

# 黄淮麦区北片小麦穗部相关性状的全基因组关联分析

张 帅<sup>1,5</sup>, 张希兰<sup>1</sup>, 张 娜<sup>1</sup>, 赵明辉<sup>2</sup>, 乔文臣<sup>2</sup>, 孙丽静<sup>3</sup>,  
李 辉<sup>3</sup>, 傅晓艺<sup>4</sup>, 何明琦<sup>4</sup>, 纪 军<sup>1</sup>, 李俊明<sup>1</sup>

(1. 中国科学院 遗传与发育生物学研究所, 农业资源研究中心, 河北 石家庄 050021;

2. 河北省农林科学院 旱作农业研究所, 河北 衡水 053000; 3. 河北省农林科学院 粮油作物研究所, 河北 石家庄 050035;

4. 石家庄市农林科学研究院, 河北 石家庄 050041; 5. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:**为了挖掘与穗部相关性状显著关联的标记位点及其优异等位变异,以黄淮麦区北片近30 a培育的132个小麦主栽品种及其衍生品系为材料,在8个环境中对穗长、总小穗数、穗粒数和穗密度等4个重要穗部相关性状进行表型鉴定,结合小麦55K SNP芯片基因分型开展标记-性状全基因组关联分析。结果表明,所检测到的121个与穗部相关性状显著关联的标记位点包括与穗长显著关联的位点38个,与总小穗数显著关联的位点15个,与穗密度显著相关的位点47个,与穗粒数显著关联的位点21个。其中,有8个显著关联位点在3个及3个以上环境中被重复检测到,包括与穗长显著关联位点AX-108730544-1D、AX-94755570-2A和AX-111703851-6D,与总小穗数显著关联的位点AX-111235532-2A和AX-110926142-2A,与穗粒数显著关联位点AX-110378404-5A,与穗密度显著关联位点AX-108730544-1D和AX-110963299-1D。对上述8个显著关联位点的地域分布进行分析,发现各个位点的优异等位基因频率在黄淮麦区不同省份品种中存在较大差异。基因聚合效应分析表明,穗长、总小穗数和穗密度表型值随优异等位基因数量增加而呈现提高的趋势。上述研究结果对小麦穗部性状优异等位基因挖掘和分子标记选择育种具有重要的参考价值。

**关键词:**小麦;黄淮麦区;穗部性状;全基因组关联分析;分子标记辅助选择育种

中图分类号:S512.03 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2020)增刊-0031-09

doi:10.7668/hbxb.20190900



## Genome-wide Association Study of Spike-related Traits of Bread Wheat in North Huanghuai River Valley Wheat Region

ZHANG Shuai<sup>1,5</sup>, ZHANG Xilan<sup>1</sup>, ZHANG Na<sup>1</sup>, ZHAO Minghui<sup>2</sup>, QIAO Wenchen<sup>2</sup>,  
SUN Lijing<sup>3</sup>, LI Hui<sup>3</sup>, FU Xiaoyi<sup>4</sup>, HE Mingqi<sup>4</sup>, JI Jun<sup>1</sup>, LI Junming<sup>1</sup>

(1. Center for Agricultural Resources Research, Institute Genetics and

Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050021, China; 2. Institute of Dry

Farming Agriculture, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Hengshui 053000, China;

3. Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050035, China;

4. Shijiazhuang Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050041, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** In order to identify the significant association loci and the favorable alleles that are responsible for spike-related traits, genome-wide association study (GWAS) was conducted in this research using an association panel consisted of 132 elite wheat varieties and their advanced lines mainly from the North Huanghuai River Valley Wheat Region. Wheat 55K SNP array was used to perform marker-trait association analysis. Four spike-related traits were evaluated at 8 environments, involving spike length, total spikelet number per spike, kernel number per spike and spike compactness. A total of 121 significant association SNP loci were identified, containing 38 sites significantly associated with spike length, 15 sites significantly associated with total spikelet number per spike, 47 sites significantly associated with spike compactness, and 21 sites significantly associated with kernel number per spike.

收稿日期:2020-05-16

基金项目:河北省科技支撑计划项目(16226320D);国家小麦产业技术体系项目(CARS-03)

作者简介:张 帅(1993-),男,山东淄博人,在读硕士,主要从事小麦遗传学研究。

通讯作者:李俊明(1964-),男,河北正定人,研究员,硕士,博士生导师,主要从事小麦遗传育种学研究。

There were 8 SNPs detected in multiple environments, including *AX-108730544-1D*, *AX-94755570-2A*, *AX-111703851-6D*, *AX-111235532-2A*, *AX-110926142-2A*, *AX-110378404-5A*, *AX-108730544-1D* and *AX-110963299-1D*. Geographical distribution analysis indicated that frequencies of the favorable alleles at the 8 significant association loci were divergent among the provinces in the Huanghuai River Valley Wheat Region. The pyramiding effect analysis showed that the phenotypic value of spike length, total spikelet number per spike and spike compactness were increased with incorporation of the favorable alleles. These results provide a fundamental basis for gene mining and marker-assisted selection breeding of wheat panicle traits.

**Key words:** Bread wheat; Huanghuai River Valley Wheat Region; Spike-related traits; GWAS; Marker-assisted selection breeding

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界重要的粮食作物, 为人类提供约 20% 的食物热量和蛋白质<sup>[1]</sup>。黄淮海区作为我国小麦第一大主产区, 占小麦总种植面积和总产量的 60%~70%<sup>[2]</sup>。穗粒数作为小麦产量构成三要素之一, 是黄淮海区小麦高产育种的驱动力<sup>[3]</sup>。穗部作为小麦穗粒数形成的器官, 合理的穗部结构对提高小麦产量具有重要作用<sup>[4]</sup>。近年来, 穗部性状成为小麦遗传改良研究热点之一<sup>[5]</sup>。

关联分析又称连锁不平衡作图 (Linkage disequilibrium mapping) 或关联作图 (Association mapping), 被广泛用于农作物复杂性状的遗传研究<sup>[6]</sup>。相较于 QTL 分析, 全基因组关联分析 (Genome-wide association studies, GWAS) 可更好的解析复杂性状的遗传结构<sup>[7]</sup>, 挖掘重要农艺性状关键遗传位点及相关位点的优异等位基因。武玉国等<sup>[8]</sup>利用黄淮海区 175 个小麦品种进行关联分析, 检测到 *wmc128-1B* 和 *wmc236-3B* 与小穗数极显著关联, 分别解释 10.5%, 8.0% 的表型变异。Zhang 等<sup>[9]</sup>利用中国小麦微核心种质 (Mini core collection, MCC) 群体, 通过全基因组关联分析发现 4 个穗粒数关联位点, 其中 *Xgwm131-3B* 与 *Xcfe273-6A* 位点与穗粒数极显著相关, *Xgwm131<sub>110</sub>* 与 *Xcfe273<sub>306</sub>* 分别为两者的优良等位变异。近年来, 随着 9K<sup>[10]</sup>、90K<sup>[11]</sup>、820K<sup>[12]</sup>、660K<sup>[13]</sup> 和 55K<sup>[14]</sup> SNP 芯片的开发, 利用 GWAS 发掘小麦重要农艺性状基因已成为研究复杂

农艺性状的重要手段<sup>[15]</sup>。Mora 等<sup>[16]</sup>基于 SNP 标记对 382 份小麦栽培品种进行关联分析, 检测到 15 个与穗粒数显著关联的位点。Sun 等<sup>[17]</sup>利用 90K SNP 芯片对黄淮海区 163 个小麦品种的 13 个产量相关性状进行全基因组关联分析, 在过半环境中检测到多个与穗长、穗粒数显著关联的 SNP 位点, 分布于 1BL、2B、3B、6B、6DL 染色体。Muqaddasi 等<sup>[18]</sup>对 518 份欧洲小麦品种的穗部性状进行 GWAS 分析, 发现了一个位于 7A 染色体上的与穗粒数显著关联的位点, 并确定了该位点的候选基因及遗传效应。

本研究利用 Affymetrix Wheat 55K SNP 芯片扫描 132 份黄淮海区北片小麦主栽品种及其衍生品系, 结合 2 a 8 个环境的穗部性状表型鉴定结果开展标记-性状关联分析, 探索控制小麦穗部性状的显著关联位点, 挖掘其优异等位基因, 解析其聚合效应, 为黄淮海区小麦遗传改良提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

供试小麦材料共 132 份, 包括河北省 63 个、河南省 26 个、山东省 15 个、山西省 14 个、陕西省 7 个和北京市 7 个, 为黄淮海区北片近 30 年培育的小麦主栽品种及其衍生品系组成的自然群体 (表 1)。

表 1 供试 132 个小麦品种/系的编号及其属地来源

Tab. 1 The names and district origins of the 132 wheat accessions investigated in this study

编号 Code	品种/系 Varieties/lines	来源 Origins	编号 Code	品种/系 Varieties/lines	来源 Origins	编号 Code	品种/系 Varieties/lines	来源 Origins
1	冀麦 38	河北	45	科农 2011	河北	89	长 6878	山西
2	石 4185	河北	46	科农 8024	河北	90	运早 22-33	山西
3	石家庄 8 号	河北	47	科农 8162	河北	91	运早 618	山西
4	石麦 15	河北	48	科农 1002	河北	92	晋太 170	山西
5	石麦 19	河北	49	邯麦 4 号	河北	93	郑麦 98	山西
6	石优 20	河北	50	邯麦 7 号	河北	94	太 10604	山西
7	石麦 22	河北	51	邯麦 13 号	河北	95	晋麦 47	山西
8	石麦 18	河北	52	邯 6172	河北	96	晋麦 79	山西

表 1 (续)

编号 Code	品种/系 Varieties/lines	来源 Origins	编号 Code	品种/系 Varieties/lines	来源 Origins	编号 Code	品种/系 Varieties/lines	来源 Origins
9	石优 4366	河北	53	邯 7086	河北	97	临早 6 号	山西
10	石麦 26	河北	54	邯 4564	河北	98	临远 8 号	山西
11	石 4195	河北	55	邯 6012	河北	99	临优 7287	山西
12	石 CG15-009	河北	56	邢麦 6 号	河北	100	舜麦 1718	陕西
13	石 5139	河北	57	沧麦 028	河北	101	尧麦 16	陕西
14	石麦 28	河北	58	沧麦 6005	河北	102	小偃 22	陕西
15	石 6650	河北	59	师栾 02-1	河北	103	西农 928	陕西
16	冀 5265	河北	60	金禾 912	河北	104	西农 556	陕西
17	冀麦 585	河北	61	河农 825	河北	105	西农 538	陕西
18	冀麦 325	河北	62	河农 6049	河北	106	西农 558	陕西
19	冀麦 418	河北	63	保麦 10 号	河北	107	周麦 16	河南
20	冀麦 867	河北	64	京冬 18	北京	108	周麦 18	河南
21	冀麦 120	河北	65	京花 9 号	北京	109	周麦 22	河南
22	冀麦 738	河北	66	中麦 175	北京	110	周麦 24	河南
23	冀麦 518	河北	67	中麦 415	北京	111	周麦 26	河南
24	冀麦 181	河北	68	轮选 987	北京	112	周麦 27	河南
25	冀麦 161	河北	69	轮选 518	北京	113	洛早 2 号	河南
26	冀麦 631	河北	70	轮选 988	北京	114	洛早 6 号	河南
27	冀麦 403	河北	71	烟农 836	山东	115	洛早 7 号	河南
28	衡观 35	河北	72	烟农 0428	山东	116	洛早 9 号	河南
29	衡 4399	河北	73	烟农 21	山东	117	洛早 11	河南
30	衡 136	河北	74	汶农 14 号	山东	118	洛早 13	河南
31	衡 5299	河北	75	鲁原 502	山东	119	洛麦 21	河南
32	衡 0628	河北	76	济麦 19	山东	120	丰德存麦 1 号	河南
33	衡 6632	河北	77	济麦 20	山东	121	矮抗 58	河南
34	衡 5366	河北	78	济麦 21	山东	122	豫麦 66 号	河南
35	衡 5835	河北	79	济麦 22	山东	123	兰考矮早 8	河南
36	衡 1589	河北	80	泰山 21	山东	124	郑麦 9023	河南
37	衡 9966	河北	81	泰山 22	山东	125	郑麦 004	河南
38	衡科 6021	河北	82	泰山 5366	山东	126	郑麦 366	河南
39	衡 11-6021	河北	83	良星 99	山东	127	郑麦 7698	河南
40	衡 S13-5005	河北	84	良星 66	山东	128	新麦 11 号	河南
41	衡 S13-5022	河北	85	鲁星麦 9 号	山东	129	新麦 18 号	河南
42	科农 9204	河北	86	长 6359	山西	130	新麦 19 号	河南
43	科农 199	河北	87	长 4738	山西	131	新麦 20 号	河南
44	科农 2009	河北	88	长 4640	山西	132	新麦 26 号	河南

## 1.2 表型鉴定

供试材料在 2016 - 2017、2017 - 2018 分别种植于中国科学院农业资源研究中心( 栾城聂家庄)、河北省粮油作物研究所( 藁城堤上)、石家庄市农林科学研究院( 辛集马兰)、河北省旱作农业研究所( 衡水护驾迟) 所属农业试验站。采用常规田间管理, 每个品种播 2 行, 行距 25 cm, 株距 10 cm, 行长 2 ~ 3 m, 随机排列, 重复 2 次。每个材料取典型植株 5 株, 测定主茎穗长( Spike length, SL, cm)、总小穗数( Total spikelet number per spike, TSNS)、穗密度( Spike compactness, SCN) 和穗粒数( Kernel number per spike, KNS) 等穗部性状。对表型值进行最优线性无偏估计( The best linear unbiased prediction, BLUP), 运行基于 Merk 等<sup>[19]</sup> 描述的线性模式的 R 程序脚本( <https://articles.extension.org/pages/61006/>), 获得各个性状的 BLUP 值。

## 1.3 性状 - 标记的关联分析

按照 Zhang 等<sup>[20]</sup> 的方法, 使用 Affymetrix Wheat 55K SNP 芯片对自然群体进行基因分型, 去除 MAF < 5% 和缺失数据 > 30% 的标记, 过滤后得到 7 948 个 SNP 标记用于分析供试材料的群体结构, 结合表型数据、Q 矩阵、亲缘关系 Kinship 值, 使用 TASSEL 5.0 软件中的 MLM( Mixed linear model) 模型进行性状和标记之间的关联分析。当 SNP 标记  $P \leq 10^{-4}$  时认为标记与性状存在显著关联。

## 2 结果与分析

### 2.1 表型统计结果分析

穗部相关性状统计分析结果( 表 2) 表明, 8 个环境中各个性状表现出较大差异。其中穗长、穗密度变异系数较小, 总小穗数变异系数较大, 推测是温度、降水等环境因子的年度间变化对小麦生长发育造成的影响。

表 2 供试群体穗部相关性状的描述性统计

Tab.2 Descriptive statistics for spike-related traits of the mapping panel

性状 Traits	描述性统计 Descriptive statistics					方差参数 Variance parameters		
	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	方差 s	变异系数/% CV	$V_G/V_P$ ( $h_B^2$ )	$V_{En}/V_P$	$V_{Er}/V_P$
穗长 SL/cm	5.15	12.39	8.41	1.12	13.26	0.56	0.36	0.04
总小穗数 TSNS	14.50	32.90	18.22	3.60	20.04	0.60	0.35	0.05
穗粒数 KNS	29.86	88.20	49.42	8.73	17.65	0.51	0.41	0.10
穗密度 SCN	1.52	3.25	2.28	0.25	10.97	0.54	0.27	0.19

相关性分析结果表明(表3),除总小穗数与穗密度相关性不显著外,其他性状之间都密切相关,暗示控制穗部性状的基因可能存在一因多效的现象,小麦穗部性状遗传调控网络高度复杂。

表 3 各穗部性状之间的相关性分析

Tab.3 The phenotypic correlations among the spike-related traits investigated

相关性状 Related traits	穗长 SL	总小穗数 TSNS	穗密度 SCN	穗粒数 KNS
穗长 SL	1.00			
总小穗数 TSNS	0.364 **	1.00		
穗密度 SCN	-0.594 **	0.026	1.00	
穗粒数 KNS	0.376 **	0.663 **	-0.117 **	1.00

注: \*\* . 在 0.01 水平上显著相关。

Note: \*\* . Significant correlation at the 0.01 level.

## 2.2 全基因组关联分析

2 a 8 个环境下共检测到 121 个穗部性状 - 标

表 4 可重复检测到的穗部性状显著关联位点

Tab.4 The repetitively detected significant SNP loci associated with spike-related traits

性状 Traits	标记 Markers	染色体 Chromosome	物理位置 Physical position	E1		E2		E4	
				P	PVE/%	P	PVE/%	P	PVE/%
SL	AX-108730544	1D	19527431	1.30E-05	15.70%				
SL	AX-94755570	2A	15236737	9.00E-05	13.20			3.70E-04	11.10
SL	AX-111703851	6D	3849796	8.50E-04	10.20				
TSNS	AX-111235532	2A	125453487	8.00E-04	10.50	2.60E-04	12.10	5.20E-04	11.10
TSNS	AX-110926142	2A	754163703	3.20E-05	14.80	2.80E-04	12.00		
SCN	AX-108730544	1D	19527431	9.62E-04	11.12				
SCN	AX-110963299	1D	19368528	5.31E-04	12.21				
KNS	AX-110378404	5A	575602867			4.10E-04	11.20	1.30E-04	9.70

性状 Traits	E5		E7		E8		BLUP	
	P	PVE/%	P	PVE/%	P	PVE/%	P	PVE/%
SL	1.00E-04	9.00					4.80E-04	12.60
SL	2.00E-04	12.10			6.70E-04	10.50	8.00E-05	15.80
SL	1.40E-04	9.40	2.60E-04	11.70				
TSNS	4.90E-04	11.20					7.40E-04	12.80
TSNS	8.80E-04	10.40						
SCN	9.71E-04	11.00			6.21E-04	11.77		
SCN			5.61E-07	24.53	2.30E-04	13.57		
KNS							1.40E-04	14.10

注: E1, E5. 低氮环境; E2, E4, E7 和 E8. 高氮环境; BLUP. E1 ~ E8 的最佳线性无偏预测。

Note: E1, E5. Low nitrogen environments; E2, E4, E7, E8. High nitrogen environments; BLUP. The best linear unbiased prediction of E1 to E8.

## 2.3 穗部性状显著关联位点优异等位基因的频率

对这些可重复检测到的显著关联位点的优异等位基因在本区域小麦中的频率进行分析(表5),发现穗长显著关联位点 AX-108730544-1D 的优良等位变异为 CC, 平均穗长 9.3 cm, 优异等位基因存在于

记关联位点 (Marker-trait association, MTA)。其中,与穗长显著关联的位点 38 个,与总小穗数显著关联的位点 15 个,与穗密度显著相关的位点 47 个,与穗粒数显著关联的位点 21 个,8 个显著关联位点在 3 个及 3 个以上环境中被重复检测到(表 4)。其中,与穗长显著关联的 3 个位点分别位于 1D、2A 和 6D 染色体上,分别可解释 9.00% ~ 15.70%, 10.50% ~ 15.80%, 9.40% ~ 11.70% 的表型变异。与总小穗数显著关联的 2 个位点位于 2A 染色体上,可分别解释 11.10% ~ 12.80%, 10.40% ~ 14.80% 的表型变异。与穗密度显著关联的 2 个位点位于 1D 染色体上相近位置,可解释 11.00% ~ 24.53% 的表型变异。与穗粒数显著关联的位点 AX-110378404 位于 5A 染色体 580 Mb 位置,可解释 9.70% ~ 14.10% 的表型变异。

衡 S13-5005、济麦 21、泰山 5366、临早 6 号、临远 8 号和西农 928 等 6 个品种中,在供试材料中的频率为 5.51%。AX-94755570-2A 位点的优良等位变异为 GG, 平均穗长 9.4 cm, 优异等位基因仅存在于晋麦 47、晋麦 79、临早 6 号、周麦 24、丰德存麦 1 号等

5 个品种中, 频率仅为 3.82%。*AX-111703851-6D* 位点的优良等位变异为 TT, 平均穗长 8.6 cm, 优异等位基因频率为 92.06%。仅临早 6 号在 3 个位点都具有优异等位基因, 7.58% 的品种/系 2 个位点具有优异等位基因, 75.76% 的品种/系仅 1 个位点具有优异等位基因, 15.91% 的品种/系 3 个位点均不具备优异等位基因。

与总小穗数显著关联的 *AX-111235532-2A* 位点的优良等位变异为 TT, 平均总小穗数 18.4 个, 24.59% 的供试品种/系含有此优异等位基因。*AX-110926142-2A* 位点的优良等位变异为 CC, 平均总小穗数 18.7 个, 石 10-4393、石 CG15-009、石 11-5139、

石麦 28、河农 825、轮选 518、小偃 22、周麦 18、洛早 13、洛麦 21、豫麦 66 号、兰考矮早 8 和郑麦 366 等 13 个品种具有此优良等位变异, 该位点的优异等位基因在本区域小麦中的频率为 10.40%。

穗密度显著关联位点 *AX-108730544-1D* 的优良等位变异为 GG, 平均穗密度为 2.26 个/cm, 94.49% 的供试材料含有此优异等位基因。*AX-110963299-1D* 位点的优良等位变异为 AA, 平均穗密度为 2.25 个/cm, 95.27% 的品种含有此优异等位基因。

穗粒数显著关联位点 *AX-110378404-5A* 的优良等位变异为 GG, 平均穗粒数 50.0 个, 优异等位基因频率为 91.27%, 大多数品种都含有此优良等位变异。

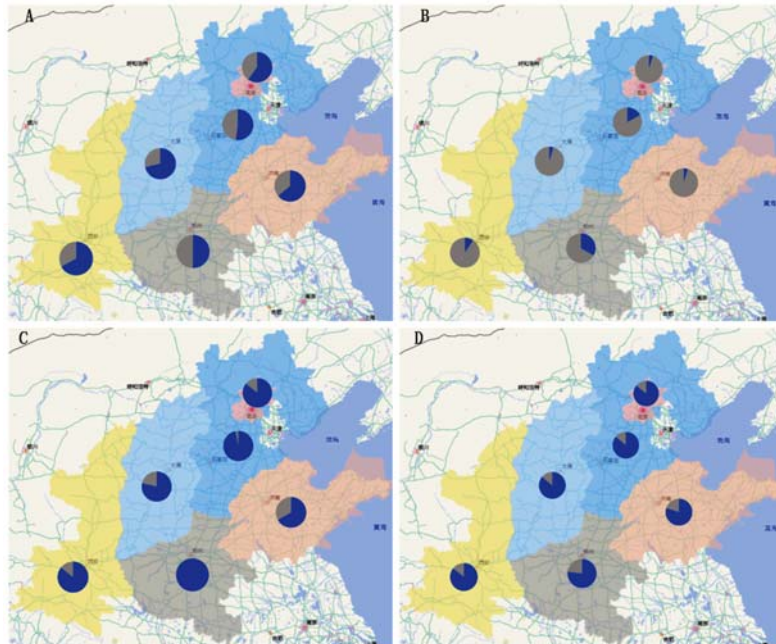
表 5 显著关联 SNP 标记位点优异等位基因在自然群体中的频率

Tab. 5 Frequency of the superior alleles at the significant association SNP loci in the mapping panel

性状 Traits	SNP 位点 SNP loci	染色体 Chromosome	等位基因类型 Allele type		表型值 Phenotype value		品种/系数目 Number of varieties/lines		等位基因频率/% Allele percentage	
			优异等位基因 Superior alleles	非优异等位基因 Inferior alleles	优异等位基因 Superior alleles	非优异等位基因 Inferior alleles	优异等位基因 Superior alleles	非优异等位基因 Inferior alleles	优异等位基因 Superior alleles	非优异等位基因 Inferior alleles
			SL	<i>AX-94755570</i>	2A	GG	CG	9.4	8.5	5
SL	<i>AX-108730544</i>	1D	CC	GG	9.3	8.4	7	120	5.51	94.49
SL	<i>AX-111703851</i>	6D	TT	GG	8.6	7.6	116	10	92.06	7.94
TSNS	<i>AX-111235532</i>	2A	TT	CC	18.4	17.7	30	92	24.59	75.41
TSNS	<i>AX-110926142</i>	2A	CC	TT	18.7	17.7	13	112	10.40	89.60
SCN	<i>AX-108730544</i>	1D	GG	CC	2.3	2.2	120	7	94.49	5.01
SCN	<i>AX-110963299</i>	1D	AA	CC	2.3	2.2	121	6	95.27	4.73
KNS	<i>AX-110378404</i>	5A	GG	AA	50.0	47.3	115	11	91.27	8.73

#### 2.4 穗部性状显著关联位点优异等位基因的地域分布 对可重复检测到的显著关联位点的优异等位基

因的地域分布进行分析, 结果(图 1)显示, 3 个穗长显著关联位点在山西、陕西、山东等地品种中优异等



A、B、C 和 D. 穗长、总小穗数、穗密度和穗粒数的优异/非优异等位基因在黄淮麦区的分布及其频率; 深色. 优异等位基因; 浅色. 非优异等位基因。

A, B, C and D. The distribution of the superior/inferior alleles of SL, TSNS, SCN and KNS in the Huanghuai River Valley Wheat Region, respectively; Deep/light colour. Frequency of the superior/inferior alleles of corresponding traits, respectively.

图 1 穗部性状显著关联 SNP 位点优异等位基因在不同省市品种/系中的分布

Fig. 1 Geographic distribution of the superior alleles at the significant association SNP loci of spike-related traits in the tested varieties/lines from different provinces

位基因频率较高,总小穗数和穗密度显著关联位点在河南、河北两省品种中优异等位基因频率较高,表明这 2 个性状紧密相关。山西、陕西两地品种中穗粒数位点优异等位基因频率较高,可能与两地品种穗长较长有关。

2.5 穗部性状显著关联位点优异等位基因聚合效应

针对多环境下重复检测到的显著关联位点,通过线性回归估计优异等位基因的聚合效应,发现 3 个穗长显著关联位点 (AX-108730544-1D、AX-94755570-2A 和 AX-111703851-6D) 的优异等位基因聚合时穗长增加,两者存在显著的正相关关系,相关系数为 0.908 (图 2)。小穗数和穗密度表型值随着优异等位基因聚合数目的增加也呈现出提高的趋势(表 6)。高低氮 2 个环境中,穗部性状显著关联位点优异等位基因的聚合效应表现

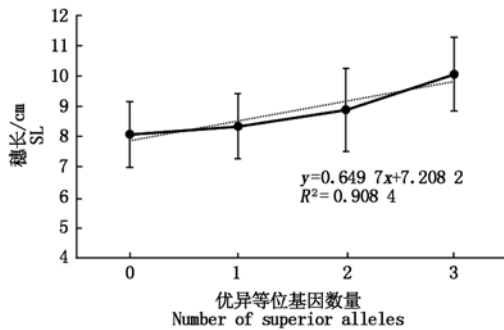


图 2 穗长显著关联位点优异等位基因的聚合效应  
Fig. 2 The pyramiding effect of superior alleles at the significant association SNP loci

相似,较多优异等位基因聚合时相应性状的表型值也达到极端值。

表 6 与总小穗数和穗密度显著关联位点优异等位基因的聚合效应

Tab. 6 The pyramiding effect of the superior alleles related to TSNS and SCN

优异等位基因数目 Number of superior alleles	小穗数 TSNS		穗密度 SCN	
	表型值 Phenotypic value	标准差 s	表型值 Phenotypic value	标准差 s
0	18.97	2.15	2.19	0.24
1	19.65	2.30	-	-
2	20.14	2.02	2.25	0.25

注: - . 无相应数据。  
Note: - . No matching value.

2.6 穗部性状显著关联位点优异等位基因在科农系列小麦中的传递

基于至少 4 个环境中重复检测到的穗部性状显著关联位点优异等位基因频率,统计科农系列小麦穗长、总小穗数和穗粒数关联位点的优异等位基因频率(表 7),科农 9204 和科农 199 在穗长关联位点的优异等位基因频率为 33.3%,低于其亲本冀麦 38;总小穗数和穗粒数关联位点的优异等位基因频率分别为 50.0% 和 100%,这些优异等位基因均传递给后代。与黄淮麦区北片国家区域试验对照品种济麦 22 和良星 99 相比,科农 8024 和科农 1002 2 个新品系穗长关联位点优异等位基因频率显著提高。

表 7 穗部性状显著关联位点优异等位基因在科农系列小麦的分布频率

Tab. 7 The frequency of the superior alleles at the significant association SNP loci in wheat Kenong 9204 and its derivatives

品种/系 Varieties/Lines	杂交组合 Cross combination	审定/区域试验情况 Registration/Trial	穗长/% SL	总小穗数/% TSNS	穗粒数/% KNS
冀麦 38 Jimai 38	-	国审麦 980003	66.7	50.0	100
科农 9204 Kenong 9204	冀麦 38 × SA502	国审麦 2003037	33.3	50.0	100
科农 199 Kenong 199	科农 9204 × 石 4185	国审麦 2006017	33.3	50.0	100
科农 2011 Kenong 2011	科农 9204 × PZW-9	冀审麦 2016003	50.0	50.0	100
科农 8024 Kenong 8024	科农 2011 × 山农 16	河北省区域试验	80.0	100.0	100
科农 1002 Kenong 1002	金丰 5027 × 科农 2011	河北省生产试验	100.0	50.0	100
济麦 22 Jimai 22	-	国审麦 2006018	66.7	-	100
良星 99 Liangxing 99	-	国审麦 2006016	66.7	-	100

注:冀麦 38. 科农 9204 的亲本;济麦 22、良星 99. 黄淮麦区北片冬小麦区域试验的对照品种; - . 未检测到优异等位基因。  
Note: Jimai 38. The maternal parent of Kenong 9204; Jimai 22, Liangxing 99. Two control varieties in the winter wheat performance trial of the North Huanghuai Regional Nursery of China; - . None superior allele were detected.

3 讨论

GWAS 是发掘农作物复杂农艺性状基因的有效手段。在全基因组关联分析中,群体结构对分析结果的准确性有着重要影响。Zhang 等<sup>[20]</sup>利用 Affymetrix Wheat 55K SNP 芯片对本自然群体进行遗传多样

性分析,发现本群体平均遗传多样性指数 (Genetic diversity index) 为 0.377,平均多态性信息含量 (Polymorphism information content, PIC) 为 0.341。与已报道的本地区小麦关联分析研究群体相比<sup>[21]</sup>,遗传多样性较高,能够充分反映本区域小麦品种材料的遗传信息。群体结构分析结果表明,本自然群体可



分为 2 个亚群,即主要由河南、陕西品种组成的第一亚群,以及主要由河北、山西、山东和北京品种/系组成的第二亚群,适合开展全基因组关联分析。

穗长是小麦重要农艺性状之一,在穗型和产量形成中起着重要作用。已有研究结果表明,除 1D 和 4D 外的染色体上都有关于穗长 QTL 的报道。本研究中,穗长关联标记 AX-94755570-2A (15.2 Mb) 与前人<sup>[22-23]</sup>在 2A 染色体上定位到的穗长相关标记 *gwm359* (24Mb) 和 *RAC875\_c74\_204* (24 Mb) 具有相近的物理位置。标记 AX-111703851-6D (3.8 Mb) 与 Sun 等<sup>[17]</sup>在 6D 染色体上检测到的与穗长显著关联的标记 *BS00046263\_51* 具有相近的物理位置。暂未见 AX-10873054-1D 位点附近穗长相关 QTL 的报道,该 SNP 位点可能为新发现的位于 1D 染色体的穗长相关位点。AX-108730544-1D 和 AX-94755570-2A 位点的优异等位基因频率分别仅为 5.51% 和 3.82%,说明这些位点在本区域小麦育种实践中尚未被充分选择利用。临早 6 号在 AX-108730544-1D 和 AX-94755570-2A 2 个位点均具备优异等位基因,具有较大的育种利用价值,可作为穗长性状遗传改良的优良供体。而 AX-111703851-6D 位点优异等位基因频率高达 92.06%,说明该位点在育种过程中已被强烈选择。

本研究中与总小穗数显著关联的位点 AX-111235532-2A (125.4 Mb) 与 Cui 等<sup>[24]</sup>在 2A 染色体上定位到的与总小穗数相关的标记 *Xpsp3088* (114 Mb) 具有相近的物理位置,说明在 2A 染色体上存在着与总小穗数相关的位点。与穗粒数显著关联的位点 AX-110378404-5A (576 Mb) 与 Shi 等<sup>[25]</sup>检测到的穗粒数显著关联标记 *wsnp\_Ex\_c31799\_40545376* (585 Mb) 和 *wsnp\_BF293620A\_Ta\_2\_3* (588 Mb) 物理位置接近,Sukumaran 等<sup>[26]</sup>也在此物理位置附近检测到一个与穗粒数显著关联的标记 *BobWhite\_c14689\_172*,暗示该位点可能在春化特性不同的小麦品种中都发挥功能。与他人利用其他自然群体开展关联分析所得结果相比<sup>[17]</sup>,本研究所检测到的总小穗数、穗粒数显著关联位点较少,原因一方面可能是受试验材料选择或试验环境设置的局限,尤其是年度间温度变化影响小麦穗分化、小穗小花生长发育,造成总小穗数和穗粒数变异系数较大,影响关联分析精度;另一方面更可能是本区域近 30 a 的小麦育种工作使得穗部性状相关位点的遗传改良已取得显著功效,构成本自然群体的绝大多数品种总小穗数和穗粒数相关位点的遗传构成达到同质化的优化状态,使得本关联群体穗部性状相关位

点的遗传多样性降低,多态性位点较少。

优良基因聚合已被证明是提高小麦赤霉病抗性的有效途径<sup>[27]</sup>,也是增加小麦籽粒产量的正确选择<sup>[28]</sup>。Qin 等<sup>[29]</sup>利用自然群体开展粒质量相关基因 *TaGW2* 关联分析,发现 *TaGW2-6A/TaGW2-6B* 单倍型互作产生显著的加性效应,*Hap-6A-A/Hap-6B-1* 是提高千粒质量的最佳优异单倍型组合。利用本自然群体研究粒质量关联位点优异等位基因的聚合效应,发现粒长、粒宽和千粒质量表型值随着显著关联位点优异等位基因聚合数目的增加而提高,随着非优异等位基因聚合数目的增加而降低,表型性状与优异/非优异等位基因的聚合数目呈线性相关关系<sup>[20]</sup>。本研究仅检测到一个与穗粒数显著关联位点 AX-110378404-5A,且该位点在黄淮麦区小麦育种过程中已经历强烈选择,优异等位基因频率为 91.3%。小麦穗长、总小穗数直接影响穗粒数多少,本研究中穗粒数与穗长和总小穗数极显著正相关,相关系数分别为 0.376 和 0.633。穗长在本研究中变异系数较小,并被重复检测到 3 个显著关联位点,这些位点的优异等位基因聚合时呈现加性效应,3 个位点均具备优异等位基因的品种/系穗长平均增加 17.18%。总小穗数随着优异等位基因的聚合数目增加也呈现出增加的趋势,说明总小穗数关联位点优异等位基因聚合时也具有加性效应。那么,可否通过强化对穗长和总小穗数关联位点的选择来增加穗粒数,从而达到提高籽粒产量的育种目标呢?实践中长穗型小麦材料往往伴随着顶部小穗不育的现象,对穗长这一性状的选择过程中需要注意与其他产量相关性状基因的平衡,否则不一定收获好的效果。考虑到穗粒数与粒质量间的负相关关系<sup>[30]</sup>,黄淮麦区小麦高产育种过程中对穗部性状的遗传改良必须考虑与籽粒性状的平衡。

比较科农 9204 小麦与其母本冀麦 38 在穗部性状显著关联位点的优异等位基因频率,可以看到科农 9204 小麦穗长关联位点的优异等位基因频率较低,但总小穗数关联位点的优异等位基因频率与其亲本冀麦 38 相当。分析科农系列小麦穗部性状显著关联位点的遗传构成,可以看到,穗长和总小穗数关联位点的优异等位基因在子一代品种科农 199 和科农 2011 中得以传递,子二代品系科农 8024 (河北省冬小麦区域试验) 和科农 1002 (河北省冬小麦生产试验) 在更多的位点上聚合了优异等位基因,其穗长关联位点的优异等位基因频率高出黄淮麦区北片国家区域试验对照品种济麦 22 和良星 99。随着越来越多的重要农艺性状关键基因位点的挖掘,利

用分子标记选择技术聚合优异等位基因,有助于产量、品质等复杂性状遗传改良取得突破。本研究利用 7948 个 SNP 标记,结合 8 个环境下的穗部性状表型数据进行关联分析,共检测到 74 个与穗长、总小穗数、穗粒数和穗密度相关联的标记位点,其中 8 个位点为多环境稳定 SNP 位点。分析该 8 个位点的优异等位基因在黄淮海区小麦主栽品种/系的分布及其聚合效应,明确了本区域小麦亟须改良的穗部性状遗传位点,为小麦产量性状分子改良提供理论依据。

### 参考文献:

- [1] 何中虎,庄巧生,程顺和,于振文,赵振东,刘旭. 中国小麦产业发展与科技进步[J]. 农学学报,2018,8(1):99-106.  
He Z H, Zhuang Q S, Cheng S H, Yu Z W, Zhao Z D, Liu X. Wheat production and technology improvement in China [J]. *Journal of Agriculture*, 2018, 8(1): 99-106.
- [2] Chen F, Gao M X, Zhang J H, Zuo A H, Shang X L, Cui D Q. Molecular characterization of vernalization and response genes in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China [J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 13: 199. doi:10.1186/1471-2229-13-199.
- [3] 茹振钢,冯素伟,李淦. 黄淮海区小麦品种的高产潜力与实现途径[J]. 中国农业科学,2015,48(17):3388-3393. doi:10.3864/j.issn.0578-1752.2015.17.006.  
Ru Z G, Feng S W, Li G. High-yield potential and effective ways of wheat in Yellow and Huai River Valley facultative winter wheat region [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(17): 3388-3393.
- [4] Guo Z F, Zhao Y S, Röder M S, Reif J C, Ganai M W, Chen D J, Schnurbusch T. Manipulation and prediction of spike morphology traits for the improvement of grain yield in wheat [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 14435. doi:10.1038/s41598-018-31977-3.
- [5] Zhou Y P, Conway B, Miller D, Marshall D, Cooper A, Murphy P, Chao S M, Brown-Guedira G, Costa J. Quantitative trait loci mapping for spike characteristics in hexaploid wheat [J]. *The Plant Genome*, 2017, 10(2): 1-15. doi:10.3835/plantgenome2016.10.0101.
- [6] Yao J, Wang L X, Liu L H, Zhao C P, Zheng Y L. Association mapping of agronomic traits on chromosome 2A of wheat [J]. *Genetica*, 2009, 137(1): 67-75. doi:10.1007/s10709-009-9351-5.
- [7] Sukumaran S, Dreisigacker S, Lopes M, Chavez P, Reynolds M P. Genome-wide association study for grain yield and related traits in an elite spring wheat population grown in temperate irrigated environments [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(2): 353-363. doi:10.1007/s00122-014-2435-3.
- [8] 武玉国,吴承来,秦保平,王振林,黄玮,杨敏,尹燕桦. 黄淮冬麦区 175 个小麦品种的遗传多样性及 SSR 标记与株高和产量相关性状的关联分析[J]. 作物学报,2012,38(6):1018-1028.  
Wu Y G, Wu C L, Qin B P, Wang Z L, Huang W, Yang M, Yi Y P. Diversity of 175 wheat varieties from yellow and Huai River Valleys facultative wheat zone and association of SSR markers with plant height and yield related traits [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(6): 1018-1028. doi:10.3724/SP.J.1006.2012.01018.
- [9] Zhang D L, Hao C Y, Wang L F, Zhang X Y. Identifying loci influencing grain number by microsatellite screening in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Planta*, 2012, 236: 1507-1517. doi:10.1007/s00425-012-1708-9.
- [10] Cavanagh C R, Chao S M, Wang S C, Huang B E, Stephen S, Kiani S, Forrest K, Saintenac C, Brown-Guedira G L, Akhunova A, See D, Bai G H, 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 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(110): 8057-8062. doi:10.1073/pnas.1217133110.
- [11] Wang S H, Wong D, Forrest K, Allen A, Chao S M, Huang B E, Maccaferri M, Salvi S, Milner S G, Cattivelli L, Mastrangelo A M, Whan A, Stephen S, Barker G, Wieseke R, Plieske J, Lillemo M, Mather D, Appels R, Dolferus R, Brown-Guedira G, Korol A, Akhunova A R, Feuillet C, Salse J, Morgante M, Pozniak C, Luo M C, Dvorak J, Morell M, Dubcovsky J, Ganai M, Tuberosa R, Lawley C, Mikoulitch I, Cavanagh C, Edwards K J, Hayden M, Akhunov E. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2014, 12(6): 787-796. doi:10.1111/pbi.12183.
- [12] Winfield M O, Allen A M, Burrige A J, Barker G L, Benbow H R, Wilkinson P A, Coghill J, Waterfall C, Davassi A, Scopes G, Pirani A, Webster T, Brew F, Bloor C, King J, West C, Griffiths S, King I, Bentley A R, Edwards K J. High-density SNP genotyping array for hexaploid wheat and its secondary and tertiary gene pool [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(5): 1195-1206. doi:10.1111/pbi.12485.
- [13] Cui F, Zhang N, Fan X L, Zhang W, Zhao C H, Yang L J, Pan R Q, Chen M, Han J, Zhao X Q, Ji J, Tong Y P, Zhang H X, Jia J Z, Zhao G Y, Li J M. Utilization of a Wheat660K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of a major QTL for kernel number [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 3788. doi:10.1038/s41598-017-04028-6.
- [14] Ren T H, Hu Y S, Tang Y Z, Li C S, Yan B Z, Ren Z L, Tan F Q, Tang Z X, Fu S L, Li Z. Utilization of a Wheat55K SNP array for mapping of major QTL for temporal expression of the tiller number [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 333. doi:10.3389/fpls.2018.00333.
- [15] Juliana P, Poland J, Huerta-Espino J, Shrestha S, Crossa J, Crespo-Herrera L, Toledo F H, Govindan V, Mondal S, Kumar U, Bhavani S, Singh P K, Randhawa M S, He X Y, Guzman C, Dreisigacker S, Rouse M N, Jin Y, Pérez-Rodríguez P, Montesinos-López O A, Singh D, Rahman M M, Marza F, Singh R P. Improving grain yield, stress resilience and quality of bread wheat using large-scale



- genomics[J]. *Nature Genetics*, 2019, 51: 1530 – 1539. doi:10.1038/s41588-019-0496-6.
- [16] Mora F, Castillo D, Lado B, Matus I, Poland J, Belzile F, Von Zitzewitz J, del Pozo A. Genome-wide association mapping of agronomic traits and carbon isotope discrimination in a worldwide germplasm collection of spring wheat using SNP markers[J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35: 69. doi:10.1007/s11032-015-0264-y.
- [17] Sun C W, Zhang F Y, Yan X F, Zhang X F, Dong Z D, Cui D Q, 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 [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15 (8): 953 – 969. doi:10.1111/pbi.12690.
- [18] Muqaddasi Q H, Brassac J, Koppolu R, Plieske J, Ganal M W, Röder M S. *TaAPO-A1*, an ortholog of rice *ABER-RANT PANICLE ORGANIZATION 1*, is associated with total spikelet number per spike in elite European hexaploid winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 13853. doi:10.1038/s41598-019-50331-9.
- [19] Merk H L, Yarnes S C, Van Deynze A, Tong N K, Menda N, Mueller L A, Mutschler M A, Loewen S A, Myers J R, Francis D M. Trait diversity and potential for selection indices based on variation among regionally adapted processing tomato germplasm[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2012, 137 (6): 427 – 437. doi:10.21273/Jashs.137.6.427.
- [20] Zhang N, Zhang X L, Song L Q, Su Q N, Zhang S, Liu J J, Zhang W, Fu X Y, Zhao M H, Sun L J, Ji J, Qiao W C, Li H, He M Q, Li J M. Identification and validation of the favorable alleles for wheat kernel traits detected by genome-wide association study under different nitrogen environments [J]. *Euphytica*, 2020, 216: 52. doi:10.1007/s10681-020-2572-5.
- [21] Chen G F, Zhang H, Deng Z Y, Wu R G, Li D M, Wang M Y, Tian J C. Genome-wide association study for kernel weight-related traits using SNPs in a Chinese winter wheat population[J]. *Euphytica*, 2016, 212(2): 1 – 13. doi:10.1007/s10681-016-1750-y.
- [22] Zhang H X, Zhang F N, Li G D, Zhang S N, Zhang Z G, Ma L J. Genetic diversity and association mapping of agronomic yield traits in eighty six synthetic hexaploid wheat [J]. *Euphytica*, 2017, 213: 111. doi:10.1007/s10681-017-1887-3.
- [23] Ma F F, Xu Y F, Ma Z Q, Li L H, An D G. Genome-wide association and validation of key loci for yield-related traits in wheat founder parent Xiaoyan 6[J]. *Molecular Breeding*, 2018, 38 (7): 91. doi:10.1007/s11032-018-0837-7.
- [24] Cui F, Ding A M, Li J, Zhao C H, Wang L, Wang X Q, Qi X L, Li X F, Li G Y, Gao J R, Wang H G. QTL detection of seven spike-related traits and their genetic correlations in wheat using two related RIL populations[J]. *Euphytica*, 2012, 186: 177 – 192. doi:10.1007/s10681-011-0550-7.
- [25] Shi W P, Yue L Q, Cheng J Y, Guo J H, Li L L, Xie K D, Dong J R, Xu Y H, Guo J, Zhou M X. A genome-wide associate study reveals favorable alleles conferring apical and basal spikelet fertility in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 2018, 38: 146. doi:10.1007/s11032-018-0906-y.
- [26] Sukumaran S, Lopes M, Dreisigacker S, Reynolds M. Genetic analysis of multi-environmental spring wheat trials identifies genomic regions for locus-specific trade-offs for grain weight and grain number[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131: 985 – 998. doi:10.1007/s00122-017-3037-7.
- [27] Zheng Z, Gao S, Zhou M X, Yan G J, Liu C J. Enhancing *Fusarium* crown rot resistance by pyramiding large-effect QTL in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 2017, 37: 107. doi:10.1007/s11032-017-0708-7.
- [28] Li F J, Wen W E, Liu J D, Zhang Y, Cao S H, He Z H, Rasheed A, Jin H, Zhang C, Yan J, Zhang P Z, Wan Y X, Xia X C. Genetic architecture of grain yield in bread wheat based on genome-wide association studies [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19: 168. doi:10.1186/s12870-019-1781-3.
- [29] Qin L, Hao C Y, Hou J, Wang Y Q, Li T, Wang L F, Ma Z Q, Zhang X Y. Homologous haplotypes, expression, genetic effects and geographic distribution of the wheat yield gene *TaGW2* [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 107. doi:10.1186/1471-2229-14-107.
- [30] Miralles D J, Slafer G A. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2007, 145 (2): 139 – 149. doi:10.1017/S0021859607006752.