



芋产量相关性状全基因组关联分析与关键基因 *CeRR1* 分析

潘饶^{1,2†}, 朱强龙^{1†}, 陈玥雯¹, 肖遥¹, 黄英金^{1*}, 周庆红^{1*}

1. 江西农业大学农学院, 蔬菜高质高效栽培及利用江西省重点实验室, 南昌 330045

2. 南昌师范学院生命科学学院, 南昌 330032

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: yjhuang_cn@126.com; qinghongzhou@126.com

收稿日期: 2025-07-18; 接受日期: 2025-10-23; 网络版发表日期: 2025-11-04

国家自然科学基金(批准号: 32060683)、江西省重点研发计划(批准号: 20212BBF61001)和江西省自然科学基金(批准号: 20232ACB205017)资助

摘要 产量是芋育种核心目标性状, 通过对芋产量相关性状的全基因组关联分析, 筛选与芋产量性状显著关联的 SNP 位点并挖掘关键候选基因, 可为芋高产育种提供理论基础. 本研究对 105 份芋核心种质资源进行重测序, 分析获得 6295445 个高质量 SNP 标记, 聚类分析将 105 份芋种质分为 4 个亚群; 进一步对该群体母芋总重、子芋总重和子芋数 3 个产量相关性状进行考察分析, 3 个性状均表现出广泛的表型变异, 变异系数为 19.39%~26.35%; 全基因组关联分析共检测到 99 个与芋产量相关性状显著关联的 SNP 位点并挖掘鉴定到 38 个候选基因, 主要涉及大分子物质运输、植物生长素合成和淀粉-糖代谢等生物学过程, 其中在子芋数显著关联位点 SLG14_87451620 筛选到拟南芥 *AtARR1* 同源基因 *CeRR1* (*EVM0000500*), 推测该基因参与多子芋侧球茎分化. 实验证实, *CeRR1* 定位于细胞核, 在根和芽中高表达, 其表达量与子芋数呈负相关. 病毒诱导的基因沉默(virus-induced gene silencing, VIGS)试验可有效沉默 *CeRR1*, 芋侧球茎中细胞分裂素玉米素核苷(zeatin riboside, ZR)含量显著升高, 说明 *CeRR1* 可能通过调控细胞分裂素合成进而参与调控芋侧球茎分化. 本研究结果为芋产量性状遗传改良和高产芋新品种选育提供重要的理论依据和技术支撑.

关键词 芋, 产量相关性状, 全基因组关联分析, *CeRR1* 分析

芋(*Colocasia esculenta* (L.) Schott)为天南星科芋属多年生单子叶草本植物, 其地下球茎富含淀粉、蛋白质及非淀粉性多糖等多种营养物质和功能成分, 是全球第5大根茎类作物^[1,2], 全球范围内约5亿人将芋作为重要的粮食或蔬菜来源^[3]. 2022年, 中国芋产量为190万吨, 约占全球总产量的11.2%, 种植经济效益

高^[4]. 提高单位面积产量是芋育种的主要目标之一. 其中, 母芋总重、子芋总重和子芋数是芋重要的产量构成性状^[5-7], 挖掘芋产量相关性状功能基因, 解析并明确其遗传基础, 对培育高产优质芋品种、推动芋产业发展具有重要的意义.

作物产量性状是一种复杂的数量性状, 受多基因

引用格式: 潘饶, 朱强龙, 陈玥雯, 等. 芋产量相关性状全基因组关联分析与关键基因 *CeRR1* 分析. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 2310–2324
Pan R, Zhu Q L, Chen Y W, et al. Genome-wide association analysis of yield-related traits in taro and analysis of key gene *CeRR1* (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 2310–2324, doi: [10.1360/SSV-2025-0226](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0226)

系统调控^[8]。近年来, 利用全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)鉴定作物产量相关QTL位点和候选基因已成为解析作物产量性状遗传基础的重要方法^[9], 被广泛应用于水稻^[10]、小麦^[11]、马铃薯^[12]、西瓜^[13]、榨菜^[14]和茼蒿^[15]等作物中。2019年, 芋参考基因组信息在NCBI网站发布(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=taro>), 这使得芋重要农艺和经济性状的全基因组关联分析研究成为可能。Bellinger等人^[16]通过GWAS分析, 在芋中鉴定出10个与叶枯病抗性显著关联的SNP位点, 孙亚林等人^[17]基于简化基因组的特异性位点扩增片段测序(specific-locus amplified fragment sequencing, SLAF-seq)技术, 筛选到27个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism site, SNP)位点与芋肉纤维颜色显著关联。GWAS分析为解析芋产量相关性状基因定位和调控基因挖掘提供一条新途径。

ARR-B (the type-B authentic response regulators)转录因子是一种细胞分裂素信号转导的正向调控因子, 其编码的蛋白中同时具有高度保守的受体结构域和C端的MYB-like DNA结合结构域, 在植物根、茎组织分化和非生物胁迫响应中发挥着重要作用^[18]。多项研究发现, ARR-B基因家族的不同成员通过参与多种激素介导途径调控植物侧芽的发生及伸长^[19]。Xie等人^[20]通过对B-ARRs的染色质免疫沉淀测序(ChIP-seq)分析, 发现细胞分裂素处理幼苗后, *AtARR1*与*WUS*启动子的结合显著增强。Liu等人^[21]发现拟南芥*AtARR1*可间接抑制*AtCLV3*的表达而影响愈伤组织形成和茎尖再生, 且在*AtARR1*功能丧失的突变体中证实其细胞分裂素信号传导减弱, 分枝数增多。在苹果中, 陈皓^[22]发现*MdRR1*可以直接结合*MdWUS1*启动子并上调其表达, 通过影响干细胞发育调控苹果腋芽萌发。

为挖掘芋产量相关性状显著关联的SNP位点和关键调控基因, 本研究以105份芋核心种质资源为关联群体, 基于全基因组重测序技术开发的高质量SNP标记, 针对母芋总重、子芋总重和子芋数3个芋产量相关性状进行全基因组关联分析。并利用生物信息学及分子生物学手段明确芋产量性状关键候选基因*CeRR1*的蛋白序列、亚细胞定位、组织表达模式等生物学特性, 进一步进行*CeRR1*的VIGS沉默分析, 初步验证其生物学功能, 以期为深入研究芋分子标记辅助选择育种以及提高芋产量提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

105份芋核心种质资源均由蔬菜高质高效栽培及利用江西省重点实验室提供(表1), 包括多子芋74份、魁芋12份、多头芋2份和野芋17份。

1.2 试验方法

1.2.1 田间试验与表型鉴定

试验材料种植于江西农业大学芋种质资源圃(东经: 115°50'04", 北纬: 28°45'35")。多子芋选取约50 g大小均匀、无病斑和损伤的子芋作为种芋, 魁芋和多头芋将健康的母芋球茎切块, 选取约50 g大小的块茎作为种芋。田间试验采用随机区组设计, 3次重复, 每小区种植30个单株, 单行种植, 行距60 cm, 株距35 cm, 采用常规田间管理。参照《芋种质资源描述规范和数据标准》^[23], 在芋采收期(11~12月)^[24]各小区随机选取10株长势一致的单株, 分别调查母芋总重(corm weight, CW)、子芋总重(cormel weight, CSW)和子芋数(cormel number, CSN)3个产量相关性状, 所有性状均取平均值作为最终测量值。采用Excel 2019对上述3个性状数据进行整理和描述性统计, 分别计算各性状的最大值、最小值、平均值、标准差、变异系数等。采用SPSS 22软件进行正态分布检验, 并绘制频次分布图。

1.2.2 全基因组重测序与SNP分子标记开发

在芋苗期, 取其新鲜幼嫩叶片0.1 g, 参照Stewart等人^[25]的CTAB法(cetyltrimethylammonium bromide method)提取芋基因组DNA, 使用Nano Drop超微量分光光度检测DNA样品纯度, Qubit荧光定量仪对DNA样品浓度进行精确定量。将105份芋品种基因组DNA送至深圳华大基因公司进行全基因组重测序, 获得原始测序数据。经质控后, 用BWA软件将测序数据与芋参考基因组(<https://ftp.cngb.org/pub/>)进行比对, 获得SAM文件。采用SAMtools, VCFtools等软件^[26,27]进行群体SNP检测与过滤, 过滤参数为“--geno 0.1 --maf 0.05 --mind 0.6”。利用BCFtools软件^[28]获得高质量SNP位点以VCF格式储存, 用于后续关联分析。

1.2.3 全基因组关联分析与候选基因挖掘

采用SPAGeDi软件^[29]计算SNP亲缘关系。采用Ad-

表 1 芋核心种质资源信息

Table 1 Information of 105 taro core accessions

编号	样品名称	来源	类型	编号	样品名称	来源	类型
T1	青岛芋	山东	多子芋	T75	厦门芋	福建	多子芋
T2	淮纺芋	山东	多子芋	T76	嘉兴芋	浙江	多子芋
T4	曲靖芋1号	云南	多子芋	T77	赣州芋3号	江西	多子芋
T5	永康芋	浙江	多子芋	T78	山东芋	山东	多子芋
T6	烟台芋1号	山东	多子芋	T79	衢州芋1号	浙江	多子芋
T8	赣芋6号	江西	多子芋	T80	昆明芋1号	云南	野芋
T9	无锡芋	江苏	多子芋	T81	上饶芋2号	江西	多子芋
T11	寻乌芋	江西	多子芋	T83	九江芋1号	江西	多子芋
T12	红河芋	云南	多子芋	T84	九江芋2号	江西	魁芋
T13	永州芋	湖南	多子芋	T85	赣州芋4号	江西	多子芋
T16	安庆芋	安徽	多子芋	T86	海门芋	江苏	多子芋
T17	上饶芋1号	江西	多子芋	T87	宿迁芋2号	江苏	野芋
T18	东乡芋1号	江西	多子芋	T88	钦州芋2号	广西	野芋
T21	赣芋1号	江西	多子芋	T90	贵港芋	广西	野芋
T22	赣芋2号	江西	多子芋	T91	兴国芋	江西	多子芋
T23	赣芋7号	江西	多子芋	T92	福州芋1号	福建	多子芋
T24	赣芋4号	江西	多子芋	T93	衡阳芋1号	湖南	多子芋
T25	瑞金芋	江西	多子芋	T94	临沂芋1号	山东	多子芋
T26	于都芋	江西	多子芋	T95	章贡芋	江西	多子芋
T27	赣州芋2号	江西	多子芋	T96	丽江芋2号	云南	野芋
T28	赣芋3号	江西	多子芋	T97	大理芋	云南	多子芋
T31	萃芋	江西	野芋	T98	丽江芋3号	云南	多子芋
T35	宿迁芋1号	江苏	野芋	T100	桂林芋	广西	魁芋
T38	钦州芋1号	广西	野芋	T101	临沂芋2号	山东	多子芋
T41	南昌芋	江西	多子芋	T102	开平芋	广东	多头芋
T42	曲靖芋2号	云南	多头芋	T104	温州芋	浙江	多子芋
T43	六盘水芋	贵州	多子芋	T105	吉埠芋	江西	多子芋
T44	赣芋5号	江西	多子芋	T107	赣州芋5号	江西	多子芋
T45	南宁芋	广西	野芋	T108	衡阳芋2号	湖南	多子芋
T46	乐山芋	四川	魁芋	T109	常州芋	江苏	多子芋
T47	白沙芋	海南	野芋	T110	南通芋1号	江苏	多子芋
T49	恩施芋	湖北	魁芋	T111	南通芋2号	江苏	多子芋
T50	天津芋	天津	多子芋	T112	如皋芋	江苏	多子芋
T51	泉州芋	福建	魁芋	T113	台州芋3号	江苏	多子芋
T54	重庆芋1号	重庆	魁芋	T114	苏州芋	江苏	多子芋
T55	新余芋2号	江西	多子芋	T115	福州芋2号	福建	多子芋
T56	吉安芋	江西	多子芋	T116	衢州芋2号	浙江	多子芋
T57	抚州芋1号	江西	野芋	T117	宁波芋	浙江	多子芋
T58	丽江芋1号	云南	野芋	T118	扬州芋	江苏	多子芋
T60	西双版纳芋1号	云南	野芋	T119	南通芋3号	江苏	多子芋
T61	西双版纳芋2号	云南	魁芋	T120	广东芋	广东	野芋
T62	常德芋	湖南	魁芋	T121	建水芋	云南	多子芋
T63	勐醒芋	云南	多子芋	T122	昆明芋2号	云南	野芋
T64	鹰潭芋	江西	多子芋	T123	昆明芋3号	云南	野芋
T66	宜昌芋	湖北	多子芋	T133	赣州芋6号	江西	多子芋
T67	乐平芋	江西	野芋	T134	贵州芋	贵州	魁芋
T68	广丰芋	江西	多子芋	T135	韶关芋	广东	魁芋
T69	烟台芋2号	山东	多子芋	T136	重庆芋2号	重庆	多子芋
T70	台州芋1号	浙江	多子芋	T137	莱阳芋	山东	多子芋
T71	台州芋2号	浙江	多子芋	T140	宜宾芋	四川	多子芋
T72	商丘芋	河南	多子芋	T141	台州芋4号	江苏	魁芋
T73	南康芋	江西	多子芋	T142	福鼎芋	福建	魁芋
T74	平顶山芋	河南	多子芋				

mixture软件^[7]中最大似然估算法进行群体结构分析, K 值设定1~10, 根据交叉验证错误率(CV error)最小时对应的 K 值确定最佳亚群分群结果, 利用R包进行结果可视化. 采用PhyIip软件中邻接法^[30]计算群体结构矩阵, 采用MEGA软件^[31]绘制系统发育树. 采用PopLD-Decay软件^[32]进行群体连锁不平衡分析, 计算连锁不平衡系数 R^2 降至最大值的1/2时对应的碱基距离. 考虑芋基因组庞大、杂合度高等特性, 本研究采用TASSEL (version5.2.81)软件中的一般线性模型(general linear model, GLM)进行芋产量相关性状的全基因组关联分析以期保留在复杂遗传背景下更多的真实信号, 获得显著关联SNP位点, 关联阈值设置为 $-\log_{10}(P \text{ value}) \geq 6$, 利用R包qqman绘制曼哈顿图和Q-Q图. 基于连锁不平衡分析, 在显著关联SNP位点前后1 Mb区间内筛选挖掘与芋产量性状相关的候选调控基因, 利用NR, KEGG和GO三个数据库对候选基因进行功能注释, 并结合相关研究报道的同源功能基因初步确定芋产量相关性状调控基因.

1.2.4 *CeRR1*基因克隆与序列分析

鉴于“赣芋2号”作为主栽品种的代表性及其作为稳定遗传材料的可行性, 本研究以其为模型. 提取芋品种T22 (赣芋2号)叶片的总RNA, 方法参照TaKaRa MiniBEST Plant RNA Extraction Kit说明书, 并反转录获得cDNA第一条链, 进行PCR扩增, 产物切胶纯化后转化大肠杆菌感受态, 鉴定阳性单克隆并测序, 样品均保存于-80℃超低温冰箱备用. 采用DNAMAN软件进行基因组序列比对. 采用MEGA7软件进行蛋白序列比对.

1.2.5 *CeRR1*亚细胞定位

选取瞬时表达载体pSuper1300-35S-GFP的 *Pst* I 和 *Kpn* I 为双酶切位点, 采用Prime Primer软件设计含同源臂的引物(表2). 以cDNA为模板、使用翌圣生物科技上海有限公司的高保真酶2× Hieff Canace[®]

Plus PCR Master Mix (With Dye)进行PCR扩增、回收、纯化, 构建pSuper1300-*CeRR1*过表达载体. 将重组载体、空载体和Mcherry核定位质粒转化GV3101农杆菌感受态细胞. 挑取包含重组载体pSuper1300-*CeRR1*的阳性农杆菌菌落至LB液体培养基(含50 mg/L Kan +25 mg/L Rif)中, 28℃, 200 r/min培养至菌液 $A_{600}=0.6$, 5000 r/min离心10 min后收集菌体, 1:1比例重悬于侵染液中, 暗处静置2 h后注射至本式烟草叶片中. 25℃黑暗培养12 h, 16 h/8 h光照/黑暗条件下培养2d. 制备玻片, 使用FV3000激光扫描共聚焦显微镜(Olympus, Japan)观测荧光信号, 确定*CeRR1*蛋白的亚细胞定位.

1.2.6 *CeRR1*表达模式分析

采用Prime Primer软件设计RT-qPCR引物(表3), 使用TaKaRa MiniBEST Plant RNA Extraction Kit试剂盒提取芋品种T22中根、芋肉、芽、茎、叶等不同组织部位的总RNA, 反转录后进行荧光定量PCR, 分析*CeRR1*在不同组织中的表达量水平. 此外, 分别选取3个子芋数多(T77, T6, T22)和子芋数少(T24, T26, T100)的芋种质, 提取不同材料中芋芽总RNA, 反转录后进行荧光定量PCR, 分析*CeRR1*在子芋数多和少芋品种中的相对表达量水平. qRT-PCR体系(10 μL): 2 μL cDNA, 0.5 μL正反向引物F/R, 5 μL 2× Realtime PCR Super mix, 2 μL ddH₂O. 反应程序: 95℃预变性, 30 s; 95℃变性, 15 s; 60℃退火, 15 s; 35个循环, 每个循环在60℃荧光采集, 熔解曲线条件设置为65℃~95℃, 每升高0.5℃时采集1次荧光, 72℃, 1 min; Plate Read; End. 以*actin*基因作为内参对照, 构建熔解曲线, 3个生物学重复和3个技术重复, 使用2^{-ΔΔC_t}法计算基因的相对表达量, 采用Excel, SPSS 25, Origin 2024软件进行数据整理及图像绘制.

1.2.7 *CeRR1*基因瞬时沉默

构建沉默载体pTRV2-*CeRR1*用于侵染T22芋侧球茎, 使用限制性内切酶*Xba* I 和*Bam*H I 线性化载体

表 2 *CeRR1*克隆引物序列
Table 2 Primer sequences for cloning *CeRR1*

引物名称	引物序列(5'→3')
<i>CeRR1</i> -S1300pst-F	TAGTCTAGAAAGCTTCTGCAGATGACTGCGGTGCAGATATGC
<i>CeRR1</i> -S1300kpn-R	GCCCTTGCTCACCATGGTACCTGATGCTGGTAGTATTTGATTTAGG

pTRV2并纯化, 采用SGN VIGS Tool软件设计*CeRRI*的VIGS特异引物(表4), 利用同源重组方法将特异片段成功构建在载体pTRV2后转化GV3101农杆菌中^[33]. 在芋侧球茎上用灭菌后的针头扎适量小孔, 将材料浸没在相应菌液中, 以空载菌液为对照, 使用真空干燥器在-800 kPa下保持30 min, 每10 min轻轻晃动使菌液均匀. 无菌水冲洗三遍, 于25℃暗培养3 d^[33]. 对TRV-VIGS芋球茎第一轮侧芽进行取样, 提取RNA并反转录合成cDNA. 采用Prime Primer软件设计pTRV1 (病毒沉默系统辅助载体), pTRV2特异性引物用于鉴定阳性植株; 通过RT-qPCR检测*CeRRI*表达量, 以分析基因沉默效率; 通过酶联免疫吸附(enzyme linked immunosorbent assay, ELISA)检测阳性植株中细胞分裂素ZR和DHZR含量. 所有处理均3次生物学重复.

2 结果与分析

2.1 芋产量相关性状表型数据分析

对芋关联群体的3个产量相关性状CW, CSW和CSN进行统计分析(表5), 结果表明, 芋产量相关性状均表现出广泛的表型变异. 其中, 母芋总重的变异系数最大, 为26.35%; 其次是子芋总重, 为23.15%; 子芋数的变异系数最小, 为19.39%. 柯尔莫哥洛夫-斯米尔诺夫检验(Kolmogorov-Smirnov test, K-S)可知3个产量相关性状均符合正态分布($P>0.05$) (图1).

表 3 荧光定量引物序列

Table 3 Fluorescence quantitative primer sequence

引物名称	引物序列(5'→3')	扩增片段大小(bp)
<i>CeRRI</i> -qPCR-F	TCCCGCTTCCATGAGAGAGA	169
<i>CeRRI</i> -qPCR-R	TTGTCCTGCACCCATCAGTC	169
<i>CeActin</i> -F	CTAGTGGTCGCACAACAGGT	191
<i>CeActin</i> -R	TTCACGCTCAGCAGTGGTAG	191

表 4 病毒诱导沉默引物

Table 4 Primers used for VIGS

引物名称	引物序列(5'→3')
pTRV2- <i>CeRRI</i> -F	AAGGTTACCGAATTCTCTAGAATGACTGCGGTGCAGATATG
pTRV2- <i>CeRRI</i> -R	CGTGAGCTCGGTACCGGATCCAAGGAGCCTGAATCCATCC
pTRV1-te-F	CGTGTTCATTTCGATAGG
pTRV1-te-R	GACAACGCCACGATTAAGT
pTRV2-te-F	TACGCTGTTTGAGGGAAGTA
pTRV2-te-R	TTACTCACCCCCCAACAATCTC

2.2 芋SNP分子标记开发

将105份芋重测序数据与芋参考基因组比对发现, Q20值最高为98.35%, 最低为95.16%, 平均为97.31%; 测序深度最高为22.64×, 最低为8.61×, 平均测序深度为11.70×; 平均覆盖密度为346.27 bp/Mb, 共获得10509536个原始SNP位点, 过滤筛选后获得6295445个高质量SNP位点. 高质量SNP位点在芋14条染色体上呈不均匀分布(图2), 其中Chr1上最多, 共696030个SNP位点, 占比11.06%, 其次为Chr2, 有587803个SNP位点, 占比9.34%, Chr12上SNP位点最少, 为296895个, 占比仅4.72%, 平均每条染色体上SNP位点为449675个. 从图3A可以看出, 芋基因组LD的强度(r^2)在0 kb的时候大约为0.15, 随着SNP之间距离的增加, LD的强度逐渐降低, r^2 由0.15降到0.05时趋于平稳; LD衰减到最大值的一半即0.075时对应的距离为20.33 kb.

2.3 芋产量性状全基因组关联分析

2.3.1 亲缘关系分析与群体结构分析

为评估105份芋种质间的亲缘关系, 共获得9312个亲缘关系系数(Kinship值), 范围为0~0.617. 其中Kinship值小于0.2的材料占比达到89.05%, 在0.2~0.5之间的占10.68%, 大于0.5的仅占0.27%(图3B), 表明105份芋核心种质资源间亲缘关系较远. 利用Admixture软件进行群体结构分析(图4A), 当交叉验证错误率最低时(CV error=0.368), K 值为4, 表明105份芋种质可细分为

表 5 芋产量相关性状统计与分析

Table 5 Descriptive statistics of yield-related traits of taro

性状	平均值	最大值	最小值	标准差	极差	变异系数	K-S
母芋重(g)	247.48	482.33	36.00	117.60	446.33	26.35%	0.16
子芋总重(g)	307.68	733.33	34.00	161.87	699.33	23.15%	0.16
子芋数(个)	5.96	12.00	1.00	2.13	11.00	19.39%	0.78

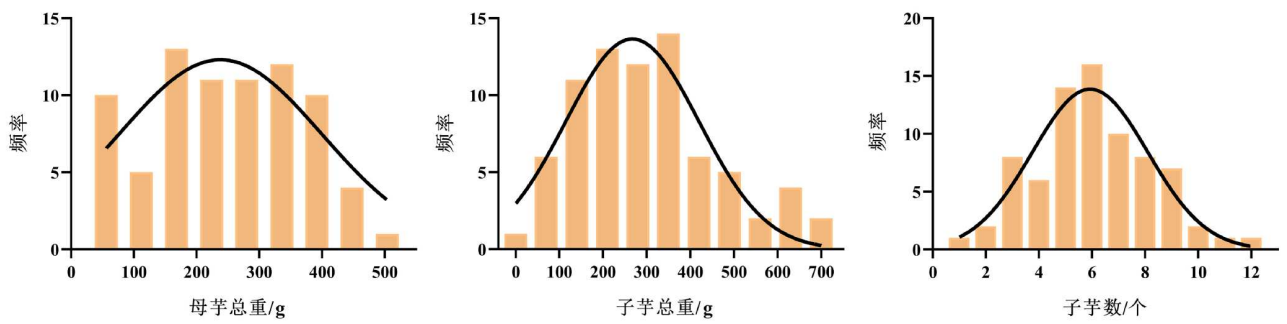


图 1 芋产量相关性状含量频率直方图

Figure 1 Frequency histogram of yield-related traits of taro

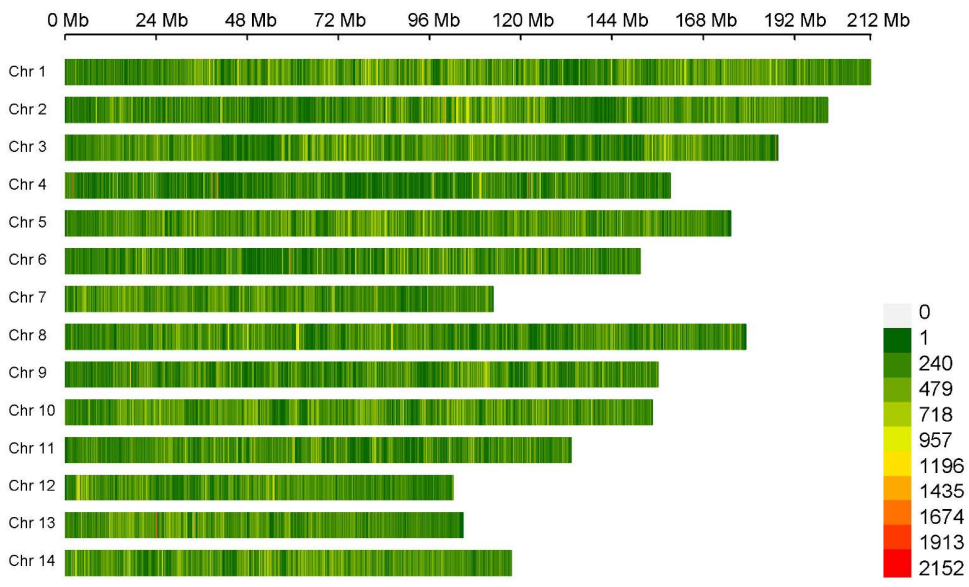


图 2 高质量SNP在芋染色体上的分布

Figure 2 Distribution of high-quality SNPs on taro chromosomes

4个亚群。由系统发育树可知(图4B), 群体分化较为明显, Group I 包括分蘖能力较弱的野芋5份和1份魁芋, Group II 则包括35份多子芋、11份魁芋和1份野芋, Group III 包含24份多子芋和1份多头芋, Group IV 包含15份多子芋、1份多头芋和11份野芋。Group II 中多子芋大部分为红芽多子芋, Group III 和Group IV 中多子芋

大部分为白芽多子芋(图4C和D)。

2.3.2 GWAS显著关联SNP位点鉴定

通过GWAS分析共检测到与3个芋产量相关性状显著关联的SNP位点99个, 覆盖在所有14条染色体上(图5)。其中与母芋总重显著关联位点11个, 分别位于

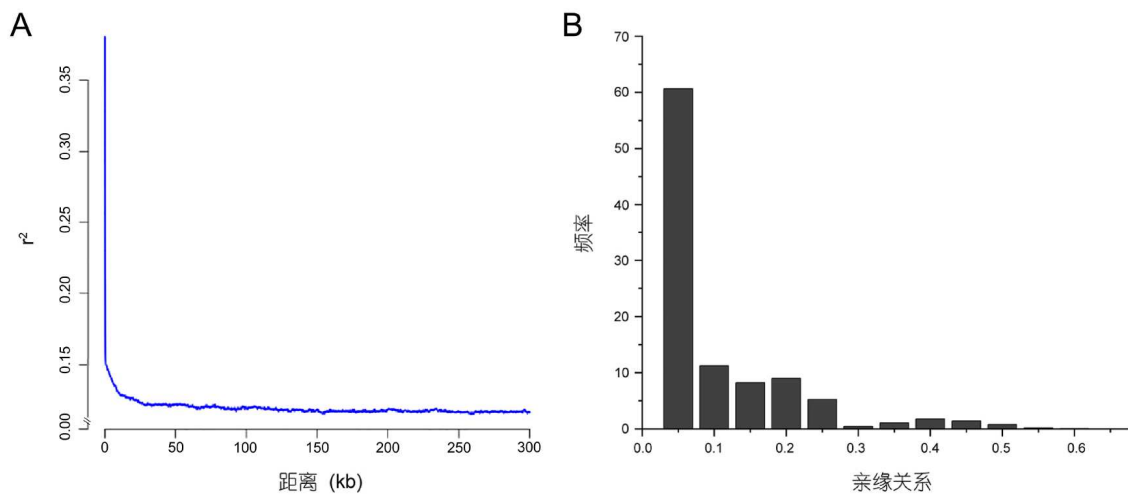


图3 105份芋核心种质资源群体LD衰减图(A)与亲缘关系(B)
Figure 3 Linkage disequilibrium (LD) decay (A) and pairwise kinship (B) of 105 core taro varieties

第2, 3, 5, 7, 8, 10, 13和14染色体上; 与子芋总重显著关联位点7个, 分别位于第1, 4, 7, 11和12染色体上; 与子芋数显著关联位点81个, 分布在所有14条染色体上(网络版附表1~3)。

2.4 芋产量性状相关候选基因挖掘

通过对显著关联SNP位点进行功能评估的方式鉴定到与3个产量性状相关的候选基因共38个。其中, 11个母芋总重性状显著关联SNP位点两侧1 Mb范围内共分布10个基因, 经Nr, GO, KEGG数据库注释, 主要参与细胞大分子代谢过程、核酸代谢过程、核苷磷酸结合等过程; 7个子芋总重显著关联SNP位点两侧1 Mb范围内共分布10个基因, 经Nr, GO, KEGG数据库注释, 主要参与囊泡介导转运、核酸结合、细胞氮化合物代谢、细胞酰胺代谢等过程; 子芋数性状显著关联81个SNP位点两侧1 Mb范围内共分布18个基因, 经Nr, GO, KEGG数据库注释, 主要参与细胞对生长素刺激的反应、植物形态发生的发育生长、基因表达调控等过程(网络版附表4~6)。其中在SLG14_87451620区间范围内鉴定到*EVM0000500*基因, 通过Nr和KEGG注释到ARR-B基因家族, 与拟南芥*AtARR1*同源。该基因在细胞分裂素信号传递的通路中起核心调控作用, 是体外培养过程中芽再生的重要抑制剂, 推测该基因可能通过调控细胞分裂素合成影响芋侧球茎分化, 从而影响子芋数性状。

2.5 *CeRR1*基因克隆及序列分析

通过分析*EVM0000500*基因的蛋白序列与蛋白功能域搜索预测, 发现*EVM0000500*具有受体结构域和MYB-like DNA binding结合结构域, 属于典型的ARR-B家族成员, 故将其命名为*CeRR1*。经测序, *CeRR1*基因序列全长为1920 bp, 编码639个氨基酸, 与芋参考基因组序列相似度高达99.69%, 存在6个碱基突变, 分别位于254, 744, 851, 1026, 1548和1584位。*CeRR1*蛋白质序列编码比对相似度为99.37%, 有4个差异氨基酸, 分别位于第216, 310, 484和496位(图6)。

2.6 *CeRR1*亚细胞定位

亚细胞定位结果显示(图7), 烟草叶片中绿色荧光GFP均分布在含有空载体对照组中的细胞膜、质、核中, 而*CeRR1*与GFP的融合表达蛋白特异性地定位于烟草细胞的细胞核中, 并与标记物mCherry (细胞核)的荧光信号重叠, 具有明显的细胞核定位特征。表明*CeRR1*蛋白定位于细胞核, 符合典型转录因子的亚细胞定位特征。

2.7 *CeRR1*表达模式分析

为初步明确*CeRR1*对子芋数的调控作用, 对芋不同组织及分蘖能力不同的芽组织中*CeRR1*的转录水平进行测定和分析(图8)。结果显示, *CeRR1*在不同组织中均有表达, 在芽(bud)、叶(leaf)、根(oroot)和叶柄

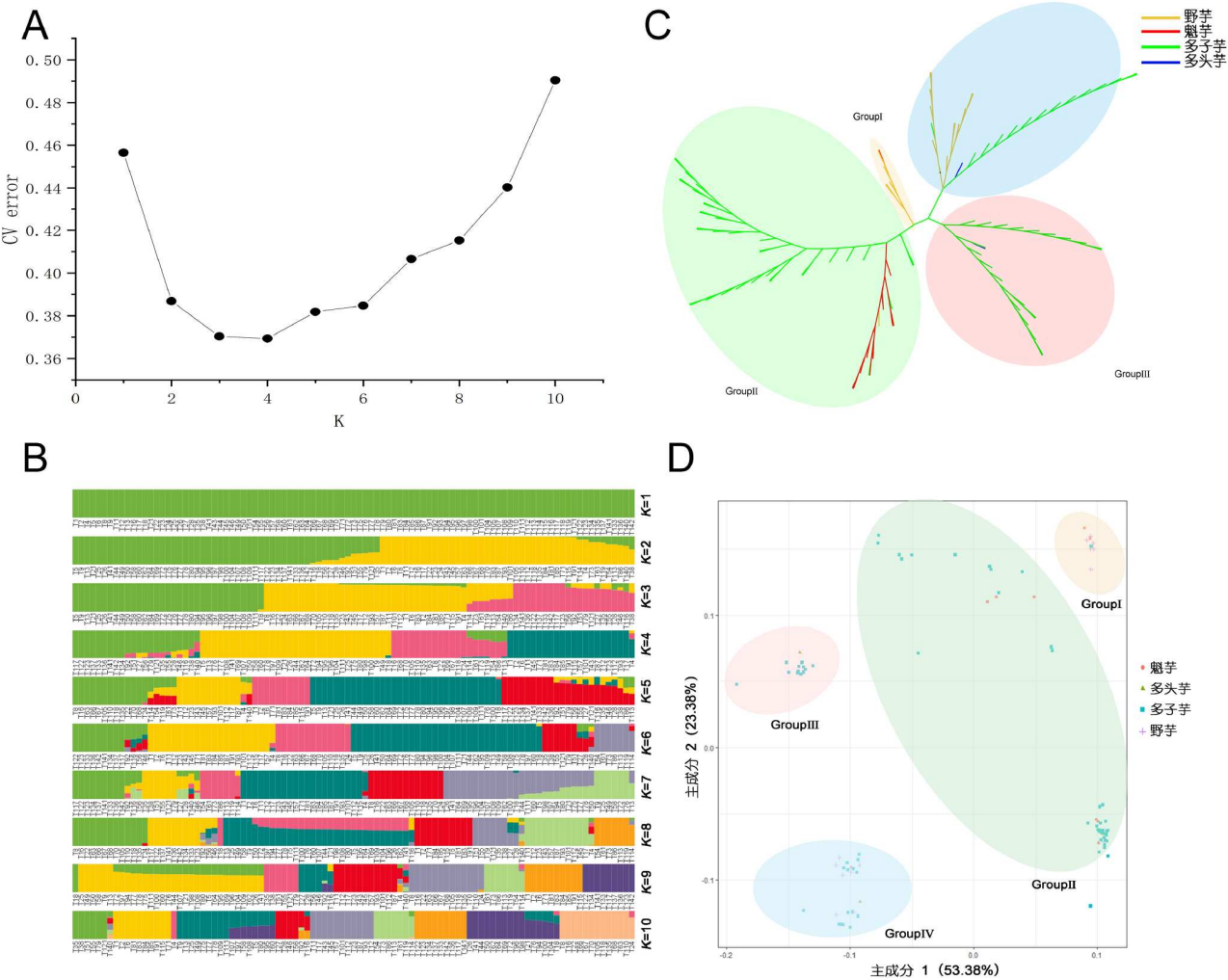


图 4 基于SNP标记的芋核心种质资源群体结构及聚类分析. A: 105份芋群体K值分布图; B: 105份芋群体结构图; C: 基于SNP标记的芋核心种质资源进化树分析; D: 主成分分析图

Figure 4 Population structure and clustering analysis of taro core germplasm resources based on SNP markers. A: Distribution of the K-values for the population of 105 taro germplasms; B: population structure of 105 taro accessions; C: phylogenetic tree of taro core germplasm resources based on SNP markers; D: PCA analysis

(prtiole)中具有较高的表达量,在芋肉中表达量较低.此外,在子芋数较多的3个芋材料中,*CeRR1*的表达量显著低于子芋数少的材料,说明*CeRR1*在分蘖能力较弱的芋品种中具有较高的表达水平.经相似性分析可知,*CeRR1*表达量与子芋数的皮尔逊相似性系数为-0.92,呈显著负相关.

2.8 *CeRR1*基因瞬时沉默分析

为验证*CeRR1*的抑制芋侧芽萌发功能,在芋侧球茎(flesh)中诱导*CeRR1*基因沉默.结果表明,在

pTRV2, pTRV2-*CeRR1*侧球茎中均检测到预期PCR产物(526 bp与407 bp),在野生型中未检测到.沉默芋植株(pTRV2-*CeRR1*)侧球茎中*CeRR1*基因表达量相较于pTRV2对照组显著下降,表明*CeRR1*沉默效果良好(图9A~C).通过测定有效沉默的芋侧球茎中ZR和DHZR含量,发现与对照植株相比,基因沉默芋侧球茎中ZR含量显著高于对照组, DHZR含量也高于对照组,但无显著性差异(图9D),说明基因沉默后,*CeRR1*对芋侧球茎中细胞分裂素合成有影响,进而影响芋侧芽的萌发.

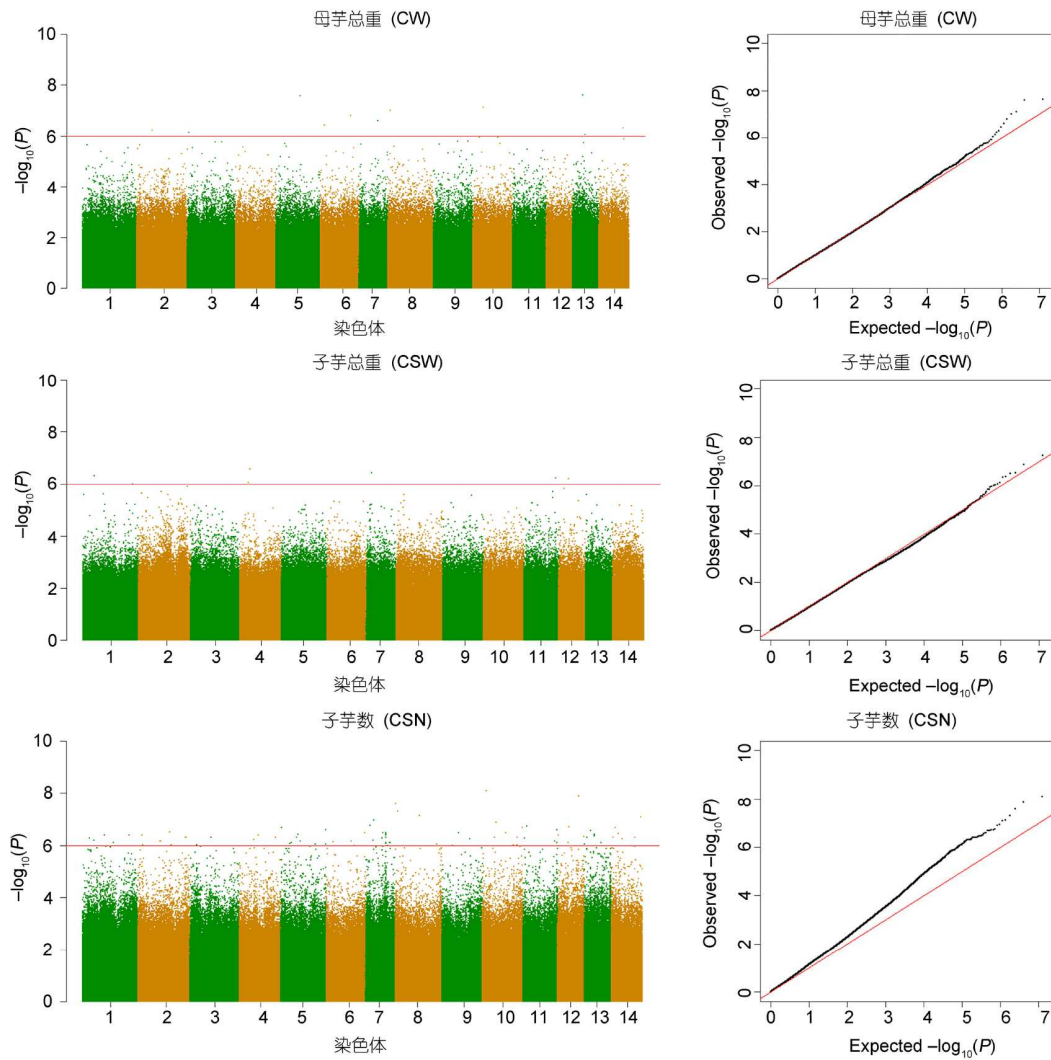


图5 芋产量构成因素性状关联分析的曼哈顿图和QQ-plot图
Figure 5 Manhattan plot and QQ-plot of GWAS for taro yield-related traits

3 讨论

3.1 芋SNP分子标记开发及应用

芋是热带和亚热带地区重要的粮、菜兼用作物, 培育高产优质芋品种对全球芋产业发展至关重要. 近年来, 随着芋参考基因组的发布^[34], 开发覆盖芋基因组的SNP分子标记进行性状关联、遗传多样性等分析已成为可能. Fufa等人^[35]开发10391个SNP标记, 对来自尼日利亚和瓦努阿图的271份芋材料进行遗传多样性和群体结构分析. Helmkamp等人^[36]开发2400个高质量SNP标记对70个夏威夷芋材料进行系统发育分

析. Shrestha等人^[37]开发与芋疫霉病相关的SNP标记, 用于芋疫霉病抗性GWAS分析. Fufa等人^[38]利用SNP标记进行遗传多样性分析, 得到瓦努阿图芋材料比尼日利亚芋材料表现出更多的遗传多样性. 本研究中对105份芋核心种质资源进行全基因组重测序, 平均测序深度为11.70×, Q20平均值达到98.35%, 成功获得6295445个高质量SNP标记. 且本研究基于所开发的6295445个高质量SNPs进行连锁不平衡分析, LD衰减距离为20.33 kb, 这一结果与Fufa等人^[35]基于开发的SNP标记计算得到的LD衰减距离相近. 高质量SNP的平均覆盖密度(346 bp)远小于LD衰减距离, 表明本研

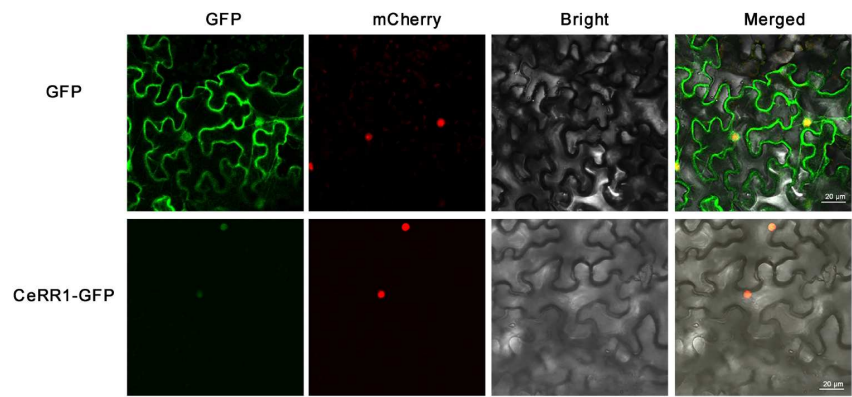


图 7 *CeRR1*的亚细胞定位. 注: GFP空载作为对照. mCherry为融合了核定位蛋白的荧光蛋白. 标尺=20 μm
Figure 7 Subcellular localization of *CeRR1*. Note: free GFP served as a control. mCherry staining assay was conducted to confirm the nuclear localization. Scale bar=20 μm

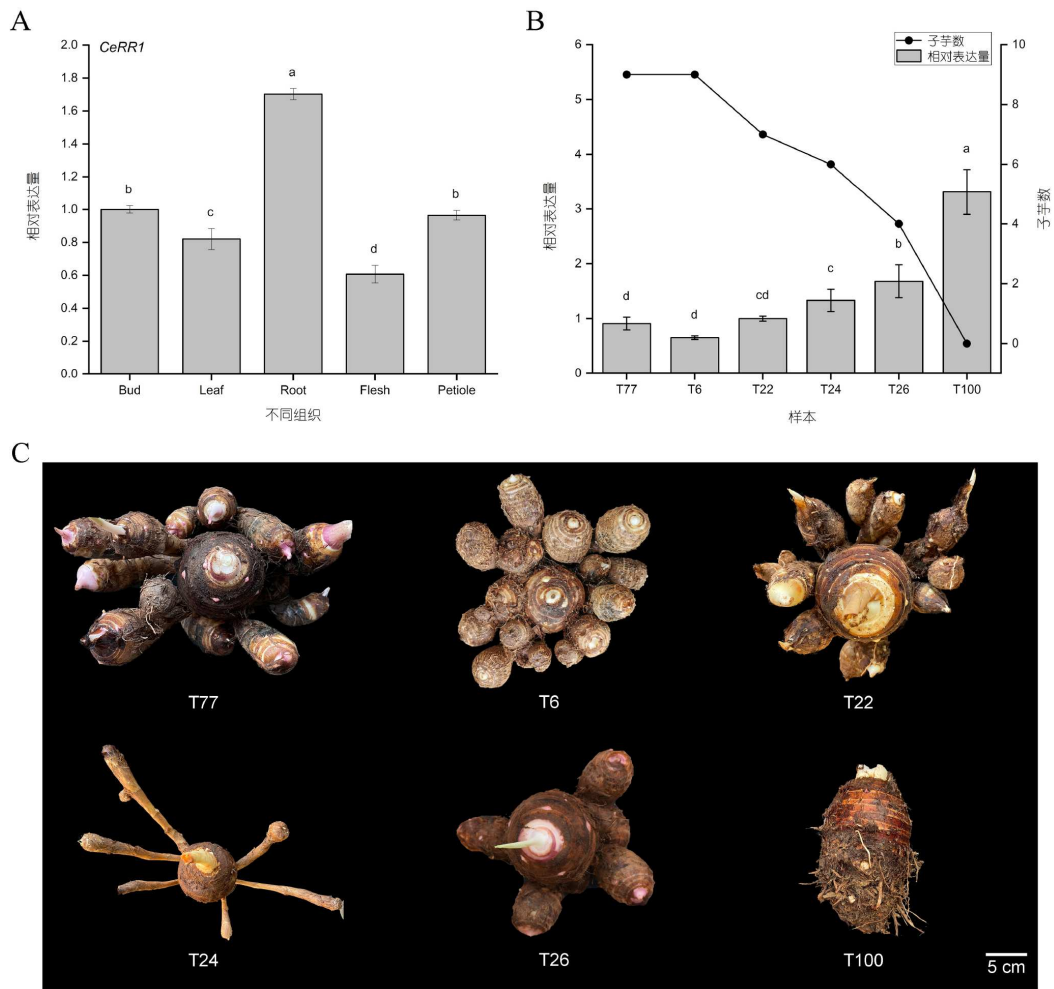


图 8 芋*CeRR1*表达分析. A: *CeRR1*在不同组织中的相对表达量; B: *CeRR1*在不同材料中的相对表达量; C: 不同芋材料地下部表型

Figure 8 Analysis of *CeRR1* expression in taro. A: Relative expression of *CeRR1* in various tissues of taro; B: relative expression of *CeRR1* in various taro; C: underground phenotypes of various taro

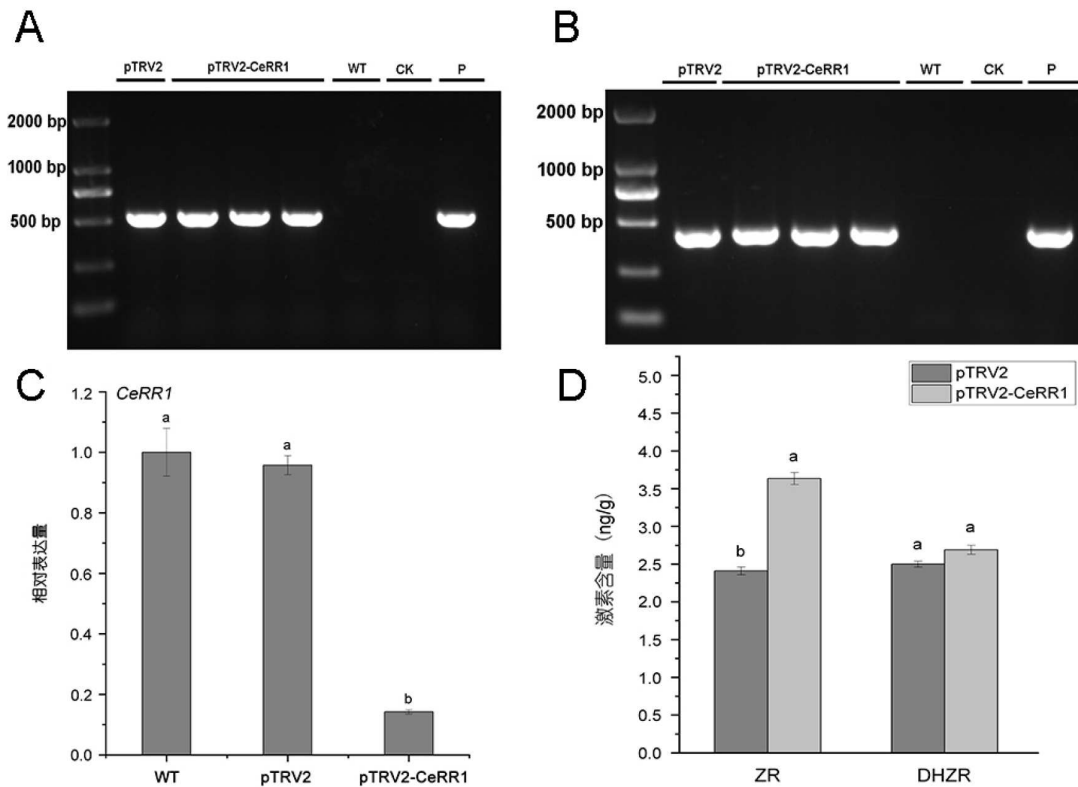


图 9 芋侧球茎中*CeRR1*的沉默。A: 使用PCR测定芋中pTRV1 (526 bp)的积累。WT: 阴性对照(野生型); CK: 空白对照(水); P: 阳性对照(含pTRV1的农杆菌菌液); B: 使用PCR测定芋中pTRV2 (407 bp)的积累; C: 野生型、接种菌液pTRV2或pTRV2-*CeRR1*后芋中*CeRR1*的相对转录水平。将*CeRR1*在野生型植株中的相对表达量设为1; D: 接种对照菌液pTRV2或pTRV2-*CeRR1*菌液的芋中细胞分裂素含量

Figure 9 Silencing of *CeRR1* in taro. A: The accumulations of pTRV1 in taro measured by PCR (526 bp). WT: negative control (wild type); CK: blank control (water); P: positive control (*Agrobacterium* liquid of pTRV1); B: the accumulations of pTRV2 in taro measured by PCR (407 bp); C: observation of phenotypic traits of *Arabidopsis*. Relative *CeRR1* transcript levels in taro of wild type, pTRV2, or pTRV2-*CeRR1* plants after inoculation. The expression level of *CeRR1* in wild type plants was set to 1; D: cytokinin content in taro of pTRV2 or pTRV2-*CeRR1* plants

究开发的SNP具有丰富的遗传变异信息, 可应用于后续的遗传多样性和全基因组关联分析研究。

3.2 芋产量相关性状的全基因组关联分析及候选基因挖掘

作物产量性状是受到多基因控制的数量性状, 连锁分析和关联分析是挖掘优质数量性状基因资源的有效方法^[39]。Li等人^[9]利用关联分析定位了50个与块茎产量、淀粉含量等数量性状相关的QTL位点。王舰^[40]利用280124个SNP标记, 通过GWAS分析鉴定到多个与马铃薯主要块茎性状(块茎肉色、皮色、芽眼的颜色和深度)显著关联的SNP。本研究利用一般线性模型对105份芋关联群体的3个产量相关性状进行全基因关联分析, 共检测到99个与产量性状显著关联的SNP。需

要指出的是, 本研究的全基因组关联分析是在芋这一基因组庞大、倍性复杂且缺乏高质量参考基因组的非模式作物中进行的。鉴于其可能存在的复杂群体结构、残留杂合度以及参考基因组对亲缘关系矩阵(K矩阵)计算准确性的潜在影响, 研究发现采用混合线性模型(mixed linear model, MLM)等严格校正方法会过度压制关联信号, 导致无显著位点被检出(数据未显示)。因此, 本研究采用广义线性模型(generalized linear model, GLM)进行探索性分析, 其目的在于从复杂的遗传背景中初步筛选出与性状可能相关的基因组区域。基于GLM的结果可能包含较多的假阳性信号, 文中所有关联信号及后续的候选基因挖掘均应被视为初步的、提示性的遗传线索, 其可靠性有待通过后续的功能实验或在不同群体中进行验证。通过Nr, GO, KEGG数据库

进行基因功能注释,共鉴定到38个芋产量性状候选基因,主要涉及植物代谢、生物合成、生长发育等生物学途径。其中*EVM0000500*位于Chr14内,与子芋数显著相关,主要参与调控细胞内激素受体信号通路,是拟南芥*AtARR1*的同源基因。*AtRR1*是一类B型细胞因子响应调节器,直接激活细胞分裂素响应基因^[41]。Osakabe等人^[42]发现在细胞分裂素存在下,过表达*AtRR1*显著促进离体培养下芽的形成。Liu等人^[21]发现*AtRR1*通过激活生长素信号通路的抑制因子,从而抑制芽再生。在芋中,子芋是由母芋侧芽分化而来,推测该基因可能通过调控细胞分裂素合成影响芋芽分化,可作为调控子芋数的候选基因。

3.3 *CeRR1*参与调控芋侧球茎分化

本研究通过全基因组关联分析筛选鉴定到调控子芋数候选基因*EVM0000500*,发现*EVM0000500*与拟南

芥中的细胞分裂素信号通路关键因子*AtRR1*为同源基因^[19]。在拟南芥中,*arr1* (*ARR1*缺失突变体)离体苗再生数目增多,*AtARR1*通过与*AtARR12*竞争性结合*WUS*启动子来减弱*AtARR12*对*WUS*的促进作用,从而负调控离体苗的生长点重建;*AtARR1*过表达植物对细胞分裂素更敏感,而*arr1*突变植物则对细胞分裂素的敏感性降低,*AtARR1*在细胞分裂素的信号传导中起到的是调节作用^[43,44]。考虑芋中*EVM0000500*可能发挥同样的功能。因此对芋*EVM0000500*进行生信分析,*EVM0000500*全长1920 bp,序列特征符合大部分物种*ARR-B*基因的共同特征,属于*ARR-B*家族基因,命名为*CeRR1*。亚细胞定位结果显示*CeRR1*定位于细胞核上,印证其可作为转录因子。基因表达模式分析表明,*CeRR1*表达量与子芋数呈负相关。瞬时沉默试验发现,芋侧球茎内细胞分裂素ZR含量显著升高,表明*CeRR1*可能通过调控细胞分裂素合成负调控芋芽分化^[45]。

参考文献

- 1 Scott G J. A review of root, tuber and banana crops in developing countries: past, present and future. *Int J Food Sci Tech*, 2021, 56: 1093–1114
- 2 Angami T, Jha A K, Buragohain J, et al. Evaluation of taro (*Colocasia esculenta* L.) cultivars for growth, yield and quality attributes. *J Hortic Sci*, 2019, 10: 183–189
- 3 Aditika, Kapoor B, Singh S, et al. Taro (*Colocasia esculenta*): zero wastage orphan food crop for food and nutritional security. *South African J Bot*, 2022, 145: 157–169
- 4 Food and Agriculture Organization of the United Nations. The State of Food Security and Nutrition in the World 2024. Available from URL: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize>
- 5 Li H, Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics*, 2009, 25: 1754–1760
- 6 Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, et al. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *Am J Hum Genet*, 2007, 81: 559–575
- 7 Alexander D H, Novembre J, Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Res*, 2009, 19: 1655–1664
- 8 Huang J, Li J, Zhou J, et al. Identifying a large number of high-yield genes in rice by pedigree analysis, whole-genome sequencing, and CRISPR-Cas9 gene knockout. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115
- 9 Wang B, Lin Z, Li X, et al. Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize breeding. *Nat Genet*, 2020, 52: 565–571
- 10 Yang F, Zhang Z F, Nan B, et al. Genome-wide association analysis and candidate gene selection of yield related traits in rice (in Chinese). *Acta Agron Sinica*, 2022, 48: 9 [杨飞, 张征锋, 南波, 等. 水稻产量相关性状的全基因组关联分析及候选基因筛选. *作物学报*, 2022, 48: 9]
- 11 Ma Y M, Lou H Y, Zhang S J, et al. Genome-wide association analysis of yield traits in Xinjiang winter wheat germplasm (in Chinese). *Scientia Agric Sin*, 2023, 56: 3487–3499 [马艳明, 娄鸿耀, 张胜军, 等. 新疆冬小麦品种资源主要产量性状全基因组关联分析. *中国农业科学*, 2023, 56: 3487–3499]
- 12 Sharma K, Mishra A K, Misra R. Analysis of AFLP variation of taro population and markers associated with Leaf Blight Resistance Gene. *Acad J Plant Sci*, 2008, 1: 42–48
- 13 Guo S, Zhao S, Sun H, et al. Resequencing of 414 cultivated and wild watermelon accessions identifies selection for fruit quality traits. *Nat Genet*, 2019, 51: 1616–1623
- 14 Li G, Lang T, Dai G, et al. Precise identification of two wheat—*Thinopyrum* intermedium substitutions reveals the compensation and

- rearrangement between wheat and *Thinopyrum* chromosomes. *Mol Breeding*, 2015, 35: 1
- 15 Bhatramakki D, Dolan M, Hanafey M, et al. Insertion-deletion polymorphisms in 3' regions of maize genes occur frequently and can be used as highly informative genetic markers. *Plant Mol Biol*, 2002, 48: 539–547
 - 16 Bellinger M R, Paudel R, Starnes S, et al. Taro genome assembly and linkage map reveal QTLs for resistance to taro Leaf Blight. *G3 Genes Genomes Genet*, 2020, 10: 2763–2775
 - 17 Sun Y L, Wang Z X, Ji Q, et al. Development of molecular marker for color of corm flesh fiber in taro based on using SLAF-seq technology (in Chinese). *China Veg*, 2021: 49–54 [孙亚林, 王直新, 季群, 等. 基于 SLAF-seq 技术开发芋肉纤维颜色性状的分子标记. *中国蔬菜*, 2021: 49–54]
 - 18 Mason M G, Mathews D E, Argyros D A, et al. Multiple type-B response regulators mediate cytokinin signal transduction in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 3007–3018
 - 19 Argyros R D, Mathews D E, Chiang Y H, et al. Type B response regulators of *Arabidopsis* play key roles in cytokinin signaling and plant development. *Plant Cell*, 2008, 20: 2102–2116
 - 20 Xie M, Chen H, Huang L, et al. A B-ARR-mediated cytokinin transcriptional network directs hormone cross-regulation and shoot development. *Nat Commun*, 2018, 9: 1604
 - 21 Liu Z, Dai X, Li J, et al. The type-B cytokinin response regulator ARR1 inhibits shoot regeneration in an ARR12-dependent manner in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2020, 32: 2271–2291
 - 22 Chen H. Functional study of cytokinin response regulator MdRR1 and MdRR9 gene on the regulation of axillary bud outgrowth in malus (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Xianyang: Northwest A&F University, 2021 [陈皓. 苹果CTK响应因子MdRR1和MdRR9参与调控腋芽萌发的功能研究. 硕士学位论文. 咸阳: 西北农林科技大学, 2021]
 - 23 Huang X F, Ke W D. Description Specification and Data Standard for Taro Germplasm Resources (in Chinese). Beijing: China Agricultural Press, 2006 [黄新芳, 柯卫东. 芋种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006]
 - 24 Whitney L D, Bowers F A I, Takahashi M. Taro Varieties in Hawaii. Honolulu: Hawaii Agricultural Experiment Station, 1939
 - 25 Stewart C N, Jr., Via L E. A rapid CTAB DNA isolation technique useful for RAPD fingerprinting and other PCR applications. *Biotechniques*, 1993, 14: 748–750
 - 26 Li H, Handsaker B, Wysoker A, et al. The sequence alignment/map format and SAMtools. *Bioinformatics*, 2009, 25: 2078–2079
 - 27 Danecek P, Auton A, Abecasis G, et al. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 2011, 27: 2156–2158
 - 28 Danecek P, Bonfield J K, Liddle J, et al. Twelve years of SAMtools and BCFtools. *Gigascience*, 2021, 10
 - 29 Hardy O J, Vekemans X. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol Ecol Notes*, 2002, 2: 618–620
 - 30 Shimada M K, Nishida T. A modification of the PHYLIP program: a solution for the redundant cluster problem, and an implementation of an automatic bootstrapping on trees inferred from original data. *Mol Phylogenet Evol*, 2017, 109: 409–414
 - 31 Tamura K, Stecher G, Peterson D, et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 *Mol Biol Evol*, 2013, 30: 2725–2729
 - 32 Zhang C, Dong S S, Xu J Y, et al. PopLDdecay: a fast and effective tool for linkage disequilibrium decay analysis based on variant call format files. *Bioinformatics*, 2019, 35: 1786–1788
 - 33 Robertson D. VIGS vectors for gene silencing: many targets, many tools. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, 55: 495–519
 - 34 Irwin S V, Kaufusi P, Banks K, et al. Molecular characterization of taro (*Colocasia esculenta*) using RAPD markers. *Euphytica*, 1998, 99: 183–189
 - 35 Fufa T W, Abteu W G, Amadi C O, et al. DArTSeq SNP-based genetic diversity and population structure studies among taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) accessions sourced from Nigeria and Vanuatu. *PLoS One*, 2022, 17: e0269302
 - 36 Helmkampf M, Wolfgruber T K, Bellinger M R, et al. Phylogenetic relationships, breeding implications, and cultivation history of Hawaiian taro (*Colocasia esculenta*) through genome-wide snp genotyping. *J Heredity*, 2018, 109: 272–282
 - 37 Shrestha S, Hu J, Fryxell R T, et al. SNP markers identify widely distributed clonal lineages of *Phytophthora colocasiae* in Vietnam, Hawaii and Hainan Island, China. *Mycologia*, 2014, 106: 676–685
 - 38 Fufa T W, Menamo T M, Abteu W G, et al. Detection of the local adaptive and genome-wide associated loci in southeast Nigerian taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) populations. *BMC Genomics*, 2023, 24: 39
 - 39 Li L, Paulo M J, Strahwald J, et al. Natural DNA variation at candidate loci is associated with potato chip color, tuber starch content, yield and

- starch yield. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 1167–1181
- 40 Wang J. Genetic diversity assessment of accessions and genome-wide association analysis of tuber characters in potato (*Solanum tuberosum* L.) (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Beijing: China Agricultural University, 2017 [王舰. 马铃薯种质资源遗传多样性研究及块茎性状的全基因组关联分析. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学, 2017]
- 41 Taniguchi M, Sasaki N, Tsuge T, et al. ARR1 directly activates cytokinin response genes that encode proteins with diverse regulatory functions. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48: 263–277
- 42 Osakabe Y, Miyata S, Urao T, et al. Overexpression of *Arabidopsis* response regulators, ARR4/ATRR1/IBC7 and ARR8/ATRR3, alters cytokinin responses differentially in the shoot and in callus formation. *Biochem Biophys Res Commun*, 2002, 293: 806–815
- 43 Dai X H. Mechanism research of cytokinin response regulator ARR1/12 and bZIP transcription factor HYs in shoot apical meristem reestablishment in *Arabidopsis* (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Jinan: Shandong University, 2022 [代学焕. 拟南芥细胞分裂素响应因子ARR1/12和bZIP转录因子HYs在离体生长点重建中的作用机制研究. 博士学位论文. 济南: 山东大学, 2022]
- 44 Sakai H, Honma T, Aoyama T, et al. ARR1, a transcription factor for genes immediately responsive to cytokinins. *Science*, 2001, 294: 1519–1521
- 45 Cai H, Liu K, Ma S, et al. Gibberellin and cytokinin signaling antagonistically control female-germline cell specification in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2025, 60: 706–722.e7

Genome-wide association analysis of yield-related traits in taro and analysis of key gene *CeRR1*

PAN Rao^{1,2†}, ZHU QiangLong^{1†}, CHEN YueWen¹, XIAO Yao¹, HUANG YingJin^{1*} & ZHOU QingHong^{1*}

¹ Jiangxi Province Key Laboratory of Vegetable Cultivation and Utilization, Agronomy College, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

² College of Life Science, Nanchang Normal University, Nanchang 330032, China

† Contributed equally to this work

* Corresponding authors, E-mail: yjhuang_cn@126.com; qinghongzhou@126.com

Yield is the primary breeding target trait in taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott). The study conducted a genome-wide association study (GWAS) on yield-related traits to screen significantly trait-associated SNP loci and excavate key candidate genes, thereby providing a theoretical foundation for high-yield taro breeding. In this study, 105 core taro varieties were resequenced, resulting in the identification of 6295445 high-quality SNP markers, and further clustering analysis divided these accessions into four distinct subpopulations. Three yield-related traits (corm weight, cormel weight, and cormel number) were evaluated, which revealed broad phenotypic variation with coefficients of variation ranging from 19.39% to 26.35%. The GWAS analysis identified 99 SNP loci significantly associated with taro yield-related traits, and identified 38 candidate genes primarily involved in macromolecule transport, auxin biosynthesis, and starch-sugar metabolism. Notably, *CeRR1* (EVM0000500), homologous to *Arabidopsis AtARR1*, was identified near the cormel number-associated locus SLG14_87451620, suggesting its potential involvement in regulating lateral cormel differentiation in taro. Subcellular localization confirmed that *CeRR1* localizes to the nucleus, and quantitative PCR revealed high expression of *CeRR1* in roots and shoots, with its expression negatively correlated with cormel number. Virus-induced gene silencing effectively silenced *CeRR1*, leading to a significant increase in zeatin riboside content in taro lateral cormels, indicating that *CeRR1* may regulate lateral cormel differentiation in taro by modulating cytokinin biosynthesis. This study provides critical theoretical and technical support for the genetic improvement of taro yield traits and the breeding of high-yield taro varieties.

taro, yield-related traits, genome-wide association analysis, analysis of *CeRR1*

doi: 10.1360/SSV-2025-0226