作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2026, 52(7): 1943−1953 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.61003

小麦抗倒伏相关性状全基因组关联分析

赵 辉[1] 黄义文[1] 买春艳[2] 景鹏飞[3] 孙海艳[1] 吴培培[1] 于立强[4]
李辉利[4] 周 阳[1] 郭宪瑞[1,*] 张宏军[1,*]

[1] 中国农业科学院作物科学研究所 / 作物基因资源与育种全国重点实验室 / 作物分子育种工程实验室, 北京 100081; [2] 中国农业科学院新乡试验基地管理委员会, 河南新乡 453731; [3] 运城市农业种子站, 山西运城 044000; [4] 石家庄市农林科学研究院赵县实验基地, 河北赵县 051530

摘 要: 倒伏是制约小麦高产稳产的重要因素之一。挖掘小麦抗倒伏相关性状的遗传位点并开发分子标记, 对阐明其遗传基础, 加速抗倒伏分子育种具有重要意义。本研究以 251 份现代育成小麦品种(系)为材料, 对 6 个抗倒伏相关性状进行 5 个环境表型鉴定, 并结合小麦 55K SNP 芯片基因型数据开展全基因组关联分析(GWAS)。在 2 个及以上环境(包括利用 BLUE 值)中共鉴定出 153 个显著关联的 SNP 位点, 其中, 与株高、重心高度、基部第二节间长度、鲜重、茎秆抗折力和倒伏指数相关联位点数分别为 60、40、21、8、7 和 17 个, 单位点可解释 4.4%~16.1%的表型变异。对与植株高度和茎秆抗折力关联的新 SNP 位点 AX-110583484、AX-111457323、AX-109475166 和 AX-111550082 进行候选基因功能注释和表达分析, 初步鉴定到 10 个目标候选基因。同时, 开发 6 个 KASP 标记并在自然群体中进行初步验证, 其中, 茎秆抗折力关联 SNP AX-109475166 的 KASP 标记在双亲群体中进一步得到验证, 该标记位点基因型 AA 比基因型 GG 的茎秆抗折力显著提高 0.48 N; 基因表达分析表明, 目标区间内 *TraesCS1D01G237500* (葡聚糖内切 1,3-β-D-葡糖苷酶编码基因)可能是该位点的关键候选基因。

关键词: 小麦; 抗倒伏; 全基因组关联分析; 候选基因; KASP 标记

Genome-wide association study of lodging resistance-related traits in wheat

Zhao Hui[1], Huang Yi-Wen[1], Mai Chun-Yan[2], Jing Peng-Fei[3], Sun Hai-Yan[1], Wu Pei-Pei[1], Yu Li-Qiang[4], Li Hui-Li[4], Zhou Yang[1], Guo Xian-Rui[1,*], and Zhang Hong-Jun[1,*]

[1] Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / State Key Laboratory of Crop Gene Resources and Breeding / National Engineering Research Center of Crop Molecular Breeding, Beijing 100081, China; [2] Management Committee of Xinxiang Experimental Station, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453731, Henan, China; [3] Yuncheng Agricultural Seed Station, Yuncheng 044000, Shanxi, China; [4] Zhaoxian Experiment Station, Shijiazhuang Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Zhaoxian 051530, Hebei, China

Abstract: Lodging is a major constraint to achieving high and stable yield in wheat. Therefore, identifying genetic loci associated with lodging resistance and developing molecular markers are essential for elucidating its genetic basis and accelerating molecular breeding. In this study, six lodging resistance-related traits were evaluated in a panel of 251 modern wheat varieties/lines across five environments. A genome-wide association study (GWAS) was conducted by integrating the phenotypic data with the wheat 55K SNP array. This analysis identified 153 loci that were significantly associated with lodging resistance-related traits in at least two environments, including the best linear unbiased estimate dataset. These loci included 60, 40, 21, 8, 7, and 17 associations for plant height, height of center of gravity, length of the second basal internode, fresh weight, stem strength, and lodging index, respectively. The phenotypic variation explained by individual loci ranged from 4.4% to 16.1%. Gene functional annotation and expression profiling of four novel and stable SNPs, AX-110583484, AX-111457323, AX-109475166, and AX-111550082, associ-

本研究由国家自然科学基金项目(31401468, 31771881)和中国农业科学院重大科技任务(CAAS-ZDRW202503)资助。
This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31401468, 31771881) and the Major Scientific and Technological Tasks of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ZDRW202503).

* 通信作者(Corresponding authors): 郭宪瑞, E-mail: guoxianrui@caas.cn; 张宏军, E-mail: zhanghongjun01@caas.cn
第一作者联系方式: E-mail: 2531523155@qq.com

Received (收稿日期): 2026-01-08; Accepted (接受日期): 2026-04-13; Published online (网络出版日期): 2026-05-12.
URL: https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20260512.1116.011

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

ated with plant height and stem strength predicted ten potential candidate genes. Subsequently, six kompetitive allele-specific PCR (KASP) markers were developed and validated in the association population. Further validation of the marker for the stem strength-associated SNP AX-109475166 in a biparental population confirmed that the AA genotype conferred a 0.48 N increase in stem strength compared with the GG genotype. Finally, integrated analysis of gene expression data highlighted *TraesCS1D01G237500*, which encodes an endo-1,3-β-D-glucanase, as a key candidate gene underlying this locus.
Keywords: *Triticum aestivum* L.; lodging resistance; GWAS; candidate gene; KASP marker

小麦是我国重要的口粮作物, 其产量对保证国家粮食安全具有重要意义。小麦生育期内会面临多种生物和非生物胁迫, 严重威胁和制约着小麦的高产和稳产。在生长发育后期, 受群体过大、病虫害侵袭、田间积水和大风等影响, 倒伏时有发生并严重影响小麦的产量和品质[1-2]。倒伏一般造成小麦减产 7%~80%, 且倒伏发生越早对产量的影响越大[3-4]。据统计, 我国每年因倒伏造成的小麦减产至少 200 万吨[5]。因此, 生产上迫切需要提高小麦品种的抗倒伏性。

小麦抗倒伏与多个性状相关, 其中, 植株高度和茎秆强度是 2 类关键性状[6-7]。植株高度与重心高度、基部节间的长度密切相关, 植株越高, 发生倒伏的风险越大[8]。20 世纪 60 年代, 利用“绿色革命基因”育成了系列半矮秆品种, 这些品种通过降低株高并提高生物学产量, 实现了抗倒伏性和产量的协同改良, 成为小麦抗倒伏育种最成功的案例[8-9]。研究发现, 茎秆强度与基部节间的茎秆抗折力、茎秆的粗度和茎秆内部的化学组成, 特别是木质素和纤维素含量, 呈显著正相关[6,10]。由此可见, 合理降低植株高度、提高茎秆强度是改良小麦抗倒伏的关键。

抗倒伏性是一个复杂的数量性状, 受多基因控制[11]。迄今为止, 在小麦的 21 条染色体上共定位到 300 余个与植株高度相关的 QTL, 单个位点最高可解释表型变异的 44.1% [12-13]。已正式命名的矮秆基因有 27 个(*Rht1*~*Rht27*), 主要分布在 2A、2B、2D、3B、4B、4D、5A、6A、7A 和 7B 染色体上[14-15]。其中, *Rht1* 和 *Rht2* 编码赤霉素信号通路负转录调节因子 DELLA 蛋白, 单个基因即可使株高降低 15% [9,16]; *Rht8* 编码一种核糖核酸酶 H 蛋白, 能够使株高降低 10% [17]; *Rht24* 编码赤霉素 2-氧化酶 TaGA2oxA9, 可使株高降低 6~8 cm [18]。这些基因被广泛应用于小麦矮化育种, 在黄淮麦区, *Rht1*、*Rht2*、*Rht8* 和 *Rht24* 的分布频率分别为 8.7%、91.7%、45.0% 和 98.3% [19]。

控制小麦茎秆强度的 QTL 主要分布在 2B、2D、3A、3B、4B、4D、5A、5B、5D、6D 和 7D 染色体上, 单个 QTL 可解释表型变异的 0.6%~34.6% [20-21]。Nilsen 等[22]在 3B 染色体上克隆一个与小麦茎秆强度相关的基因 *TdDof*, 该基因通过增加拷贝数和提高表达量控制小麦实心茎秆, 提高茎秆强度。木质素是细胞壁的重要组分。通过同源克隆, 目前已克隆 4 个与木质素合成相关的基因, 分别是肉桂酰辅酶 A 还原酶基因(*Ta-CCR1*)、咖啡酸-3-O-甲基转移酶基因(*TaCOMT*)、咖啡酰辅酶 A-O-甲基转移酶基因(*TaCCoAOMT1*)和肉桂醇脱氢酶基因(*TaCAD1*) [23-26]。与易倒伏品种相比, 抗倒伏品种 *Ta-CCR1* 和 *TaCOMT* 基因的表达水平和木质素含量更高, 同时具有更强的茎秆强度[23-24]。尽管前人对抗倒伏 QTL 的定位已经做了大量工作, 但现有的主效 QTL 仍然偏少, 对抗倒伏遗传基础的解析仍不够深入。

本研究通过对来自不同麦区、不同年代育成的 251 份小麦品种(系)开展多年抗倒伏相关性状的表型评价, 结合小麦 55K SNP 芯片进行全基因组关联分析, 发掘控制小麦抗倒伏的关键位点并利用遗传群体进行验证, 目的是解析小麦抗倒伏的遗传基础并为育种提供可靠的分子标记。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料包括自然群体(群体 I)和遗传群体(群体 II)。群体 I 用于全基因组关联分析, 由 1956—2018 年育成的 251 份小麦品种(系)组成, 这些材料涵盖黄淮冬麦区、北部冬麦区、西南冬麦区和长江中下游冬麦区四大麦区, 涉及 13 个省(直辖市) (附表 1)。群体 II 为郑麦 9023 与济南 16 杂交, 利用单粒传法构建的 F_8 代 RIL 群体, 共包含 189 个家系。

1.2 田间试验设计和表型数据测量

试验材料种植于中国农业科学院作物科学研究所河南新乡综合试验基地(35°31'N, 113°46'E)。群体 I 分别在 2015—2016 年(E1)、2017—2018 年(E2)、2018—2019 年(E3)、2019—2020 年(E4)、2020—2021 年(E5)小麦生长季进行田间种植和抗倒伏相关性状表型数据采集。群体 II 在 2024—2025 年(E6)小麦生

长季进行种植和表型数据采集。田间试验采用随机区组设计, 每个重复 2 行区, 行长 2 m, 行距 0.2 m, 株距 0.05 m, 2 次试验重复。其他试验管理按照当地大田管理方法进行。

在开花期, 每份材料标记 20 个同一天开花的茎秆; 于灌浆期(花后 15 d), 随机选取 10 个自基部拔出, 以测量其抗倒伏相关性状。测量的主要性状包括株高(cm)、重心高度(cm)、基部第二节间长度(cm)、地上部鲜重(g)、茎秆抗折力(N), 并计算倒伏指数, 具体评价和计算方法参考 Zhang 等[27]的方法。基部第二节间长度数据只在 E1~E4 环境中采集。

1.3　基因分型、群体结构和连锁不平衡衰减距离分析

小麦 55K SNP 芯片分型工作由中玉金标记(北京)生物技术股份有限公司(http://www.cgmb.com.cn)完成, 共检测出 53,063 个 SNP。使用 Affymetri Axiom 软件进行数据分析, SNP 物理位置参考中国春参考基因组 IWGSC RefSeq v1.0 数据。对基因型数据进行严格质控, 筛除缺失率> 20%和最小等位基因频率< 5%的 SNP 位点, 最终筛选出 22,085 个高质量的 SNP 用于后续分析。采用 Structure 2.3.4 软件进行群体结构分析, 设置最佳群体数目 K 值为 1~10, 每个 K 值独立运行 5 次, 步长设置为 10,000, 迭代次数设置为 100,000, 运行结果导入在线工具 StructureSelector (https://lmme.ac.cn/StructureSelector) 软件确定最佳 K 值对应的亚群数目。根据 A、B、D 3 个亚基因组的基因型数据, 以位点间的相关系数平方(r^2)作为参数衡量多态性位点两两之间的连锁不平衡度, 利用 RTM-GWAS 软件(https://gitee.com/njau-sri/rtm-gwas)进行连锁不平衡分析, 将连锁不平衡值衰减至初始值的一半时对应的物理距离作为衰减距离[28]。

1.4　全基因组关联分析

使用 TASSEL 5.0 软件混合线性模型(mixed linear model, MLM), 对自然群体 5 个环境和最佳线性无偏估计值(best linear unbiased estimator, BLUE)进行倒伏相关性状全基因组关联分析。为降低假阳性, 在关联分析时将主成分分析 P 矩阵和亲缘关系 K 矩阵作为协变量。设定与目标性状显著相关 SNP 位点的阈值为$-\log_{10}P = 3$, 数据分析结果通过 R4.3.3 中的 CMplot 包(https://cran.r-project.org/web/packages/CMplot/)绘制曼哈顿图。将同一染色体上位于全基因组连锁不平衡衰减距离内的 SNP 位点视为同一位点, 并用 P 值最小的 SNP 作为该位点的代表性 SNP。

1.5　候选基因预测及表达分析

根据全基因组 LD (linkage disequilibrium)衰减距离, 以代表性 SNP 物理位置为中心, 向上下游各延伸一半 LD 衰减距离, 以此区间作为候选基因的预测区间, 在中国春基因组数据库(https://www.wheatgenome.org/)、NCBI 网站(https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)和 Wheat Omics 网站(http://wheatomics.sdau.edu.cn/)进行 Blast, 获取对应区间内高可信度基因的功能注释信息。通过 expVIP (https://www.wheat-expression.com/)获取候选基因在小麦茎秆和节间的表达量, 并利用 GraphPad Prism 8 (https://www.graphpad-prism.cn/)软件绘制基因表达量热图。

1.6　KASP 标记开发与验证

应用在线软件 Polymarker (https://www.polymarker.info/)对稳定关联的 SNP 进行 KASP 标记开发。KASP 标记引物由生工生物工程(上海)股份有限公司(https://www.sangon.com)合成。PCR 扩增在 BIO-RAD C1000 Touch Thermal Cycler (Bio-Rad Biotechnology Laboratory, 美国)扩增仪上进行, 反应体系为 5 μL, 包括 2.5 μL HiGeno 2×Probe Mix、0.3 μL Primer Mix、2.2 μL DNA (20~40 ng μL^{-1})。PCR 反应程序: 第一步为 94℃, 15 min; 第二步为 94℃, 20 s, 61~55℃, 1 min, 每个循环降低 0.6℃, 共进行 10 个循环; 第三步为 94℃, 20 s, 55℃, 1 min, 共进行 32 个循环。反应结束后, 在 BMG 全自动多功能酶标仪微孔板检测仪(FLUOstar Omega SNP, BMG LARTECH, 德国)上读取荧光数据。本研究开发的 KASP 标记引物序列信息见表 1。

表 1　KASP 标记引物序列
Table 1　Primer sequences for KASP markers used in this study

标记 Marker	引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence (5'–3')
AX-109475166	5166-F1	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTaatatgtacaaggctgagagtcA
	5166-F2	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTaatatgtacaaggctgagagtcG
	5166-R	GGGGTAGTCCTAGTATCATGCAA

(续表 1)

标记 Marker	引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence (5'–3')
AX-109425224	5224-F1	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTtgcaataattccctcgtcgaT
	5224-F2	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTtgcaataattccctcgtcgaC
	5224-R	TTGCCATCACCGAGGTTGTT
AX-108822824	2824-F1	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTtggtgtgatatgcctgaaaattctT
	2824-F2	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTtggtgtgatatgcctgaaaattctC
	2824-R	GGAGCTACAGGCCGATTCTG
AX-108812649	2649-F1	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTacgggcaacatactactctcA
	2649-F2	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTacgggcaacatactactctcG
	2649-R	CAATGTGAGCGTGCTATGGC
AX-108734450	4450-F1	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTtgaagagagggtcctaatcatacaT
	4450-F2	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTtgaagagagggtcctaatcatacaG
	4450-R	AGATATAGCCGCATCGTGGG
AX-111457323	7323-F1	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTagattaatgccaacaaggtctttT
	7323-F2	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTagattaatgccaacaaggtctttC
	7323-R	GAGATGCCATGGCCTCAAGT

1.7 统计分析

采用 Microsoft Excel 2019 进行表型性状统计分析。利用 QTL IciMapping 4.2 (http: //www.isbreeding.net/software)软件计算性状的最佳线性无偏估计值(BLUE)。通过 GraphPad Prism 8 (https://www.graphpad-prism.cn/)软件分析 SNP 位点等位基因间表型数据差异显著性, 并绘制箱式图。

2 结果与分析

2.1 抗倒伏相关性状表型分析

在 5 个环境中, 抗倒伏相关性状均呈现连续的近似正态分布(附图 1), 表明这些性状属于典型的数量性状。方差分析表明, 6 个性状均受基因型和环境以及它们之间互作的极显著影响(表 2)。相关性分析发现, 每个性状在不同环境间呈显著正相关, 茎秆抗折力在 E1 与 E3 和 E5 环境下的相关系数最小, 均为 0.31, 株高在 E2 与 E3 环境下的相关系数最大, 为 0.90 (图 1-A, E)。基于 BLUE 值不同性状间的相关性分析表明, 株高和重心高度之间的相关性最强, 相关系数达到 0.94; 其次是鲜重与茎秆抗折力, 相关系数为 0.82; 倒伏指数与株高、重心高度和基部第二节间长度呈极显著正相关, 相关系数分别为 0.63、0.65 和 0.35; 倒伏指数与鲜重和茎秆抗折力呈显著负相关, 相关系数分别为–0.20 和–0.49 (图 1-F)。

2.2 群体遗传多样性及连锁不平衡分析

通过质控筛选出 20,767 个高质量 SNP 标记, 分布在小麦 21 条染色体上(图 2-A)。标记在 A、B 和 D 3 个亚基因组间呈现不均匀分布, 其中, B 亚基因组标记数量最多(9006 个), A 亚基因组次之(7914 个), D 亚基因组数量最少(3847 个)。21 条染色体上的平均

表 2 251 份小麦品种在 5 个环境下抗倒伏相关性状方差分析

Table 2 ANOVA of lodging resistance-related traits in 251 wheat accessions across five environments

变异来源 Source of variation	均方 Mean square					
	株高 PH	重心高度 HCG	基部第二节间长度 LSI	鲜重 FW	茎秆抗折力 SS	倒伏指数 LI
基因型 Genotype (G)	705.55***	176.59***	16.88***	12.63***	14.93***	0.16***
环境 Environment (E)	1386.58***	1782.97***	373.93***	215.58***	791.92***	1.14***
基因型×环境 G×E	32.21***	8.94***	4.79***	4.63***	3.29***	0.07***
误差 Error	17.70	5.47	1.66	3.41	2.49	0.05

***表示在 $P < 0.001$ 水平差异显著。

PH: plant height; HCG: height of center of gravity; LSI: length of the second basal internode; FW: fresh weight; SS: stem strength; LI: lodging index. *** indicates significant differences at $P < 0.001$.

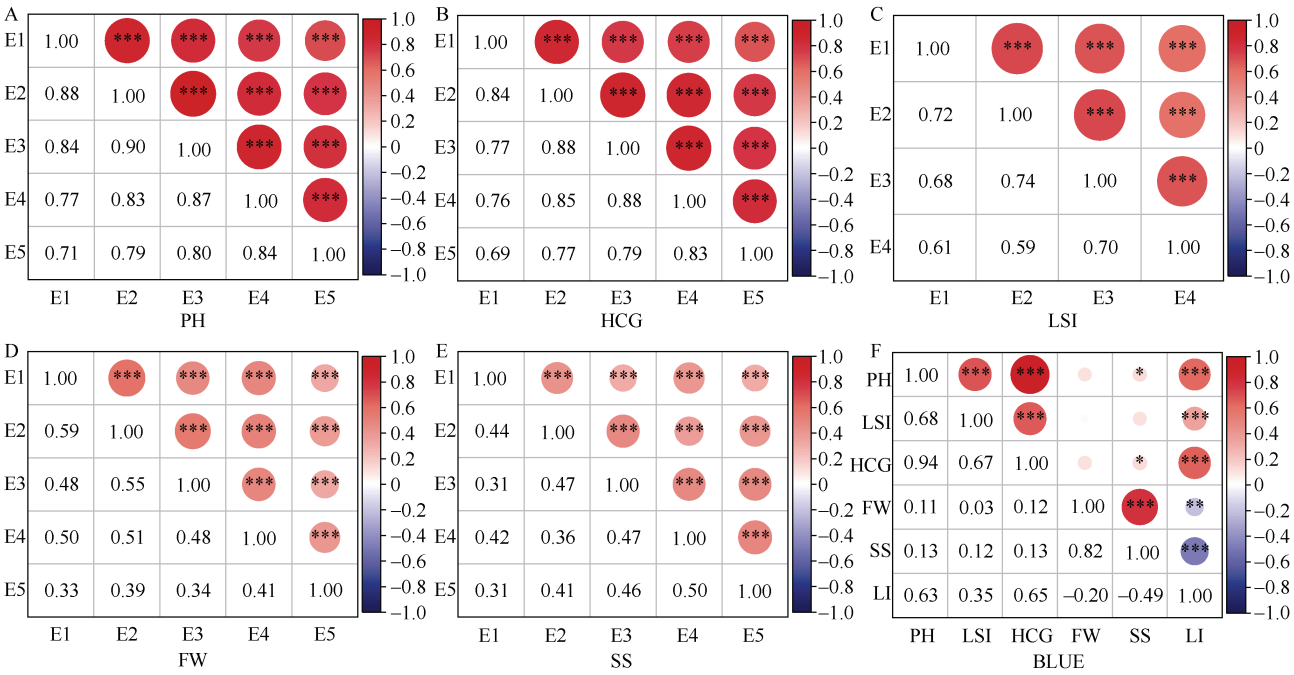


图 1　抗倒伏性状相关性

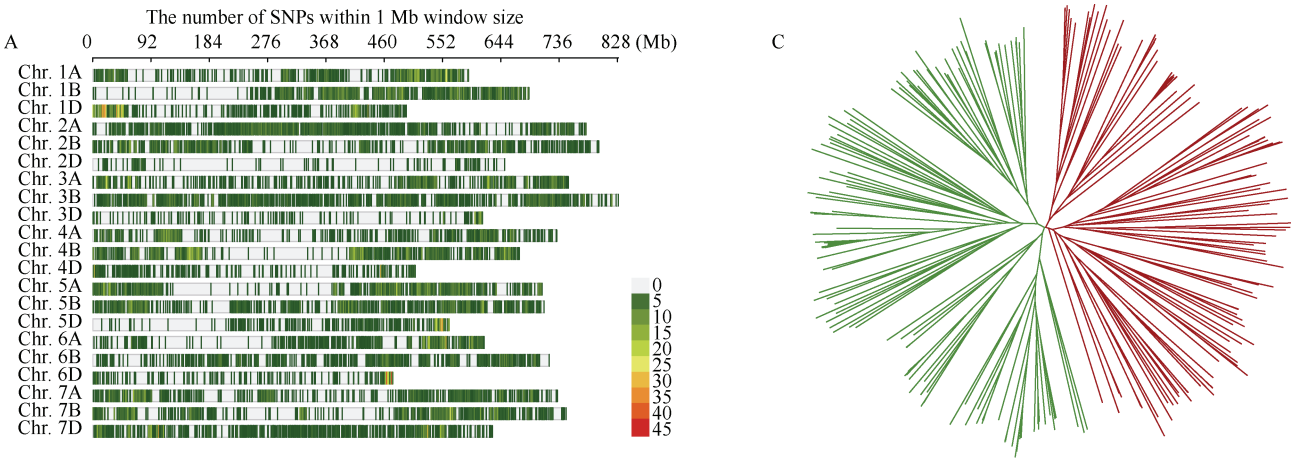
Fig. 1　Correlation analysis of lodging resistance-related traits

A–E: 不同环境下株高(A)、重心高度(B)、基部第二节间长度(C)、鲜重(D)和茎秆抗折力(E)的相关性分析; F: 抗倒伏性状之间的相关性分析。缩写同表 2。E1: 2015–2016 生长季; E2: 2017–2018 生长季; E3: 2018–2019 生长季; E4: 2019–2020 生长季; E5: 2020–2021 生长季; BLUE: 最佳线性无偏估计。*、**和***分别表示在 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 水平上显著相关。

A–E: correlation analysis on plant height (A), height of center of gravity (B), length of the second basal internode (C), fresh weight (D) and stem strength (E) across different environments; F: correlation analysis on six lodging resistance-related traits. Abbreviations are the same as those given in Table 2. E1: 2015–2016 growing season; E2: 2017–2018 growing season; E3: 2018–2019 growing season; E4: 2019–2020 growing season; E5: 2020–2021 growing season; BLUE: best linear unbiased estimator. *, **, and *** indicate significant correlations at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively.

SNP 数量为 988.90 个, 标记密度为 1.48 个 Mb^{-1}; 但不同染色体上的标记数量呈现较大差异, 其中, 2D 染色体上的 SNP 标记数量最少(175 个, 0.27 个 Mb^{-1}), 4B 染色体上的标记数量最多(1530 个, 2.04 个 Mb^{-1}) (附表 2)。

群体结构分析发现, 当 $K = 2$ 时, ΔK 出现最大值, 将自然群体划分为 2 个亚群(图 2-B)。系统进化树同样将自然群体分为了 2 个亚群, 其中, 亚群 I 包括 141 个品种(系), 亚群 II 包括 110 个品种(系) (图 2-C)。当 r^2 下降到最大值的一半时, 亚基因组 A、B 和 D 以及全基因组对应的衰减距离分别为 5.6、7.6、1.7 和 3.9 Mb (图 2-D)。



(图 2)

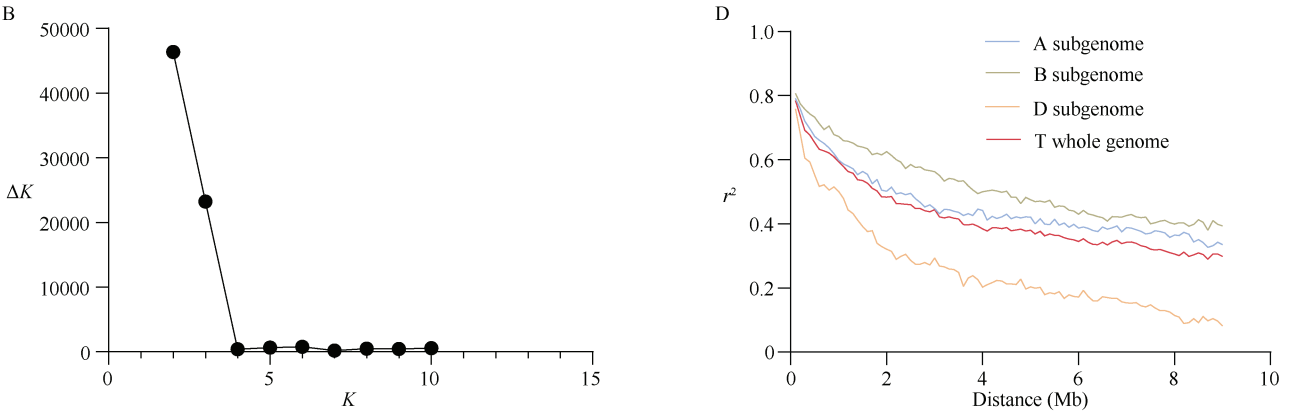


图 2 SNP 标记分布与群体结构及连锁不平衡分析

Fig. 2 Distribution of SNP markers on chromosomes, population structure, and linkage disequilibrium analysis

A: SNP 标记在小麦 21 条染色体上的分布; B: 251 份供试小麦品种的群体结构分析; C: 251 份小麦品种亲缘关系分析; D: 群体连锁不平衡分析。

A: distribution of SNP markers on 21 wheat chromosomes; B: analysis on population structure of 251 wheat accessions; C: kinship analysis on 251 wheat accessions; D: linkage disequilibrium analysis.

2.3 抗倒伏相关性状的全基因组关联分析

在 2 个及以上环境(包括 BLUE 值)中共鉴定出 153 个与 6 个抗倒伏相关性状显著关联的 SNP 位点, 覆盖 21 条染色体, 单个位点解释表型变异的 4.4%~16.1% (附表 3、图 3 和附图 2)。

共 60 个 SNP 位点与株高显著相关(图 3-A), 其中, 位于 1A (AX-108738272)、2A (AX-108822824)、4B (AX-111058231) 、 5D (AX-111457323) 、 6B (AX-110512477)和 7B (AX-111280522)染色体上的 SNP 在 4 个环境和 BLUE 值中均被关联到, 单个位点可解释株高 5.0%~16.1%的表型变异。位于 2A 染色体上的 SNP AX-110583484 效应受环境影响最小, 在 5 个环境和 BLUE 值中均被稳定检测到, 该位点最高可解释 13.2%的表型变异。

重心高度关联到 40 个 SNP 位点(图 3-B), 其中, 位于 2A 染色体上的 AX-108734450、4D 染色体上的 AX-109930230 和 AX-89398511 以及 7D 染色体上的 AX-109829863 被 4 个环境和 BLUE 值同时关联到。2 个 SNP 位点 AX-110583484 (2A)和 AX-111457323 (5D)在所有环境和 BLUE 值中均被检测到, 分别解释 7.0%~11.9%和 6.0%~13.4%的表型变异。

共检测到 21 个与基部第二节间长度相关的 SNP 位点(图 3-C), 主要分布在 1A、1D、2A、2D、4A、4B、4D、5A、5B、5D、6B、6D 和 7B 染色体上, 单个位点解释表型变异为 4.4%~14.1%。2 个 SNP AX-109930230 (4D)和 AX-108812649 (5A)被 4 个环境和 BLUE 值同时关联到。

鲜重共关联到 8 个稳定的 SNP 位点(图 3-D), 主要分布在 1A、1D、3A、3B、4A、5A、5B 和 7A 染色体上, 单个位点解释表型变异为 5.0%~9.6%。

茎秆抗折力共关联到 7 个稳定的 SNP 位点(图 3-E), 分布在 1D、5B、5D、6A、7B 和 7D 染色体上, 单个位点最高可解释 8.9%的表型变异。

共检测到 17 个与倒伏指数相关的 SNP 位点(图 3-F), 其中, SNP AX-109419267 (1B)、AX-109842109 (1B)、AX-111714894 (1D)、AX-109484364 (3A)、AX-109486950 (4A)、AX-89414036 (4B)、AX-109061419 (5A)、AX-111574616 (5B)和 AX-110397972 (5B)以及 AX-111802529 (7D)均被 2 个环境及 BLUE 值关联到, 单个位点解释表型变异为 4.7%~13.8%。

36 个 SNP 位点存在一因多效(附表 3), 其中, 11 个与株高、重心高度和基部第二节间长度 3 个性状同时相关联; 2 个与株高、重心高度和倒伏指数同时相关联; 2 个与株高和基部第二节间长度同时相关联; 1 个与重心高度和基部第二节间长度同时相关联; 1 个与基部第二节间长度和倒伏指数同时相关联; 1 个与重心高度和倒伏指数同时相关联; 18 个与株高和重心高度同时相关联。

2.4 抗倒伏性状稳定位点候选基因鉴定与表达分析

对与植株高度关联的稳定 SNP 位点 AX-110583484 和 AX-111457323 以及与茎秆抗折力相关联的 SNP 位点 AX-109475166 和 AX-111550082 进行候选基因预测。通过基因功能注释共筛选到 17 个可能的候选基因, 其中, 与株高、重心高度以及基部第二节间长度相关的候选基因有 9 个, 与茎秆抗折力相关的候

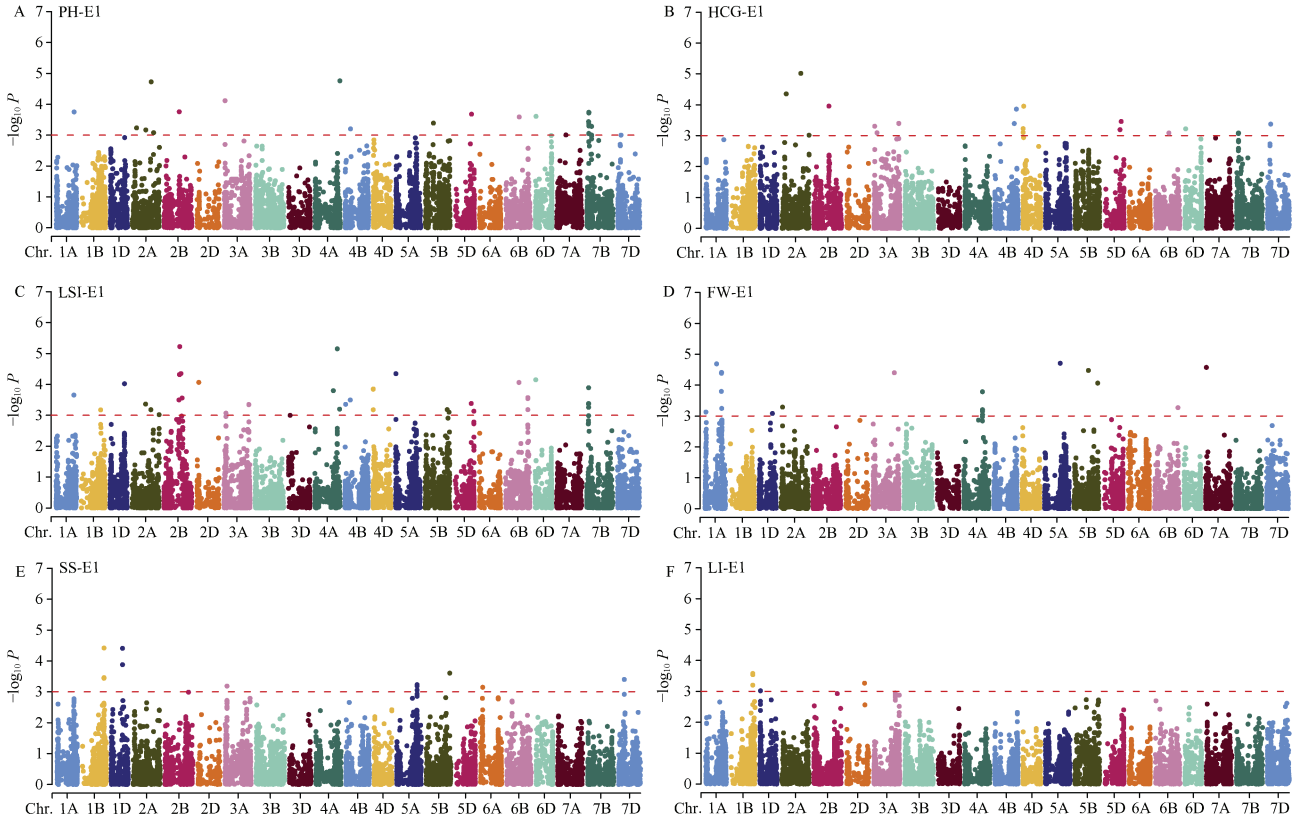


图 3　E1 环境中抗倒伏相关性状全基因组关联分析曼哈顿图

Fig. 3　Manhattan plots of lodging resistance-related traits detected by genome-wide association study in the E1 environment

缩写同表 2 和图 1。Abbreviations are the same as those given in Table 2 and Fig. 1.

选基因有 8 个, 共编码 11 种蛋白(表 3)。进一步分析发现, 14 个基因在茎秆和基部第二节间中均有表达(图 4), 其中, 10 个基因在茎秆和基部第二节间显著表达, 包括 AX-110583484 位点的 *TraesCS2A01G316100* (DUF1644 家族蛋白编码基因), AX-111457323 位点的 *TraesCS5D01G412800* (Myb 类型转录因子编码基因)、*TraesCS5D01G415700* (纤维素合成酶样蛋白编码基因)和 *TraesCS5D01G416800* (F-box 家族蛋白编码基因), AX-109475166 位点的 *TraesCS1D01G237500* (葡聚糖内切-1,3-β-D-葡糖苷酶编码基因)、*TraesCS1D01G239100* (杂聚糖苷酶编码基因)、*TraesCS1D01G239800* 和 *TraesCS1D01G 239900* (膜联蛋白编码基因), AX-111550082 位点的 *TraesCS5B01G178600* (乙烯响应转录因子编码基因)和 *TraesCS5B01G179200* (GDP-甘露糖转运蛋白编码基因) (图 4)。其中, *TraesCS1D01G237500* 在基部第二节间的表达量最高, 并且随着发育在茎秆中的表达量逐渐上升, 这个基因可能是控制茎秆抗折力的关键候选基因。

表 3　候选区间基因功能注释

Table 3　Functional annotation of genes within the candidate interval

性状 Trait	单核苷酸多态性 SNP	候选区间 Candidate interval (Mb)	候选基因 Candidate gene	基因功能注释 Gene function annotation
PH/HCG/LSI	AX-110583484	538.88–542.78	*TraesCS2A01G314700*	富含脯氨酸的家族蛋白 Proline-rich family protein
			TraesCS2A01G316100	DUF1644 家族蛋白 DUF1644 family protein
			TraesCS2A01G316800	F-box 家族蛋白 F-box family protein
	AX-111457323	475.92–479.82	*TraesCS5D01G412800*	Myb 类型转录因子 Myb family transcription factor-like protein

(续表 3)

性状 Trait	单核苷酸多态性 SNP	候选区间 Candidate interval (Mb)	候选基因 Candidate gene	基因功能注释 Gene function annotation
PH/HCG/LSI	AX-111457323	475.92–479.82	*TraesCS5D01G415500*	AP2 类乙烯反应转录因子 AP2-like ethylene-responsive transcription factor
			TraesCS5D01G415700	纤维素合成酶样蛋白 Cellulose synthase-like protein
			TraesCS5D01G416200	细胞色素 P450 Cytochrome P450
			TraesCS5D01G416300	细胞色素 P450 Cytochrome P450
			TraesCS5D01G416800	F-box 家族蛋白 F-box family protein
SS	AX-109475166	325.98–329.88	*TraesCS1D01G237500*	葡聚糖内切-1,3-β-D-葡糖苷酶 Glucan endo-1,3-beta-D-glucosidase
			TraesCS1D01G239100	杂聚糖苷酶 Heteroglycan glucosidase 1
			TraesCS1D01G239600	细胞色素 P450 Cytochrome P450
			TraesCS1D01G239800	膜联蛋白 Annexin
			TraesCS1D01G239900	膜联蛋白 Annexin
	AX-111550082	325.24–329.14	*TraesCS5B01G178600*	乙烯响应转录因子 Ethylene-responsive transcription factor
			TraesCS5B01G179200	GDP-甘露糖转运蛋白 GDP-mannose transporter
			TraesCS5B01G180700	F-box 类蛋白 F-box protein-like protein

缩写同表 2。Abbreviations are the same as those given in Table 2.

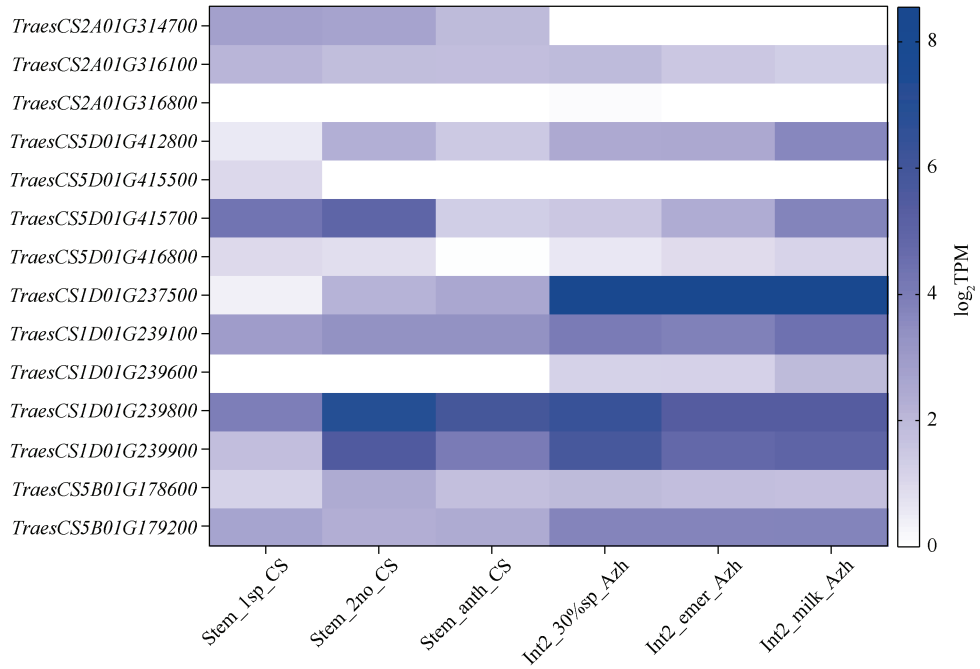


图 4 候选基因表达分析

Fig. 4 Expression analysis of candidate genes

1sp 代表穗子发育长度达到 1 cm; 2no 代表茎秆发育出 2 个节间; anth 代表开花期; Int2 表示基部第二节间; 30%sp 代表 30%比例穗长露出旗叶; emer 表示穗子完全露出旗叶; milk 代表乳熟期。CS 代表小麦品种中国春; Azh 代表小麦品种 Azhurnaya。

1sp, spike length reaching 1 cm; 2no, stem with two developed internodes; anth, anthesis; Int2, the second basal internode; 30%sp, 30% of the spike length protruding from flag leaf; emer, spike fully protruding from flag leaf; milk, milk maturity stage. CS, Chinese Spring; Azh, Azhurnaya.

2.5　主效位点 KASP 标记开发与功能验证

针对部分主效 SNP AX-108812649 (5A)、AX-108734450 (2A)、AX-108822824 (2A)、AX-111457323 (5D)、AX-10942525224 (2B)和 AX-109475166 (1D)开发KASP标记, 并利用自然群体进行初步验证, 结果发现, 6 个标记在自然群体中分型良好(附图 3), 每个标记分型的 2 种等位基因表型间 *t* 检验均呈现显著差异(附图 4)。同时, 利用郑麦 9023/济南 16 RIL 群体对茎秆抗折力关联 SNP AX-109475166 的 KASP 标记进一步验证(图 5-A), 统计分析发现, 该位点不同等位变异间茎秆抗折力存在显著差异, 基因型AA比基因型GG茎秆抗折力提高 0.48 N (图 5-B)。

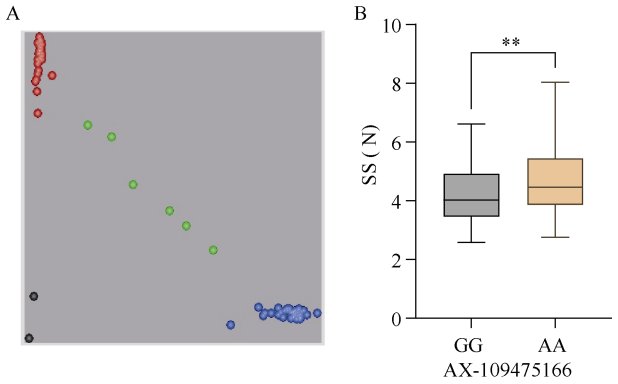


图 5　KASP 标记双亲群体验证

Fig. 5　Validation of KASP markers in the biparental population

缩写同表 2。**表示在 $P < 0.01$ 水平差异显著。

Abbreviations are the same as those given in Table 2. ** indicates a significant difference at $P < 0.01$.

3　讨论

抗倒性最直接的评价方法是记载田间小区自然倒伏情况, 但受气候条件、土壤状况、栽培管理等因素的影响, 试验重复性较差, 经常会发生所有材料均未倒伏或全倒伏的情况, 导致很难有效区分小麦品种间抗倒性的差异, 不适用于抗倒伏基因定位的研究[2]。前人研究发现, 植株高度和茎秆强度是影响小麦倒伏的 2 类关键性状[6-7]。本研究针对植株高度类性状重点评价了株高、重心高度和基部第二节间长度, 这 3 个性状调查操作简单, 能够准确反映品种的植株高度; 通过测量茎秆抗折力反映茎秆强度, 该方法不仅表型数据获取速度快、准确性高, 而且能够有效避免因材料多、测量时间长导致的试验误差。为综合反映品种的抗倒伏能力, 本研究引入了倒伏指数, 该指标结合了重心高度、茎秆抗折力和地上部鲜重 3 个性状, 其倒伏指数越大, 表明品种的倒伏风险越高[29]。基于多个环境下的平均倒伏指数, 对 251 份小麦品种(系)进行评价, 其中, 石新 733、鲁麦 15、轮选 103、石麦 12、新麦 19 等品种表现出较强的抗倒伏能力。值得注意的是, 轮选 103 和石麦 12 抗倒伏性已在其他研究中得到证实[27]。

本研究利用的关联群体来自不同麦区育成的小麦品种(系), 表型分析发现, 个体间抗倒伏性状存在显著差异, 这为关联分析提供了足够的表型变异。本研究发掘了 11 个同时控制株高、重心高度和基部第二节间长度的稳定 SNP, 其中部分 SNP 已被报道, 如位于 4D 染色体上 17.08 Mb 位置的 SNP AX-89398511, 在 5 个环境下均被检测到, 这个 SNP 与已报道的“绿色革命”基因 *Rht-D1* 的物理位置重合[30], 表明该 SNP 的候选基因应该是 *Rht-D1*。在 3A 染色体上定位的与植株高度相关的 SNP AX-109484364 物理位置与 Leonova 和 Ageeva [31]定位的株高 QTL *QHt.icg-3A-2* (700.95 Mb)位置相近, 推测二者可能是同一 QTL。此外, 本研究在多环境下检测到的 SNP AX-110583484 (2A)和 AX-111457323 (5D)未见报道, 这 2 个 SNP 位点可能是控制植株高度的新位点。本研究共关联到 7 个 SNP 与茎秆抗折力相关, 其中, 位于1D染色体上的SNP AX-109475166与汪涛[32]利用安农 0711/河农 825 RIL 群体定位的主效茎秆强度 QTL *Qss. ahau-1D.1* 物理位置相近(约 10 Mb), 表明该位置存在一个稳定控制茎秆强度的位点, 目前有关该位点候选基因克隆的研究尚未有报道。

候选基因中, 位于 2A 染色体上的 *TraesCS2A01G316800* 和 5D 染色体上的 *TraesCS5D01G416800* 编码 F-box 家族蛋白。在植物生长发育过程中, F-box 家族蛋白通过调控相关蛋白的降解来发挥重要的作用, 目前已有多个 F-box 蛋白成员被证实参与调控水稻和拟南芥的株高[33]。*TraesCS5D01G412800* 基因编码 Myb 类型转录因子, 其家族成员 Myb110通过磷信号通路负调控水稻株高, 并影响其抗倒伏性[34]。Zhang 等[35]研究表明, 过表达 Myb 类转录因子 OsMPH1 能够通过增加节间细胞长度来提高植株高度。*TraesCS5D01G415500* 和 *TraesCS5B01G178600* 编码 AP2/ERF 家族转录因子。AP2/ERF 转录因子在水稻的株高调控中扮演重要角色, 其中, 多个成员通过影响植物激素信号通路(如赤霉素代谢)来负调控株高, 例如, *OsDREB2B* 过表达会显著降低株

高[36]。上述候选基因可能在调控小麦株高方面同样发挥重要作用, 其功能验证有待进一步研究。

小麦茎秆强度与纤维素、半纤维素和木质素的含量和组成方式关系密切, 且纤维素是茎秆强度的主要贡献因子[37-38]。位于 1D 染色体上的 *Traes CS1D01G237500* 基因编码葡聚糖内切-1,3-β-D-葡糖苷酶, 该基因过表达可显著提高亚麻中纤维素、半纤维素和果胶的含量, 降低木质素的含量[39]。在表达模式上, 该基因在茎秆发育过程中表达量逐步上升, 且在抽穗和籽粒灌浆阶段在基部第二节间的表达量明显高于其他基因。抽穗和籽粒灌浆阶段是小麦茎秆发育成熟的关键时期, 此时茎秆机械强度的形成直接影响植株的抗倒伏能力[40]。*TraesCS1D01 G237500* 的表达特征与茎秆抗折力的形成时期相符, 后续将进一步分析该基因导致茎秆抗折力差异的原因, 并通过基因克隆、转基因验证等手段明确该基因的功能, 为小麦抗倒伏分子机制的解析提供理论依据。

本研究对同时关联株高、重心高度和基部第二节间长度的 SNP 开发分子标记并在自然群体中进行验证, 这些标记为抗倒伏育种提供了更多选择, 可用于植株高度的早期选择。然而, 抗倒伏育种不能仅依赖降低株高来实现, 在具备合理株高的前提下, 提高小麦的茎秆强度是抗倒伏育种的关键[27]。本研究针对稳定的茎秆抗折力关联 SNP AX-109475166 开发 KSAP 标记, 同时利用自然群体和双亲群体进一步证实了该 KASP 标记的可靠性, 说明该标记可用于茎秆抗折力改良分子育种。

4 结论

本研究在 2 个及以上环境中鉴定到 153 个与小麦抗倒伏关联的 SNP 位点, 单个位点解释表型变异的 4.4%~16.1%。其中, 36 个位点存在一因多效性。结合基因功能注释和表达分析, 初步明确 4 个新的 SNP 位点(AX-110583484、AX-111457323、AX-109475166 和 AX-111550082)的关键候选基因。本研究开发了 6 个 KASP 标记, 并利用双亲群体对其中基于茎秆抗折力关联 SNP 开发的标记进行验证, 说明该标记可应用于小麦抗倒伏的分子标记辅助选择育种。

附图和附表 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] Kong X, Zhao G S, Sun X R, et al. Coordinating lodging incidence and grain yield through wheat genetic diversity. Field Crops Res, 2024, 315: 109468.

[2] 孟令志, 郭宪瑞, 刘宏伟, 等. 小麦抗倒性研究进展. 麦类作物学报, 2014, 34: 1720–1727.
Meng L Z, Guo X R, Liu H W, et al. Research progress on lodging resistance of wheat. J Triticeae Crops, 2014, 34: 1720–1727 (in Chinese with English abstract).

[3] Piñera-Chavez F J, Berry P M, Foulkes M J, et al. Avoiding lodging in irrigated spring wheat: I. stem and root structural requirements. Field Crops Res, 2016, 196: 325–336.

[4] 冯素伟, 姜小苓, 胡铁柱, 等. 不同小麦品种茎秆显微结构与抗倒强度关系研究. 中国农学通报, 2012, 28(36): 57–62.
Feng S W, Jiang X L, Hu T Z, et al. Study on relationship between the stem microstructure and lodging resistance with different wheat varieties. Chin Agric Sci Bull, 2012, 28(36): 57–62 (in Chinese with English abstract).

[5] 刘和平, 程敦公, 吴娥, 等. 黄淮麦区小麦倒伏的原因及对策浅析. 山东农业科学, 2012, 44(2): 55–56.
Liu H P, Cheng D G, Wu E, et al. A brief analysis of the causes and countermeasures of wheat lodging in the Huang-Huai River Valleys region. Shandong Agric Sci, 2012, 44(2): 55–56 (in Chinese with English abstract).

[6] Zhang Y, Xu W G, Wang H W, et al. Progress in improving stem lodging resistance of Chinese wheat cultivars. Euphytica, 2016, 212: 275–286.

[7] Shah L, Yahya M, Ali Shah S M, et al. Improving lodging resistance: using wheat and rice as classical examples. Int J Mol Sci, 2019, 20: 4211.

[8] 刘晓宇, 禹海龙, 裴星旭, 等. 黄淮南部地区小麦品种矮秆基因的组成及其对茎秆特性的影响. 麦类作物学报, 2024, 44: 985–995.
Liu X Y, Yu H L, Pei X X, et al. Composition of dwarfing genes and their effects on stem characteristics of wheat varieties in the southern area of Huanghuai wheat region. J Triticeae Crops, 2024, 44: 985–995 (in Chinese with English abstract).

[9] Peng J R, Richards D E, Hartley N M, et al. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. Nature, 1999, 400: 256–261.

[10] Ahmad I, Meng X P, Kamran M, et al. Effects of uniconazole with or without micronutrient on the lignin biosynthesis, lodging resistance, and winter wheat production in semiarid regions. J Integr Agric, 2020, 19: 62–77.

[11] Ren H, Lu S, Li S T, et al. Novel QTLs/genes affecting single stem elasticity, stem strength, and three lodging indices in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) identified by genome-wide association analysis. Theor Appl Genet, 2025, 138: 139.

[12] Xu D A, Jia C F, Lyu X R, et al. In silico curation of QTL-rich clusters and candidate gene identification for plant height of bread wheat. Crop J, 2023, 11: 1480–1490.

[13] 赵蝶, 胡文静, 程晓明, 等. 扬麦 4 号/偃展 1 号 RIL 群体株高

QTL 挖掘及其对赤霉病抗性的效应分析与验证. 作物学报, 2023, 49: 3215–3226.
Zhao D, Hu W J, Cheng X M, et al. Detection and verification of QTL for plant height in Yangmai 4/Yanzhan 1 recombinant inbred lines population and their genetic effects on Fusarium head blight resistance. Acta Agron Sin, 2023, 49: 3215–3226 (in Chinese with English abstract).

[14] Liu X L, Zheng S S, Tian S Q, et al. Natural variant of *Rht27*, a dwarfing gene, enhances yield potential in wheat. Theor Appl Genet, 2024, 137: 128.

[15] Zhang H Y, Li Y, Wei N C, et al. Genetic dissection of plant height-related traits by combined methods in wheat (*Triticum aestivum* L.). BMC Plant Biol, 2025, 25: 988.

[16] Butler J D, Byrne P F, Mohammadi V, et al. Agronomic performance of *Rht* alleles in a spring wheat population across a range of moisture levels. Crop Sci, 2005, 45: 939–947.

[17] Xiong H C, Zhou C Y, Fu M Y, et al. Cloning and functional characterization of *Rht8*, a "Green Revolution" replacement gene in wheat. Mol Plant, 2022, 15: 373–376.

[18] Tian X L, Xia X C, Xu D A, et al. *Rht24b*, an ancient variation of *TaGA2ox-A9*, reduces plant height without yield penalty in wheat. New Phytol, 2022, 233: 738–750.

[19] 牟丽明, 田秀苓, 刘丹, 等. 普通小麦 4 个主要矮秆基因的分子检测. 西北农业学报, 2022, 31: 830–836.
Mu L M, Tian X L, Liu D, et al. Molecular detection of four main dwarfing genes in common wheat. Acta Agric Boreali-Occidentalis Sin, 2022, 31: 830–836 (in Chinese with English abstract).

[20] Song P B, Wang X, Wang X X, et al. Application of 50K chip-based genetic map to QTL mapping of stem-related traits in wheat. Crop Pasture Sci, 2021, 72: 105–112.

[21] Piñera-Chavez F J, Berry P M, Foulkes M J, et al. Identifying quantitative trait loci for lodging-associated traits in the wheat doubled-haploid population Avalon×Cadenza. Crop Sci. 2021, 61: 2371–2386.

[22] Nilsen K T, Walkowiak S, Xiang D Q, et al. Copy number variation of *TdDof* controls solid-stemmed architecture in wheat. Proc Nati Acad Sci USA, 2020, 117: 28708–28718.

[23] Ma Q H. Characterization of a cinnamoyl-CoA reductase that is associated with stem development in wheat. J Exp Bot, 2007, 58: 2011–2021.

[24] Ma Q H. The expression of caffeic acid 3-O-methyltransferase in two wheat genotypes differing in lodging resistance. J Exp Bot, 2009, 60: 2763–2771.

[25] Ma Q H. Functional analysis of a cinnamyl alcohol dehydrogenase involved in lignin biosynthesis in wheat. J Exp Bot, 2010, 61: 2735–2744.

[26] Ma Q H, Luo H R. Biochemical characterization of caffeoyl coenzyme A 3-O-methyltransferase from wheat. Planta, 2015, 242: 113–122.

[27] Zhang H J, Li T, Liu H W, et al. Genetic progress in stem lodging resistance of the dominant wheat cultivars adapted to Yellow-Huai River Valleys winter wheat zone in China since 1964. J Integr Agric, 2020, 19: 438–448.

[28] Sharmin R A, Karikari B, Chang F G, et al. Genome-wide association study uncovers major genetic loci associated with seed flooding tolerance in soybean. BMC Plant Biol, 2021, 21: 497.

[29] 胡卫国, 张玉娥, 曹廷杰, 等. 改良倒伏指数法鉴定小麦品种抗倒性初步研究. 麦类作物学报, 2018, 38: 906–913.
Hu W G, Zhang Y E, Cao T J, et al. Preliminary study on the improved lodging index method for identifying the resistance of wheat varieties. J Triticeae Crops, 2018, 38: 906–913 (in Chinese with English abstract).

[30] Pearce S, Saville R, Vaughan S P, et al. Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat. Plant Physiol, 2011, 157: 1820–1831.

[31] Leonova I N, Ageeva E V. Localization of the quantitative trait loci related to lodging resistance in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Vavilovskii Zh Genet, 2022, 26: 675–683.

[32] 汪涛. 小麦茎秆强度主效 QTL 挖掘及候选基因分析. 安徽农业大学硕士学位论文, 安徽合肥, 2023.
Wang T. Identification of Major Stem Strength QTL in Wheat and Analysis of Candidate Genes. MS Thesis of Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui, China, 2023 (in Chinese with English abstract).

[33] 贾琪, 孙松, 孙天昊, 等. F-box 蛋白家族在植物抗逆响应中的作用机制. 中国生态农业学报, 2018, 26: 1125–1136.
Jia Q, Sun S, Sun T H, et al. Mechanism of F-box protein family in plant resistance response to environmental stress. Chin J Eco-Agric, 2018, 26: 1125–1136 (in Chinese with English abstract).

[34] Wang T T, Jin Y, Deng L X, et al. The transcription factor MYB110 regulates plant height, lodging resistance, and grain yield in rice. Plant Cell, 2024, 36: 298–323.

[35] Zhang Y X, Yu C S, Lin J Z, et al. *OsMPH1* regulates plant height and improves grain yield in rice. PLoS One, 2017, 12: e0180825.

[36] Ma Z M, Jin Y M, Wu T, et al. OsDREB2B, an AP2/ERF transcription factor, negatively regulates plant height by conferring GA metabolism in rice. Front Plant Sci, 2022, 13: 1007811.

[37] 郭维俊, 王芬娥, 黄高宝, 等. 小麦茎秆力学性能与化学组分试验. 农业机械学报, 2009, 40(2): 110–114.
Guo W J, Wang F E, Huang G B, et al. Experiment on mechanical properties and chemical compositions of wheat stems. Trans CSAM, 2009, 40(2): 110–114 (in Chinese with English abstract).

[38] Shah A N, Tanveer M, Rehman A U, et al. Lodging stress in cereal: effects and management: an overview. Environ Sci Pollut Res, 2017, 24: 5222–5237.

[39] Wojtasik W, Kulma A, Dymińska L, et al. Fibres from flax overproducing β-1,3-glucanase show increased accumulation of pectin and phenolics and thus higher antioxidant capacity. BMC Biotechnol, 2013, 13: 10.

[40] 王丹, 丁位华, 冯素伟, 等. 不同小麦品种茎秆特性及其与抗倒性的关系. 应用生态学报, 2016, 27: 1496–1502.
Wang D, Ding W H, Feng S W, et al. Stem characteristics of different wheat varieties and its relationship with lodging-resistance. Chin J Appl Ecol, 2016, 27: 1496–1502 (in Chinese with English abstract).