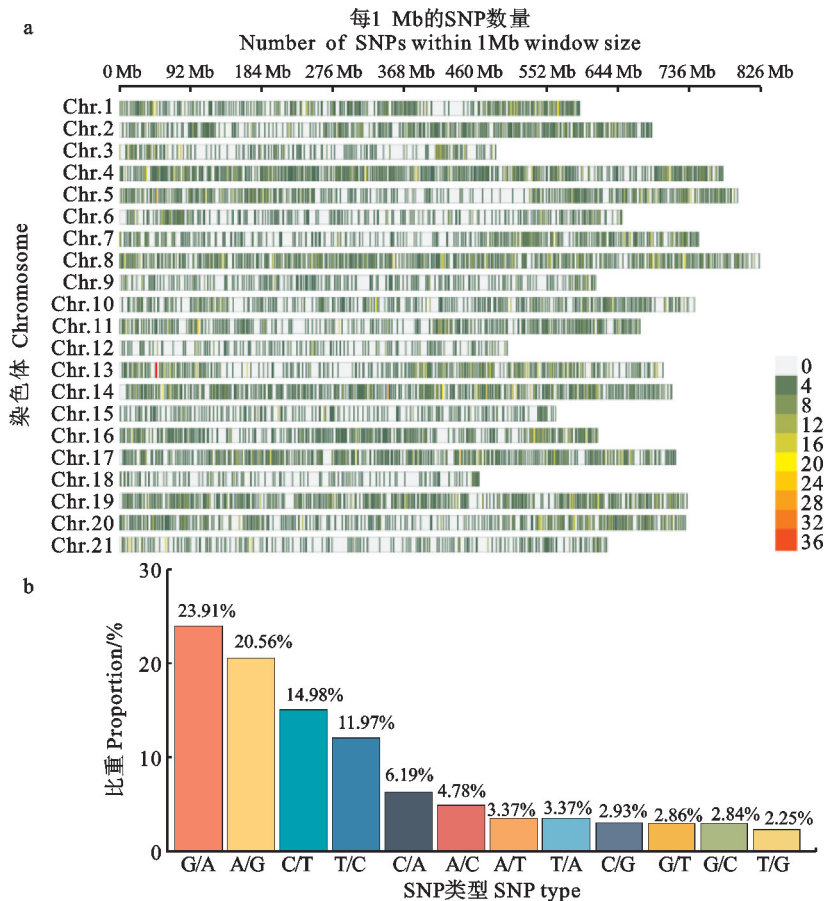
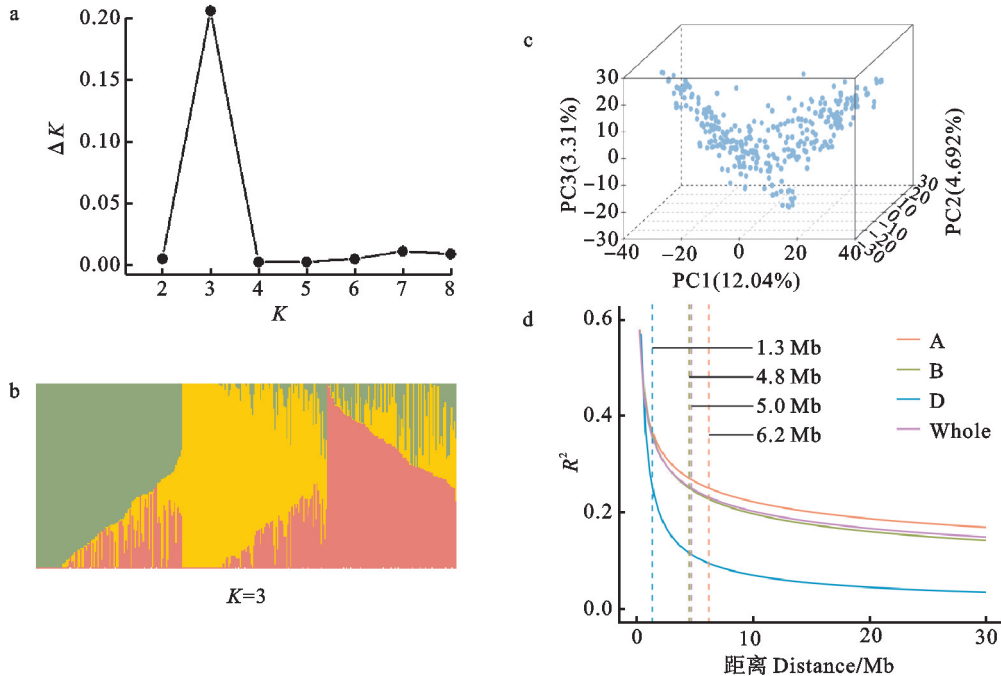


图 3 SNP 的分布密度(a)及其不同类型占比(b)

Fig. 3 Distribution density(a) and the proportion of different types(b) of SNPs



a: K - ΔK 关系; b: 主成分分析; c: $K=3$ 时的群体结构图; d: 全基因组和 A、B、D 亚基因组的 LD 衰减。

a: K - ΔK relationship; b: Principal component analysis; c: Kinship analysis; d: Linkage disequilibrium(LD) decay across the whole genome and the A, B, and D sub-genomes.

图 4 319 份小麦材料的群体结构分析

Fig. 4 Population structure analysis of the 319 wheat accessions

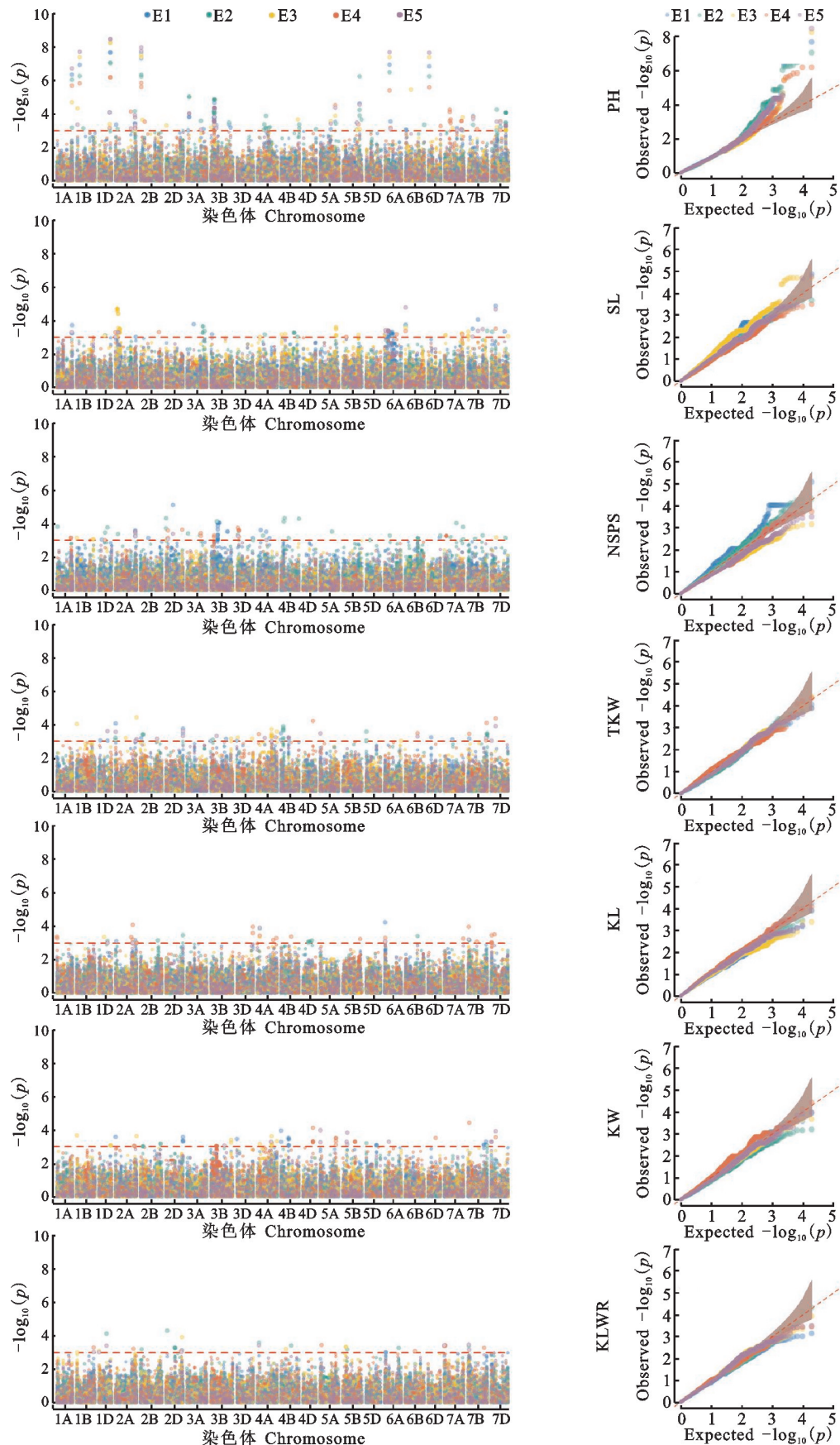
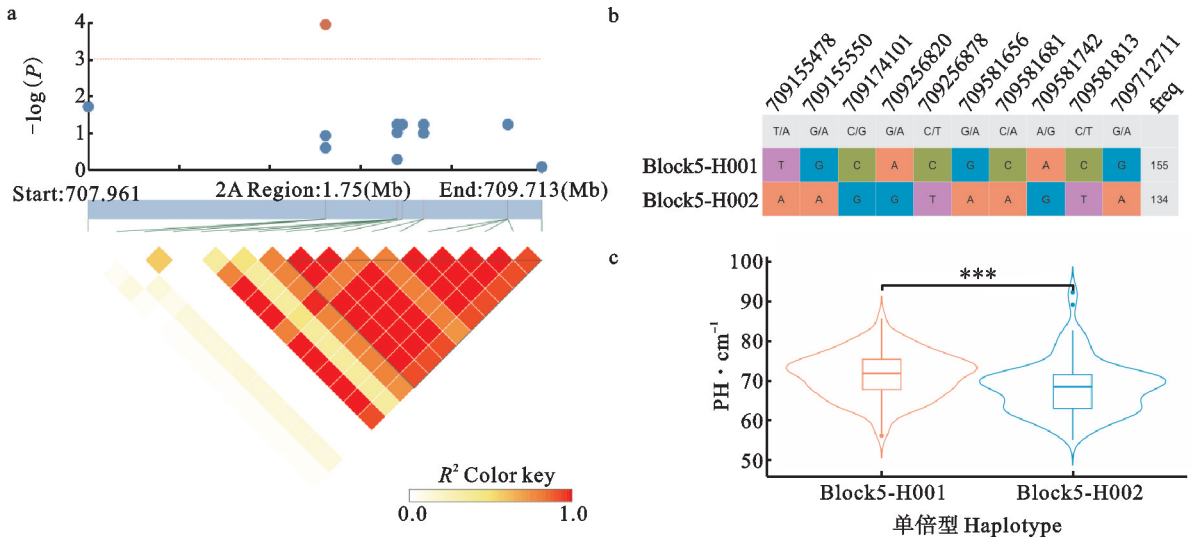


图 5 7 个性状的曼哈顿图和 Q-Q 图

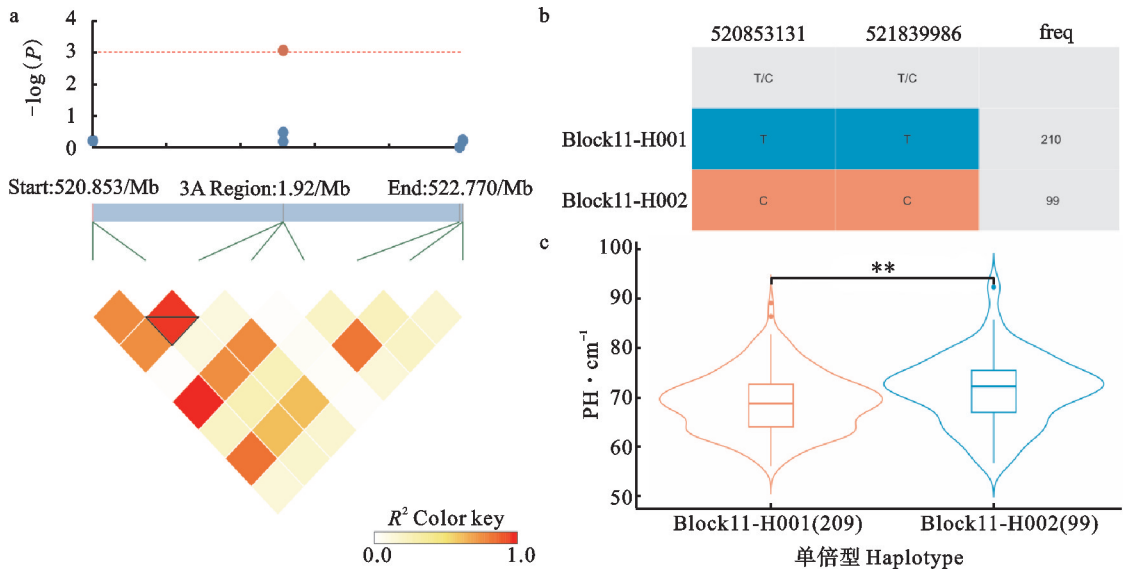
Fig. 5 Manhattan and Q-Q plots for the seven traits



a: 红色圆点为 2A-708877874, 黑色三角框内区域表示 Block5 的 10 个 SNP。b: Block5 的 SNP 信息, freq 指各单倍型对应的小麦材料数量, 顶端的一排数据表示各 SNP 所处的物理位置图 7b 同。c: Block5 两种单倍型株高比较, * * *: 两种单倍型间差异在 0.001 水平显著。

a: The red dot represents 2A-708877874, and the area within the black triangular frame indicates 10 SNPs of Block5; b: SNP information of Block5 freq mean the number of wheat materials corresponding to the two haplotypes; Data of top row indicates the physical location of each SNP. The same in Fig. 7b; c: PH comparison of two haplotypes in Block5, * * *: Significant difference between the two haplotypes at 0.001 level.

图 6 Block5 单倍型分析
Fig. 6 Haplotype analysis of Block5



a: 红色圆点为 3A_521839994, 黑色三角框内区域表示 Block11 的 2 个 SNP。b: Block11 的 SNP 信息。c: Block11 两种单倍型表型比较, * *: 两种单倍型间差异在 0.01 水平显著。

a: The red dot represents 3A_521839994, and the area within the black triangular frame indicates 2 SNPs of Block11; b: SNP information of Block11; c: Phenotype comparison of two haplotypes in Block11, * *: Significant difference between the two haplotypes at 0.01 level.

图 7 Block11 单倍型分析
Fig. 7 Haplotype analysis of Block11

在 Block5 中检索到 16 个基因, 对其进行株高相关基因功能和表达量分析, 结果(图 8)表明, 基因 TraesCS2A02G457400 与株高相关, 且在各组织中均有表达, 以根茎叶中居多, 但其生物功能

仍不清楚。在 Block11 中检索到 12 个基因, 对其进行株高相关基因功能和表达量分析发现, 基因 TraesCS3A02G280800 与株高相关, 并且已被相关研究报道^[17-18]。

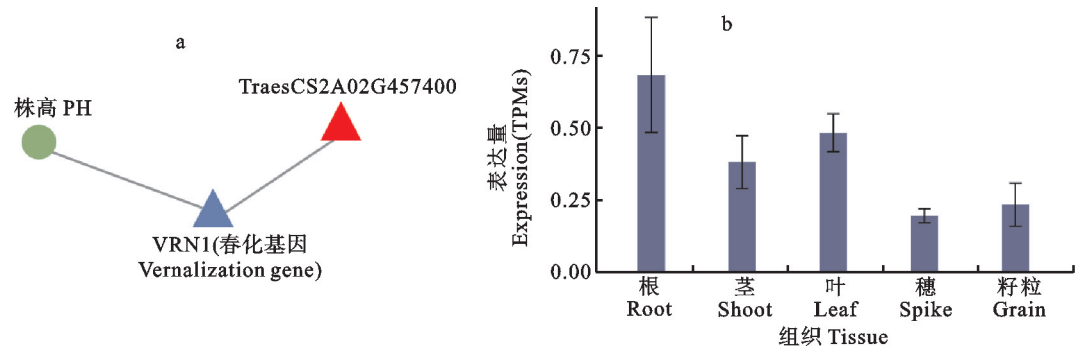


图 8 TraesCS2A02G457400 的基因网络分析(a)及其在小麦五个组织中的表达(b)
Fig. 8 Gene network analysis of TraesCS2A02G457400 (a) and its expression in five tissues of wheat (b)

3 讨论

本研究分析了 319 份小麦品种(系)的 7 个产量相关性状在 5 个不同环境中的表型变化,发现被测性状在供试材料中具有广泛的表型变异,表明群体具有遗传多样性,可以进行相关性分析。所有性状都具有较高的广义遗传力,株高的遗传力最高(96.62%),说明株高受遗传因素的影响较大,不易受环境影响,这与人研究结果相同^[19]。籽粒相关性状之间关系密切,除千粒重与粒长宽比之间呈负相关之外,其余性状之间都呈正相关,这显示了籽粒性状间的相互影响^[16,20]。

GWAS 以其检测范围广和分辨率高的优势被广泛应用于复杂农艺性状的研究^[3]。本研究用 GWAS 共鉴定到 56 个与株高相关的 SNP,几乎覆盖了所有的染色体,与人研究结论相同^[21-22]。其中,1A 染色体上的 1A-560894770 与 Li 等^[23]研究中的 BS00032825-51 位置接近,1D 染色体上的 1D-397083832 与其研究中的 AX-86177385 相距约 3 Mb,说明这两个位点可能与 Li 等^[23]研究中的两个位点处于同一个 QTL 区间。2B 染色体上的 2B-31818998 位于小麦矮秆基因 *Rht8* 附近,推测可能与株高有关^[21]。5A 染色体上的 5A-558574163 与 Gao 等^[24]报道的 RAC875-c64253-666、CAP7-c4800-276 位点接近,相距约 6 Mb。与人研究相近的位点反映了小麦基因组结构和连锁关系的复杂性,同时增强了关联结果的可靠性。此外,本研究还发现了多个与株高相关的新位点,包括 1B-110944504、1D-423918988、1D-423918991 和 6D-34323525,这些 SNP 在 5 个环境中均被检测到,并且具有较高的表型变异,被推定为新的与株高相关的位点。

本研究中 1A 染色体上的 1A-557336970 与

Lin 等^[25]研究中的穗长相关位点 AX-110620420 接近;2A 染色体上的 2A-87283435 和 2A-88851578 与 Halder 等^[11]报道的 Kukri-c10860-1283 均相距不到 1 Mb,可能位于同一个 QTL 区间。6B 染色体上的 6B-27617083 在 5 个环境下均被检测到,且具有最高的 PVE,与 Xu 等^[9]报道的位点 AX-109513951、AX-111549824 均相距不到 3 Mb。7D 上的 7D-166300030 在 3 个环境下被检测到,解释了 5.43% 的穗长表型变异,与 Qaseem 等^[26]报道的位点 GENE-2220-165 位置接近。这些结果进一步验证了 GWAS 在解析小麦穗长遗传基础方面的有效性。

本研究对与千粒重稳定相关的位点也有新发现,2A-778168946 位于 2A 染色体的 778.17 Mb 处,与人报道的位点接近^[10,26];6B 染色体上的 6B-462855168 与 Xu 等^[9]报道的位点 AX-89611217 重叠;7B 染色体上的 7B-54947651 与 Li 等^[23]报道的位点 Tdurum-contig11028-236 相近。这些位点的发现为小麦粒重改良提供了重要的遗传标记和资源。

多效性基因座在植物基因组中普遍存在,使得同一个基因座能够对植物的多个性状产生影响。这种现象在番茄、水稻等作物中得到了广泛的研究和验证,如 Hendelman 等^[27]的研究揭示了番茄 *SIWOX9* 基因的多效性作用,该基因在营养和生殖发育中发挥作用,并且特定的顺式调控区域控制这种多效性;Wu 等^[28]的研究发现,水稻的 *Wx* 基因不仅负责直链淀粉的生物合成,而且参与了热水可溶性直链淀粉(SAC)和热水不可溶性直链淀粉(IAC)的生物合成。本研究检测到的所有 SNP 中,有 3 个 SNP 与两个以上的性状相关,且均位于 D 基因组上。位于 1D 染色体上的 1D-325966494 与每穗小穗数、千粒重、粒长显著

相关;位于2D染色体上的2D-645942075与千粒重、粒长、粒宽显著相关;位于7D染色体上的7D-166300030与穗长、千粒重、粒宽显著相关。这些结果表明,特定染色体区域的SNP可能通过调控多个性状来影响植物的整体表现^[29],具体遗传机理期待进一步的研究。

单倍型分析能够更精确地界定与性状关联最紧密的区域,从而缩小候选基因的范围^[30]。通过单倍型分析,我们确定了两个与株高相关的LD block区间,筛选出两个显著降低株高的优异单倍型。通过进一步的KnetMiner网络分析和基因表达量分析确定了两个与株高有关的候选基因。其中,位于3A染色体上的TraesCS3A02G280800已被报道,可能是*TaHSFC1*基因,这一发现为理解其在株高调控中的作用提供了基础。此外,位于2A染色体上的基因TraesCS2A02G457400尚未见报道,我们推定其为株高的候选基因。未来的研究可以进一步探索这些候选基因的功能及其在株高调控中的作用机制,以期小麦改良提供更有力的支持。

4 结论

本研究借助小麦16K SNP芯片,对319份小麦材料在5个环境下进行全基因组关联分析,共检测到98个显著且稳定的SNP位点,这些位点广泛分布于小麦21条染色体上,对7个产量相关农艺性状的表型变异解释率在2.9%~12.1%之间,其中3个SNP位点表现出多效性,对多个性状产生影响;通过单倍型分析,成功获得了两个显著降低株高的优异单倍型,分别位于2A和3A染色体的特定区域;预测了一个与株高相关的候选基因TraesCS2A02G457400,其生物功能尚未明确。

参考文献:

- [1] RAY D K, MUELLER N D, WEST P C, *et al.* Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050 [J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66428.
- [2] MULUGETA T, ABATE A, TADESSE W, *et al.* Multivariate analysis of phenotypic diversity elite bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes from ICARDA in Ethiopia [J]. *Heliyon*, 2024, 10(16): e36062.
- [3] LIU K, SUN X X, NING T Y, *et al.* Genetic dissection of wheat panicle traits using linkage analysis and a genome-wide association study [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(5): 1073.
- [4] ZHOU C Q, LIANG D, YANG X D, *et al.* Wheat ears counting in field conditions based on multi-feature optimization and TWSVM. [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1024.
- [5] 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.
- [6] 高维东, 胡城祯, 张龙, 等. 小麦泛素结合酶TaUBC16基因的克隆与功能分析[J]. 作物学报, 2024, 50(8): 1971.
- [7] GAO W D, HU C Z, ZHANG L, *et al.* Cloning and functional analysis of ubiquitin-conjugating enzymes TaUBC16 gene in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(8): 1971.
- [8] LIU J, XU Z B, FAN X L, *et al.* A genome-wide association study of wheat spike related traits in China [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1584.
- [9] JIN J J, LIU D, QI Y Z, *et al.* Major QTL for seven yield-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 1012.
- [10] XU H Y, WANG Z X, WANG F X, *et al.* Genome-wide association study and genomic selection of spike-related traits in bread wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137(6): 131.
- [11] WANG P, TIAN T, MA J F, *et al.* Genome-wide association study of kernel traits using a 35K SNP array in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 905660.
- [12] HALDER J, GILL H S, ZHANG J F, *et al.* Genome-wide association analysis of spike and kernel traits in the U. S. hard winter wheat [J]. *The Plant Genome*, 2023, 16(1): e20300.
- [13] KRISHNAPPA G, KHAN H, KRISHNA H, *et al.* Genome-wide association study for grain protein, thousand kernel weight, and normalized difference vegetation index in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Genes*, 2023, 14(3): 637.
- [14] LIU Y X, LIN Y, GAO S, *et al.* A genome-wide association study of 23 agronomic traits in Chinese wheat landraces [J]. *The Plant Journal*, 2017, 91(5): 861.
- [15] 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.
- [16] ZHENG X W, QIAO L, LIU Y, *et al.* Genome-wide association study of grain number in common wheat from Shanxi under different water regimes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 806295.
- [17] CHEN Y M, GUO Y W, GUAN P F, *et al.* A wheat integrative regulatory network from large-scale complementary functional datasets enables trait-associated gene discovery for crop improvement [J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(2): 393.
- [18] BAZHENOV M S, CHERNOOK A G, GONCHAROV N P, *et al.* The allelic diversity of the gibberellin signaling pathway genes in *Aegilops tauschii* cross [J]. *Plants*, 2020, 9(12): 1696.
- [19] YAN B Q, YANG Z J, HE G H, *et al.* The blue light receptor CRY1 interacts with GID1 and DELLA proteins to repress gibberellin signaling and plant growth [J]. *Plant Com-*

- munications*, 2021, 2(6):100245.
- [19] GAO F M, WEN W E, LIU J D, *et al.* Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the Chinese wheat cross Zhou 8425B/Chinese spring [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:1099.
- [20] AMALOVA A, ABUGALIEVA S, BABKENOV A, *et al.* Genome-wide association study of yield components in spring wheat collection harvested under two water regimes in Northern Kazakhstan [J]. *PeerJ*, 2021, 9:e11857.
- [21] 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.
- [22] SUN L H, YANG W L, LI Y F, *et al.* A wheat dominant dwarfing line with *Rht12*, which reduces stem cell length and affects gibberellic acid synthesis, is a 5AL terminal deletion line [J]. *The Plant Journal*, 2019, 97(5):887.
- [23] LI Y B, TAO F L, HAO Y F, *et al.* Variations in phenological, physiological, plant architectural and yield-related traits, their associations with grain yield and genetic basis [J]. *Annals of Botany*, 2023, 131(3):503.
- [24] GAO L, MENG C S, YI T F, *et al.* Genome-wide association study reveals the genetic basis of yield- and quality-related traits in wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1):144.
- [25] LIN Y, ZHOU K Y, HU H Y, *et al.* Multi-locus genome-wide association study of four yield-related traits in Chinese wheat landraces [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:665122.
- [26] QASEEM M F, QURESHI R, MUQADDASI Q H, *et al.* Genome-wide association mapping in bread wheat subjected to independent and combined high temperature and drought stress [J]. *PLoS One*, 2018, 13(6):e0199121.
- [27] HENDELMAN A, ZEBELL S, RODRIGUEZ-LEAL D, *et al.* Conserved pleiotropy of an ancient plant homeobox gene uncovered by *Cis*-regulatory dissection [J]. *Cell*, 2021, 184(7):1724.
- [28] WU H K, WANG S Y, WU M. The waxy gene has pleiotropic effects on hot water-soluble and insoluble amylose contents in rice (*Oryza sativa*) grains [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(12):6561.
- [29] Sharma, Lal D, Bhoite, *et al.* Genome-wide superior alleles, haplotypes and candidate genes associated with tolerance on sodic-dispersive soils in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(3):1.
- [30] LU Y L, LI Z, ZHANG J J, *et al.* Breeding effects on durum wheat traits detected using GWAS and haplotype block analysis [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133:157.