

普通小麦籽粒过氧化物酶活性全基因组关联分析

时佳¹, 翟胜男², 刘金栋², 魏景欣², 白璐³, 高文伟¹, 闻伟镠^{1,2}, 何中虎², 夏先春², 耿洪伟¹

(¹新疆农业大学农学院/新疆农业大学生物技术重点实验室, 乌鲁木齐 830052; ²中国农业科学院作物科学研究所/国家小麦改良中心, 北京 100081;

³新疆农业大学科学技术学院, 乌鲁木齐 830091)

摘要:【目的】小麦籽粒过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性对面制品加工品质有重要影响, 发掘控制籽粒 POD 活性重要位点, 并筛选其候选基因, 为小麦品质的改良奠定基础。【方法】以 151 份黄淮冬麦区和 82 份北部冬麦区品种 (系) 为材料, 分别利用来自于小麦 90 K SNP 芯片的 18 189 和 18 417 个高质量 SNP 标记, 对 POD 活性进行全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS)。【结果】供试材料中 POD 活性表现出广泛的表型变异和多样性, 黄淮麦区材料的 POD 活性变异系数为 15.4%—21.8%, 遗传力为 0.79, 北部麦区材料的 POD 活性变异系数为 15.0%—19.9%, 遗传力为 0.82。相关性分析表明, 不同环境之间材料的 POD 活性表现出显著的相关性, 黄淮麦区相关系数为 0.46—0.89 ($P < 0.0001$), 北部麦区相关系数为 0.50—0.87 ($P < 0.0001$)。多态性信息含量 PIC 值为 0.09—0.38, 最小等位基因频率 MAF 值为 0.05—0.5。群体结构分析表明, 黄淮麦区与北部麦区 2 个自然群体结构简单, 均可分为 3 个亚群。GWAS 分析结果表明, 在黄淮冬麦区材料中共检测到 20 个与 POD 活性显著关联的位点 ($P < 0.001$), 分布在 1A、2A、2B、2D、3A、3B、3D、4A、4B、5A、5B、6A、6D 和 7A 染色体上, 单个位点可解释 7.8%—13.3% 的表型变异。在北部冬麦区材料中共检测到 20 个与 POD 活性显著关联 ($P < 0.001$) 的位点, 分布在 1A、1B、1D、2A、2B、2D、3A、3B、4B、6A、6B、7A、7B 和 7D 染色体上, 单个位点可解释 14.4%—23.2% 的表型变异。加性回归分析表明, 随着优异等位基因数量的增多, 小麦籽粒 POD 活性越高。在发现的所有 POD 活性相关位点中, 2 个位点在黄淮麦区和北部麦区材料中均能检测到且稳定遗传, 可将其转换为 STARP (semi-thermal asymmetric reverse PCR) 或 CAPS 标记, 以应用于分子标记辅助育种。获得 3 个与 POD 活性有关的候选基因, 分别编码磷酸甘露糖变位酶 (PMM-D1)、辣根过氧化物酶 (PER40) 和烷基氢过氧化物还原酶 (F775-31640)。【结论】黄淮麦区与北部冬麦区 2 个自然群体遗传多样性丰富, 群体结构简单, 适用于全基因组关联分析。在 2 个自然群体中分别发现 20 个 POD 活性位点, 并在显著相关的位点区域内筛选到 3 个候选基因。含有越多优异等位变异的材料其 POD 活性越高。

关键词: 普通小麦; POD 活性; 90 K SNP 芯片; 群体结构; 候选基因

Genome-Wide Association Study of Grain Peroxidase Activity in Common Wheat

SHI Jia¹, ZHAI ShengNan², LIU JinDong², WEI JingXin², BAI Lu³, GAO WenWei¹, WEN WeiE^{1,2}, HE ZhongHu², XIA XianChun², GENG HongWei¹

(¹College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University/Key Laboratory of Agricultural Biological Technology, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052; ²Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS)/National Wheat Improvement Center, Beijing 100081; ³College of Science and Technology, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830091)

Abstract: 【Objective】 Peroxidase (POD) activity has browning and bleaching effects on the color of flour and flour-based

收稿日期: 2017-04-24; 接受日期: 2017-06-02

基金项目: 国家自然科学基金 (31771786)、2016 年南京农业大学-新疆农业大学联合基金 (KYYJ201602)

联系方式: 时佳, E-mail: shijia0401@126.com. 通信作者耿洪伟, E-mail: hw-geng@163.com

products during processing and storage. Identification of associated loci and candidate genes for grain POD activity is important for molecular marker-assisted selection (MAS) in wheat quality breeding. 【Method】 In the present study, the POD activities were surveyed with 151 and 82 Chinese bread wheat cultivars from Yellow & Huai Winter Wheat Region (YHRVWWR) and Northern China Plain Winter Wheat Region (NWWR), respectively, and each set of cultivars was planted in four environments. A genome-wide association study (GWAS) was performed using the mixed linear model (MLM) based on 18 189 and 18 417 high-quality SNP markers from 90K SNP array for two sets of cultivars, respectively. 【Result】 The POD activity of the tested materials showed extensive phenotypic variation and diversity. The variation coefficient of YHRVWWR was 15.4%-21.8%, the heritability was 0.79, and the variation coefficient of NWWR was 15.0%-19.9%, the heritability was 0.82. The POD activity of the materials in different environments showed a significant correlation, and the correlation coefficients were 0.46-0.89 ($P < 0.0001$) and 0.50-0.87 ($P < 0.0001$) in YHRVWWR and NWWR, respectively. The polymorphic information content of value was between 0.09-0.38, and the minimum allele frequency was between 0.05-0.5. The population structure analysis showed that the two natural populations in YHRVWWR and NWWR were simple and could be divided into three subgroups. In the YHRVWWR cultivars, 20 loci were found to be associated with POD activity ($P < 0.001$), which were located on chromosomes 1A, 2A, 2B, 2D, 3A, 3B, 3D, 4A, 4B, 5A, 5B, 6A, 6D and 7A, and each explained 7.8%-13.3% of phenotypic variation. In the NWWR cultivars, 20 loci showed significant association with POD activity ($P < 0.001$), which were located on chromosomes 1A, 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3A, 3B, 4B, 6A, 6B, 7A, 7B and 7D, explaining 14.4%-23.2% of phenotypic variation. Two loci were detected in both the YHRVWWR and NWWR cultivars, and the associated SNPs could be used to develop STARP (Semi-thermal asymmetric reverse PCR) or CAPS markers. The regression analysis showed that the POD activity of wheat grain was higher with the increasing number of favorable alleles. Meanwhile, three candidate genes *PMM-D1*, *PER40*, and *F775_31640* were scanned, encoding phosphomannomutase, horseradish peroxidases and alkyl hydro peroxide reductase, respectively. 【Conclusion】 The genetic diversity of the two natural populations in YHRVWWR and NWWR are rich in genetic structure and were suitable for genome-wide association analysis. Twenty POD activity loci were found in 2 natural populations, respectively, and three candidate genes were detected. Regression analysis showed that the more favorable alleles variation, the higher the POD activity.

Key words: common wheat; POD activity; SNP; population structure; candidate gene

0 引言

【研究意义】面粉颜色是评价小麦品质的重要指标^[1]。小麦籽粒中多酚氧化酶 (polyphenol Oxidase, PPO)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 和脂肪氧化酶 (lipoxidase, LOX) 等是面粉和面制品在加工、储藏过程中被漂白和发生褐变的主要原因^[2-3]。POD 具有与 LOX 类似的对胡萝卜素等色素类物质的漂白作用, 并可以作为主要的天然漂白剂与 LOX 同时加入到面粉中, 使面团得以漂白, 因此, 高 POD 活性的小麦面粉白度更高^[4]。另外, 籽粒中的 POD 能催化阿魏酸等主要酚酸的氧化, 并产生发色基团(如醌式结构), 从而使面制品在制作和贮存过程中发生褐变^[5-7]。目前, 小麦籽粒 LOX 和 PPO 活性与颜色相关的指标在育种实践中已受到重视, 但对 POD 与颜色相关性的研究较少^[8]。鉴于 POD 对面制品色泽存在双重作用, 深入开展普通小麦 POD 研究, 对明确面粉颜色形成机制、影响因素及其改良策略具有重要意义。【前人研究进展】ŽILIC 等^[9]研究表明, 普通小麦 POD 活性显

著高于硬粒小麦 ($P < 0.05$)。在普通小麦的不同品种间 POD 活性可相差 3—10 倍^[10]。因此, 通过遗传途径改良 POD 活性是可行的。WEI 等^[11]利用豆麦/石 4185 重组自交系 (recombinant inbred lines, RIL) 群体的 214 个株系和 7 391 个 SNP 标记及一个新开发的 STS 标记对普通小麦 POD 活性进行了 QTL 分析, 共检测到 3 个 QTL *QPod.caas-3AL*、*QPod.caas-4BS* 和 *QPod.caas-5AS*, 它们在不同环境下分别解释 5.3%—9.2%、9.3%—21.2%和 5.8%—11.7%的表型变异。连锁分析理论上可以应用于所有性状的遗传解析, 但受遗传群体亲本差异度和群体大小等限制, 定位 QTL 数目有限^[12]。而关联作图则是一种能有效克服连锁作图局限的方法, 连锁作图和关联作图相结合可以互为补充互为验证^[13]。近年来, 关联分析已被广泛应用于各种作物复杂农艺性状 QTL 的发掘。杨胜先等^[14]、赖勇等^[15]和张焕欣等^[16]分别对大豆、大麦和玉米等作物进行了关联分析研究。而在小麦育种工作中, 陈广凤等^[17]利用 24 355 个 SNP 标记对 205 份中国冬小麦品种进行关联分析, 共检测到 38 个与株高相关的 SNP,

其中 11 个位点在 2 个以上环境稳定表达。SUN 等^[18]利用 90 K 芯片对 163 份黄淮海区冬小麦品种进行了产量相关性状 GWAS, 并发现了 41 个产量相关性状的 QTL 位点。DONG 等^[19]利用 90K 芯片对 166 份黄淮海区冬小麦品种进行了碳水化合物进行 GWAS, 并发现了 23 个产量相关性状的 QTL 位点。【本研究切入点】虽然 WEI 等^[11]用 RIL 群体对 POD 活性进行了全基因组连锁分析, 并发现了 3 个 POD 活性位点, 但迄今为止尚未有 POD 活性 GWAS 的报道。【拟解决的关键问题】本研究以 151 份黄淮海区和 82 份北部冬麦区小麦品种(系) 2 个自然群体为材料, 利用 Wheat 90K iSelect SNP 芯片, 对小麦籽粒 POD 活性进行 GWAS 分析, 以发掘新的 POD 活性位点, 解析小麦 POD 遗传机制, 为小麦 POD 活性的遗传改良提供可用分子标记。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料包括 233 份冬小麦品种(系), 其中 151 份来自黄淮冬麦区 (Yellow and Huai River Valley Facultative Wheat Region, YHRVWWR), 于 2012—2013 和 2013—2014 年度种植于河南安阳和安徽濉溪; 82 份材料来自于北部冬麦区 (Northern Winter Wheat Region, NWWR), 于 2012—2013 和 2013—2014 年度种植于北京顺义和河北石家庄。试验采用随机区组设计, 3 次重复, 行长 2 m, 行距 25 cm。上述试验材料均由中国农业科学院作物科学研究所小麦品质课题组提供。

1.2 POD 活性检测

以 25 μL 的 H_2O_2 、5 μL 2% 的愈创木酚和 145 μL 0.05 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的磷酸-柠檬酸缓冲液 (pH 5.0) 的混合液为底物, 采用 WEI 等^[13]的愈创木酚紫外分光光度法进行 POD 活性的检测, 每个小麦品种的 POD 活性重复检测 2 次, 2 次检测结果相差超过 10% 的进行重复检测。

1.3 表型数据统计

采用 SAS v9.2 的 PROC UNIVARIATE、RROC CORR 程序分别进行描述性统计变量分析、相关分析和方差分析。利用 R 3.31 程序进行遗传力计算。广义遗传力计算公式: $h^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2/r + \sigma_e^2/re)$, 其中 σ_g^2 、 σ_{ge}^2 和 σ_e^2 分别表示基因型方差、基因型与环境互作方差和误差方差, e 和 r 分别表示环境个数和每个环境内的重复次数。

1.4 90 K SNP 芯片基因型分型

基于 Illumina 测序平台, 应用小麦 90 K iSelect

SNP 芯片 (81 587 个 SNP) 对 233 份小麦品种(系) 进行 SNP 分型, 由博奥生物技术有限公司 (<http://www.capitalbio.com>) 完成。利用 Genome Studio 软件 (<http://www.illumina.com>) 进行 SNP 分型, 具体操作参照 CAVANAGH 等^[20]方法。人工对分型结果进行质量控制, 剔除数据缺失率 > 50%、杂合率 > 50% 和最小等位基因频率 (minor allele frequency, MAF) < 0.05 的 SNP 标记, 保留高质量的 SNP 标记进行关联分析。使用 Power Marker v3.25 进行 MAF 和多态性信息含量 (polymorphism information content, PIC) 的运算^[21]。

1.5 群体结构分析

关联分析前进行群体结构分析可有效降低结果中假阳性概率。采用 Structure v2.3.4 的 Admixture Ancestry 模型分析 2 个自然群体的群体结构。

1.6 全基因组关联分析

采用 Tassel v5.0 对 2 个自然群体进行 kinship matrix (K matrix) 运算。运用 Tassel v5.0 中的混合线性模型 (mixed linear model, MLM), 在考虑群体结构和亲缘关系的情况下, 进行 SNP 标记与 POD 活性的关联分析。关联分析结果中多个 SNP 标记是否位于同一位点由 LD 衰减距离决定。在 $P < 0.001$ 水平进行 SNP 标记和籽粒 POD 活性显著性检测。利用 R 语言对关联分析结果绘制 Manhattan 图和 quantile-quantile (Q-Q) 图。

1.7 候选基因筛选

以与 POD 活性显著关联的 SNP 标记序列为探针, 在 NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>; National center for biotechnology information) 和 ENA (European Nucleotide Archive; <http://www.ebi.ac.uk/ena>) 数据库中进行 BLASTx, 筛选与 POD 活性相关的候选基因。 e -值 < 10^{-5} , 序列一致性大于 75%。

2 结果

2.1 POD 活性分析

151 份黄淮海区冬小麦材料在安阳 2013、濉溪 2013、安阳 2014、濉溪 2014 及均值环境下的 POD 活性分别为 507.0、513.8、781.4、和 727.5 $\text{U}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$, 变异系数为 15.4%—21.8%。各环境之间的 POD 活性呈极显著正相关, 相关系数为 0.46—0.89 ($P < 0.0001$), 遗传力为 0.79。83 份北部冬麦区材料在北京 2013、石家庄 2013、北京 2014、石家庄 2014 及均值环境下 POD 活性分别为 591.6、567.5、899.5、858.9 和 729.4 $\text{U}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$, 变异系数为 15.0%—19.9%。各环境之间 POD 活性呈极

显著正相关，相关系数为 0.50—0.87 ($P < 0.0001$)，遗传力为 0.82 (表 1)。以上结果表明中国冬小麦品种(系)的 POD 活性主要受遗传因素控制，在早期世代对其进

行选择是有效的；且籽粒 POD 活性变异范围广，具有较大的选择潜力。通过育种途径选育高 POD 活性的品种，进而改良小麦面制品颜色是可行的。

表 1 233 份品种中 POD 含量统计分析

Table 1 Statistical analysis of POD content of 233 wheat cultivars

环境 Environment	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV (%)	相关系数 Correlation coefficient				遗传力 h^2
				安阳 (2013) Anyang (2013)	濉溪 (2013) Suixi (2013)	安阳 (2014) Anyang (2014)	濉溪 (2014) Suixi (2014)	
安阳 (2013) Anyang (2013)	507.03	110.64	21.8					0.79
濉溪 (2013) Suixi (2013)	513.82	111.94	21.8	0.46***				
安阳 (2014) Anyang (2014)	781.35	129.89	16.6	0.49***	0.59***			0.82
濉溪 (2014) Suixi (2014)	894.16	154.29	17.3	0.6***	0.61***	0.65***		
平均值 Average	727.5	112.27	15.4	0.76***	0.80***	0.84***	0.89***	
				北京 (2013) Beijing (2013)	石家庄 (2013) Shijiazhuang (2013)	北京 (2014) Beijing (2014)	石家庄 (2014) Shijiazhuang (2014)	
北京 (2013) Beijing (2013)	591.63	110.48	18.7					0.82
石家庄 (2013) Shijiazhuang (2013)	567.45	113.01	19.9	0.50***				
北京 (2014) Beijing (2014)	899.49	166.06	18.5	0.58***	0.55***			0.87
石家庄 (2014) Shijiazhuang (2014)	858.88	137.33	16.0	0.56***	0.62***	0.63***		
平均值 Average	729.36	109.26	15.0	0.78***	0.79***	0.87***	0.86***	

***表示在 $P < 0.0001$ 水平差异显著；SD：标准差；CV：变异系数

***Significant at $P < 0.0001$; SD: Standard deviation; CV: Variable coefficient

2.2 SNP 标记的多态性及群体结构分析

利用 90 K SNP 芯片对 151 份黄淮麦区及 82 份北部冬麦区品种(系)进行检测。其中黄淮麦区最终采用 18 189 个 SNP 标记进行 GWAS 分析，平均单条染色体包含 866 个标记，A、B 和 D 组染色体分别包含 1 007、1 338 和 254 个标记；北部冬麦区品种 GWAS 分析选用 18 417 个标记，平均每条染色体含有 877 个标记，A、B 和 D 组染色体平均包含 1 005、1 357 和 269 个 SNP 标记。在 2 个自然群体中，SNP 标记图谱长为 3 700 cM，每个标记之间的平均遗传距离为 0.2 cM。在 2 个群体所选标记的 A、B 和 D 组染色体中，均表现为 A 与 B 组染色体标记密度显著高于 D 组染色体(表 2)。2 个自然群体 SNP 标记 PIC 值为 0.09—0.38，MAF 为 0.05—0.50。

利用 Structure v 2.3.4 分别对 2 个自然群体进行遗

传结构分析。当 $\Delta K = 3$ 时，2 个自然群体的 K 值均达到最大值(图 1)。因此，2 个群体均可分为 3 个亚群(图 2)。在黄淮麦区中，第一亚群(记为 Pop1)含有 57 份品种，以山东品种(43.0%)为主，还包括陕西、河南及 18 份国外品种；第二亚群(记为 Pop2)共含有 48 份品种，以河南品种(37.5%)为主，还包括部分陕西和安徽品种；第三亚群(记为 Pop3)中含有 46 份品种，以河南品种(56.5%)为主。北部冬麦区自然群体的第一亚群(记为 Grp1)含有 39 份品种，主要由国外品种(66.6%)组成，还包括 8 份北京和 5 份山西品种；第二亚群(记为 Grp2)共有 13 份国内品种，主要由北京品种(84.6%)组成；第三亚群(记为 Grp3)共有 30 份品种，以国外品种(46.6%)为主，还包含 12 份北京品种、1 份河北品种、1 份山西品种和 1 份宁夏品种。

表 2 黄淮麦区与北部冬麦区群体关联分析所用标记统计

Table 2 Statistical analysis of SNP markers for analysis of wheat cultivars from Yellow & Huai Winter Wheat Region (YHRVWWR) and Northern China Plain Winter Wheat Region (NWWWR)

染色体 Chromosome	黄淮麦区 YHRVWWR					北部冬麦区 NWWWR				
	标记数量 No. of markers	最小等位基因频率 MAF		多态信息含量 PIC		标记数量 No. of markers	最小等位基因频率 MAF		多态信息含量 PIC	
		平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range		平均 Mean	范围 Range	平均 Mean	范围 Range
1A	1176	0.24	0.05-0.50	0.27	0.09-0.38	1053	0.27	0.06-0.50	0.29	0.10-0.38
1B	1823	0.27	0.05-0.50	0.32	0.09-0.38	1871	0.23	0.05-0.50	0.27	0.08-0.38
1D	463	0.27	0.05-0.50	0.25	0.09-0.37	454	0.25	0.06-0.47	0.27	0.10-0.38
2A	1049	0.26	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38	1068	0.23	0.06-0.50	0.26	0.10-0.38
2B	1439	0.27	0.05-0.50	0.29	0.09-0.38	1458	0.29	0.06-0.50	0.30	0.10-0.38
2D	552	0.26	0.05-0.50	0.31	0.09-0.38	611	0.38	0.05-0.50	0.29	0.10-0.38
3A	874	0.26	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38	955	0.25	0.05-0.50	0.27	0.09-0.38
3B	1192	0.31	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38	1217	0.26	0.05-0.50	0.29	0.09-0.38
3D	212	0.18	0.05-0.47	0.25	0.09-0.37	249	0.27	0.05-0.49	0.29	0.08-0.38
4A	737	0.28	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38	779	0.27	0.05-0.50	0.29	0.09-0.38
4B	718	0.24	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38	743	0.26	0.06-0.50	0.29	0.10-0.38
4D	49	0.30	0.05-0.50	0.26	0.09-0.37	63	0.29	0.06-0.48	0.30	0.10-0.38
5A	1007	0.26	0.05-0.50	0.31	0.09-0.38	1011	0.25	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38
5B	1790	0.29	0.05-0.50	0.31	0.09-0.38	1778	0.24	0.06-0.50	0.26	0.10-0.38
5D	167	0.18	0.05-0.47	0.29	0.09-0.37	169	0.24	0.06-0.50	0.25	0.10-0.38
6A	1083	0.32	0.05-0.50	0.27	0.09-0.38	1093	0.30	0.06-0.50	0.29	0.10-0.38
6B	1314	0.21	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38	1314	0.26	0.06-0.50	0.28	0.10-0.38
6D	166	0.25	0.05-0.48	0.28	0.10-0.37	166	0.24	0.06-0.49	0.26	0.10-0.38
7A	1123	0.27	0.05-0.50	0.28	0.10-0.38	1076	0.29	0.06-0.50	0.29	0.10-0.38
7B	1089	0.25	0.05-0.50	0.28	0.09-0.38	1121	0.28	0.05-0.50	0.29	0.08-0.38
7D	166	0.17	0.05-0.47	0.25	0.09-0.37	168	0.22	0.06-0.47	0.24	0.10-0.38

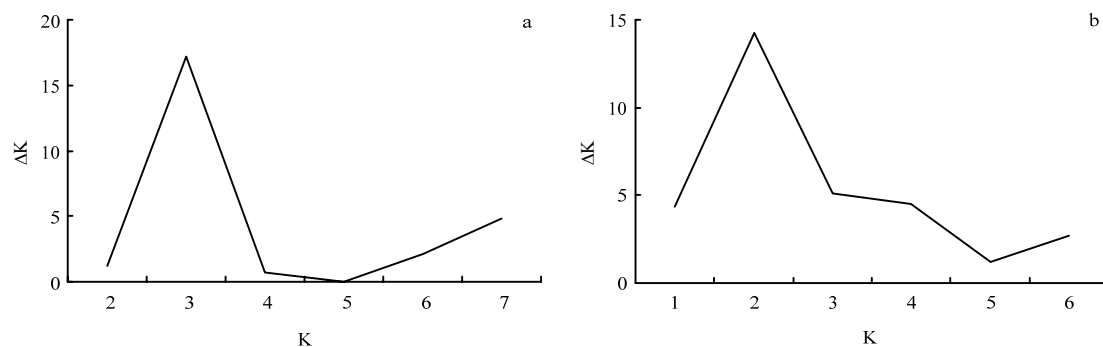


图 1 使用 del tak 值估计黄淮冬麦区 (a) 和北部冬麦区 (b) 品种亚群数

Fig. 1 Estimation of number of sub-populations (K) in Yellow & Huai Facultative Winter Wheat Region (a) and Northern China Plain Winter Wheat Region (b)

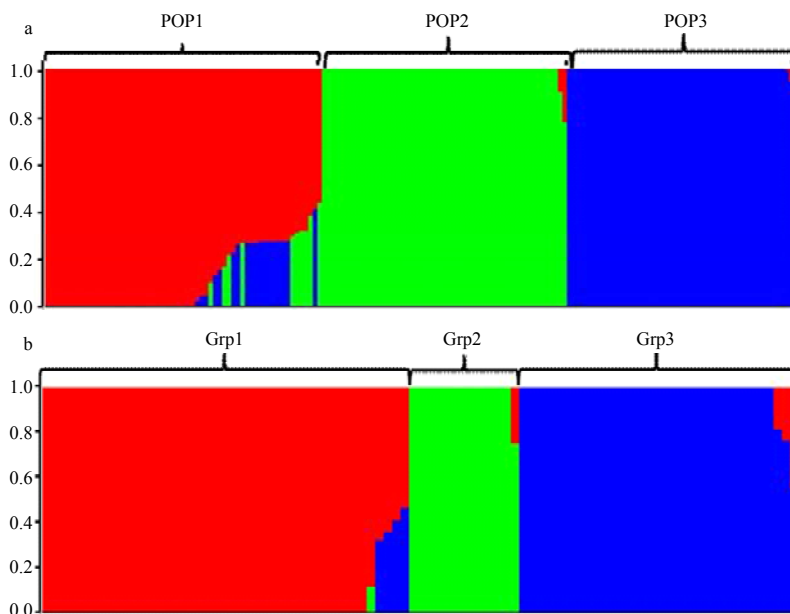


图 2 黄淮冬麦区 (a) 和北部冬麦区 (b) 品种的群体结构分析

Fig. 2 Population structure analysis of 151 cultivars from Yellow & Huai Winter Wheat Region (a) and Northern China Plain Winter Wheat Region (b)

2.3 POD 活性全基因组关联分析

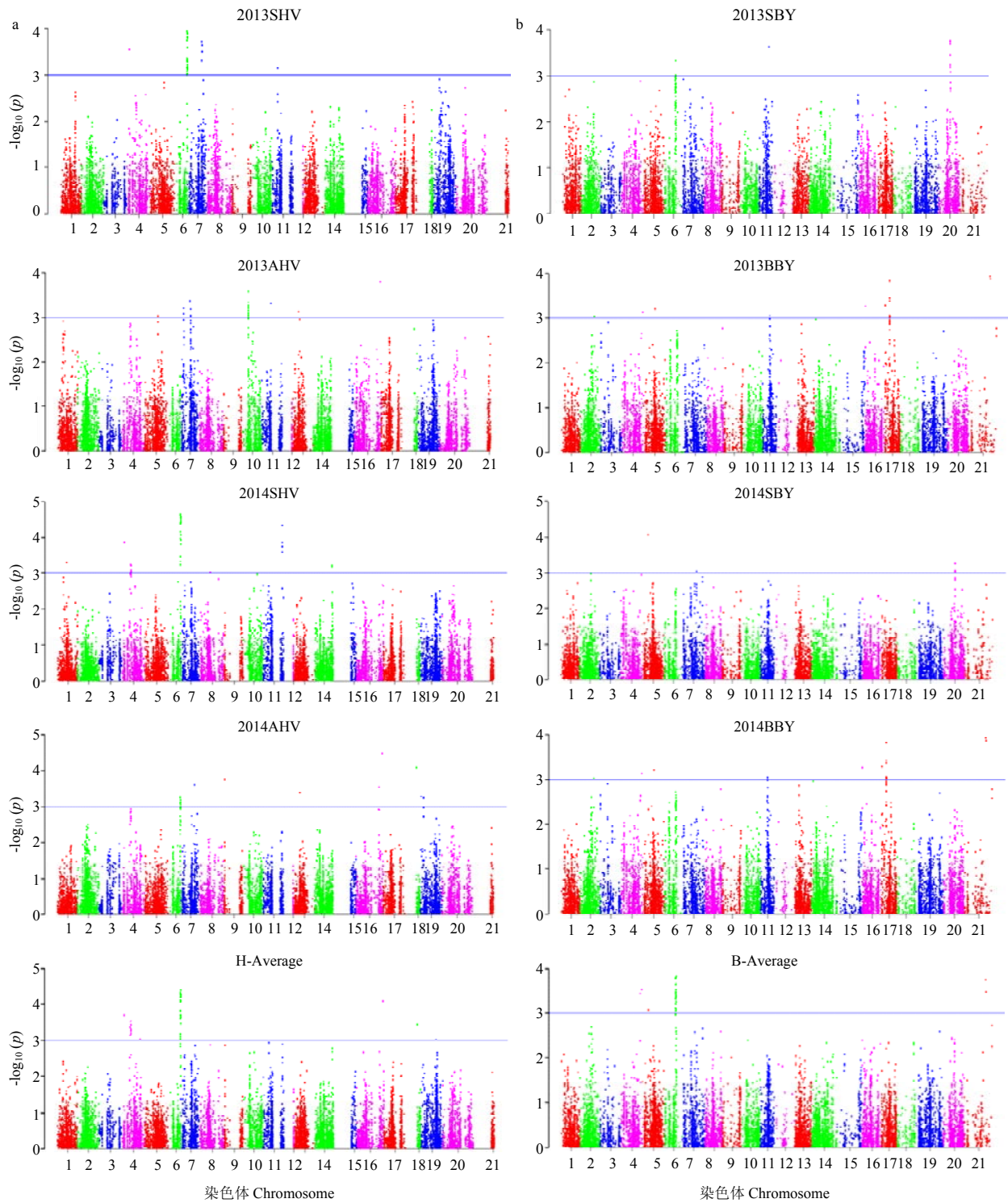
对黄淮麦区 151 份品种 (系) 及北部冬麦区 82 份品种 (系) 的籽粒 POD 活性进行全基因组关联分析。当 $P \leq 0.001$ 时, 认为该标记与 POD 活性显著关联, 多个环境检测到的标记视为稳定遗传标记 (图 3)。由 Q-Q 图可以看出, 2 个自然群体的群体结构控制较好, 可以避免假阳性的出现 (图 4)。黄淮麦区 151 份品种在 A、B、D 和全基因组水平下的 LD 衰减距离分别为 5、7、11 和 7 cM, 北部麦区 82 份品种在 A、B、D 和全基因组水平下的 LD 衰减距离分别为 6、7、10 和 8 cM。GWAS 结果中多个标记是否位于同一位点 (Locus) 由对应基因组的 LD 衰减距离决定。

在黄淮麦区共检测到 20 个位点, 包含 86 个与 POD 活性显著关联的 SNP 标记 ($P < 0.001$), 分别位于 1A、2A、2B、2D、3A、3B、3D、4A、4B、5A、5B、6A、6D 和 7A 染色体上, 单个位点可解释 7.8%—13.7% 的表型变异, 其中 4 个位点至少在 2 个环境中稳定遗传, 分布在 2A (177 cM)、2D (97—103 cM)、5A (80 cM) 和 6A (7 cM) 染色体上。在北部冬麦区群体中筛选到 20 个位点, 包含 51 个与 POD 活性显著关联的 SNP 标记 ($P < 0.001$), 分布在 1A、1B、1D、2A、2B、2D、3A、3B、4B、

6A、6B、7A、7B 和 7D 染色体上, 单个位点可解释 14.4%—23.2% 的表型变异, 其中 4 个位点至少在 2 个环境中稳定遗传, 分别位于 2A (177 cM)、2D (97—99 cM)、7B (98—99 cM) 和 7D (182—184 cM) 染色体上。在发现的所有 POD 活性相关位点中, 2A (177cM, *GENE-1003_357*) 和 2D (99 cM, *wsnp_Ex_c9619_15913632*) 2 个位点在 2 个自然群体中均能检测到, 且在多个环境下稳定存在 (表 3)。

2.4 优异等位变异与 POD 活性的回归分析

每个 SNP 标记含有 2 个等位变异, 其中与高 POD 活性对应的等位变异则为优异等位变异。2 个自然群体的优异等位变异的加性回归分析表明, 黄淮麦区 151 份冬小麦品种 (系) 中含有 1—16 个优异等位基因, POD 活性与优异等位基因数量呈正相关 ($y = 25.493x + 499.52$, $R^2 = 0.9517$); 而北部冬麦区 82 份冬小麦品种 (系) 中含有 3—17 个优异等位变异, POD 活性与优异等位基因数量呈正相关 ($y = 34.022x + 536.06$, $R^2 = 0.7554$) (图 5)。总之, 优异等位基因数量越多, 小麦籽粒 POD 活性越高。供试的 233 份材料中 Soissons、SELYANKA、MV05-08、DONSKI-93、内乡 188、鲁麦 5 号、鲁麦 11 号和泰山 5 号等品种含有较多的优异等位基因和较高的 POD 活性。

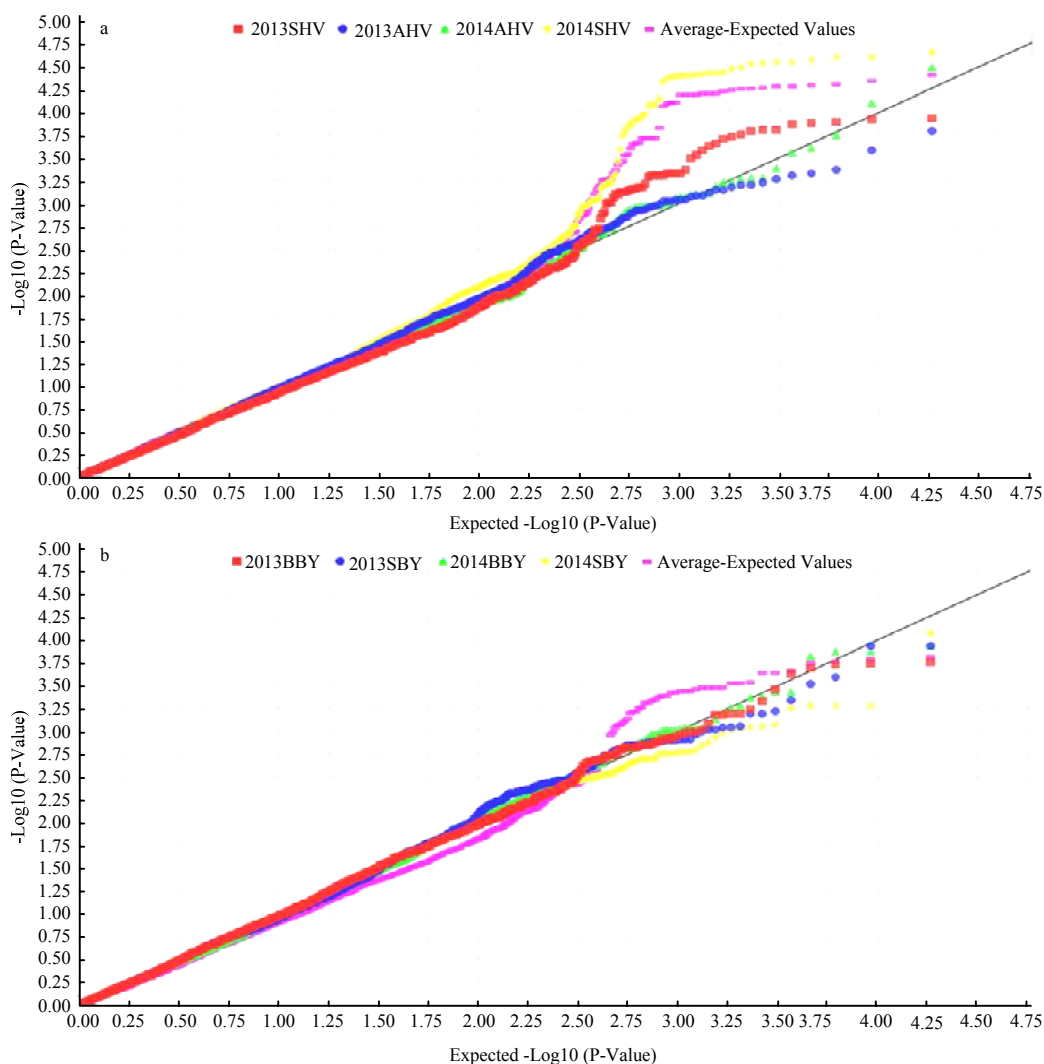


X 轴表示小麦 21 条染色体上的 SNP 标记, Y 轴表示 $-\log_{10}(P\text{-value})$ 值, 2013SHV: 2013 濉溪, 2013AHV: 2013 安阳, 2014SHV: 2014 濉溪, 2014AHV: 2014 安阳和 H-Average: 黄淮麦区 4 个环境的平均值; 2013BBY: 2013 北京, 2013SBY: 2013 石家庄, 2014BBY: 2014 北京, 2014SBY: 2014 石家庄和 B-Average: 北部麦区 4 个环境的平均值

X-axis shows SNP markers along each wheat chromosome; Y-axis is the $-\log_{10}(P\text{-value})$, 2013SHV: 2013Suixi, 2013AHV: 2013Anyang, 2014SHV: 2014Suixi, 2014AHV: 2014Anyang and H-Average: Average of the Yellow & Huai Facultative Winter Wheat Region; 2013BBV: 2013Beijing, 2013SBY: 2013 Shijiazhuang, 2014BBY: 2014 Beijing, 2014SBY: 2014Shijiazhuang and B-Average: Average of the Northern China Plain Winter Wheat Region

图 3 POD 活性全基因组关联分析

Fig. 3 Genome-wide association of POD activity with mixed linear model



X 轴表示经过负常数对数转换的期望 P 值; Y 轴表示经过负常数对数转换观察到的 P 值。2013SHV: 2013 濉溪, 2013AHV: 2013 安阳, 2014SHV: 2014 濉溪, 2014AHV: 2014 安阳和 Average: 4 个环境的平均值; 2013BBY: 2013 北京, 2013SBY: 2013 石家庄, 2014BBY: 2014 北京, 2014SBY: 2014 石家庄和 Average: 4 个环境的平均值
The X-axis shows $-\log_{10}$ transformed expected P values, and Y-axis shows $-\log_{10}$ transformed observed P values. 2013SHV: 2013Suixi, 2013AHV: 2013Anyang, 2014SHV: 2014Suixi, 2014AHV: 2014Anyang and Average: Average of the four environments; 2013BBY: 2013Beijing, 2013SBY: 2013Shijiazhuang, 2014BBY: 2014 Beijing, 2014SBY: 2014Shijiazhuang and Average: Average of the four environment

图 4 黄淮冬麦区 (a) 和北部冬麦区 (b) 品种 POD 活性全基因组关联分析的 Q-Q 图

Fig. 4 Quantile-quantile plot for POD activity of Yellow & Huai Facultative Winter Wheat Region (a) and Northern China Plain Winter Wheat Region (b)

2.5 候选基因分析

将 51 个稳定遗传的与 POD 活性显著关联的 SNP 标记序列在 NCBI 数据库中进行 BLASTx, 获得 3 个候选基因, 即编码产物为磷酸甘露糖变位酶 phosphomannomutase 的 *PMM-D1*, 编码辣根过氧化物酶和相关的分泌性的植物过氧化物酶的 *PER40* 和编码烷基氢过氧化物还原酶 (AhpC) 的 *F775_31640* (表 4), 为后续功能验证及深入揭示 POD 活性表

达机理奠定基础。

3 讨论

3.1 POD 活性定位及应用

小麦面粉颜色是衡量面制品品质的重要指标。影响面粉颜色的原因有很多, 如小麦类胡萝卜素合成限速酶八氢番茄红素合酶 (phytoene synthase, PSY)、多酚氧化酶 PPO (polyphenol oxidase) 与脂肪氧化酶

表 3 黄淮冬麦区与北部冬麦区品种中与 POD 活性显著关联的 SNP 标记

Table 3 Marker-trait association for POD activity in Yellow & Huai winter wheat region and Northern China Plain Winter Wheat

Region		标记 ^a Marker	染色体 ^b Chromosome	位置 ^c Position (cM)	MLM		环境 ^d ENV
					P 值 P_value	R ² (%)	
黄淮冬麦区 YHRVWWR							
1		<i>RAC875_c39125_365</i>	1A	70	5.2E ⁻⁰⁴	8.9	One
2		<i>BobWhite_c48481_81</i>	2A	66	3.8E ⁻⁰⁴	8.5	One
3		<i>BS00073382_51</i>	2A	66	6.2E ⁻⁰⁴	8.5	One
4		<i>Excalibur_c15740_1106</i>	2A	66	5.3E ⁻⁰⁴	7.9	One
5		<i>Excalibur_rep_c67994_169</i>	2A	66	5.6E ⁻⁰⁴	7.9	One
6		<i>GENE-0749_215</i>	2A	66	2.9E ⁻⁰⁴	8.1	One
7		<i>LACX8060</i>	2A	66	5.6E ⁻⁰⁴	7.9	One
8		<i>RAC875_rep_c78518_198</i>	2A	66	5.6E ⁻⁰⁴	7.9	One
9		<i>GENE-1003_357*</i>	2A	177	1.4E ⁻⁰⁴ -3.0E ⁻⁰⁴	10.1-10.9	Two
10		<i>BS00086322_51</i>	2B	109	9.5E ⁻⁰⁴	7.8	One
11		<i>BobWhite_rep_c64049_232</i>	2B	109	9.5E ⁻⁰⁴	7.8	One
12		<i>CAP8_c2833_325</i>	2D	103	3.0E ⁻⁰⁵ -8.6E ⁻⁰⁴	8.2-13.1	Three
13		<i>D_contig03185_174</i>	2D	101	8.4E ⁻⁰⁵ -1.9E ⁻⁰⁴	10.4-11.5	Two
14		<i>D_contig13570_307</i>	2D	103	3.9E ⁻⁰⁵ -6.8E ⁻⁰⁴	8.3-12.3	Two
15		<i>Excalibur_c2311_1116</i>	2D	97	4.3E ⁻⁰⁵ -8.7E ⁻⁰⁴	8.8-12.8	Three
16		<i>Excalibur_c2311_1190</i>	2D	97	1.1E ⁻⁰⁴ -2.5E ⁻⁰⁴	9.8-10.9	Two
17		<i>Excalibur_c2311_2260</i>	2D	97	4.0E ⁻⁰⁵ -4.7E ⁻⁰⁴	9.0-12.3	Two
18		<i>Excalibur_c5193_2213</i>	2D	103	2.7E ⁻⁰⁵ -8.6E ⁻⁰⁴	8.2-13.2	Three
19		<i>Excalibur_c4167_231</i>	2D	103	3.4E ⁻⁰⁵ -9.8E ⁻⁰⁴	7.8-12.7	Three
20		<i>Excalibur_c7366_1475</i>	2D	97	2.5E ⁻⁰⁵ -8.0E ⁻⁰⁴	8.5-13.4	Three
21		<i>Excalibur_c66045_388</i>	2D	103	3.3E ⁻⁰⁵ -6.7E ⁻⁰⁴	8.4-12.9	Two
22		<i>Excalibur_c9619_1136</i>	2D	101	4.0E ⁻⁰⁵ -4.7E ⁻⁰⁴	9.0-12.3	Two
23		<i>GENE-1304_646</i>	2D	99	3.5E ⁻⁰⁴ -4.3E ⁻⁰⁴	9.3-9.4	Two
24		<i>GENE-0762_74</i>	2D	101	8.6E ⁻⁰⁵ -2.0E ⁻⁰⁴	10.4-11.5	Two
25		<i>IAAV790</i>	2D	97	1.9E ⁻⁰⁴	8.4	One
26		<i>IAAV9128</i>	2D	103	3.8E ⁻⁰⁵ -6.9E ⁻⁰⁴	8.3-12.5	Two
27		<i>Jagger_c7882_154</i>	2D	103	3.0E ⁻⁰⁵ -6.5E ⁻⁰⁴	9.0-13.6	Three
28		<i>Kukri_c17_943</i>	2D	103	2.9E ⁻⁰⁵ -7.8E ⁻⁰⁴	8.3-13.3	Three
29		<i>Kukri_c16094_496</i>	2D	103	3.9E ⁻⁰⁵ -9.9E ⁻⁰⁴	7.8-12.8	Three
30		<i>Kukri_c5276_447</i>	2D	97	4.2E ⁻⁰⁵ -9.7E ⁻⁰⁴	8.5-12.8	Three
31		<i>Kukri_c38203_354</i>	2D	103	3.7E ⁻⁰⁵ -9.7E ⁻⁰⁴	8.0-12.5	Two
32		<i>RAC875_c22873_1129</i>	2D	97	7.2E ⁻⁰⁵ -1.5E ⁻⁰⁴	10.6-11.7	Two
33		<i>RAC875_c15171_858</i>	2D	97	1.1E ⁻⁰⁴ -2.0E ⁻⁰⁴	10.3-11.1	Two
34		<i>RAC875_c35807_595</i>	2D	101	8.4E ⁻⁰⁵ -1.9E ⁻⁰⁴	10.4-11.5	Two
35		<i>RAC875_c4851_1600</i>	2D	103	3.8E ⁻⁰⁵ -6.9E ⁻⁰⁴	8.3-12.5	Two
36		<i>RAC875_c64504_417</i>	2D	99	6.0E ⁻⁰⁴ -9.0E ⁻⁰⁴	8.1-8.7	Two
37		<i>RAC875_c5998_1056</i>	2D	103	2.9E ⁻⁰⁵ -8.7E ⁻⁰⁴	8.1-13.2	Three

续表 3 Continued table 3

	标记 ^a Marker	染色体 ^b Chromosome	位置 ^c Position (cM)	MLM		环境 ^d ENV
				P 值 P_value	R ² (%)	
38	<i>RAC875_c67940_296</i>	2D	99	4.0E ⁻⁰⁵ -4.7E ⁻⁰⁴	9.0-12.3	Two
39	<i>RAC875_rep_c101664_297</i>	2D	101	1.2E ⁻⁰⁴ -2.2E ⁻⁰⁴	10.0-10.8	Two
40	<i>TA002335-0425</i>	2D	97	2.3E ⁻⁰⁵ -7.9E ⁻⁰⁴	8.6-13.7	Three
41	<i>RAC875_rep_c77646_102</i>	2D	97	2.5E ⁻⁰⁵ -8.0E ⁻⁰⁴	8.5-13.4	Three
42	<i>tplb0042o21_938</i>	2D	99	4.1E ⁻⁰⁵ -4.7E ⁻⁰⁴	9.1-12.4	Two
43	<i>tplb0030101_1677</i>	2D	99	1.2E ⁻⁰⁴ -2.2E ⁻⁰⁴	10.0-10.7	Two
44	<i>tplb0060e06_1267</i>	2D	99	1.2E ⁻⁰⁴ -2.3E ⁻⁰⁴	9.8-10.7	Two
45	<i>wsnp_Ex_c9619_15913632*</i>	2D	99	1.6E ⁻⁰⁴ -3.5E ⁻⁰⁴	9.6-10.5	Two
46	<i>Excalibur_c25043_618</i>	2D	97	4.9E ⁻⁰⁴	9.5	One
47	<i>wsnp_CAP11_rep_c4157_1965583*</i>	3A	34	6.3E ⁻⁰⁴	8.6	One
48	<i>IACX2831</i>	3A	34	8.6E ⁻⁰⁴	8.1	One
49	<i>BobWhite_c35789_281</i>	3A	85	4.3E ⁻⁰⁴	9.3	One
50	<i>BS00022029_51</i>	3A	86	6.6E ⁻⁰⁴	8.3	One
51	<i>Ku_c17569_905</i>	3A	87	9.2E ⁻⁰⁴	8	One
52	<i>wsnp_Ex_c3478_6369892</i>	3A	87	9.5E ⁻⁰⁴	8	One
53	<i>wsnp_Ex_c12341_19693090</i>	3A	123	2.5E ⁻⁰⁴	9.7	One
54	<i>BS00064472_51</i>	3A	129	5.0E ⁻⁰⁴	8.7	One
55	<i>Excalibur_c49743_97</i>	3A	130	2.0E ⁻⁰⁴	10.4	One
56	<i>Excalibur_c78654_184</i>	3A	130	2.2E ⁻⁰⁴	10.2	One
57	<i>Tdurum_contig10548_1605</i>	3A	130	2.4E ⁻⁰⁴	9.8	One
58	<i>Excalibur_rep_c110501_525</i>	3A	130	3.2E ⁻⁰⁴	9.4	One
59	<i>wsnp_Ex_c700_1379957</i>	3B	97	9.8E ⁻⁰⁴	7.8	One
60	<i>Excalibur_c47973_67</i>	3D	148	1.8E ⁻⁰⁴	10.2	One
61	<i>Excalibur_c5624_1331</i>	4A	87	6.4E ⁻⁰⁴	8.5	One
62	<i>Kukri_c29142_747</i>	4A	91	2.6E ⁻⁰⁴	9.8	One
63	<i>Kukri_rep_c106490_583</i>	4A	91	4.8E ⁻⁰⁴	8.8	One
64	<i>RAC875_c8472_1174</i>	4A	91	5.4E ⁻⁰⁴	8.9	One
65	<i>Excalibur_c5624_1026</i>	4A	91	7.2E ⁻⁰⁴	8.2	One
66	<i>Kukri_c34435_265</i>	4A	91	7.2E ⁻⁰⁴	8.2	One
67	<i>Excalibur_c5624_845</i>	4A	91	8.1E ⁻⁰⁴	8.1	One
68	<i>Kukri_c29142_473</i>	4A	91	8.3E ⁻⁰⁴	8.3	One
69	<i>wsnp_Ex_c2288_4293430</i>	4A	91	9.1E ⁻⁰⁴	8	One
70	<i>Kukri_c29142_450</i>	4A	91	9.3E ⁻⁰⁴	7.9	One
71	<i>Tdurum_contig33737_157</i>	4B	56	4.7E ⁻⁰⁵	12.6	One
72	<i>Excalibur_c36630_2194</i>	4B	56	1.4E ⁻⁰⁴	10.6	One
73	<i>BobWhite_rep_c49034_132</i>	4B	56	1.8E ⁻⁰⁴	10.2	One
74	<i>BS00021984_51</i>	4B	56	2.6E ⁻⁰⁴	9.7	One

续表 3 Continued table 3

	标记 ^a Marker	染色体 ^b Chromosome	位置 ^c Position (cM)	MLM		环境 ^d ENV
				P 值 P_{value}	$R^2(\%)$	
75	<i>Excalibur_c42450_727</i>	4B	67	7.5E ⁻⁰⁴	8.3	One
76	<i>BS00021969_51</i>	4B	89	5.0E ⁻⁰⁴	8.9	One
77	<i>Excalibur_c766_462</i>	5A	80	4.2E ⁻⁰⁴ -7.7E ⁻⁰⁴	8.4-9.3	Two
78	<i>TA001999-0444</i>	5B	180	7.0E ⁻⁰⁴	8.6	One
79	<i>Excalibur_c23801_115</i>	5B	183	6.3E ⁻⁰⁴	8.5	One
80	<i>Tdurum_contig66604_927</i>	5B	183	6.5E ⁻⁰⁴	8.4	One
81	<i>Tdurum_contig27939_357</i>	6A	7	3.3E ⁻⁰⁵ -1.6E ⁻⁰⁴	10.7-13.3	Two
82	<i>Kukri_c14679_1082</i>	6A	30	2.8E ⁻⁰⁴	10.2	One
83	<i>Excalibur_c4789_2748</i>	6D	9	8.0E ⁻⁰⁵	9.4	One
84	<i>BS00078460_51</i>	7A	83	5.3E ⁻⁰⁴	8.6	One
85	<i>IAAV1265</i>	7A	83	5.4E ⁻⁰⁴	9	One
86	<i>Ex_c9615_574</i>	7A	83	5.9E ⁻⁰⁴	8.5	One
北部冬麦区 NWWR						
1	<i>Ra_c54249_1031</i>	1A	71	9.20E ⁻⁰⁴	14.4	One
2	<i>BS00067201_51</i>	1B	61	3.00E ⁻⁰⁴	17.5	One
3	<i>Excalibur_c28681_966</i>	1B	63	8.90E ⁻⁰⁴	15.7	One
4	<i>BS00083060_51</i>	1B	98	6.50E ⁻⁰⁴	15.4	One
5	<i>BS00077498_51</i>	1B	122	9.50E ⁻⁰⁴	15.9	One
6	<i>D_GA8KES402HUUGV_172</i>	1D	48	6.50E ⁻⁰⁴	15.4	One
7	<i>GENE-1003_357*</i>	2A	177	3.0E ⁻⁰⁴ -7.4E ⁻⁰⁴	16.5-18.5	Two
8	<i>Excalibur_c13413_165</i>	2B	52	8.50E ⁻⁰⁵	15.3	One
9	<i>Kukri_c52384_196</i>	2B	97	6.30E ⁻⁰⁴	16.5	One
10	<i>Excalibur_c12675_1666</i>	2D	103	1.50E ⁻⁰⁴	14.7	One
11	<i>w SNP_Ex_c7366_12631101</i>	2D	97	3.6E ⁻⁰⁴ -6.1E ⁻⁰⁴	15.5-16.9	Two
12	<i>w SNP_Ex_c9619_15913632*</i>	2D	99	9.7E ⁻⁰⁴ -9.7E ⁻⁰⁴	15.5-18.2	Two
13	<i>RAC875_c64504_417</i>	2D	99	4.70E ⁻⁰⁴	16.8	One
14	<i>Kukri_c23833_181</i>	3A	86	1.20E ⁻⁰⁴	20.3	One
15	<i>w SNP_Ex_c12354_19711297</i>	3A	86	1.20E ⁻⁰⁴	20.3	One
16	<i>BS00022029_51</i>	3A	86	2.60E ⁻⁰⁴	18.9	One
17	<i>RAC875_rep_c75557_177</i>	3A	124	9.00E ⁻⁰⁴	14.7	One
18	<i>RAC875_rep_c112642_422</i>	3B	67	9.00E ⁻⁰⁴	14.5	One
19	<i>LACX5989</i>	4B	62	9.10E ⁻⁰⁴	15.1	One
20	<i>BS00022466_51</i>	4B	87	2.30E ⁻⁰⁴	18.6	One
21	<i>IAAV8633</i>	6A	3	5.50E ⁻⁰⁴	16.7	One
22	<i>BS00055293_51</i>	6B	0	5.30E ⁻⁰⁴	16.6	One
23	<i>BS00003852_51</i>	6B	39	1.50E ⁻⁰⁴	21.3	One

续表 3 Continued table 3

	标记 ^a Marker	染色体 ^b Chromosome	位置 ^c Position (cM)	MLM		环境 ^d ENV
				P 值 <i>P</i> _value	<i>R</i> ² (%)	
24	<i>GENE-0418_209</i>	6B	39	3.80E ⁻⁰⁴	17.9	One
25	<i>IACX6021</i>	6B	39	3.80E ⁻⁰⁴	17.9	One
26	<i>RAC875_c536_872</i>	6B	39	4.20E ⁻⁰⁴	18.2	One
27	<i>BS00090070_51</i>	6B	39	4.30E ⁻⁰⁴	17.8	One
28	<i>TA004901-0137</i>	6B	39	8.80E ⁻⁰⁴	15.2	One
29	<i>BS00011530_51</i>	6B	39	9.20E ⁻⁰⁴	15	One
30	<i>IACX6023</i>	6B	39	9.30E ⁻⁰⁴	15	One
31	<i>BS00003891_51</i>	6B	39	9.80E ⁻⁰⁴	14.8	One
32	<i>BS00011365_51</i>	6B	39	9.80E ⁻⁰⁴	14.8	One
33	<i>Kukri_c35255_1234</i>	6B	39	9.80E ⁻⁰⁴	14.8	One
34	<i>Kukri_rep_c104879_103</i>	6B	39	9.90E ⁻⁰⁴	15.2	One
35	<i>RAC875_c13920_836</i>	6B	40	9.30E ⁻⁰⁴	15	One
36	<i>RAC875_c2532_64</i>	7A	213	4.60E ⁻⁰⁴	16.9	One
37	<i>RAC875_c11283_379</i>	7A	213	9.60E ⁻⁰⁴	14.4	One
38	<i>Excalibur_c12499_1907</i>	7B	98	1.9E ⁻⁰⁴ -8.8E ⁻⁰⁴	14.8-19.6	Two
39	<i>Excalibur_c57808_355</i>	7B	99	2.0E ⁻⁰⁴ -9.4E ⁻⁰⁴	15.6-19.7	Two
40	<i>Excalibur_c3309_1180</i>	7B	99	5.6E ⁻⁰⁴ -6.5E ⁻⁰⁴	15.8-16.0	Two
41	<i>Tdurum_contig23504_196</i>	7B	98	1.7E ⁻⁰⁴ -8.7E ⁻⁰⁴	14.8-19.5	Two
42	<i>Excalibur_rep_c68461_1046</i>	7B	99	1.8E ⁻⁰⁴ -9.7E ⁻⁰⁴	14.7-19.5	Two
43	<i>w SNP_Ku_c854_1768062</i>	7B	99	5.3E ⁻⁰⁴ -6.6E ⁻⁰⁴	15.8-16.2	Two
44	<i>w SNP_Ku_c854_1768346</i>	7B	99	5.3E ⁻⁰⁴ -6.6E ⁻⁰⁴	15.8-16.2	Two
45	<i>w SNP_Ex_c10500_17163956</i>	7B	99	5.3E ⁻⁰⁴ -6.4E ⁻⁰⁴	15.9-16.6	Two
46	<i>RAC875_c3361_2093</i>	7B	99	3.50E ⁻⁰⁴	18.8	One
47	<i>Excalibur_c12499_2075</i>	7B	99	5.80E ⁻⁰⁴	17.7	One
48	<i>TA006077-0786</i>	7B	100	8.30E ⁻⁰⁴	15.8	One
49	<i>Kukri_c5789_1029</i>	7D	182	1.2E ⁻⁰⁴ -1.8E ⁻⁰⁴	19.2-21.4	Two
50	<i>BS00074120_51</i>	7D	184	1.3E ⁻⁰⁴ -3.3E ⁻⁰⁴	18.0-20.6	Two
51	<i>BS00074121_51</i>	7D	183	1.3E ⁻⁰⁴ -3.3E ⁻⁰⁴	18.0-20.6	Two

^aMarker 混合线性模型 (阈值为 1E⁻⁰³) 检测到的 SNP 标记; ^bChromosome 染色体信息; ^c Position 连锁图谱中 SNP 标记的位置; ^dENV 在 4 个环境中被检测到的次数, One 代表在 1 个环境中均检测到, Two 代表在 2 个环境中均检测到, Three 代表在 3 个环境中均检测到

^aMarker, shared markers were detected in MLM models at the threshold -log (P)=3.0; ^bChromosome; ^c Position, the marker position on the linkage map; ^dENV, times of MTAs identified in four environments. One means MTA identified in one environments; Two means MTA identified in two environments; Three means MTA identified in three environments

LOX (lipoxygenase)。对 PSY、PPO 和 LOX 相关基因进行的研究已经较成熟,但对过氧化物酶 POD 的研究较少。POD 也是影响面粉颜色的重要指标,因此,研究 POD 活性基因对小麦品质改良具有重要意义。

本研究利用 90K SNP 基因芯片对 2 个区域自然群体多个环境下的 POD 活性进行 GWAS,检测到 2A、2D、5A、6A、7B 和 7D 等多个稳定遗传的位点。其中 2D 位点 (97—100 cM) 在 3 个环境中均能检测到,是比较稳定的遗传位点,可根据其连锁标记开发新的

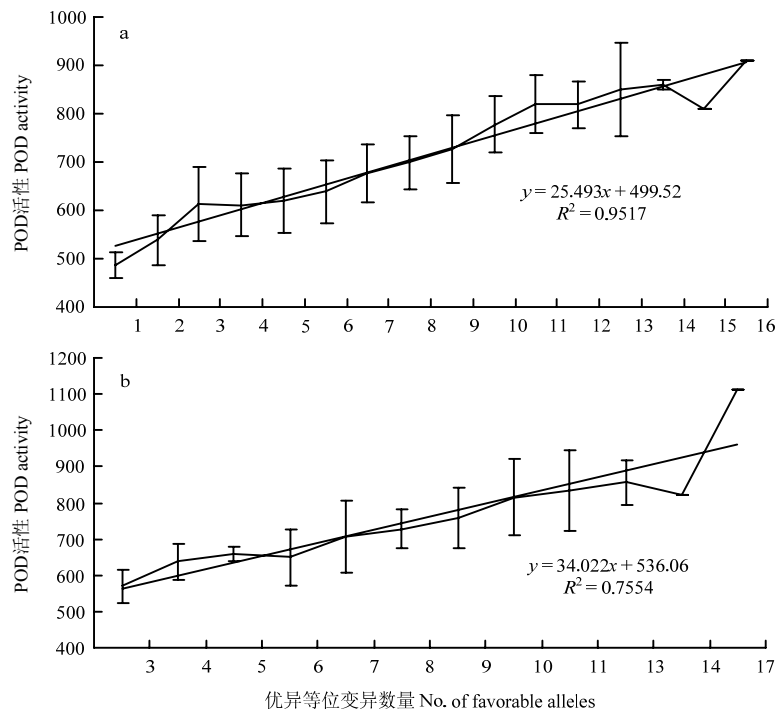


图5 黄淮冬麦区 (a) 和北部冬麦区 (b) 品种 POD 活性与优异等位基因数量的加性回归分析

Fig. 5 Regression of favorable POD alleles in 151 cultivars from Yellow & Huai Winter Wheat Region (a) and Northern China Plain Winter Wheat Region (b)

表4 黄淮冬麦区和北部冬麦区品种筛选获得的候选基因

Table 4 Candidate genes screened from cultivars from Northern China Plain Winter Wheat Region and Yellow & Huai Winter Wheat Region

区域 Area	标记名称 SNP	基因型 Genotype	染色体 Chromosome	遗传位置 Position (cM)	候选基因 Candidate gene	参考文献 Reference
黄淮冬麦区 YHRVWWR	<i>LA119128</i>	A/G	2D	103	PMM-D1	[22]
	<i>Excalibur_c5193_2213</i>	A/G	2D	103	F775_31640	[23]
	<i>RAC875_c67940_296</i>	T/C	2D	99	PER40	[23]
北部冬麦区 NWWR	<i>RAC875_c67940_296</i>	T/C	2D	99	PER40	[23]

YHRVWWR 和 NWWR 分别代表黄淮冬麦区和北部冬麦区。基因型粗体为优异等位变异

NWWR and YHRVWWR represent Northern China Plain Winter Wheat Region and Yellow & Huai Facultative Winter Wheat Region, respectively. Bold of genotype indicates favorable POD alleles

标记, 用于分子标记辅助育种。将与其紧密连锁的 12 个 SNP 标记 (*CAP8_c2833_325*、*Excalibur_c2311_1116*、*Excalibur_c5193_2213*、*Kukri_c17_943*、*Excalibur_c4167_231*、*Excalibur_c7366_1475*、*Jagger_c7882_154*、*RAC875_rep_c77646_102*、*Kukri_c16094_496*、*Kukri_c5276_447*、*RAC875_c5998_1056* 和 *TA002335-0425*) 转化为 STARP 或 CAPS 标记^[24], 将为分子标记辅助育种提供有效的工具。在检测到的多环境稳定遗传的标记位点中, 7D 位点的贡献率最大,

为 18.0%—21.4%。因此, 在进一步研究中, 可以考虑优先选择 2D 与 7D 染色体的关联位点进一步进行精确定位、图位克隆及功能标记开发, 为分子标记辅助育种提供有益信息。此外, 由于单个位点标记的选择效率有限, 通过发现新的主效位点, 将本研究发现的 POD 活性位点改进和开发的新的功能标记与小麦 3A 染色体的 POD 活性功能标记 *POD-3A1* 和 *POD-3A2*^[11] 相结合, 将多个主效位点结合起来进行分子标记辅助选择, 能显著提高选择效率, 最终选出高 POD 活性的材料。

另外 POD 活性与优异等位变异含量显著正相关, 因此, 含有较多的优异等位基因和较高的 POD 活性的品种, 如 Soissons、SELYANKA、MV05-08、DONSKI-93、内乡 188、鲁麦 5 号、鲁麦 11 号和泰山 5 等品种(系), 可作为优良亲本用于育种工作, 为 POD 活性改良工作提供基础。

3.2 基于 90 K SNP 基因芯片的关联分析与连锁分析比较

随着生物芯片技术的不断发展, 利用高密度芯片对基因定位的研究越来越广泛。目前小麦中报道的芯片主要有小麦 9K SNP 芯片、小麦 90K SNP 芯片、小麦 660K SNP 芯片和小麦 820K SNP 芯片等。本研究所利用的小麦 90K SNP 芯片: 该芯片由美国 Illumina 公司与 Akhunov E、Hayden M. 及 Cavanagh 合作完成, 包含 81 587 个 SNP 标记。其中有染色体信息的标记共 42 104 个, 占 51.61%^[25]。90K 芯片的分辨率已经很好, 并且应用 90K 芯片来进行小麦基因定位的研究已经很成熟, 虽然 660K 芯片与 820K 芯片的标记密度较 90K 芯片更高, 但 90K 芯片较 660K 与 820K 芯片的成本较低, 性价比更高。

WEI 等^[11]利用豆麦/石 4185 RIL 群体结合小麦 90K SNP 芯片, 首次对普通小麦 POD 活性进行了连锁分析, 发现了 3 个主效 QTL。其中 5A 位点与本研究一致; 进一步证明关联分析与连锁分析均能得到与目标性状显著相关的 QTL 位点, 通过自然群体进行关联分析与连锁分析技术互为补充, 互为验证。ZHAI 等^[26]同样用 90K SNP 芯片对面粉颜色性状进行 QTL 定位, 其中 2D (84.3—94.0 cM)、5A (71.7—76.3 cM) 和 7B (109.2—114 cM) QTL 与本研究检测到的 2D (97—103 cM)、5A (80 cM) 和 7B (98 和 99 cM) 位点相近。2 种方法同时能检测到的重合位点是稳定遗传的关键位点。但是本研究发现大部分 POD 活性位点与 QTL 定位的位点并不相同, 如 GWAS 结果中的 7D 等位点在 2 个麦区均为稳定遗传位点, 但 QTL 定位并没有检测到, 在排除假阳性和伪关联的前提下, 可见以自然群体为材料的关联分析可以补充检测到更多与 POD 活性相关的新位点。近年来利用连锁分析进行 QTL 定位已经成为现代分子育种领域的研究重点, 但受限于遗传群体亲本间的差异度, 单一以连锁分析的方法进行 QTL 定位往往会遗漏大量微效甚至主效基因^[27]。而关联分析是一种利用自然群体中积累的历史重组结果, 发掘性状关联位点的方法, 此方法能达到比双亲分离群体更高的分辨率, 是连锁分析的有益补

充, 能对连锁分析结果进行验证的同时, 发现新的关键位点^[28]。因此, 基于高密度基因芯片, 采用连锁分析结合关联分析技术发掘作物产量、品质、抗逆等数量性状基因已经成为分子标记研究领域的发展趋势^[29-30]。

3.3 候选基因分析

PMM-D1 编码产物为磷酸甘露糖变位酶 (phosphomannomutase, PMM), 在高等植物中, PMM 是抗氧化抗坏血酸合成的重要前体物质^[31], 在高等植物 POD 调节途径中, PMM 可以通过控制抗氧化抗坏血酸的合成来抑制 POD 活性^[32]。*PER40* 编码辣根过氧化物酶和相关的分泌性的植物过氧化物酶, 分泌过氧化物酶属于植物血红素依赖性 POD 超家族 III 类。*F775_31640* 编码烷基氢过氧化物还原酶 (AhpC), 在植物体内, AhpC 可以通过与 POD 竞争相同底物 H_2O_2 , 来抑制 POD 活性^[33]。以上候选基因编码不同蛋白, 在植物代谢途径中直接或间接参与 POD 活性表达, 故推测对小麦籽粒 POD 活性有调节作用, 因此在后续工作中对候选基因进行深入研究有助于为提高小麦籽粒 POD 活性提供依据。

4 结论

黄淮麦区与北部冬麦区 2 个自然群体遗传多样性丰富, 群体结构简单, 适用于全基因组关联分析。在 2 个自然群体中分别发现 20 个 POD 活性位点, 其中有 2 个位点在 2 个自然群体中均能稳定遗传, 发现 3 个候选基因 *PMM-D1*、*PER40* 和 *F775_31640*。含有越多优异等位变异的材料, 其 POD 活性越高, 可并发掘高 POD 活性品种为育种工作提供优质材料。

References

- [1] 席德清. 对当前面粉生产中几个问题的探讨. 中国商办工业, 1999, 11(7): 30-32.
XI D Q. Discussion on several problems in the current production of flour. *Modern Business Trade Industry*, 1999, 11(7): 30-32. (in Chinese)
- [2] SIEDOW J N. Plant lipoxygenase: Structure and function. *Annual Review of Plant Biology*, 1991, 42(1): 145-188.
- [3] BORRELLI G M, TROCCOLI A, DI FONZO N, FARES C. Durum wheat lipoxygenase activity and other quality parameters that affect pasta color. *Cereal Chemistry*, 1999, 76(3): 335-340.
- [4] GELINAS P, POITRAS E, MCKINNON C M, MORIN A. Oxido-reductases and lipases as dough-bleaching agents. *Cereal Chemistry*, 1998, 75(6): 810-814.
- [5] FRY S C. Cross-linking of matrix polymers in the growing cell walls

- of angiosperms. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 37(1): 165-186.
- [6] TAHA S A, SAGI F. Relationships between chemical composition of durum wheat semolina and macaroni quality: II. Ash, carotenoid pigments and oxidative enzymes. *Cereal Research Communication*, 1987, 15(2): 123-129.
- [7] FRAIGNIER M P, MICHAUX-FERRIERE N, KOBREHEL K. Distribution of peroxidases in durum wheat (*Triticum durum*). *Cereal Chemistry*, 2000, 77(1): 11-17.
- [8] HIDALGO A, BRANDOLINI A, POMPEI C. Carotenoids evolution during pasta, bread and water biscuit preparation from wheat flours. *Food Chemistry*, 2010, 121(3): 746-751.
- [9] Žilić S, DODIG D, Šukalović V, MAKSIMOVIC M, SARATLIC G, SKRBIC B. Bread and durum wheat compared for antioxidants contents, and lipoxygenase and peroxidases activities. *International Journal of Food Science & Technology*, 2010, 45(7): 1360-1367.
- [10] MCDONALD C E. Lipoxygenase and lutein bleaching activity of durum wheat semolina. *Cereal Chemistry*, 1979, 56(2): 84-89.
- [11] WEI J X, GENG H W, ZHANG Y, LIU J D, WEN W E, ZHANG Y, XIA X C, HE Z H. Mapping quantitative trait loci for peroxidase activity and developing gene-specific markers for *TaPod-A1* on wheat chromosome 3AL. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(10): 2067.
- [12] 张国华, 高明刚, 张桂芝, 孙金杰, 靳雪梅, 王春阳, 赵岩, 李斯深. 黄淮麦区小麦品种(系)产量性状与分子标记的关联分析. *作物学报*, 2013, 39(7): 1187-1199.
- ZHANG G H, GAO M G, ZHANG G Z, SUN J J, JIN X M, WANG C Y, ZHAO Y, LI S S. Association analysis of yield traits with molecular markers in Huang-Huai River Valley winter wheat region, China. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(7): 1187-1199. (in Chinese)
- [13] WEI T M, CHANG X P, MIN D H, JING R L. Analysis of genetic diversity and tapping elite alleles for plant height in drought-tolerant wheat varieties. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(6): 895-904.
- [14] 杨胜先, 牛远, 李梦, 魏世平, 刘晓芬, 吕海燕, 章元明. 栽培大豆农艺性状的关联分析及优异等位变异挖掘. *中国农业科学*, 2014, 47(20): 3941-3952.
- YANG S X, NIU Y, LI M, WEI S P, LIU X F, LÜ H Y, ZHANG Y M. Association mapping of agronomic traits in soybean (*Glycine max* L. Merr.) and mining of novel alleles. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(20): 3941-3952. (in Chinese)
- [15] 赖勇, 王鹏喜, 范贵强, 司二静, 王晋, 杨轲, 孟亚雄, 李葆春, 马小乐, 尚勋武, 王化俊. 大麦 SSR 标记遗传多样性及其与农艺性状关联分析. *中国农业科学*, 2012, 46(2): 233-242.
- LAI Y, WANG P X, FAN G Q, SI E J, WANG J, YANG K, MENG Y X, LI B C, MA X L, SHANG X W, WANG H J. Genetic diversity and association analysis using SSR markers in barley. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 46(2): 233-242. (in Chinese)
- [16] 张焕欣, 翁建峰, 张晓聪, 刘昌林, 雍洪军, 郝转芳, 李新海. 玉米穗行数全基因组关联分析. *作物学报*, 2014, 40(1): 1-6.
- ZHANG H X, WENG J F, ZHANG X C, LIU C L, YONG H J, HAO Z F, LI X H. Genome-wide association analysis of kernel row number in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(1): 1-6. (in Chinese)
- [17] 陈广凤, 陈建省, 田纪春. 小麦株高相关性状与 SNP 标记全基因组关联分析. *作物学报*, 2015, 41(10): 1500-1509.
- CHEN G F, CHEN J X, TIAN J C. Genome-wide association analysis between SNP markers and plant height related traits in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(10): 1500-1509. (in Chinese)
- [18] SUN C, ZHANG F, YAN X, ZHANG X, DONG Z, CUI D, CHEN F. Genome-wide association study for 13 agronomic traits reveals distribution of superior alleles in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, doi: 10.1111/pbi.12690.
- [19] DONG Y, LIU J, ZHANG Y, GENG H, RASHEED A, XIAO Y, CAO S, FU L, YAN J, WEN W. Genome-wide association of stem water soluble carbohydrates in bread wheat. *PLoS ONE*, 2016, 11(11): e0164293.
- [20] CAVANAGH C R, CHAO S, WANG S, HUANG B E, STEPHEN S, KIANI S, FORREST K, SAINTENAC C, BROWN-GUEDIRA G L, AKHUNOVA A, SEE D, BAI G, PUMPHREY M, TOMAR L, WONG D, KONG S, REYNOLDS M, DA SILVA M L, BOCKELMAN H, TALBERT L, ANDERSON J A, DREISIGACKER S, BAENZIGER S, CARTER A, KORZUN V, MORRELL P L, DUBCOVSKY J, MORELL M K, SORRELLS M E, HAYDEN M J, AKHUNOV E. Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2013, 110(20): 8057-8062.
- [21] LUI K, MUSE S V. Power Marker: Integrated analysis environment for genetic marker data. *Bioinformatics*, 2005, 21(9): 2128-2129.
- [22] KAWAURA K, MOCHIDA K, ENJU A, TOTOKI Y, TOYODA A, SAKAKI Y, SHINOZAKI K. Assessment of adaptive evolution between wheat and rice as deduced from full-length common wheat cDNA sequence data and expression patterns. *BMC Genomics*, 2009, 10(1): 271.
- [23] JIA J, ZHAO S, KONG X, LI Y, ZHAO G, HE W, JING R. *Aegilopstauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*, 2013, 496(7443): 91-95.

- [24] LONG Y M, CHAO W S, MA G J, XU S S, QI L L. An innovative SNP genotyping method adapting to multiple platforms and throughputs. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(3): 597-607.
- [25] WANG S, WONG D, FORREST K, ALLEN A, CHAO S, HUANG B E, MACCAFERRI M, SALVI S, MILNER S G, CATTIVELLI L. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90,000 single nucleotide polymorphism array. *Plant Biotechnology Journal*, 2014, 12(6): 787.
- [26] ZHAI S N, HE Z H, WEN W E, JIN H, LIU J D, ZHANG Y, LIU Z Y, XIA X C. Genome-wide linkage mapping of flour color-related traits and polyphenol oxidase activity in common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(2): 377-394.
- [27] XIE J Z, HUO N X, ZHOU S G, WANG Y, GUO G H, DEAL K R, QUYANG S H, LIANG Y, WANG Z Z, XIAO L C, ZHOU T T, HU T Z, TIWARI V, ZHANG J W, LI H X, NI Z F, YAO Y Y, RENG H R, ZHANG S L, ANDERSON O D, MCGUIRE P E, DVORAK J, LUO M C, LIU Z Y, GU Y Q, SUN Q X. Sequencing and comparative analyses of *Aegilopstauschii* chromosome arm 3DS reveal rapid evolution of Triticeae genomes. *Journal of Genetics and Genomics*, 2017, 44(1): 51-61.
- [28] 周生辉, 吴秋红, 谢菁忠, 陈娇娇, 陈永兴, 傅琳, 王国鑫, 于美华, 王振忠, 张德云, 王令, 王丽丽, 张艳, 梁荣奇, 韩俊, 刘志勇. 小麦燕大 1817×北农 6 号重组自交系群体在正常和盐胁迫水培条件下苗期性状的 QTL 定位. *作物学报*, 2016, 42(12): 1764-1778.
- ZHOU S H, WU Q H, XIE J Z, CHEN J J, CHEN Y X, FU L, WANG G X, YU M H, WANG Z Z, ZHANG D Y, WANG L, WANG L L, ZHANG Y, LIANG R Q, HAN J, LIU Z Y. Mapping QTLs for wheat seedling traits in RILs population of Yanda 1817×Beinong 6 under normal and salt-stress conditions. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(12): 1764-1778. (in Chinese)
- [29] HUANG X, WEI X, SANG T, ZHAO Q, FENG Q, ZHAO Y, LI C, ZHU C, LU T, ZHANG Z, LI M, FAN D, GUO Y, WANG A, WANG L, DENG L, LI W, LU Y, WENG Q, LIU K, HUANG T, ZHOU T, JING Y, LI W, LIN Z, BUCKLER E S, QIAN Q, ZHANG Q F, LI J, HAN B. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nature Genetics*, 2010, 42(11): 961-967.
- [30] WRIGHT S I, BI I V, SCHROEDER S G, YAMASAKI M, DOEBLEY J F, MCMULLEN M D, GAUT B S. The effects of artificial selection on the maize genome. *Science*, 2005, 308(5726): 1310-1314.
- [31] YU C, LIU X, ZHANG Q, HE X, HUAI W, WANG B, ZHOU R. Molecular genetic analysis of phosphomannomutase genes in *Triticum monococcum*. *The Crop Journal*, 2015, 3(1): 29-36.
- [32] 刘敏, 曹志军, 李正英, 敖万凤, 李艳梅. 木耳菜过氧化物酶活性及其影响因素的研究. *中国酿造*, 2009, 28(11): 50-52.
- LIU M, CAO Z J, LI Z Y, AO W F, LI Y M. Activity and its influence factor of peroxidase from *Gynuracusimbua*. *China Brewing*, 2009, 28(11): 50-52. (in Chinese)
- [33] HUSSAIN R M, ABDULLAH N F, ABDULLAH N F, AMOM Z. Killing of *Staphylococcus aureus* by allylpyrocatechol is potentiated by induction of intracellular oxidative stress and inhibition of catalase activity. *Journal of Integrative Medicine*, 2016, 14(6): 456-464.

(责任编辑 李莉)

附表 1 黄淮麦区 POD 活性数据

Table S1 The POD activity in Yellow & Huai Facultative Winter Wheat Region ($\text{U}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$)

	品种名称 Name	来源 Origin	2013 濉溪 2013SHV	2013 安阳 2013AHV	2014 安阳 2014AHV	2014 濉溪 2014SHV	平均值 Mean
1	85 中 3385 Zhong 33	中国河南 Henan, China	547.5	559.8	780.3	984.9	718.1
2	Aca 601	阿根廷 Argentina	652.4	550.8	857.7	930.0	747.7
3	Aca 801	阿根廷 Argentina	417.1	387.8	797.4	610.7	553.2
4	Barra	意大利 Italy	627.0	559.5	1015.1	1136.4	834.5
5	Dorico	意大利 Italy	585.8	477.9	910.7	1010.1	746.1
6	Genio	意大利 Italy	729.6	509.9	697.7	670.3	651.9
7	Hk1/6/Nvsr3/5/Bez/Tvr/5/Cfn 土耳其 Turkey /Bez//Su92/Ci13645/3Nai60		401.1	530.6	761.4	883.4	644.1
8	Kanto 107	日本 Japan	498.4	434.8	764.0	781.4	619.6
9	Kitanokaori	日本 Japan	459.4	505.0	868.7	863.1	674.0
10	Klein Flecha	阿根廷 Argentina	302.9	447.5	721.1	668.0	534.8
11	Klein Jabal 1	阿根廷 Argentina	439.0	379.4	584.7	694.4	524.4
12	Libero	意大利 Italy	416.7	535.5	807.0	876.0	658.8
13	Mantol	意大利 Italy	496.2	476.9	783.2	1182.8	734.8
14	Nidera Baguette 20	阿根廷 Argentina	322.8	846.9	899.3	946.4	753.8
15	Norin 61	日本 Japan	632.7	444.8	785.1	952.4	703.7
16	Norin 67	日本 Japan	491.0	705.6	956.1	1046.6	799.8
17	ProintaColibr 1	阿根廷 Argentina	430.3	494.0	685.8	782.4	598.1
18	Sagittario	意大利 Italy	392.2	398.5	761.1	707.0	564.7
19	Abbondanza	意大利 Italy	527.8	546.8	699.4	786.1	640.0
20	Funo	意大利 Italy	646.3	635.9	825.5	989.7	774.3
21	矮丰 3 Aifeng 3	中国陕西 Shaanxi, China	479.2	479.5	713.7	1032.8	676.3
22	矮抗 58 Aikang 58	中国河南 Henan, China	383.4	425.8	754.5	831.3	598.8
23	安 1331 An 1331	中国安徽 Anhui, China	352.2	416.1	690.6	827.0	571.5
24	百农 3217 Bainong 3217	中国河南 Henan, China	416.8	406.8	537.1	780.9	535.4
25	百农 64 Bainong 64	中国河南 Henan, China	351.0	404.1	625.2	713.4	523.4
26	碧蚂 1 号 Bima 1	中国陕西 Shaanxi, China	466.3	438.1	768.3	838.7	627.8
27	碧蚂 4 号 Bima 4	中国陕西 Shaanxi, China	561.6	475.8	879.0	855.2	692.9
28	丰产 3 Fengchan 3	中国陕西 Shaanxi, China	370.9	526.9	679.5	857.9	608.8
29	阜 936 Fu 936	中国安徽 Anhui, China	463.9	655.7	644.6	886.8	662.7
30	高优 503 Gaoyou 503	中国河北 Hebei, China	503.2	546.6	669.6	822.8	635.5
31	藁城 8901 Gaocheng 8901	中国河北 Hebei, China	365.5	188.6	524.7	646.5	431.3
32	观 35 Guan 35	中国河北 Hebei, China	465.1	422.4	623.2	625.1	533.9
33	邯 6172 Han 6172	中国河北 Hebei, China	483.5	594.4	795.6	898.4	693.0
34	衡 7228 Heng 7228	中国河北 Hebei, China	479.9	444.6	710.3	756.5	597.8
35	衡观 33 Hengguan 33	中国河北 Hebei, China	455.7	396.2	650.8	851.9	588.7
36	花培 5 号 Huapei 5	中国河南 Henan, China	393.5	336.2	660.8	693.0	520.9

	品种名称 Name	来源 Origin	2013 濉溪 2013SHV	2013 安阳 2013AHV	2014 安阳 2014AHV	2014 濉溪 2014SHV	平均值 Mean
37	淮麦 18 Huaimai 18	中国安徽 Anhui, China	448.5	458.5	613.0	712.8	558.2
38	淮麦 20 Huaimai 20	中国安徽 Anhui, China	521.3	437.0	782.4	999.5	685.0
39	淮麦 21 Huaimai 21	中国安徽 Anhui, China	361.7	452.7	752.3	802.9	592.4
40	济麦 19 Jimai 19	中国山东 Shandong, China	359.0	450.8	571.0	687.7	517.1
41	济麦 20 Jimai 20	中国山东 Shandong, China	528.2	512.6	757.4	825.0	655.8
42	济麦 21 Jimai 21	中国山东 Shandong, China	644.8	710.9	772.5	1203.2	832.8
43	济麦 22 Jimai 22	中国山东 Shandong, China	758.9	670.1	1041.0	1176.6	911.6
44	济南 17 Jinan 17	中国山东 Shandong, China	468.5	416.6	661.8	824.4	592.8
45	济宁 16 Jining 16	中国山东 Shandong, China	430.7	405.6	699.6	747.3	570.8
46	冀师 02-1 Jishi 02-1	中国河北 Hebei, China	631.9	512.8	747.6	927.5	704.9
47	金禾 9123 Jinhe 9123	中国河北 Hebei, China	573.0	390.7	671.9	757.4	598.2
48	济麦 61 Jinmai 61	中国山东 Shandong, China	460.9	341.6	642.6	879.3	581.1
49	兰考 24 Lankao 24	中国河南 Henan, China	852.2	758.7	1016.9	1136.4	941.1
50	兰考 2 Lankao 2	中国河南 Henan, China	658.1	659.9	775.2	1089.9	795.8
51	兰考 906 Lankao 906	中国河南 Henan, China	784.2	489.3	1081.4	1151.3	876.5
52	良星 66 Liangxing 66	中国山东 Shandong, China	839.3	705.1	1048.8	1226.0	954.8
53	良星 99 Liangxing 99	中国山东 Shandong, China	528.1	644.4	1131.5	1090.4	848.6
54	临旱 2 号 Linhan 2	中国山西 Shanxi, China	460.3	438.2	705.9	861.8	616.6
55	临抗 12 Linkang 12	中国山西 Shanxi, China	421.6	465.0	664.4	891.0	610.5
56	临麦 2 号 Linmai 2	中国山东 Shandong, China	487.2	654.5	1054.4	1252.4	862.1
57	临麦 4 号 Linmai 4	中国山东 Shandong, China	592.3	574.5	776.4	1150.5	773.4
58	鲁麦 11 Lumai 11	中国山东 Shandong, China	385.3	534.2	559.0	659.8	534.6
59	鲁麦 14 Lumai 14	中国山东 Shandong, China	473.6	633.3	1144.5	1228.7	870.0
60	鲁麦 15 Lumai 15	中国山东 Shandong, China	506.3	447.2	712.4	853.7	629.9
61	鲁麦 21 Lumai 21	中国山东 Shandong, China	612.0	673.8	774.5	846.0	726.6
62	鲁麦 23 Lumai 23	中国山东 Shandong, China	527.6	558.3	898.7	1014.5	749.8
63	鲁麦 5 Lumai 5	中国山东 Shandong, China	510.3	509.9	832.8	941.3	698.6
64	鲁麦 6 Lumai 6	中国山东 Shandong, China	535.9	505.1	770.3	1039.8	712.8
65	鲁麦 7 Lumai 7	中国山东 Shandong, China	571.1	647.1	808.4	1043.1	767.4
66	鲁麦 8 Lumai 8	中国山东 Shandong, China	436.1	601.0	593.9	830.9	615.5
67	鲁麦 9 Lumai 9	中国山东 Shandong, China	646.5	705.2	930.8	1085.0	841.8
68	鲁原 502 Lunyuan 502	中国山东 Shandong, China	558.6	671.1	1003.2	914.7	786.9
69	洛旱 2 号 Luohan 2	中国河南 Henan, China	349.6	415.2	646.1	871.8	570.7
70	洛麦 21 Luomai 21	中国河南 Henan, China	451.2	565.6	776.3	921.9	678.7
71	内乡 188 Neixiang 188	中国河南 Henan, China	561.8	605.8	827.0	924.3	729.7
72	山农 20 Shannong 20	中国山东 Shandong, China	498.7	650.9	931.4	799.7	720.2
73	陕 229 Shaan 229	中国陕西 Shaanxi, China	452.4	456.4	677.9	917.1	626.0
74	陕 223 Shaan 253	中国陕西 Shaanxi, China	397.6	469.6	719.3	862.4	612.2

	品种名称 Name	来源 Origin	2013 濉溪 2013SHV	2013 安阳 2013AHV	2014 安阳 2014AHV	2014 濉溪 2014SHV	平均值 Mean
75	陕 354 Shaan 354	中国陕西 Shaanxi, China	519.5	471.0	760.1	726.7	619.3
76	陕 512 Shaan 512	中国陕西 Shaanxi, China	368.4	350.4	714.5	706.7	535.0
77	陕 715 Shaan 715	中国陕西 Shaanxi, China	299.9	318.2	722.3	629.2	492.4
78	陕麦 509 Shaanmai 509	中国陕西 Shaanxi, China	634.9	423.4	844.8	805.1	677.0
79	陕麦 94 Shaanmai 94	中国陕西 Shaanxi, China	570.1	564.5	873.2	998.6	751.6
80	陕农 78-59 Shaanong 78-59	中国陕西 Shaanxi, China	507.7	434.6	777.0	671.4	597.7
81	陕农 981 Shaanong 981	中国陕西 Shaanxi, China	434.6	327.0	591.8	581.1	483.6
82	陕优 225 Shaanyou 225	中国陕西 Shaanxi, China	378.1	385.0	715.1	746.2	556.1
83	石 4185 Shi 4185	中国河北 Hebei, China	443.1	392.9	796.2	665.5	574.4
84	石家庄 15 Shijiazhuang 15	中国河北 Hebei, China	383.1	564.2	814.2	814.9	644.1
85	石家庄 8 Shijiazhuang 8	中国河北 Hebei, China	494.6	394.5	876.3	878.9	661.1
86	石新 733 Shixin 733	中国河北 Hebei, China	525.0	396.5	622.0	819.0	590.6
87	石新 828 Shixin 828	中国河北 Hebei, China	576.8	436.9	711.6	803.0	632.1
88	石优 17 Shiyou 17	中国河北 Hebei, China	520.0	366.7	955.2	1079.4	730.3
89	宿 0663 Su 0663	中国安徽 Anhui, China	535.2	630.8	657.8	805.5	657.3
90	宿农 6 号 Sunong 6	中国安徽 Anhui, China	518.3	739.5	982.1	1049.4	822.3
91	泰山 1 号 Taishan 1	中国山东 Shandong, China	692.6	607.6	1013.1	1183.5	874.2
92	泰山 5 号 Taishan 5	中国山东 Shandong, China	512.2	579.2	780.9	1078.5	737.7
93	皖 23094 Wan 23094	中国安徽 Anhui, China	411.6	667.6	753.0	870.9	675.8
94	皖麦 29 Wanmai 29	中国安徽 Anhui, China	333.8	400.3	545.0	734.4	503.4
95	皖麦 33 Wanmai 33	中国安徽 Anhui, China	456.5	471.5	658.6	929.0	628.9
96	皖麦 38 Wanmai 38	中国安徽 Anhui, China	517.4	407.1	695.1	862.5	620.5
97	皖麦 50 Wanmai 50	中国安徽 Anhui, China	539.7	521.3	825.8	1108.6	748.8
98	皖麦 52 Wanmai 52	中国安徽 Anhui, China	499.1	503.3	759.9	886.5	662.2
99	皖麦 53 Wanmai 53	中国安徽 Anhui, China	470.9	544.2	746.6	805.4	641.7
100	汶农 14 Wennong 14	中国山东 Shandong, China	477.4	561.2	1085.1	1115.1	809.7
101	汶农 5 Wennong 5	中国山东 Shandong, China	551.4	528.1	809.4	788.7	669.4
102	汶农 148 Wunong 148	中国山东 Shandong, China	410.6	417.5	664.1	836.3	582.1
103	西农 1376 Xinong 1376	中国陕西 Shaanxi, China	478.6	478.6	699.3	804.0	615.1
104	西农 2000-7 Xinong 2000-7	中国陕西 Shaanxi, China	409.4	379.8	654.8	633.3	519.3
105	西农 291 Xinong 291	中国陕西 Shaanxi, China	509.0	508.2	1016.0	855.4	722.2
106	西农 88 Xinong 88	中国陕西 Shaanxi, China	458.5	522.3	715.1	775.9	617.9
107	西农 975-005 Xinong 979-005	中国陕西 Shaanxi, China	484.4	438.7	660.3	770.2	588.4
108	小偃 22 Xiaoyan 22	中国陕西 Shaanxi, China	630.7	519.9	762.3	983.4	724.1
109	小偃 54 Xiaoyan 54	中国陕西 Shaanxi, China	499.6	424.5	737.4	790.1	612.9
110	小偃 81 Xiaoyan 81	中国陕西 Shaanxi, China	568.7	584.2	848.9	905.2	726.7
111	新麦 19 Xinmai 19	中国新疆 Xinjiang, China	750.0	482.2	733.4	980.1	736.4
112	新麦 9408 Xinmai 9408	中国新疆 Xinjiang, China	594.8	562.4	741.5	1068.3	741.7

	品种名称 Name	来源 Origin	2013 濉溪 2013SHV	2013 安阳 2013AHV	2014 安阳 2014AHV	2014 濉溪 2014SHV	平均值 Mean
113	新麦 9 Xinmai 9	中国新疆 Xinjiang, China	497.6	564.0	813.5	948.0	705.8
114	烟农 15 Yannong 15	中国山东 Shandong, China	751.9	520.2	880.2	968.1	780.1
115	烟农 19 Yannong 19	中国山东 Shandong, China	432.2	644.3	835.4	1118.1	757.5
116	偃展 4110 Yanzhan 4110	中国河南 Henan, China	650.5	627.7	788.4	952.1	754.7
117	豫麦 13 Yumai 13	中国河南 Henan, China	367.6	361.6	677.6	737.3	536.0
118	豫麦 18 Yumai 18	中国河南 Henan, China	420.3	484.6	806.9	820.8	633.2
119	豫麦 21 Yumai 21	中国河南 Henan, China	356.9	367.9	477.5	643.3	461.4
120	豫麦 2 Yumai 2	中国河南 Henan, China	435.0	536.8	787.2	780.3	634.8
121	豫麦 34 Yumai 34	中国河南 Henan, China	575.1	555.1	854.3	1184.6	792.3
122	豫麦 35 Yumai 35	中国河南 Henan, China	564.3	487.8	879.0	992.3	730.8
123	豫麦 47 Yumai 47	中国河南 Henan, China	639.9	463.9	727.5	942.8	693.5
124	豫麦 49 Yumai 49	中国河南 Henan, China	536.0	660.3	944.4	1040.0	795.2
125	豫麦 50 Yumai 50	中国河南 Henan, China	495.6	589.6	895.7	859.7	710.1
126	豫麦 63 Yumai 63	中国河南 Henan, China	336.3	613.8	823.7	864.9	659.7
127	豫麦 7 Yumai 7	中国河南 Henan, China	445.8	419.2	599.6	905.9	592.6
128	郑 9023 Zheng 9023	中国河南 Henan, China	468.4	544.5	783.3	842.1	659.6
129	郑引 1 号 Zhengyin 1	中国河南 Henan, China	537.2	685.0	972.6	878.9	768.4
130	郑州 3 号 Zhengzhou 3	中国河南 Henan, China	791.9	695.2	932.4	1042.1	865.4
131	中 892 Zhong 892	中国河南 Henan, China	797.8	561.5	978.0	1066.4	850.9
132	中麦 871 Zhongmai 871	中国河南 Henan, China	531.6	474.2	781.7	860.4	662.0
133	中麦 875 Zhongmai 875	中国河南 Henan, China	491.6	495.8	808.2	960.4	689.0
134	中麦 895 Zhongmai 895	中国河南 Henan, China	460.7	478.6	745.7	922.6	651.9
135	中育 5 号 Zhongyu 5	中国河南 Henan, China	306.7	398.9	821.4	530.2	514.3
136	中育 9 号 Zhongyu 9	中国河南 Henan, China	401.9	517.9	757.1	761.3	609.6
137	周 8425B Zhou 8425B	中国河南 Henan, China	554.8	820.5	1061.1	1199.6	909.0
138	周麦 11 Zhoumai 11	中国河南 Henan, China	478.3	449.2	895.2	960.3	695.7
139	周麦 12 Zhoumai 12	中国河南 Henan, China	608.3	712.6	926.9	1015.7	815.9
140	周麦 13 Zhoumai 13	中国河南 Henan, China	713.4	858.6	725.0	1126.4	855.8
141	周麦 16 Zhoumai 16	中国河南 Henan, China	542.3	413.7	713.1	1037.9	676.7
142	周麦 18 Zhoumai 18	中国河南 Henan, China	535.7	513.0	804.0	1023.2	719.0
143	周麦 19 Zhoumai 19	中国河南 Henan, China	449.8	349.0	675.0	961.5	608.8
144	周麦 22 Zhoumai 22	中国河南 Henan, China	515.4	492.0	747.5	962.7	679.4
145	周麦 23 Zhoumai 23	中国河南 Henan, China	491.9	580.2	701.1	830.7	651.0
146	周麦 25 Zhoumai 25	中国河南 Henan, China	529.3	433.6	611.8	757.5	583.0
147	周麦 26 Zhoumai 26	中国河南 Henan, China	512.4	533.4	902.6	803.6	688.0
148	周麦 31 Zhoumai 31	中国河南 Henan, China	391.7	464.6	707.1	765.9	582.3
149	周麦 32 Zhoumai 32	中国河南 Henan, China	514.7	476.5	670.2	888.9	637.6
150	淄麦 12 Zimai 12	中国山东 Shandong, China	583.3	509.7	854.1	1077.9	756.2
151	淄选 2 号 Zixuan 2	中国山东 Shandong, China	588.5	541.4	834.5	870.3	708.7

附表 2 北部冬麦区 POD 活性数据

Table S2 The POD activity in Northern China Plain Winter Wheat Region ($\text{U}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$)

	品种名称 Name	来源 Origin	2013 北京 2013 BBV	2013 石家庄 2013SBV	2014 北京 2014 BBV	2014 石家庄 2014 SBV	平均 mean
1	Batjko	俄罗斯 Russia	781.2	649.8	1037.4	1130.9	899.8
2	Bruta	法国 France	238.1	577.6	820.1	908.9	636.2
3	C	英国 Britain	482.3	368.8	849.5	698.3	599.7
4	C 39	英国 Britain	505.9	572.9	907.5	799.7	696.5
5	CA1119	中国北京 Beijing, China	596.0	602.4	788.9	951.8	734.8
6	Carimulti	法国 France	717.2	636.1	1155.6	1128.3	909.3
7	D	法国 France	669.1	523.8	900.1	975.3	767.1
8	Darius	法国 France	584.6	598.6	845.1	820.5	712.2
9	E	意大利 Italy	758.4	811.9	1202.1	1154.9	981.8
10	F498U1-1021/Boema	罗马尼亚 Romania	619.6	624.8	1065.8	777.3	771.9
11	F98047G14-2INC	罗马尼亚 Romania	694.5	549.1	962.4	869.7	768.9
12	Festin	法国 France	521.6	521.6	1033.8	984.8	765.4
13	Fr03717	法国 France	786.6	424.6	863.9	825.3	725.1
14	Fr03724	法国 France	627.7	428.2	819.0	918.6	698.4
15	Fr03725	法国 France	630.0	516.9	848.1	567.3	640.6
16	Fr3713	法国 France	508.6	502.8	1039.3	743.4	698.5
17	Insignia	法国 France	604.8	689.4	787.7	787.7	717.4
18	Jagger/W94-244-132	美国 USA	556.4	595.0	838.7	801.9	698.0
19	Kniish 46	俄罗斯 Russia	767.8	639.1	1014.3	736.1	789.3
20	Lovrin13	罗马尼亚 Romania	780.9	595.7	842.7	964.8	796.0
21	Magnus	德国 Germany	525.9	525.9	825.1	825.1	675.5
22	Manital	法国 France	425.9	425.9	778.2	778.2	602.0
23	Mason/Jagger	意大利 Italy	440.0	436.9	831.2	824.6	633.2
24	Mesofold	法国 France	415.3	394.4	621.6	635.1	516.6
25	NSA09-3645	法国 France	619.7	619.7	1052.7	912.5	801.1
26	RE714	挪威 Norway	629.8	527.9	990.8	891.5	760.0
27	Salmone	法国 France	478.2	486.2	857.3	801.6	655.8
28	Soissons	法国 France	883.9	772.7	1590.5	1200.0	1111.8
29	Thesee	法国 France	675.7	537.5	1175.9	851.4	810.1
30	Wgrc10/3/KS93U69sib/ TA2455//KS93U69/4/Jagger	美国 USA	608.0	502.7	952.1	874.5	734.3
31	北京 0045Beijing 0045	中国北京 Beijing, China	595.6	540.0	826.9	789.3	688.0
32	长武 134Changwu 134	中国陕西 Shaanxi, China	571.1	766.5	914.1	743.4	748.8
33	晋麦 45Jinmai 45	中国山西 Shanxi, China	675.6	731.1	919.9	884.1	802.7

	品种名称 Name	来源 Origin	2013 北京 2013 BBV	2013 石家庄 2013SBV	2014 北京 2014 BBV	2014 石家庄 2014 SBV	平均 mean
34	京 9428Jing 9428	中国北京 Beijing, China	578.1	626.0	872.1	901.2	744.4
35	农大 139Nongda 139	中国北京 Beijing, China	685.0	511.3	843.5	961.4	750.3
36	秦农 151Qinnong 151	中国陕西 Shaanxi, China	513.5	574.3	956.9	708.3	688.3
37	秦农 731Qinnong 731	中国陕西 Shaanxi, China	602.1	626.4	999.8	795.2	755.9
38	洋小麦 Yangxiaomai	中国地方种 Local species, China	801.5	561.8	881.6	989.3	808.5
39	中优 206Zhongyou 206	中国北京 Beijing, China	496.9	493.9	773.0	772.8	634.1
40	中优 9507Zhongyou 9507	中国北京 Beijing, China	738.4	729.5	1031.6	901.7	850.3
41	CA0548	中国北京 Beijing, China	576.0	741.4	805.4	903.9	756.7
42	CA0816 (white)	中国北京 Beijing, China	488.7	649.6	853.4	880.4	718.0
43	CA0816 (red)	中国北京 Beijing, China	529.2	567.7	855.4	677.1	657.3
44	CA0958	中国北京 Beijing, China	546.8	654.0	775.5	990.0	741.6
45	CA0998	中国北京 Beijing, China	432.5	417.8	704.3	613.2	542.0
46	CA1055	中国北京 Beijing, China	611.2	447.7	514.7	773.3	586.7
47	CA1090	中国北京 Beijing, China	605.3	646.7	905.1	933.6	772.7
48	CA1133	中国北京 Beijing, China	643.4	833.6	1161.9	1104.0	935.7
49	CA1135	中国北京 Beijing, China	659.9	773.9	1033.6	1167.2	908.7
50	京 411Jing 411	中国北京 Beijing, China	690.5	715.5	924.6	841.8	793.1
51	宁冬 11Ningdong 11	中国宁夏 Ningxia, China	619.4	592.7	958.4	912.0	770.6
52	新麦 37Xinmai 37	中国新疆 Xinjiang, China	446.5	491.2	555.0	612.9	526.4
53	中麦 175Zhongmai 175	中国北京 Beijing, China	760.2	887.0	921.0	1190.4	939.6
54	中麦 415Zhongmai 415	中国北京 Beijing, China	437.9	445.9	657.6	647.2	547.1
55	98039G5-103	罗马尼亚 Romania	694.3	461.9	803.4	891.2	712.7
56	Aztec	法国 France	597.3	595.8	995.8	909.6	774.6
57	Azulon	法国 France	508.7	467.3	927.3	938.1	710.4
58	CA1062	中国北京 Beijing, China	502.2	354.1	695.8	540.9	523.2
59	CA9722	中国北京 Beijing, China	528.7	515.3	728.3	800.9	643.3
60	Donski-93	俄罗斯 Russia	676.3	676.3	1214.4	987.6	888.6
61	F92080G1-1/F93042G2-1	罗马尼亚 Romania	587.5	448.6	996.3	996.3	757.2
62	LASEN	法国 France	561.2	405.2	700.4	786.8	613.4
63	Lovrin10	罗马尼亚 Romania	625.1	649.2	1101.2	915.5	822.8
64	MV05-08	匈牙利 Hungary	580.5	555.7	1189.0	926.6	812.9
65	Palpich	俄罗斯 Russia	562.9	467.2	924.3	936.6	722.7
66	Selyanka	俄罗斯 Russia	711.0	587.8	1124.5	939.0	840.6
67	Starshina	俄罗斯 Russia	609.8	546.1	903.0	772.1	707.7
68	TX03A0148	美国 USA	610.4	610.4	834.2	881.9	734.2

	品种名称 Name	来源 Origin	2013 北京 2013 BBV	2013 石家庄 2013SBV	2014 北京 2014 BBV	2014 石家庄 2014 SBV	平均 mean
69	YANA	法国 France	556.0	488.2	922.3	676.8	660.8
70	北京 841Beijing 841	中国北京 Beijing, China	484.0	471.5	827.8	755.7	634.8
71	豆麦 Doumai	中国地方种 Local species, China	490.9	419.4	653.8	706.2	567.6
72	丰抗 2Fengkang 2	中国北京 Beijing, China	477.4	541.5	760.1	808.2	646.8
73	晋麦 67Jinmai 67	中国山西 Shanxi, China	631.0	616.3	958.3	908.7	778.6
74	京冬 17Jingdong 17	中国北京 Beijing, China	398.4	600.0	778.5	845.1	655.5
75	京冬 22Jingdong 22	中国北京 Beijing, China	744.4	613.7	1086.2	920.4	841.2
76	京冬 8Jingdong 8	中国北京 Beijing, China	682.3	588.7	914.0	859.2	761.1
77	京双 16Jingshuang 16	中国北京 Beijing, China	567.5	628.8	937.5	934.5	767.1
78	科衡 6654Keheng 6654	中国河北 Hebei, China	560.1	472.6	646.8	682.2	590.4
79	轮选 987Lunxuan 987	中国北京 Beijing, China	406.7	323.4	665.2	745.1	535.1
80	宁冬 10Ningdong 10	中国宁夏 Ningxia, China	626.3	549.1	866.1	823.2	716.2
81	农大 211Nongda 211	中国北京 Beijing, China	544.7	557.2	853.4	834.5	697.4
82	农大 212Nongda 212	中国北京 Beijing, China	548.8	635.2	807.6	871.8	715.9