

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.51075

河南省 200 份小麦品种苗期茎基腐病抗性鉴定与全基因组关联分析

鲁雅妮^{1,2,3} 丁超杰^{2,3} 张煜^{2,3} 杜习军^{2,3} 齐学礼^{2,3} 胡琳^{2,3}
许为钢^{1,2,3,*}

¹ 河南农业大学农学院, 河南郑州 450046; ² 河南省作物分子育种研究院 / 河南省小麦种质资源与遗传改良重点实验室, 河南郑州 450002; ³ 神农种业实验室, 河南郑州 450002

摘要: 小麦茎基腐病(*Fusarium crown rot*, FCR)是世界性小麦土传真菌性病害。近年来, 该病害在我国长江中下游及黄淮麦区持续加重发生。然而, 当前国内缺乏抗病性突出的小麦品种资源。因此, 筛选抗病种质、挖掘抗病基因已成为小麦抗性育种的重要研究方向。为筛选 FCR 的优异抗源、挖掘抗病基因, 本研究利用黄淮麦区优势病原菌假禾谷镰刀菌(*F. pseudograminearum*)菌株 WZ-8A, 对 133 份地方品种及 67 份现代品种进行苗期抗性鉴定, 并利用获得的表型数据结合小麦 660K 基因型数据进行全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)。结果表明, 供试品种中仅秃头麦(杞县)、早洋麦、百泉 41、开麦 18、周麦 24、04 中 36、豫麦 35 和中育 3 号 8 个品种表现中抗。GWAS 分析共检测到 30 个与抗性显著相关的位点, 其中 2 个位点(*SNP AX-111055517* 和 *SNP AX-110584552*)在多种模型及环境下稳定出现。进一步对这 2 个显著位点所在的基因组区域进行基因功能注释及表达模式分析, 发现 *TraesCS4B02G048500* 可能为潜在抗病候选基因。本研究鉴定出 8 个苗期中抗种质材料, 挖掘到的显著性位点和预测基因为后续抗病育种等工作提供了资源、思路和理论依据。

关键词: 小麦; 茎基腐病; 苗期抗性; 全基因组关联分析; 候选基因

Identification and genome-wide association analysis of seedling-stage *Fusarium crown rot* resistance in 200 wheat cultivars from Henan province, China

Lu Ya-Ni^{1,2,3}, Ding Chao-Jie^{2,3}, Zhang Yu^{2,3}, Du Xi-Jun^{2,3}, Qi Xue-Li^{2,3}, Hu Lin^{2,3}, and Xu Wei-Gang^{1,2,3,*}

¹ College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, Henan, China; ² Henan Academy of Crops Molecular Breeding / Key Laboratory for Wheat Germplasm Resources and Genetic Improvement in Henan Province, Zhengzhou 450002, Henan, China; ³ the Shennong Laboratory, Zhengzhou 450002, Henan, China

Abstract: *Fusarium crown rot* (FCR) is a globally prevalent soil-borne fungal disease of wheat. In recent years, its incidence has steadily increased in the middle-lower Yangtze River and Huang-Huai wheat-growing regions of China. However, wheat cultivars with strong resistance remain scarce. As a result, the identification of resistant germplasm and the discovery of resistance genes have become key priorities in resistance breeding. In this study, the dominant FCR pathogen *Fusarium pseudograminearum* strain WZ-8A, isolated from the Huang-Huai wheat region, was used to evaluate seedling-stage resistance in 133 landrace cultivars and 67 modern cultivars from Henan province. Phenotypic data were integrated with wheat 660K SNP genotyping data to perform a genome-wide association study (GWAS). The results revealed that only eight cultivars—Tutoumai (Qixian), Zaoyangmai, Baiquan 41, Kaimai 18, Zhoumai 24, 04 Zhong 36, Yumai 35, and Zhongyu 3—exhibited moderate resistance. GWAS identified 30 significant loci, with two SNPs (*AX-111055517* and *AX-110584552*) consistently detected across multiple models and environ-

本研究由国家重点研发计划项目(2023YFD1200401), 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-03-7), 国家重点研发计划项目(2023YFF1001502)和神农种业实验室“一流课题”项目(SN01-2022-01)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2023YFD1200401), the China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-03-7), the National Key Research and Development Program of China (2023YFF1001502), and the “First-class Project” of Shennong Laboratory (SN01-2022-01).

* 通信作者(Corresponding author): 许为钢, E-mail: xuwg1958@163.com

第一作者联系方式: E-mail: yanilu1209@outlook.com

Received (收稿日期): 2024-08-12; Accepted (接受日期): 2025-10-30; Published online (网络出版日期): 2025-11-14.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20251114.1439.002>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

ments. Functional annotation and expression analysis of candidate regions suggested that *TraesCS4B02G048500* may be a key resistance gene. This study identified eight moderately resistant wheat accessions at the seedling stage, and the significant loci and putative genes discovered provide valuable resources, insights, and a theoretical foundation for future FCR resistance breeding and related research.

Keywords: wheat; Fusarium crown rot; seedling resistance; genome-wide association study; candidate gene

小麦茎基腐病是全球性病害, 主要由镰刀属真菌(*Fusarium*)引起^[1]。该病害可在小麦全生育期发生, 症状包括小麦萌发期烂种无法正常萌发、幼苗死亡、茎基部褐变, 后期出现枯白穗、籽粒干瘪, 严重影响品质并降低产量^[2]。优势致病菌禾谷镰孢菌(*F. graminearum*)产生的脱氧雪腐镰刀菌烯醇(deoxynivalenol, DON)等毒素存在于穗部^[3], 具有细胞毒性, 威胁食品安全与人畜健康^[4]。

近年来, 国内外学者从抗性遗传位点与基因挖掘和种质资源评价等方面开展了广泛研究。在抗性位点挖掘方面, 目前已在小麦全部 21 条染色体上鉴定出 140 余个与 FCR 抗性相关的位点^[5-9]。例如, Ma 等^[10]在 3BL 染色体上检测到 1 个 FCR 主效数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL), 可以解释高达 48.8% 的表型变异; Poole 等^[11]利用 Sunco/Macon 和 Sunco/Otis 构建的重组自交系, 在 2B、3B、4B、4D 和 7A 染色体上检测到多个 FCR 相关 QTL, 其中 3B 染色体上的位点可解释 36.0% 的表型变异。在基因功能研究方面, Zhang 等^[12]发现热休克蛋白基因 *TaHSP18.6* 和脱乙酰化酶 *TaSRT1* 相互作用, 通过调节普通小麦生长素含量, 负调控小麦茎基腐病的抗性; Yang 等^[13]提出 *TaSnRK1 α* -*TaCAT2* 模型通过清除普通小麦中的活性氧, 正向调控小麦茎基腐病的抗性。在抗病种质资源评价方面, 目前尚未发现对 FCR 免疫或高抗的小麦材料, 我国主推品种多数表现为感病。苗期抗性鉴定周期短、重复性强, 是 FCR 抗性资源筛选与遗传定位的重要阶段。国内外已针对不同遗传背景、不同生态区的小麦种质开展苗期抗病性大规模筛选, 陆续鉴定到 Sunco、2-49、EGA Wylie、CSCR6、CI12633、偃麦 316、开麦 26、许科 718、04 中 36、石优 17 号和苏麦 3 号等抗性品种^[10, 14-24]; 相比之下, 成株期抗病种质筛选更贴近生产实际, 直接关联产量损失, 是 FCR 抗病品种筛选的核心目标; 然而, 与苗期相比, 成株期鉴定受环境因素影响较大、周期长、技术难度高, 且部分品种表现苗期感病而成株期抗病^[24], 因此成株期抗性评价同样不可或缺。目前已报道的成株期抗性品种包括 Gala、Sunco、2-49、EGA Wylie、周麦 18、存麦 128、中育 1123 和 YN903-18 等^[22-29]。关于

小麦茎基腐病苗期与成株期抗性表现是否一致, 以及两者间的相关性如何, 目前研究结论尚不统一^[30-31], 还需进一步鉴定并验证。总体而言, 现有主效抗病基因数量有限, 可利用抗源匮乏, 仍是当前小麦抗茎基腐病育种面临的主要挑战。

为筛选小麦茎基腐病抗源材料, 挖掘抗病位点, 本研究对 200 份河南省小麦品种进行苗期抗性鉴定和全基因组关联分析, 旨在为小麦抗茎基腐病育种提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料和致病菌

200 份河南省小麦品种包括 133 份地方品种及 67 份近 80 年来大面积推广的主要品种及骨干亲本, 均由河南省农业科学院小麦分子育种团队提供。致病菌为黄淮麦区小麦茎基腐病优势生理小种假禾谷镰孢菌株 WZ-8A, 由河南农业大学植物保护学院病害研究室提供。

1.2 小麦茎基腐病苗期抗性鉴定与评价

麦粒培养基的制备: 将麦粒淘洗后清水浸泡 24 h, 沥干装入聚乙烯塑料袋, 经 121℃ 高压灭菌 60 min 并冷却至室温; 取在马铃薯葡萄糖培养基上 25℃ 暗培养 7 d 的假禾谷镰孢菌, 用灭菌打孔器制成直径 1 cm 的菌饼, 每袋接入 3~5 个菌饼, 每 2 d 揉袋混匀, 至麦粒出现红色病原菌分泌物即制备完成。

室内苗期抗性鉴定: 种子经 0.5% 过氧化氢处理 48 h 后播种于营养土-蛭石(2:1)基质中, 每个材料设置 3 次重复, 每重复 20 株。幼苗一叶一心期将带菌麦粒贴于幼苗地下茎接种, 对照组用无菌麦粒, 接种后于 25℃/15℃、14 h 光照/10 h 黑暗条件下培养 28 d, 调查发病情况。

苗期病情调查方法: 取培养 28 d 的小麦幼苗, 用清水冲洗根部及茎基部, 依据 Poole 等^[11]的分级方法对病情等级进行统计调查, 并计算病情指数。0 级: 无发病; 1 级: 地中茎褐变或第一叶鞘轻度症状; 3 级: 第一叶鞘明显褐变、未变黑; 5 级: 第一叶鞘变黑或第二叶鞘褐变; 7 级: 第三叶鞘褐变、植株发育迟缓或濒死; 9 级: 植株死亡。

病情指数=Σ(各病级株数 × 各病级代表值) / (总株数 × 最高级代表值) × 100。

根据病情指数进行抗性评价^[11]: 免疫(immunity, I)为 0, 高抗(high resistance, HR)为 0.01~10.00, 中抗 (medium resistance, MR) 为 10.01~20.00, 中感 (medium susceptibility, MS)为 20.01~30.00, 高感 (high susceptibility, HS)为> 30.00。

1.3 群体结构及连锁不平衡分析方法

基因分型参考本课题组已发表的小麦 660K 基因型数据^[32]。用 Tassel 5.0 软件将标记转换为 vcf 格式, 在 Linux 系统下经 VCF tools 0.1.16 编辑后, 使用 ADMIXTURE 1.3.0 计算群体结构; 通过 Mega11.0.13 构建邻近连接树; 采用 VCF2PCA Cluster 进行主成分分析; 利用 PopLDdecay 3.41 分析位点间连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)及绘制衰减距离图, 根据 LD 系数 $r^2 = 0.4$ 时对应的物理位置确定目的基因候选区段^[33]。

1.4 全基因组关联分析

利用 mrMLM^[34]、FASTmrMLM^[35]、FASTmrEMMA^[36]、pLARmEB^[37]、ISIS EM-BLASSO^[38]、pKWmEB^[39]和 IIIVmrMLM^[40-41]7 种方法进行小麦茎基腐病的全基因组关联分析, 设定性状显著关联阈值优势对数(logarithm of odds, LOD)≥3 筛选关联位点。关联结果染色体分布图在网址 <https://www.bioinformatics.com.cn> 上绘制; 曼哈顿图由 Graphpad Prism 10.1.2 绘制。

1.5 候选基因的预测和分析

对关联分析显著的位点, 在 IWGSC RefSeq v1.0 数据库查找单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点物理位置上、下游候选区段内的基因, 结合功能注释和表达量差异确定候选基因。基因功能注释通过 Triticeae-GeneTribe 数据库搜索; 表达量差异参考已发表的差异表达基因数据^[42], 同时对候选基因进行抗感品种接种假禾谷镰刀菌 48 h 后的实时荧光定量 PCR (quantitative

real-time polymerase chain reaction, qRT-PCR)检测。抗感品种接种后实时 qRT-PCR 检测方法: 抗病品种选择现代品种 04 中 36 和地方品种秃头麦(杞县), 感病品种选择矮抗 58, 种子按照室内苗期抗性鉴定方法播种, 于幼苗一叶一心期滴入 10 μL 孢子浓度为 1×10^6 个 mL^{-1} 的孢子悬浮液, 24 h 后取其根茎部, 3 个生物学重复, 提取 RNA 并将其反转录获得 cDNA。以上述 cDNA 为模板, 使用 NCBI 中的 Primer-BLAST 设计目的基因特异性引物。正向引物序列为 5'-CTCTCCCCCTTCACCGACTA-3'; 反向引物序列为 5'-CGATGACGGGGTCAGAGATG-3'。qRT-PCR 采用 12.5 μL 反应体系: 2×qPCR SYBR Green Master Mix 6.25 μL, 上下游引物各($10 \mu\text{mol L}^{-1}$) 0.5 μL, cDNA 模板($50 \mu\text{g} \mu\text{L}^{-1}$) 1 μL, ddH₂O 4.25 μL。扩增程序为 95℃预变性 30 s, 95℃变性 5 s, 60℃退火/延伸 30 s, 变性和退火/延伸共计 39 个循环, 每组试验设置 3 组重复, 内参基因为 *actin*, 使用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 计算目的基因的相对表达量。

1.6 数据分析

利用 Excel 2019 进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 供试 200 个小麦品种的苗期茎基腐病抗性鉴定与评价

基于 3 次重复试验中最高病情指数统计分析(供试小麦品种的苗期茎基腐病抗性 3 次鉴定结果详见附表 1, 抗、感品种表型对比见图 1), 未筛选到对茎基腐病表现免疫与高抗的品种; 表现中抗的品种有 8 个, 占供试品种的 4%, 分别为开麦 18、秃头麦(杞县)、周麦 24、中育 3 号、百泉 41、04 中 36、早洋麦和豫麦 35 (表 1); 表现中感的品种有红穗麦、豫麦 47、新麦 18、新麦 29 等 38 个(表 1); 其余 154 个品种均表现为高感, 占供试品种的 77%。结果表明, 河南省小麦缺乏高抗茎基腐病品种, 筛选出的 8 个中抗品种为抗病育种工作提供了重要的种质资源。

表 1 供试小麦品种的苗期茎基腐病抗性鉴定结果(中抗和中感)
Table 1 Identification results of tested wheat cultivars for Fusarium crown rot resistance at the seedling stage (MR and MS)

品种 Cultivar	病情指数 Disease index	抗病类型 Resistant type	品种 Cultivar	病情指数 Disease index	抗病类型 Resistant type
开麦 18 Kaimai 18	17.13±1.73	MR	山前麦 Shanqianmai	23.25±0.09	MS
秃头麦(杞县) Tutoumai (Qixian)	17.37±0.92	MR	郑麦 379 Zhengmai 379	23.37±1.23	MS
周麦 24 Zhoumai 24	17.39±2.31	MR	红穗白 Hongsuibai	23.51±2.40	MS
中育 3 号 Zhongyu 3	17.61±2.39	MR	鲫鱼鳞 Jiyulin	23.60±2.45	MS

(续表 1)

品种 Cultivar	病情指数 Disease index	抗病类型 Resistant type	品种 Cultivar	病情指数 Disease index	抗病类型 Resistant type
葫芦头 Hulutou	17.68±2.44	MS	知了麦 Zhiliaomai	23.61±1.39	MS
百泉 41 Baiquan 41	17.82±2.03	MR	白拳芒 Baiquanmang	23.82±2.01	MS
04 中 36 04 zhong 36	18.02±1.53	MR	新麦 29 Xinmai 29	24.06±2.26	MS
早洋麦 Zaoyangmai	18.82±0.62	MR	红蚰子头(鲁山) Hongyouzitou (Lushan)	24.11±0.89	MS
豫麦 58 Yumai 58	18.91±4.42	MS	白火麦 Baihuomai	24.19±5.01	MS
周麦 22 Zhoumai 22	18.98±4.26	MS	豫麦 70-36 Yumai 70-36	24.47±4.10	MS
豫麦 35 Yumai 35	19.53±0.37	MR	硬八装 Yingbazhuang	24.51±4.13	MS
豫麦 30 Yumai 30	19.98±9.11	MS	短秆糙(罗山) Duangancao (Luoshan)	24.54±0.46	MS
红穗麦 Hongsuimai	20.08±0.08	MS	百农 207 Bainong 207	24.76±0.84	MS
豫麦 47 Yumai 47	20.11±0.88	MS	红麦 Hongmai	25.61±1.20	MS
白麦(鲁山 2) Baimai (Lushan 2)	20.66±1.61	MS	矮丰 3 号 Aifeng 3	25.63±0.69	MS
新麦 18 Xinmai 18	20.70±2.70	MS	密穗麦 Misuimai	25.66±2.50	MS
黄瓜先(郾城) Huangguaxian (Yancheng)	20.98±2.68	MS	四能干 Sinenggan	25.73±2.71	MS
07H508-05-3	21.27±0.19	MS	小籽红 Xiaozihong	25.74±1.43	MS
出山豹(嵩县 2) Chushanbao (Songxian 2)	21.28±1.45	MS	白芒红(西华 3) Baimanghong (Xihua 3)	26.04 ±1.04	MS
白渗麦 Baishenmai	21.85±0.37	MS	蚰子麦(清丰) Youzimai (Qingfeng)	26.38±2.01	MS
二芒麦(叶县) Ermangmai (Yexian)	22.28±1.36	MS	郑州 6 号 Zhengzhou 6	26.40±2.33	MS
死芒麦 Simangmai	22.57±4.04	MS	红曲芒 Hongqumang	26.47±1.20	MS
豫麦 15 Yumai 15	23.15±4.21	MS	西农 979 Xinong 979	26.52±3.48	MS

MR: 中抗; MS: 中感。MR: medium resistance; MS: medium susceptibility.



图 1 抗、感品种表型对比
Fig. 1 Phenotypic comparison between resistant and susceptible cultivars
左为抗病品种 04 中 36; 右为感病品种矮抗 58。The left is resistant cultivar 04 zhong 36; the right is susceptible cultivar Aikang 58.

2.2 供试品种抗茎基腐病全基因组关联分析

2.2.1 群体结构和连锁不平衡分析 对 200 份材料进行群体结构划分, 首先将 K 值设置为 1~5, 当 $K =$

2 时 CV error 值显著降低(图 2-a), 被认为是最优群体结构划分(图 2-b)。系统进化树显示有 2 个大分支(图 2-c), 主成分分析(principal component analysis, PCA)图同样可以将供试材料分为 2 个大的亚群(图 2-d), 其中亚群 1 主要为现代育成品种, 亚群 2 主要为地方品种。作图群体的 LD 衰减距离为 $r^2 = 0.4$ 时对应的物理距离为 2.1 Mb (图 3)。

2.2.2 全基因组关联分析 对 200 份小麦品种 3 个环境下的茎基腐病病情指数进行全基因组关联分析(分析结果见附表 2), 并绘制了染色体分布图(图 4)和曼哈顿图(图 5), 共检测到 30 个显著关联位点(表 2), 分别定位在 1A、3A、4A、5A、6A、7A、1B、3B、4B、5B、7B、1D、2D、3D、4D 和 6D 染色体上。通过整合 3 个环境的 GWAS 结果, 发现位于 7A 染色体上的 *SNP AX-108962340* 和 *SNP AX-110529952*、1B 染色体上的 *SNP AX-111539199*、3B 染色体上的 *SNP AX-108806094*、7B 染色体上的 *SNP AX-111780551*、2D 染色体上的 *SNP AX-108993485* 以及 6D 染色体上的 *SNP AX-111265237* 在 2 个环境

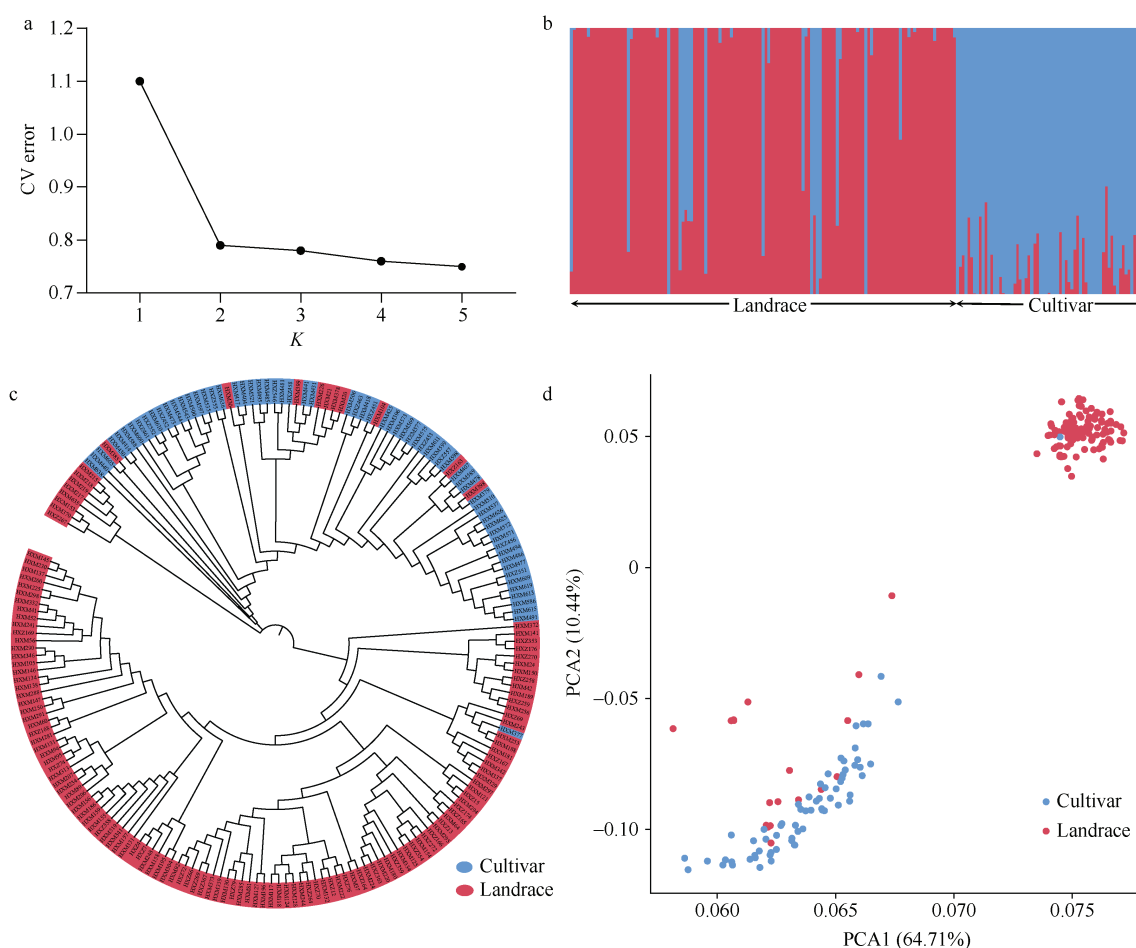


图 2 群体结构分析结果

Fig. 2 Results of population structure analysis

a. 根据 CV error 值初步确定关联作图群体的亚群数; b. 群体结构分析; c. 进化树分析; d. PCA 图。图中红色表示地方品种; 蓝色表示现代育成品种。

a. the number of subgroups in the mapping population was preliminarily determined according to the CV error value; b. structure analysis; c. phylogenetic tree analysis; d. principal component analysis (PCA) figure. Red indicates landraces; blue indicates modern cultivars.

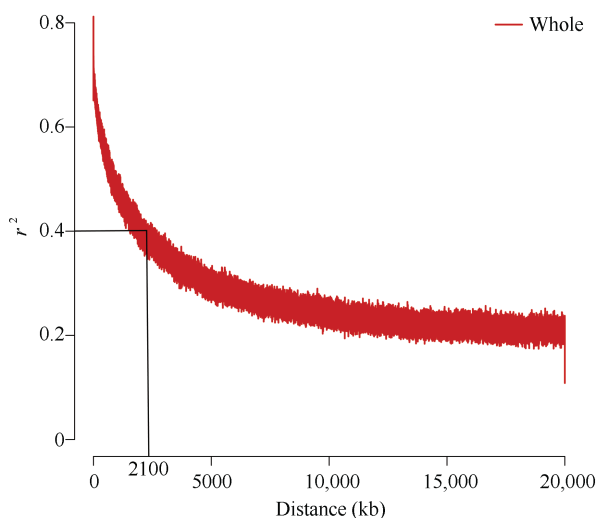


图 3 200 份小麦品种 LD 衰减距离图

Fig. 3 LD decay distance of 200 wheat cultivars

中均稳定检测到; 4B 染色体上的 *SNP AX-111055517* 和 7B 染色体上的 *SNP AX-110584552* 均在 3 个环境中检测到, 说明其邻近区域可能存在调控小麦苗期茎基腐病抗性的稳定遗传位点或基因。

2.2.3 候选基因预测 基于在 3 个环境中均稳定存在的 2 个显著关联位点, 本研究利用 IWGSC RefSeq v1.0 参考基因组检索其物理区间内的候选基因, 结果显示, 位于 *SNP AX-111055517* 区间内的高可信度基因共 30 个; 在 *SNP AX-110584552* 区间内为 26 个。通过分析这些候选基因在接种病原菌前后的转录组表达谱(图 6-a~c)发现, 仅 *SNP AX-111055517* 位点区间内的 3 个基因(*TraesCS4B02G045700*、*TraesCS4B02G046500* 和 *TraesCS4B02G048500*)在接种前后的表达量差异达到显著水平。利用 Triticeae-GeneTribe 数据库搜索上述高可信度基因并进行功

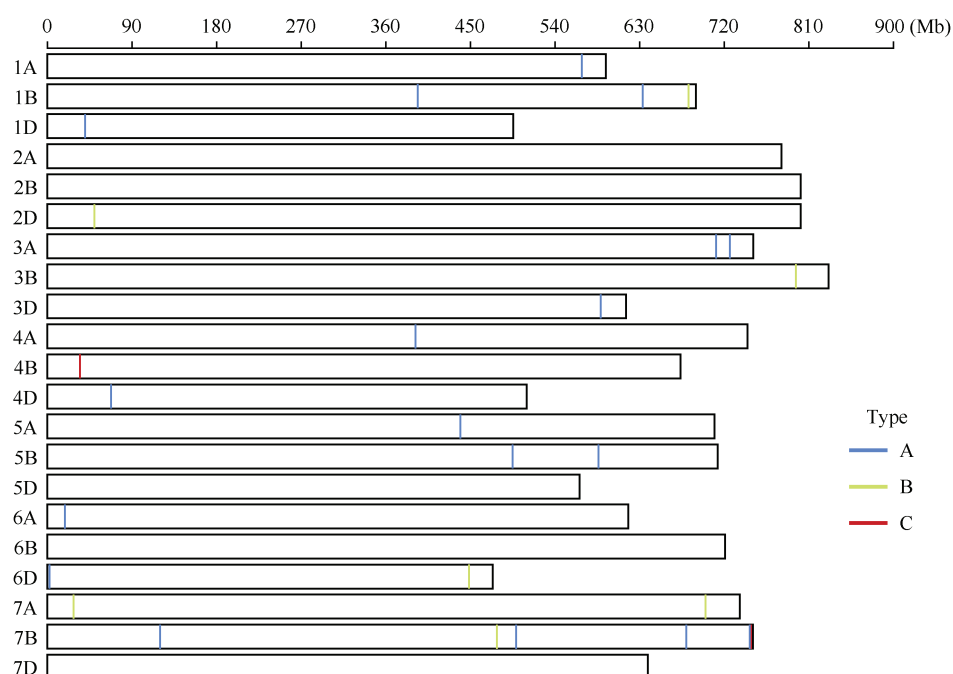


图 4 3 次显著抗性位点检测结果染色体分布图

Fig. 4 Chromosome distribution of significant resistance loci identified across three years

A、B、C 分别代表在 1、2 和 3 个环境中被检测到。A, B, and C represent being detected in one, two, and three environments, respectively.

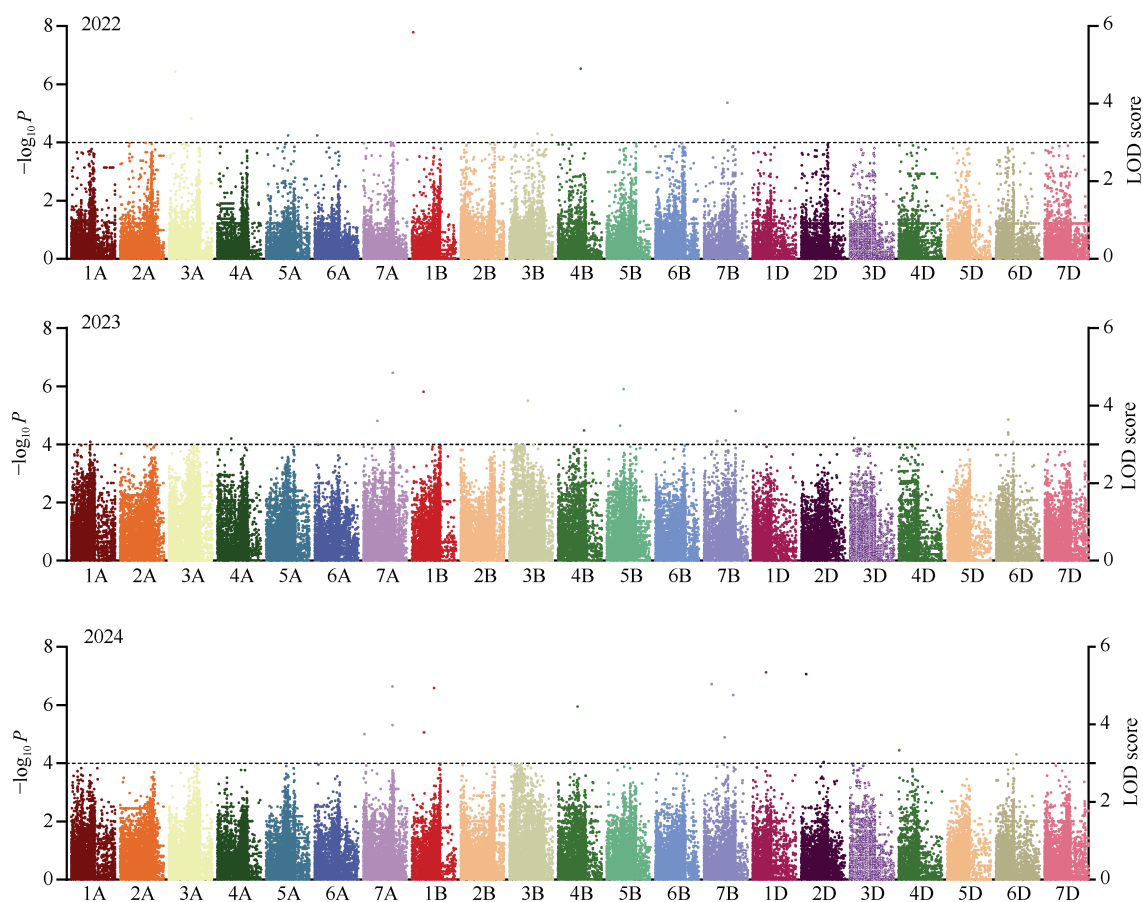


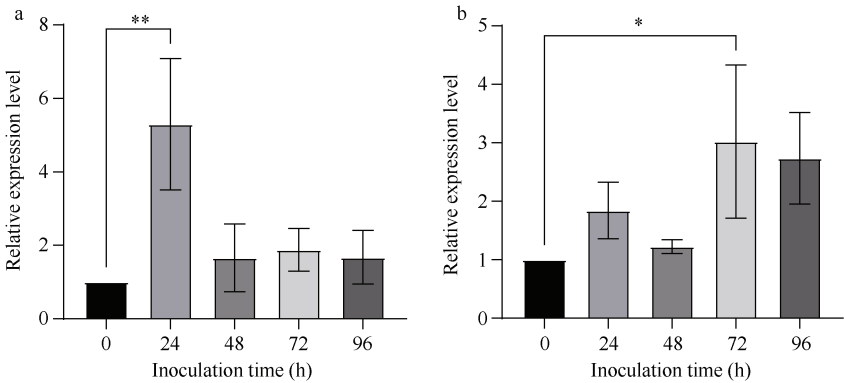
图 5 供试品种的茎基腐病病情指数曼哈顿图

Fig. 5 Manhattan plots of Fusarium crown rot disease index in tested wheat cultivars

表 2 供试小麦苗期茎基腐病显著抗性位点检测结果
Table 2 Results of significant resistance loci to wheat crown rot

标记 Marker	染色体 Chromosome	位置 Position (Mb)	LOD 值 LOD value	R ² 值 R ² value (%)	环境 Environment	方法 Method
AX-110558351	1A	568.572	3.342–3.538	2.790–2.839	2	3, 5
AX-109891083	3A	711.403	5.050	5.968	1	4
AX-108862176	3A	726.114	4.246	6.314	1	4
AX-108782079	4A	391.543	3.584	3.319	2	1
AX-111505478	5A	439.398	3.214	3.390	1	5
AX-110609154	6A	18.702	3.302	2.312	1	5
AX-111046608	7A	700.110	4.452	5.218	3	6
AX-108962340	7A	27.881	3.757–4.242	4.180–9.198	2, 3	2, 5
AX-110529952	7A	700.169	5.330–8.190	6.314–11.748	2, 3	2, 3, 5
AX-110465087	1B	633.326	5.613	5.977	1	5
AX-111701470	1B	394.063	3.811–7.592	2.474–8.475	3	1, 3, 6
AX-111539199	1B	682.179	3.120–5.402	1.942–5.842	2, 3	1, 3, 5
AX-108806094	3B	796.307	3.048–13.383	3.707–8.887	1, 2	1, 2, 3, 4
AX-111055517	4B	34.765	3.239–5.036	2.468–12.607	1, 2, 3	1, 3, 4, 5, 6
AX-110923840	5B	494.795	4.555	3.673	2	5
AX-109833911	5B	586.274	3.751–4.655	2.588–3.622	2	3, 5
AX-110584552	7B	748.346	3.459–6.850	3.674–11.655	1, 2, 3	1, 2, 3, 5
AX-111780551	7B	478.188	3.741–5.036	2.145–7.235	1, 3	1, 5
AX-109425763	7B	119.899	3.191	1.834	2	5
AX-110573466	7B	498.543	3.592	1.846	2	3
AX-109902289	7B	746.970	5.923	6.373	2	4
AX-94821517	7B	679.794	3.679	2.855	3	5
AX-111080917	1D	40.172	5.271	3.436	3	3
AX-108993485	2D	50.014	4.459–9.507	6.860–12.562	2, 3	1, 4, 6, 7
AX-111084917	3D	588.485	3.237	2.069	2	5
AX-110548692	4D	67.803	3.446	1.763	3	3
AX-111265237	6D	448.430	3.004–3.611	6.754–7.184	2, 3	2
AX-108942273	6D	2.358	3.283	1.997	2	5
AX-109486821	6D	2.446	3.684	2.430	2	3
AX-111521306	6D	2.427	4.071	5.593	2	4

环境: 1、2、3 表示 2022 年、2023 年、2024 年苗期茎基腐病病情指数; 方法: 1、2、3、4、5、6、7 分别依次表示 FASTmrMLM、pKWmeB、pLARmeB、IIIVmrMLM、ISIS EM-BLASSO、FASTmrEMMA、mrMLM 这 7 种关联分析方法。
Environment: 1, 2, and 3 indicate FCR disease index in 2022, 2023, and 2024; Method: 1, 2, 3, 4, 5, 6, and 7 indicate FASTmrMLM, pKWmeB, pLARmeB, IIIVmrMLM, ISIS EM-BLASSO, FASTmrEMMA, and mrMLM, respectively.



(图 6)

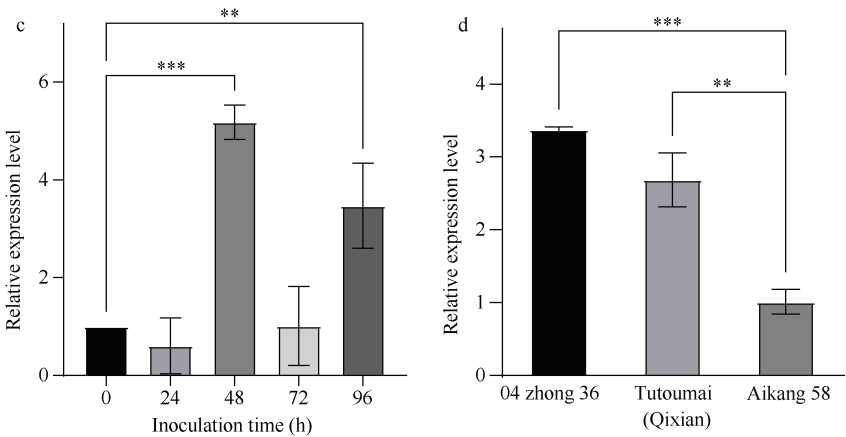


图 6 预测基因的相对表达量差异

Fig. 6 Relative expression differences of predicted candidate genes

a、b、c 分别代表 *TraesCS4B02G045700*、*TraesCS4B02G046500* 和 *TraesCS4B02G048500*; *、**和***分别表示接种后某一时间与 0 h 相比差异显著($P < 0.05$)、极显著($P < 0.01$)和极其显著($P < 0.001$)。d 为接种假禾谷镰刀菌 48 h 后, 抗、感品种中 *TraesCS4B02G048500* 基因的 qRT-PCR 表达分析结果; **和***分别代表两抗病品种与感病品种矮抗 58 相比差异极显著($P < 0.01$)和极其显著($P < 0.001$)。显著性差异检验采用单因素方差分析。

a, b and c represent *TraesCS4B02G045700*、*TraesCS4B02G046500* and *TraesCS4B02G048500*, respectively; *, ** and *** indicate significant ($P < 0.05$), highly significant ($P < 0.01$), and extremely significant ($P < 0.001$) differences compared with 0 h after inoculation. d shows the qRT-PCR results of *TraesCS4B02G048500* in resistant and susceptible cultivars 48 h after inoculation with *Fusarium pseudograminearum*; ** and *** mean that the two resistant cultivars show significantly different at $P < 0.01$ and $P < 0.001$ compared with the susceptible cultivar Aikang 58, respectively. Significant differences were determined using one-way analysis of variance (ANOVA).

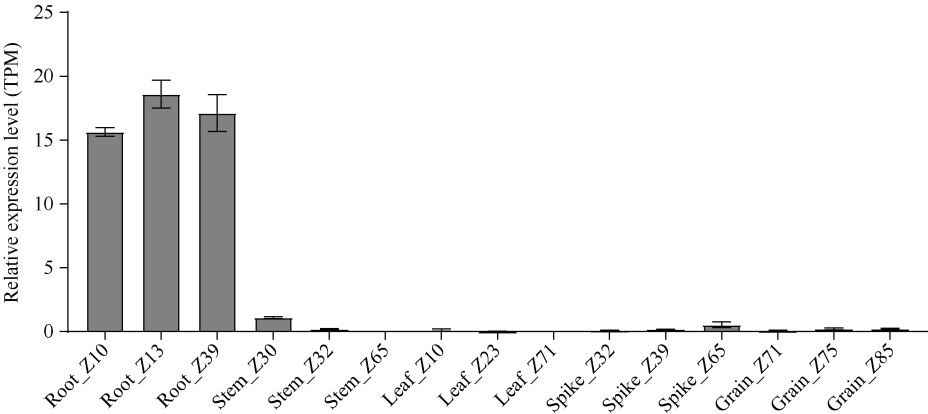


图 7 *TraesCS4B02G048500* 在小麦不同部位的表达量

Fig. 7 Expression levels of *TraesCS4B02G048500* in different wheat tissues

TPM: 每千个碱基的转录每百万映射的转录本。TPM: transcript per kilobase per million mapped reads.

表 3 候选基因的功能注释

Table 3 Functional annotation of candidate genes

标记 Marker	染色体 Chromosome	位置 Position (Mb)	候选基因 Candidate gene	功能注释 Functional annotation
AX-111055517	4B	34.765	<i>TraesCS4B02G045500</i>	14-3-3 蛋白 A 14-3-3-like protein A
			<i>TraesCS4B02G048500</i>	推定的 12-氧-代植物二烯酸还原酶 5 Putative 12-oxo-phytodienoic acid reductase 5
AX-110584552	7B	748.346	<i>TraesCS7B02G495200</i>	核苷酸结合位点-富亮氨酸重复序列抗病蛋白家族 Disease resistance protein (NBS-LRR class) family
			<i>TraesCS7B02G495700</i>	含 BTB/POZ 与 MATH 结构域蛋白 3 BTB/POZ and MATH domain-containing protein 3

(续表 3)

标记 Marker	染色体 Chromosome	位置 Position (Mb)	候选基因 Candidate gene	功能注释 Functional annotation
AX-110584552	7B	748.346	<i>TraesCS7B02G496000</i>	核苷酸结合位点-富亮氨酸重复序列抗病蛋白家族 Disease resistance protein (NBS-LRR class) family
			<i>TraesCS7B02G496500</i>	核苷酸结合位点-富亮氨酸重复序列抗病蛋白家族 Disease resistance protein (NBS-LRR class) family
			<i>TraesCS7B02G497100</i>	核苷酸结合位点-富亮氨酸重复序列抗病蛋白家族 Disease resistance protein (NBS-LRR class) family
			<i>TraesCS7B02G497500</i>	抗病蛋白 RPM1 Disease resistance protein RPM1

能注释, 筛选到 8 个与抗病相关的基因(表 3)。结合功能注释和相对表达量分析, *TraesCS4B02G048500* 在 2 种分析方法中均为预测候选基因。为初步验证该基因, 在接种假禾谷镰刀菌 48 h 后, 采用 qRT-PCR 检测抗、感品种中该基因的表达水平。结果显示(图 6-d), 抗病品种中该基因的相对表达量显著高于感病品种。此外, 通过 Wheat Omics 中对该基因组表达模式进行分析(图 7), 发现其在根中特异表达, 进一步支持其可能参与小麦对茎基腐病抗性反应的推断。

3 讨论

本研究对 200 份小麦品种进行了苗期茎基腐病抗性鉴定, 结果显示供试材料中未发现免疫及高抗品种, 仅筛选出 8 份表现为中抗水平的品种和 38 个中感品种, 其中现代育成品种 20 个, 地方品种 26 个, 表明地方品种也蕴含丰富的抗源, 为小麦茎基腐病的鉴定工作提供了新的方向。部分供试品种在其他研究中已有抗性评价记录, 多数结果与本研究的鉴定结论一致, 如品种矮抗 58、平安 8 号、许科 718 等在杨云^[43]、金京京等^[20]的不同研究中也表现为高感。在本研究中筛选的 8 个中抗茎基腐病品种中, 04 中 36 在金京京等^[20]的研究中鉴定为苗期抗茎基腐病。然而, 部分品种的抗性评价存在不一致现象, 以西农 979 为例, 本研究评定为中感, 而在不同文献中分别报道为抗病或高感。这种差异可能源于鉴定方法的不同, 如鉴定结果为抗病的研究^[23]用的是茎基部滴注法; 而鉴定结果为高感的研究^[43]用的是菌土法; 其他常见方法还包括幼苗浸泡法^[44]、菌液浸种接种法等^[45-46]。此外, 抗性评价标准的不统一也是一个重要因素, 如鉴定结果为中抗的研究^[43]将病情指数 ≤ 25 定义为抗(R), 病情指数 25.01~35.00 定

义为中抗(MR); 陆宁海等^[47]将病情指数 < 20 定义为高抗(HR), 病情指数 25.00~40.00 定义为中抗(MR); Mitter 等^[26]将平均病情指数为 0 定义为免疫(I), 平均病情指数为 0.01~10.00 定义为高抗(HR), 平均病情指数为 10.01~20.00 定义为中抗(MR), 因此评价标准的不同亦导致结论差异。另一方面, 所用病原菌的种类也会影响鉴定结果, 如邢小萍等^[21]发现, 假禾谷镰刀菌与禾谷镰刀菌对同一品种的致病性存在区别, 例如, 许科 316 对禾谷镰刀菌表现为中抗, 而对假禾谷镰刀菌表现为高感, 该结果与本研究一致。由于鉴定方法和评价标准尚未统一, 茎基腐病抗性评价结果的一致性仍面临挑战, 这在某种程度上延缓了抗病育种的进程。因此, 建立全国统一标准化鉴定体系尤为迫切。尽管苗期鉴定与成株期抗性之间的相关性尚未明确, 但苗期筛选可有效淘汰高感材料, 减轻大田试验的工作负荷。今后需在田间环境下进一步验证初筛获得的抗性材料, 以期选育出抗性稳定且强效的小麦品种。

全基因组关联分析已广泛应用于小麦、玉米、水稻和拟南芥等作物的复杂性状的遗传解析。但在实际数据分析过程中, 针对不同作物复杂性状的遗传结构及群体特征, 目前尚无统一标准用于筛选最优关联分析方法。单一分析方法均建立在特定的统计假设之上, 其在控制假阳性、检测功效以及对数据分布特性的适应性等方面各具局限性^[48]。本研究采用了 7 种模型进行全基因组关联分析, 通过整合具有不同特征和算法优势的多模型分析框架, 并结合基因注释和转录组学等数据, 显著提高了结果的可靠性。

目前, 利用小麦不同群体材料已经检测出大量 FCR 抗性位点, 但大多数位点尚未在其他群体中得到验证, 其普遍性与适用性仍不明确。加之多数位

点表型贡献率较低,难以满足实际育种需求,因此有必要发掘新的抗性位点。本研究基于小麦 660K 芯片基因型数据与苗期茎基腐病表型鉴定,在 3 个环境共检测到 30 个显著性位点。其中 4 个 SNP 位点与既往研究报道的位点一致或物理位置相近:位于 7B 染色体上的 *SNP AX-94821517* 与 Jin 等^[49]利用 358 份小麦苗期材料定位的 FCR 显著位点 *Affx-109846651* 标记相同;1A 染色体上的 *SNP AX-110558351* 与蒲乐凡等^[50]利用 311 个小麦核心种质定位的 *SNP AX-111698714* 相距 1.99 Mb;1D 染色体上的 *SNP AX-111080917* 与 Jin 等^[49]定位的 *Affx-92785941* 相距 1.60 Mb;2D 染色体上的 *SNP AX-108993485* 与 Martin 等^[51]利用 Sunco/2-49 和 CPI133814/Janz 2 个 DH 群体均定位到的 *Xgwm484* 相距 1.84 Mb。其余位点均为首次报道,为发掘新的 FCR 抗病基因提供了候选区间。30 个显著性位点半数以上均只被一种方法检测到,由于各方法的不同特征和算法优势的差异,单一方法检测到的位点并非直接等同于假阳性,此类位点的稳定性需进一步验证,因此本研究重点集中于多环境多方法的核心位点。

本研究共挖掘到 2 个在 3 个环境中稳定存在的显著性位点,对其物理区间内的高可信度基因进行综合功能注释和表达量分析,在功能注释方面发现 8 个与抗病相关的基因。其中, *TraesCS7B02G495200*、*TraesCS7B02G496000*、*TraesCS7B02G496500* 和 *TraesCS7B02G497100* 编码 NBS-LRR 抗病蛋白; *TraesCS4B02G045500* 编码 14-3-3 蛋白 A; *TraesCS4B02G048500* 编码 12-氧-植物二烯酸还原酶(12-oxo-phytodienoic acid reductase, OPR); *TraesCS7B02G495700* 编码构成病程相关的非表达因子(non-expressor of pathogenesis-related genes, NPR)蛋白所需的 BTB 结构域; *TraesCS7B02G497500* 编码 RPM 抗病蛋白。表达分析显示,有 3 个基因在接种前后表达量存在显著差异。结合功能注释与表达模式分析,推测 *SNP AX-111055517* 区间内 *TraesCS4B02G048500* 可能是小麦茎基腐病抗性的关键基因。该基因编码的 OPR 属于古老黄酶(old yellow enzyme, OYE)家族,是一种黄素单核苷酸(flavin mononucleotide, FMN)依赖的氧化还原酶,典型的 OPR 蛋白只有 1 个 Oxidored_FMN 结构域。目前,OPR 家族成员已在多个植物中被揭示,不同物种中家族成员数目不同。其中,小麦中有 48 个^[52],玉米中有 8 个^[53],

水稻中有 13 个^[54-56]。OPR 基因的表达不仅具有组织特异性,而且可由多种生物和非生物胁迫诱导,包括病原体、分子信号传导、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、乙烯(ethene, ET)和其他环境刺激。虽然已揭示诸多植物中 OPR 基因对非生物胁迫的响应机制,但对真菌等生物胁迫响应机制却鲜有报道。Gao 等^[57]利用假禾谷镰刀菌对不同 FCR 抗性的小麦品种进行接种,通过根部转录组分析、根部激素含量测定、外源激素处理和茉莉酸合成相关基因 *TaOPR3* 过表达株系表型鉴定,发现 FCR 感染后抑制小麦根系的生长,抗、感品种接种后根系中防御及激素相关通路显著富集,且过表达 *TaOPR3* 可以增强小麦 FCR 抗性并缓解病害对根和地上部生长的抑制。在甘蔗中鉴定到一个受脱落酸(abscisic acid, ABA)、MeJA、SA 及黑穗病菌诱导的 *ScOPR2* 基因,其通过促进 JA、SA 和谷胱甘肽 S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)的积累,并上调防御相关信号通路基因的表达,从而增强植株的抗病性^[58]。

4 结论

本研究对 200 份小麦品种进行苗期茎基腐病抗性鉴定,结果表明,未筛选到对假禾谷镰刀菌引发的小麦茎基腐病抗性表现为免疫和高抗的品种,筛选到 8 个中抗苗期茎基腐病品种,分别为秃头麦(杞县)、早洋麦、百泉 41、开麦 18、周麦 24、中育 3 号、04 中 36、豫麦 35。基于上述表型鉴定结果,结合小麦 660K SNP 芯片基因型数据,对苗期茎基腐病抗性进行了全基因组关联分析,3 个环境共检测到 30 个显著性位点,其中 2 个位点(*SNP AX-111055517* 和 *SNP AX-110584552*)在 3 个环境中均被鉴定到。综合功能注释和表达量分析,推测 *SNP AX-111055517* 区间内 *TraesCS4B02G048500* 可能是小麦茎基腐病抗性的关键基因。

附表 请见网络版:1) 本刊网站 <http://zwxb.chinacrops.org/>; 2) 中国知网 <http://www.cnki.net/>; 3) 万方数据 <http://c.wanfangdata.com.cn/Periodical-zuowxb.aspx>。

References

- [1] 栾冬冬,贾吉玉,王光州,等. 中国小麦茎基腐病的发生现状及防治策略. 麦类作物学报, 2022, 42: 512-520.
Luan D D, Jia J Y, Wang G Z, et al. Occurrence status and control

- strategies of wheat crown rot in China. *J Triticeae Crops*, 2022, 42: 512–520 (in Chinese with English abstract).
- [2] 崔晓敬, 陈洁, 岳建超, 等. 小麦茎基腐病的发生与综合防治. *园艺与种苗*, 2022, 42(7): 64–65.
- Cui X J, Chen J, Yue J C, et al. Occurrence and comprehensive control of wheat crown rot. *Hortic Seed*, 2022, 42(7): 64–65 (in Chinese).
- [3] 邵亮亮, 应美蓉, 杜京霖, 等. 复合免疫亲和柱净化高效液相色谱法同时测定小麦中的 4 种真菌毒素. *食品科技*, 2021, 46(2): 328–334.
- Shao L L, Ying M R, Du J L, et al. Simultaneous determination of four mycotoxins in wheat by high performance liquid chromatography with combination immunoaffinity column purification. *Food Sci Technol*, 2021, 46(2): 328–334 (in Chinese with English abstract).
- [4] 尚月丽, 杨俊花, 刘宁, 等. 脱氧雪腐镰刀菌烯醇对动物肝脏组织损伤的研究进展. *畜牧与兽医*, 2020, 52(8): 131–136.
- Shang Y L, Yang J H, Liu N, et al. Research on animal liver histological lesions induced by deoxynivalenol. *Anim Husb Vet Med*, 2020, 52(8): 131–136 (in Chinese with English abstract).
- [5] 李巧云, 郝晓鹏, 姜玉梅, 等. 小麦茎基腐病抗性位点研究进展. *河南农业大学学报*, 2024, 58: 539–551.
- Li Q Y, Hao X P, Jiang Y M, et al. Research progress on genetic loci controlling wheat resistance to *Fusarium* crown rot. *J Henan Agric Univ*, 2024, 58: 539–551 (in Chinese with English abstract).
- [6] Li J L, Zhai S S, Xu X R, et al. Dissecting the genetic basis of *Fusarium* crown rot resistance in wheat by genome wide association study. *Theor Appl Genet*, 2024, 137: 43.
- [7] Li F J, Guo C, Zhao Q, et al. Genome-wide linkage mapping of *Fusarium* crown rot in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1457437.
- [8] Wang C Y, Sun M L, Zhang P P, et al. Genome-wide association studies on Chinese wheat cultivars reveal a novel *Fusarium* crown rot resistance quantitative trait locus on chromosome 3BL. *Plants*, 2024, 13: 856.
- [9] Su Y Q, Xu X R, Wang Y Q, et al. Identification of genetic loci and candidate genes underlying *Fusarium* crown rot resistance in wheat. *Theor Appl Genet*, 2025, 138: 23.
- [10] Ma J, Li H B, Zhang C Y, et al. Identification and validation of a major QTL conferring crown rot resistance in hexaploid wheat. *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 1119–1128.
- [11] Poole G J, Smiley R W, Paulitz T C, et al. Identification of quantitative trait loci (QTL) for resistance to *Fusarium* crown rot (*Fusarium pseudograminearum*) in multiple assay environments in the Pacific Northwestern US. *Theor Appl Genet*, 2012, 125: 91–107.
- [12] Zhang N, Liu L, Li S G, et al. TaHSP18.6 and TaSRT1 interact to confer resistance to *Fusarium* crown rot by regulating the auxin content in common wheat. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2025, 122: e2500029122.
- [13] Yang X, Zhang L L, Wei J J, et al. A *TaSnRK1a-TaCAT2* model mediates resistance to *Fusarium* crown rot by scavenging ROS in common wheat. *Nat Commun*, 2025, 16: 2549.
- [14] Wildermuth G B. Testing wheat seedlings for resistance to crown rot caused by *Fusarium graminearum* Group 1. *Plant Dis*, 1994, 78: 949.
- [15] Collard B C Y, Grams R A, Bovill W D, et al. Development of molecular markers for crown rot resistance in wheat: mapping of QTLs for seedling resistance in a '2-49' × 'Janz' population. *Plant Breed*, 2005, 124: 532–537.
- [16] Collard B C Y, Jolley R, Bovill W D, et al. Confirmation of QTL mapping and marker validation for partial seedling resistance to crown rot in wheat line '2-49'. *Aust J Agric Res*, 2006, 57: 967.
- [17] Zheng Z, Kilian A, Yan G J, et al. QTL conferring *Fusarium* crown rot resistance in the elite bread wheat variety EGA Wylie. *PLoS One*, 2014, 9: e96011.
- [18] Liu C J, Ma J, Li H B, et al. The homoeologous regions on long arms of group 3 chromosomes in wheat and barley harbour major crown rot resistance loci. *Czech J Genet Plant Breed*, 2011, 47: S109–S114.
- [19] 张鹏, 霍燕, 周森平, 等. 小麦禾谷镰孢菌茎基腐病抗源的筛选与评价. *植物遗传资源学报*, 2009, 10: 431–435.
- Zhang P, Huo Y, Zhou M P, et al. Identification and evaluation of wheat germplasm resistance to crown rot caused by *Fusarium graminearum*. *J Plant Genet Resour*, 2009, 10: 431–435 (in Chinese with English abstract).
- [20] 金京京, 齐永志, 王丽, 等. 小麦种质对茎基腐病抗性评价及优异种质筛选. *植物遗传资源学报*, 2020, 21: 308–313.
- Jin J J, Qi Y Z, Wang L, et al. Evaluation of Chinese wheat germplasm resources for crown rot resistance. *J Plant Genet Resour*, 2020, 21: 308–313 (in Chinese with English abstract).
- [21] 邢小萍, 张娅珂, 刘庆强, 等. 黄淮麦区小麦品种对两种镰孢菌(*Fusarium*)的抗性鉴定. *植物遗传资源学报*, 2020, 21: 1058–1067.
- Xing X P, Zhang Y K, Liu Q Q, et al. Evaluation of resistance of wheat varieties to two species of *Fusarium* in wheat-producing area of Huang-Huai. *J Plant Genet Resour*, 2020, 21: 1058–1067 (in Chinese with English abstract).
- [22] Shi S D, Zhao J C, Pu L F, et al. Identification of new sources of resistance to crown rot and *Fusarium* head blight in wheat. *Plant Dis*, 2020, 104: 1979–1985.
- [23] 徐飞, 李淑芳, 石瑞杰, 等. 黄淮麦区主栽小麦品种抗茎基腐病评价及茎秆和籽粒中毒素积累分析. *植物病理学报*, 2021, 51: 912–920.
- Xu F, Li S F, Shi R J, et al. Evaluation of resistances to *Fusarium* crown rot caused by *Fusarium pseudograminearum* in commercial wheat cultivars of Huanghuai wheat growing region and toxin accumulation in stems and kernels. *Acta Phytopathol Sin*, 2021, 51: 912–920 (in Chinese with English abstract).
- [24] Wildermuth G, Purss G. Further sources of field resistance to crown rot (*Gibberella zeae*) of cereals in Queensland. *Australian J Exp Agric*, 1971, 11: 455–459.
- [25] Wildermuth G B, McNamara R B, Quick J S. Crown depth and susceptibility to crown rot in wheat. *Euphytica*, 2001, 122: 397–405.
- [26] Mitter V, Zhang M C, Liu C J, et al. A high-throughput put glass house bioassay to detect crown rot resistance in wheat germplasm. *Plant Pathology*, 2006, 55: 433–441.
- [27] 杨云, 贺小伦, 胡艳峰, 等. 黄淮麦区主栽小麦品种对假禾谷镰刀菌所致茎基腐病的抗性. *麦类作物学报*, 2015, 35: 339–345.

- Yang Y, He X L, Hu Y F, et al. Resistance of wheat cultivars in Huang-Huai region of China to crown rot caused by *Fusarium pseudograminearum*. *J Triticeae Crops*, 2015, 35: 339–345 (in Chinese with English abstract).
- [28] 张磊磊, 闫香凝, 原敏婕, 等. 小麦种质资源茎基腐病抗性鉴定及定位分析. *植物遗传资源学报*, 2024, 25: 184–192.
- Zhang L L, Yan X N, Yuan M J, et al. The resistance investigation and mapping analysis of *Fusarium* crown rot for wheat accessions. *J Plant Genet Resour*, 2024, 25: 184–192 (in Chinese with English abstract).
- [29] 李巧云, 郭振峰, 尹钊, 等. 194 份小麦品种(系)苗期茎基腐病抗性鉴定与抗病位点检测. *麦类作物学报*, 2025, 45: 329–336.
- Li Q Y, Guo Z F, Yin Z, et al. Identification of wheat cultivars (lines) resistance to *Fusarium* crown rot at seedling stage and molecular detection of resistance loci. *J Triticeae Crops*, 2025, 45: 329–336 (in Chinese with English abstract).
- [30] 吴玉星, 韩森, 王亚娇, 等. 河北省小麦主栽品种对茎基腐病抗性鉴定及评价指标相关性分析. *植物保护*, 2023, 49(6): 267–271.
- Wu Y X, Han S, Wang Y J, et al. Evaluation of resistance of commercial wheat cultivars to *Fusarium* crown rot caused by *Fusarium pseudograminearum* in Hebei province. *Plant Protection*, 2023, 49(6): 267–271 (in Chinese with English abstract).
- [31] Poole G J, Smiley R W, Walker C, et al. Effect of climate on the distribution of *Fusarium* spp. causing crown rot of wheat in the Pacific Northwest of the United States. *Phytopathology*, 2013, 103: 1130–1140.
- [32] 杜习军. 河南省小麦抗白粉病种质资源筛选及优异基因发掘. 西北农林科技大学博士学位论文, 陕西杨凌, 2021.
- Du X J. Powdery Mildew Resistant Germplasm Screening and Excellent Genes Discovery in Wheat (*Triticum aestivum* L.) of Henan Province. PhD Dissertation of Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi, China, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [33] Yu S Z, Wu J H, Wang M, et al. Haplotype variations in QTL for salt tolerance in Chinese wheat accessions identified by marker-based and pedigree-based kinship analyses. *Crop J*, 2020, 8: 1011–1024.
- [34] Wang S B, Feng J Y, Ren W L, et al. Improving power and accuracy of genome-wide association studies via a multi-locus mixed linear model methodology. *Sci Rep*, 2016, 6: 19444.
- [35] Tamba C L, Zhang Y. A fast mrMLM algorithm for multi-locus genome-wide association studies. *BioRxiv*, 2018.
- [36] Wen Y J, Zhang H W, Ni Y L, et al. Methodological implementation of mixed linear models in multi-locus genome-wide association studies. *Brief Bioinform*, 2017, 18: 906.
- [37] Zhang J, Feng J Y, Ni Y L, et al. pLARMEB: integration of least angle regression with empirical Bayes for multilocus genome-wide association studies. *Heredity*, 2017, 118: 517–524.
- [38] Tamba C L, Ni Y L, Zhang Y M. Iterative sure independence screening EM-Bayesian LASSO algorithm for multi-locus genome-wide association studies. *PLoS Comput Biol*, 2017, 13: e1005357.
- [39] Ren W L, Wen Y J, Dunwell J M, et al. pKwMEB: integration of Kruskal-Wallis test with empirical Bayes under polygenic background control for multi-locus genome-wide association study. *Heredity*, 2018, 120: 208–218.
- [40] Li M, Zhang Y W, Xiang Y, et al. IIIVmrMLM: the R and C++ tools associated with 3VmrMLM, a comprehensive GWAS method for dissecting quantitative traits. *Mol Plant*, 2022, 15: 1251–1253.
- [41] Li M, Zhang Y W, Zhang Z C, et al. A compressed variance component mixed model for detecting QTNs and QTN-by-environment and QTN-by-QTN interactions in genome-wide association studies. *Mol Plant*, 2022, 15: 630–650.
- [42] Zhang N, Tang L, Li S G, et al. Integration of multi-omics data accelerates molecular analysis of common wheat traits. *Nat Commun*, 2025, 16: 2200.
- [43] 杨云. 小麦品种及种质资源对镰刀菌茎基腐病的抗性鉴定. 河南农业大学硕士学位论文, 河南郑州, 2015.
- Yang Y. Resistance Evaluation of Wheat Cultivars and Germplasm to *Fusarium* Crown Rot. MS Thesis of Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
- [44] Yang X M, Ma J, Li H B, et al. Different genes can be responsible for crown rot resistance at different developmental stages of wheat and barley. *Eur J Plant Pathol*, 2010, 128: 495–502.
- [45] Li X M, Liu C J, Chakraborty S, et al. A simple method for the assessment of crown rot disease severity in wheat seedlings inoculated with *Fusarium pseudograminearum*. *J Phytopathol*, 2008, 156: 751–754.
- [46] Hou S, Lin Y, Yu S F, et al. Genome-wide association analysis of *Fusarium* crown rot resistance in Chinese wheat landraces. *Theor Appl Genet*, 2023, 136: 101.
- [47] 陆宁海, 吴利民, 郎剑锋, 等. 小麦茎基腐病苗期抗病性鉴定. *贵州农业科学*, 2015, 43(10): 119–121.
- Lu N H, Wu L M, Lang J F, et al. Identification and of different wheat seedlings with resistance to crown rot. *Guizhou Agric Sci*, 2015, 43(10): 119–121 (in Chinese with English abstract).
- [48] 温阳俊, 冯建英, 张瑾. 多位点关联分析方法学的研究进展. *南京农业大学学报*, 2022, 45(1): 1–10.
- Wen Y J, Feng J Y, Zhang J. Research progress of multi-locus genome-wide association study. *J Nanjing Agric Univ*, 2022, 45(1): 1–10 (in Chinese with English abstract).
- [49] Jin J J, Duan S N, Qi Y Z, et al. Identification of a novel genomic region associated with resistance to *Fusarium* crown rot in wheat. *Theor Appl Genet*, 2020, 133: 2063–2073.
- [50] 蒲乐凡, 任慧, 欧杨晨, 等. 小麦茎基腐病和赤霉病抗源筛选及关联 SNP 位点分析. *麦类作物学报*, 2020, 40: 780–788.
- Pu L F, Ren H, Ou Y C, et al. Screening of germplasm resistant to crown rot and *Fusarium* head blight and the associated SNPs in wheat. *J Triticeae Crops*, 2020, 40: 780–788 (in Chinese with English abstract).
- [51] Martin A, Bovill W D, Percy C D, et al. Markers for seedling and adult plant crown rot resistance in four partially resistant bread wheat sources. *Theor Appl Genet*, 2015, 128: 377–385.
- [52] Mou Y F, Liu Y Y, Tian S J, et al. Genome-wide identification and characterization of the OPR gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 1914.
- [53] Zhang J L, Simmons C, Yalpani N, et al. Genomic analysis of the 12-oxo-phytodienoic acid reductase gene family of *Zea mays*. *Plant Mol Biol*, 2005, 59: 323–343.

- [54] Lea A J, Peng J L, Ayroles J F. Diverse environmental perturbations reveal the evolution and context-dependency of genetic effects on gene expression levels. *Genome Res*, 2022, 32: 1826–1839.
- [55] Agrawal G K, Tamogami S, Han O, et al. Rice octadecanoid pathway. *Biochem Biophys Res Commun*, 2004, 317: 1–15.
- [56] Sobajima H, Takeda M, Sugimori M, et al. Cloning and characterization of a jasmonic acid-responsive gene encoding 12-oxophytodienoic acid reductase in suspension-cultured rice cells. *Planta*, 2003, 216: 692–698.
- [57] Gao Y T, Tian X J, Wang W D, et al. Changes in concentrations and transcripts of plant hormones in wheat seedling roots in response to *Fusarium* crown rot. *Crop J*, 2023, 11: 1441–1450.
- [58] Sun T T, Wu Q B, Zang S J, et al. Molecular insights into OPR gene family in *Saccharum* identified a *ScOPR2* gene could enhance plant disease resistance. *Plant J*, 2024, 120: 335–353.