

普通小麦小穗粒数性状全基因组关联分析

徐 鑫¹, 张德华², 赵吉顺², 孙海丽², 李小军²

(¹ 新乡学院生命科学与基础医学学院, 河南新乡 453003; ² 河南科技学院生命科技学院, 新乡 453003)

摘要: 为发掘小麦小穗粒数相关基因位点, 以 384 个重要小麦品种(系)组成的自然群体为材料, 利用 3 个环境获得的表型和 55K SNP 芯片分型数据进行全基因组关联分析。结果发现, 142 个 SNP 和小穗粒数显著关联, 解释的表型变异范围为 3.27%~6.09%。有 8 个 SNP 在 2 或 3 个环境下与小穗粒数显著关联, 其中 AX-109986855、AX-109875224 和 AX-109843323 位于 2D 染色体 523.12~526.25 Mb 区段, AX-111054388 和 AX-110671159 在 2B 染色体上物理距离仅 0.62 Mb。这 8 个 SNP 位点中, 每个 SNP 的 2 个等位变异在 3 个环境的小穗粒数均达到显著水平 ($P < 0.01$), 例如, 2D 染色体上 AX-109843323 位点 G/G 等位变异在 3 个环境的平均小穗粒数分别比 C/C 等位变异增加 0.32、0.37 和 0.39 粒。8 个 SNP 位点的优异等位变异在供试材料的分布比例为 5.20%~76.80%, 其中 7 个优异等位变异的分布频率低于 45.00%。进一步分析小穗粒数优异等位变异对穗粒数的影响, 发现 8 个 SNP 位点具有优异等位变异的材料穗粒数 (48.45~53.61 粒) 明显高于具有非优异等位变异材料的穗粒数 (45.04~47.37 粒), 而且材料聚合的优异等位变异数与其小穗粒数和穗粒数呈极显著正相关 (相关系数分别为 0.97 和 0.94, $P < 0.0002$), 表明这些小穗粒数相关位点可用于小麦穗粒数的遗传改良。

关键词: 小麦; 小穗粒数; 穗粒数; SNP; 关联分析

Genome-Wide Association Study of Grain Number per Spikelet in Bread Wheat

XU Xin¹, ZHANG De-hua², ZHAO Ji-shun², SUN Hai-li², LI Xiao-jun²

(¹ School of Life Sciences & Basic Medicine, Xinxiang University, Henan Xinxiang 453003; ² School of Life Science and Technology, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003)

Abstract: In order to explore genetic loci that associated with grain number per spikelet in bread wheat (*Triticum aestivum* L.), a genome-wide association study was conducted using the wheat 55K genotyping assay in a diverse panel of 384 wheat genotypes. Field trials for grain number per spikelet were conducted in one location for three consecutive years. A total of 142 significant SNPs were detected for grain number per spikelet, each of which contributed the phenotypic variation from 3.27% to 6.09%. Of these, eight SNPs were detected in two or three environments. Three SNPs (AX-109986855, AX-109875224 and AX-109843323) were located on the 523.12~526.25 Mb on chromosome 2D, and the physical distance between two SNPs (AX-111054388 and AX-110671159) was only 0.62 Mb on chromosome 2B. Significant differences for grain number per spikelet grouped by superior and inferior alleles in an SNP were detected ($P < 0.01$) across the three environments in each of these eight SNPs. For example, cultivars carrying the G/G allele at AX-109843323 on chromosome 2D resulted in an increase of 0.32, 0.37 and 0.39 grains per spikelet than that of cultivars with the C/C allele in the three environments, respectively. The percentages of cultivars carrying each of the superior alleles at the eight SNPs

收稿日期: 2021-12-22 修回日期: 2022-01-11 网络出版日期: 2022-02-09

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211222001>

第一作者研究方向为小麦遗传育种, E-mail: xxu808@163.com

通信作者: 李小军, 研究方向为小麦分子遗传, E-mail: lixiaojun227@163.com

基金项目: 新乡市科技攻关 (GG2020015); 河南省科技攻关 (212102110267, 222102110206); 河南省青年骨干教师项目 (2019GGJS246, 2019GGJS164)

Foundation projects: Science and Technology Plan Project of Xinxiang City (GG2020015); Science and Technology Plan Project of Henan Province (212102110267, 222102110206); Project of Henan Provincial Youth Backbone Teachers (2019GGJS246, 2019GGJS164)

were varied from 5.20% to 76.80%. Seven superior alleles were present with a percentage of less than 45.00% in the accessions. Furthermore, the grain number per spike in these cultivars with superior alleles (ranging from 48.45 to 53.61) among the eight SNPs were higher than that of cultivars without superior alleles (ranging from 45.04 to 47.37). Significant association in the number of favorable alleles to grain number per spikelet and grain number per spike were observed ($r=0.97$ and 0.94 , respectively, $P<0.0002$). These loci associated with grain number per spikelet are useful for improving grain numbers per spike in wheat.

Key Words: wheat; grain number per spikelet; grain number per spike; SNP; association study

小麦产量主要由单位面积穗数、每穗粒数和粒重构成。目前我国小麦生产上多穗型品种单位面积穗数已趋近饱和,而穗粒数的变异相对较大,所以增加穗粒数对于提升小麦单产有更大潜力^[1]。小穗粒数是穗粒数组成的关键因素,直接影响穗粒数多少和籽粒产量。前人也利用不同的遗传作图群体定位了大量小麦穗粒数等产量相关性状 QTL,但目前关于小穗粒数的遗传基础研究报道较少,且已定位的小穗粒数 QTL 主要分布于 1A、2A、4A、6A、7A、2B、4B、5B、7B、6D 和 7D 染色体上^[24]。例如,Guo 等^[5]以 210 个欧洲冬小麦品种为材料,通过关联分析在 2A 染色体长臂上定位了一个小穗粒数 QTL。Sakuma 等^[6]进一步利用小麦品种 Langdon 和 DIC-2A 衍生的重组自交系群体将该小穗粒数 QTL 克隆并命名为 *GNI-A1*,其编码一个 HD-Zip I 转录因子。Wang 等^[2]和 Chen 等^[3]分别以小麦-冰草衍生种质 3228 和 3504 与京 4839 杂交衍生的 $F_{2,3}$ 群体为材料,定位了 14 和 5 个小穗粒数 QTL,其中主效 QTL 的增效基因均来自小麦-冰草衍生系。

小穗粒数等产量相关性状属于复杂的数量性状,由多基因控制并易受环境影响,通过连锁分析发掘目标性状相关遗传位点一直是解析数量性状的重要方法。近年来,随着小麦基因组测序技术和基因组学的不断发展,以育成品种(系)组成的自然群体为材料,通过全基因组关联分析发掘重要性状 QTL 成为数量性状遗传解析的重要手段^[7],并成功应用于小麦产量相关性状^[8-9]、开花期和抽穗期^[10]、抗病^[11]、品质^[12]和耐寒性^[13]等性状的 QTL 定位。另外,一些研究表明结合连锁分析和关联分析定位的重要性状 QTL 具有较好的一致性。例如,Yang 等^[11]以 234 个中国小麦品种为材料,利用 660K SNP 芯片通过全基因组关联分析发现了 286 个与冠腐病相关 SNP 位点,其中 266 个 SNP 位于 6A 染色体上且主要集中于一个 7 Mb 染色体区段,进一步利用小麦品种 UC1110 和 PI610750 衍生的重组自交系群体证实该区域存在控制冠腐病的 QTL。

Zheng 等^[14]利用小麦材料 SY95-71 和 CH7034 衍生重组自交系群体在水培和土壤栽培两种环境下定位了一个与总根长相关 QTL (*QTrl.saw-2D.2*),进一步利用 215 个小麦品种组成的自然群体通过关联分析证实相同染色体区段存在与总根长相关 SNP。

本研究以 384 个我国不同时期育成的重要小麦品种(系)为材料,利用小麦 55K 高密度 SNP 芯片进行基因分型,通过全基因组关联分析发掘小麦小穗粒数相关 SNP 位点及其优异等位变异,并揭示其对穗粒数的影响,为小穗粒数性状分子标记辅助育种和基因克隆奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选取 384 个我国不同时期选育的优良小麦品种(系),主要来自于河北、河南、江苏和陕西 4 个省份,分别有 65、62、56 和 53 个,甘肃、山东、四川、山西、湖北、黑龙江和福建 7 个省的材料数分别为 23、20、15、12、12、10 和 10 个,国外材料有 20 个,这些占材料总数的 93.23%^[7]。

1.2 小穗粒数和穗粒数性状鉴定

所有材料在 2007、2008 和 2009 年度连续 3 年在江苏扬州种植,材料成熟时从每小区中间随机挑选 10 个单株的主穗调查小穗粒数。采用随机区组设计,3 次重复,每小区 5 行,行长 2 m,每行播种 40 粒,行距 30 cm,常规田间管理。同期,将所有材料在河北石家庄、山东泰安、陕西杨凌、四川成都和江苏扬州种植,成熟时从每小区中间随机挑选 10 个单株的主穗调查穗粒数。

1.3 SNP 芯片分型和群体结构及关联分析

每个材料取 5~10 个单株等量叶片混合,用 CTAB 法提取 DNA。经 1% 琼脂糖凝胶电泳检验合格的 DNA 送至北京博奥晶典生物技术有限公司,利用小麦 55K SNP 芯片进行基因分型。选用分布于小麦 21 对染色体的 8000 个 SNP 通过 STRUCTURE2.3.4 软件^[15]进行群体结构分析,根

据 Li 等^[7]的分析结果,在 $k=2$ 时 ΔK 值最大,将供试材料分为 2 个亚群。利用 Tasselv5.0 中的混合线性模型进行小穗粒数和 SNP 间的关联分析,当 SNP 标记的 $-\log_{10}(P) \geq 3$,即 $P \leq 0.001$ 时认为标记与性状显著关联。

2 结果与分析

2.1 小穗粒数性状变异分析

3 个环境下小穗粒数变异系数基本一致且均高于 0.10,表明供试材料间存在较高的遗传变异。2008 和 2009 环境下小穗粒数平均值相对较高,分

别达到 3.93 和 3.95 粒(表 1),而 2007 环境下平均小穗粒数为 3.57 粒。图 1 表明,小穗粒数性状在不同环境中均呈正态分布,符合数量性状的遗传特点,适合进行 QTL 定位分析。相关分析发现,3 个环境间的小穗粒数性状呈极显著正相关,平均相关系数为 0.74 ($P < 0.0001$)。

2.2 小穗粒数全基因组关联分析

去除所有 SNP 中最小等位基因频率小于 0.05 和缺失率大于 20% 的 SNP 标记后,将 384 个小麦材料基于 3 个环境的小穗粒数性状和 48985 个 SNP 进行全基因组关联分析(图 2),共检测

表 1 384 个小麦材料小穗粒数变异统计

Table 1 Descriptive statistics of grain number per spikelet in 384 wheat accessions

环境 Environment	平均值 Average	最小值 Min.	最大值 Max.	标准差 SD	变异系数 (%) CV
2007	3.57	2.00	4.90	0.48	0.13
2008	3.93	2.50	5.30	0.52	0.13
2009	3.95	3.00	6.00	0.55	0.14
平均 Average	3.81	2.50	5.40	0.52	0.14

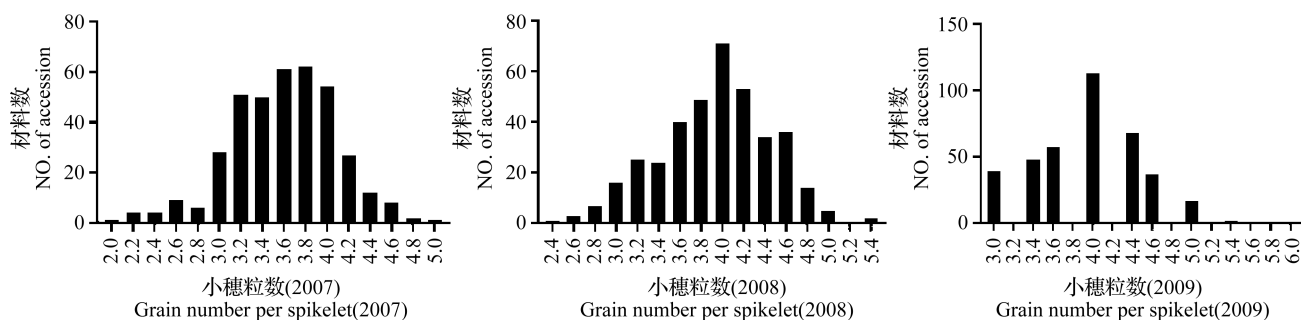


图 1 3 个环境下供试材料小穗粒数样本分布图

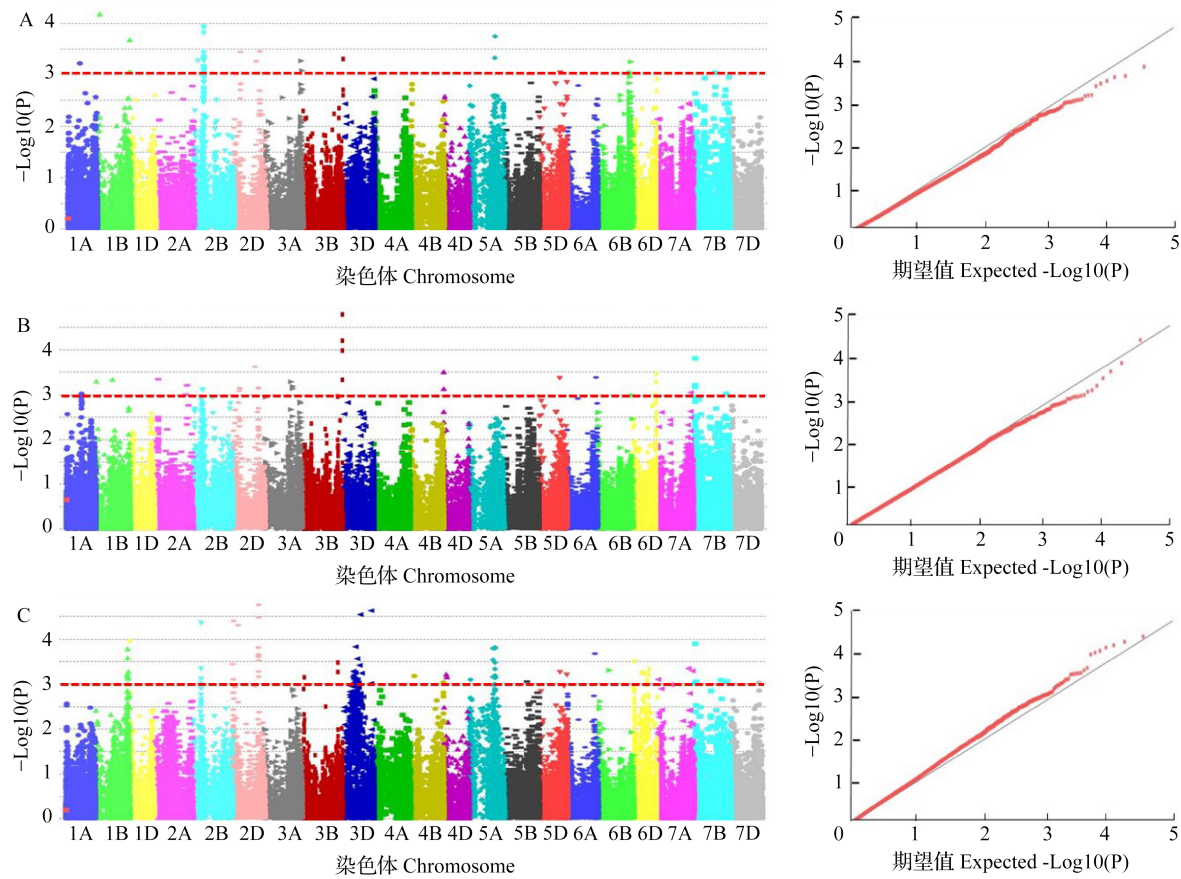
Fig.1 Sample distribution of grain number per spikelet in 384 accessions in three environments

到 142 个显著关联的 SNP(表 2),分布于除了 4A 染色体以外的 20 对染色体上,解释的表型变异率为 3.27%~6.09%,平均值为 4.21%。标记 AX-109843323-2D 在 3 个环境均与小穗粒数显著关联,7 个标记 (AX-111054388-2B、AX-110671159-2B、AX-109449257-2D、AX-109986855-2D、AX-109875224-2D、AX-111121605-3B 和 AX-108938830-7B) 分别在 2 个环境中与小穗粒数显著关联。其中 AX-109986855、AX-109875224 和 AX-109843323 位于 2D 染色体上 523.12~526.25 Mb 区段,AX-111054388 和 AX-110671159 在 2B 染色体上物理距离仅 0.62 Mb。有 24 个染色体区段相邻 SNP 间的物理距离小于 10.00 Mb,其中 2B 染色体

190.66~195.50 Mb 区段包含多达 15 个 SNP,5A 染色体 516.62~532.64 Mb 区段有 10 个 SNP。AX-111169470、AX-94476971 和 AX-108882993 分别在 2007、2008 和 2009 环境与小穗粒数显著关联,均位于 5D 染色体 410.40~420.28 Mb 区间。

2.3 等位变异效应分析

分析 2 个或 3 个环境中与小穗粒数显著关联的 8 个 SNP 位点的等位变异效应发现,每个 SNP 的 2 个等位变异在 3 个环境的小穗粒数性状均达到显著水平(图 3)。例如,2D 染色体上的 AX-109843323 位点 G/G 等位变异在 2007、2008 和 2009 环境的平均小穗粒数分别比 C/C 等位变异增加 0.32、0.37 和 0.39 粒;2B 染色体上的 AX-111054388 位点 G/G 等位



A、B 和 C 分别为 2007、2008 和 2009 环境
A, B and C indicates the 2007, 2008 and 2009 environments, respectively
图 2 小穗粒数关联分析的曼哈顿图和 Q-Q 图
Fig.2 Manhattan plot and Q-Q pictures of grain number per spikelet

表 2 小穗粒数性状相关 SNP 及其贡献率
Table 2 SNPs significantly associated with grain number per spikelet in 384 wheat accessions

标记 Marker	染色体 Chr.	位置 (Mb) Position	P 值 P value			贡献率 (%) R ²		
			2007	2008	2009	2007	2008	2009
AX-110732157	1A	237.22	0.00060			4.06		
AX-111068675	1A	298.90		0.00096			3.80	
AX-110517610	1A	299.49		0.00096			3.85	
AX-89757632	1B	8.18		0.00050			4.65	
AX-108755567	1B	47.63	0.00007			5.70		
AX-110581259	1B	334.60		0.00046			4.16	
AX-108876388	1B	637.58			0.00062			4.06
AX-89434674	1B	646.19			0.00073			3.88
AX-110488993	1B	646.47			0.00026			4.48
AX-108869099	1B	646.51			0.00017			4.73
AX-110489456	1B	646.53			0.00066			3.94
AX-109971975	1B	655.26	0.00021			4.64		
AX-109627132	1B	655.31	0.00087			3.86		
AX-110373057	1B	663.08			0.00076			3.93

表 2(续)

标记 Marker	染色体 Chr.	位置 (Mb) Position	P 值 P value			贡献率 (%) R ²		
			2007	2008	2009	2007	2008	2009
AX-109439707	1B	664.08			0.00054			4.13
AX-110451117	1D	9.83			0.00011			4.94
AX-111645896	2A	75.51		0.00045			3.48	
AX-109576676	2A	658.98		0.00062			3.99	
AX-109344070	2B	72.75	0.00053			4.29		
AX-108896991	2B	164.89			0.00078			3.84
AX-109432306	2B	164.93			0.00004			5.52
AX-108825214	2B	165.11			0.00046			4.16
AX-110974562	2B	190.66	0.00050			4.18		
AX-109883545	2B	190.67	0.00068			3.93		
AX-109346747	2B	190.97	0.00080			3.90		
AX-110363849	2B	190.98	0.00070			3.99		
AX-111054388	2B	191.88	0.00016	0.00078		4.84	3.93	
AX-109443559	2B	192.24	0.00037			4.28		
AX-111017707	2B	192.39	0.00047			4.19		
AX-110671159	2B	192.50	0.00012	0.00077		4.93	3.89	
AX-108811229	2B	192.74	0.00045			4.24		
AX-111653012	2B	192.93	0.00012			5.14		
AX-111776193	2B	193.01	0.00094			3.79		
AX-110932694	2B	193.40	0.00080			3.87		
AX-108942164	2B	193.58	0.00053			4.13		
AX-108923397	2B	194.64	0.00075			3.93		
AX-111575746	2B	195.50	0.00087			3.80		
AX-110982032	2D	2.20			0.00036			4.34
AX-109839294	2D	17.24			0.00079			3.83
AX-108988107	2D	19.62			0.00004			5.49
AX-111247754	2D	45.88	0.00098			4.34		
AX-108937964	2D	114.54			0.00005			5.49
AX-110549806	2D	134.80		0.00081			3.87	
AX-110126855	2D	134.93	0.00036			4.29		
AX-109502940	2D	140.55		0.00071			3.96	
AX-109449257	2D	450.99	0.00054	0.00024		4.13	4.61	
AX-111516380	2D	519.13			0.00024			4.57
AX-110410377	2D	520.53			0.00015			4.71
AX-109843323	2D	523.12	0.00091	0.00070	0.00053	3.80	3.95	4.07
AX-109986855	2D	523.95		0.00073	0.00022		3.93	4.55
AX-110982403	2D	525.90			0.00003			5.89
AX-111566799	2D	526.21			0.00002			5.98

表 2(续)

标记 Marker	染色体 Chr.	位置 (Mb) Position	P 值 P value			贡献率 (%) R ²		
			2007	2008	2009	2007	2008	2009
AX-109875224	2D	526.25	0.00035		0.00030	4.34		4.42
AX-109041417	2D	527.39			0.00022			4.63
AX-108767381	2D	528.10			0.00069			3.96
AX-110554752	3A	531.95		0.00052			4.11	
AX-110417260	3A	566.33		0.00074			3.98	
AX-110407403	3A	567.97		0.00066			3.96	
AX-109067326	3A	714.16	0.00053			4.19		
AX-108873227	3A	734.27	0.00082			3.90		
AX-110923116	3B	44.39			0.00071			3.96
AX-111031175	3B	720.68			0.00054			3.27
AX-109877153	3B	720.75			0.00034			3.45
AX-111145295	3B	814.29		0.00010			5.00	
AX-109465395	3B	814.47		0.00047			4.20	
AX-111121605	3B	814.49	0.00049	0.00002		4.13	6.09	
AX-111521991	3B	814.94		0.00006			5.28	
AX-111131164	3D	195.15			0.00070			3.88
AX-109221308	3D	204.57			0.00052			4.05
AX-108886572	3D	212.15			0.00063			3.94
AX-111495485	3D	212.53			0.00077			3.83
AX-109190189	3D	217.25			0.00094			3.74
AX-110401717	3D	234.60			0.00100			3.73
AX-110965214	3D	239.56			0.00084			3.80
AX-110944192	3D	244.91			0.00100			3.71
AX-110032043	3D	247.58			0.00056			4.02
AX-109928549	3D	249.20			0.00015			4.76
AX-109163107	3D	250.60			0.00077			3.83
AX-111571032	3D	281.09			0.00027			4.43
AX-109783478	3D	289.60			0.00080			3.81
AX-110511459	3D	308.34			0.00096			3.72
AX-109693734	3D	329.48			0.00039			4.26
AX-109892627	3D	345.45			0.00003			5.87
AX-109655008	3D	373.83			0.00058			4.05
AX-109918023	3D	561.01			0.00097			3.75
AX-111218157	3D	561.03			0.00002			5.84
AX-94498250	4B	77.02			0.00067			3.94
AX-111671500	4B	664.56			0.00093			3.80
AX-110934942	4D	3.40		0.00031			4.42	
AX-110212463	4D	3.42		0.00074			3.90	

表 2(续)

标记 Marker	染色体 Chr.	位置 (Mb) Position	P 值 P value			贡献率 (%) R ²		
			2007	2008	2009	2007	2008	2009
AX-109092092	4D	47.59			0.00061			4.06
AX-110834217	4D	59.18			0.00070			3.98
AX-111130929	5A	28.31			0.00080			3.82
AX-110936465	5A	480.81			0.00070			3.94
AX-108813018	5A	481.20			0.00016			4.79
AX-111578708	5A	481.53			0.00029			4.41
AX-110462709	5A	516.62	0.00047			4.19		
AX-111602736	5A	522.11	0.00018			4.73		
AX-109825580	5A	522.11			0.00067			3.97
AX-111450931	5A	522.13			0.00016			4.71
AX-110927943	5A	522.24			0.00065			3.92
AX-111577464	5A	523.07			0.00034			4.30
AX-109980421	5A	523.10			0.00015			4.79
AX-109451517	5A	523.36			0.00073			3.89
AX-109370992	5A	523.61			0.00047			4.11
AX-109936179	5A	532.64			0.00072			3.92
AX-109491013	5B	456.84			0.00089			3.84
AX-109286283	5B	518.08	0.00095			3.80		
AX-108882993	5D	410.40			0.00055			4.05
AX-94476971	5D	418.46		0.00043			4.30	
AX-111169470	5D	420.28	0.00091			3.79		
AX-111695480	5D	548.48			0.00063			4.05
AX-109528569	6A	549.64			0.00021			4.62
AX-111134280	6A	586.84		0.00041			4.25	
AX-109512759	6B	227.92			0.00050			4.64
AX-110024963	6B	656.59	0.00099			3.81		
AX-111520648	6B	656.87	0.00089			3.79		
AX-110565716	6B	673.83	0.00056			4.06		
AX-110414478	6D	6.39			0.00031			4.33
AX-109752244	6D	155.82			0.00056			4.08
AX-111579048	6D	209.40			0.00058			4.04
AX-109292525	6D	270.79			0.00085			3.79
AX-110599765	6D	294.02			0.00063			3.94
AX-110840987	6D	303.67			0.00048			4.26
AX-110614938	6D	438.89		0.00100			3.77	
AX-110231283	6D	465.05		0.00052			4.14	
AX-108764477	6D	467.03		0.00034			4.33	
AX-110482447	7A	16.52			0.00079			3.91

表 2(续)

标记 Marker	染色体 Chr.	位置 (Mb) Position	P 值 P value			贡献率 (%) R ²		
			2007	2008	2009	2007	2008	2009
AX-109476858	7A	624.82			0.00045			4.24
AX-108857319	7A	691.16		0.00090			3.89	
AX-109838868	7A	708.29			0.00051			4.05
AX-109431444	7B	24.40			0.00097			3.80
AX-109908635	7B	27.30			0.00013			4.85
AX-109410489	7B	43.57			0.00089			3.84
AX-109821333	7B	47.00		0.00015			4.76	
AX-108814191	7B	47.30		0.00067			3.94	
AX-111211429	7B	47.33		0.00062			3.99	
AX-86171205	7B	451.08	0.00093			3.78		
AX-110602843	7B	451.49	0.00091			3.80		
AX-109373058	7B	549.18			0.00082			3.86
AX-108938830	7B	673.68		0.00096	0.00087		3.79	3.80
AX-110075521	7D	566.32			0.00094			3.82

SNP 标记和不同环境下的小穗粒数性状无显著关联的 *P* 值和贡献率未列出
The *P* and R² values were not shown in the SNP markers which were not significantly associated with grain number per spikelet in the three environments

变异在 3 个环境的平均小穗粒数分别比 A/A 等位变异增加 0.40、0.50 和 0.48 粒。进一步分析优异等位变异的分布频率发现(图 4),7B 染色体上的 AX-108938830 位点 G/G 等位变异在供试材料所占比例达到 76.80%,3B 染色体上的 AX-111121605 位点的 T/T 等位变异在供试材料的比例仅为 5.20%,其他 6 个 SNP 位点优异等位变异在供试材料中的分布频率为 37.20%~44.50%。

2.4 小穗粒数优异等位变异对穗粒数的影响

分析小穗粒数显著关联 8 个 SNP 位点的优异等位变异对穗粒数的影响,发现每个 SNP 位点具有优异等位变异材料的穗粒数明显高于具有非优异等位变异材料的穗粒数。例如,在 AX-108938830-7B 位点,295 和 69 个材料分别具有优异等位变异 G/G 和非优异等位变异 T/T, G/G 的平均穗粒数(48.45)明显高于 T/T 的平均穗粒数(45.12)且在 11 个环境中达到显著水平(*P*<0.05)。其他 7 个 SNP 位点在所有 15 个环境中具有优异等位变异材料的穗粒数均显著高于同一 SNP 位点的另一等位变异(表 3)。8 个 SNP 位点间,优异等位变异的穗粒数变异范围为 48.45~53.61 粒,平均值为 50.39 粒,而 8 个非优异等位变异的穗粒数变异范围为 45.04~47.37 粒,平均值为 45.69 粒。

2.5 携带不同优异等位变异的材料及其性状表现

从每个材料具有的小穗粒数优异等位变异来看,4 个材料(1.04%)均具有 8 个优异等位变异(表 4),其平均小穗粒数和穗粒数分别为 4.46 和 58.35 粒;67 个材料(17.45%)均具有 7 个优异等位变异,其平均小穗粒数和穗粒数分别为 4.20 和 51.58 粒;276 个材料(71.88%)具有的优异等位变异数在 1~6 个,仅含有 1 个优异等位变异的材料数最多(92 个);此外,37 个材料(9.64%)不具有任何优异等位变异,其平均小穗粒数和穗粒数分别为 3.40 和 42.62 粒。总的来看,材料的平均小穗粒数和穗粒数伴随其聚合的优异等位变异数呈逐渐增加的趋势(图 5),优异等位变异数与小穗粒数和穗粒数呈极显著正相关,相关系数分别为 0.97 和 0.94 (*P*<0.0002)。

3 讨论

高芸等^[16]、王祎等^[17]和屈会娟等^[18]发现春季低温、施氮量和播种密度等环境因素和栽培措施对小麦每小穗结实粒数、结实小穗数和穗粒数等性状有重要影响。王兆龙等^[19]以 27 个穗粒性状不同的小麦品种为材料,对小麦穗粒数形成过程中的构成因素分析发现,小穗数、小花数和小花结实率与穗粒

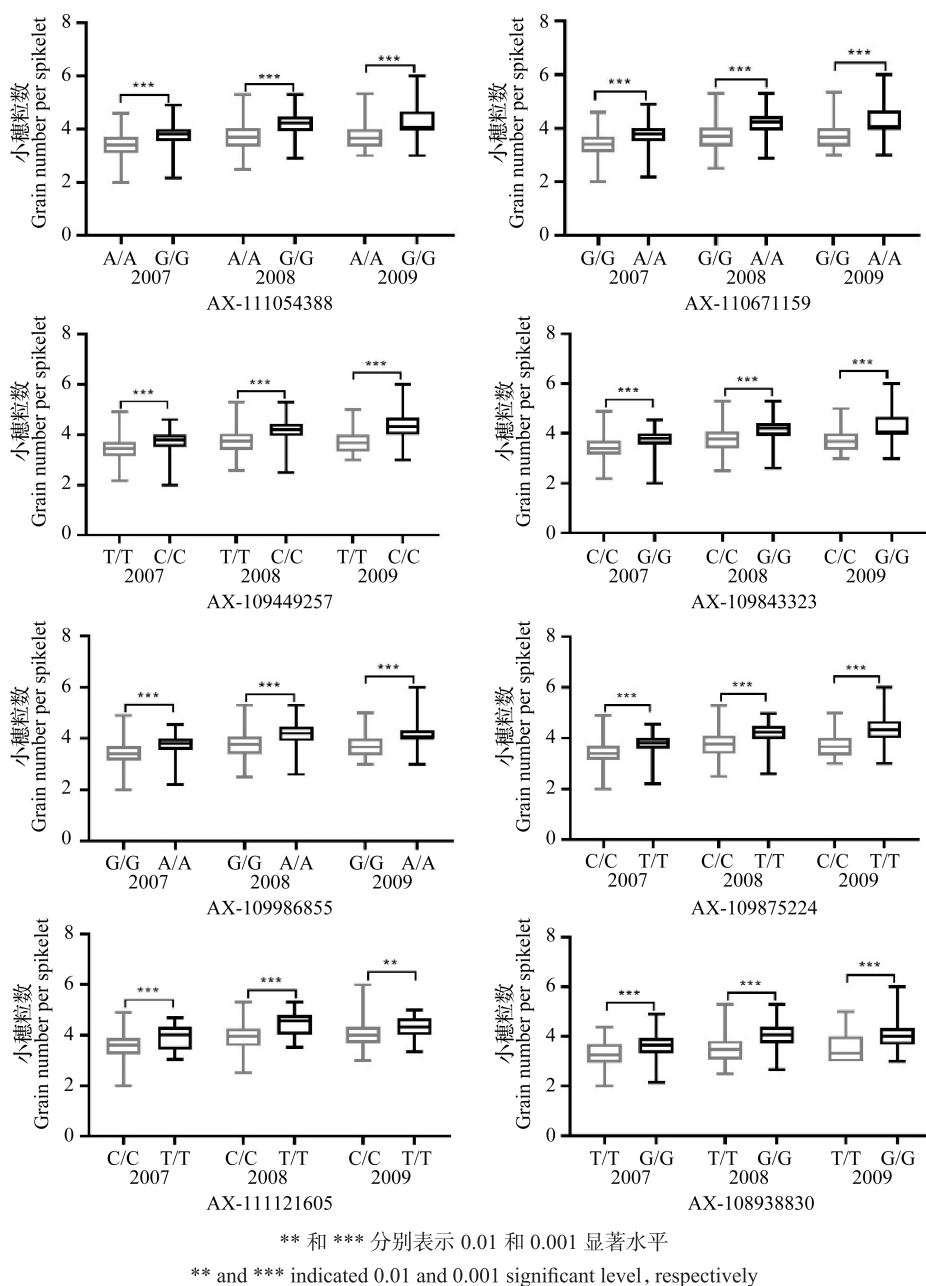


图3 小穗粒数关联 SNP 等位变异效应分析

Fig.3 Genetic effect analysis of significant SNPs associated with grain number per spikelet

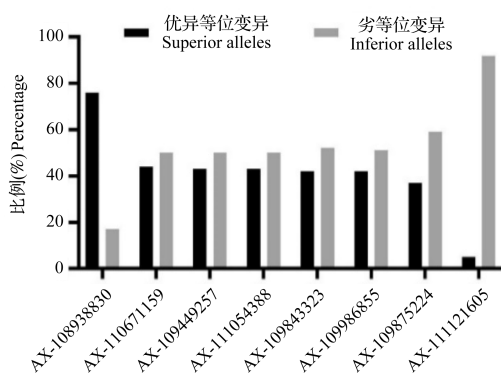


图4 小穗粒数关联 SNP 位点携带优异等位变异的材料比例

Fig.4 The percentage of cultivars with superior alleles at different significant loci for grain number per spikelet

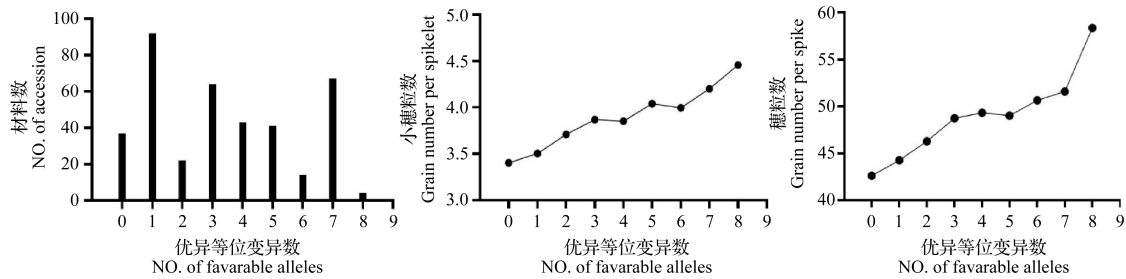


图5 含有不同优异等位变异数的材料分布及其平均小穗粒数和穗粒数

Fig.5 Number of accessions and mean of grain number per spikelet and grain number per spike with a varying number of favorable alleles

数均呈极显著正相关,其中小花结实率的作用较大,说明小穗粒数是决定穗粒数的重要因素。郑永胜等^[20]发现多粒小麦种质普冰 10696 的小花具有分化速率快、退化慢,能够进入四分体期并最终结实的小花明显较多的发育特点,这可能与其小穗粒数较多密切相关。本研究通过全基因组关联分析发现 8 个 SNP 在 2 个或 3 个环境中与小穗粒数显著关联,且每个 SNP 的 2 个等位变异在 3 个环境中的小穗粒数均达到显著水平。进一步分析这 8 个 SNP 中优异等位变异的分布频率,发现其中 7 个位点的优异等位变异在供试材料的分布比例小于 45.00%,尤其 3B 染色体上 AX-111121605 位点的 T/T 优异等位变异在供试材料的比例仅为 5.20%,表明小麦品种选育中应加强这些优异等位变异的遗传选择。

分析这 8 个小穗粒数显著关联 SNP 与穗粒数的关系,发现每个 SNP 位点具有优异等位变异材料的穗粒数明显高于具有非优异等位变异材料的穗粒数,8 个优异等位变异的穗粒数平均值 (50.39) 高于非优异等位变异的穗粒数平均值 (45.69)。不同材料聚合的优异等位变异及其表型效应分析表明,材料的平均小穗粒数和穗粒数伴随其聚合的优异等位变异数呈逐渐增加的趋势,这进一步证实尽管单个 QTL 解释的表型变异较小,但通过分子标记辅助选择将不同来源的 QTL 进行聚合育种能够有效改良小麦产量相关性状^[21]。这些结果表明本研究发现的小穗粒数相关 SNP 位点可以用于小麦穗粒数的遗传改良,而且具有 7 或 8 个小穗粒数优异等位变异的材料可以作为小麦育种的亲本材料。

通过搜索中国春基因组数据库 IWGSC V1.0 (<http://www.wheatgenome.org/>),发现本研究一些小麦小穗粒数相关 SNP 在基因组的物理位置与前人的 QTL 定位结果较为一致。例如 Lin 等^[22]以小麦品种中国春和 H461 为亲本构建的重组自交系群体为材料,利用小麦 55K SNP 芯片构建连

锁遗传图谱,定位了 3 个小穗粒数 QTL (*QGns.sicau-2B*、*QGns.sicau-2D-1* 和 *QGns.sicau-2D-2*)。其中 *QGns.sicau-2D-1* 解释的表型变异范围为 3.07%~6.08%,位于 2D 染色体的 28.09~34.43 Mb 区间,和本研究的小穗粒数关联 SNP 标记 AX-108988107 相距仅 8.47 Mb。他们发现 *QGns.sicau-2D-2* 在多个环境下稳定表达,解释的表型变异范围达到 19.59%~26.57%,位于 2D 染色体的 627.83~632.87 Mb 区间。本研究发现 SNP 标记 AX-109843323 在 3 个环境中均与小穗粒数显著关联,其位于 2D 染色体的 523.12 Mb,可能和 *QGns.sicau-2D-2* 不是同一基因。另外, Wang 等^[2]在小麦 4B 染色体的 75.74 Mb 和 644.87 Mb 区域分别定位了小麦小穗粒数基因 *QFns.wa-4BL.e1* 和 *QFns.wa-4BL.e2*,本研究在 2009 环境中发现的与小穗粒数关联标记 AX-94498250 和 AX-111671500 分别位于 77.02 Mb 和 664.56 Mb; 其在 7B 染色体上定位的小穗粒数基因 *QFns.wa-7BL.e2* 位于 651.50~690.87 Mb 区间,本研究在 2008 环境中发现的小穗粒数关联标记 AX-108938830 位于 673.68 Mb。这些小麦小穗粒数相关基因组区域是否为同一基因需要进一步验证。

4 结论

本研究利用 384 个小麦材料基于 3 个环境获得的小穗粒数性状和 55K SNP 芯片分型数据进行全基因组关联分析,发现 8 个 SNP 在 2 或 3 个环境下与小穗粒数显著关联,其中 7 个 SNP 位点的优异等位变异在供试材料的分布频率低于 45.00%; 8 个 SNP 位点具有优异等位变异的材料穗粒数明显高于具有非优异等位变异材料的穗粒数,而且材料聚合的优异等位变异数与其小穗粒数和穗粒数呈极显著正相关。本研究发现的小穗粒数相关基因可用于穗粒数的遗传改良。

表 3 小穗粒数关联优异等位变异穗粒数变异统计

Table 3 Statistics of grain number per spike in 384 wheat accessions at significant loci for grain number per spikelet

标记 SNP	染色体 Chr.	等位变异 Allele	2007					2008					2009					平均值 Average
			陕西 Shaanxi	江苏 Jiangsu	河北 Hebei	山东 Shandong	四川 Sichuan	陕西 Shaanxi	江苏 Jiangsu	河北 Hebei	山东 Shandong	四川 Sichuan	陕西 Shaanxi	江苏 Jiangsu	河北 Hebei	山东 Shandong	四川 Sichuan	
AX-111054388	2B	A/A	50.06	48.39	53.84	45.25	43.46	49.50	48.06	46.81	39.35	30.90	49.57	46.38	50.67	40.73	32.61	45.04
		G/G*	53.54	55.68	60.47	50.97	49.72	53.43	55.44	54.04	42.84	35.45	52.96	55.20	55.51	43.90	36.96	50.41
		P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022
AX-110671159	2B	A/A*	53.66	55.87	60.47	50.89	49.79	53.49	55.45	54.21	42.76	35.46	53.14	55.09	55.70	43.94	37.04	50.46
		G/G	50.07	48.39	53.82	45.37	43.36	49.53	48.06	46.82	39.33	30.90	49.64	46.44	50.64	40.71	32.67	45.05
		P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021
AX-109449257	2D	C/C*	53.93	55.08	60.84	51.07	48.72	54.00	54.79	53.06	42.90	35.66	53.77	55.13	55.53	44.50	36.39	50.36
		T/T	50.07	49.56	53.21	45.49	44.43	49.30	49.07	48.26	39.36	30.98	49.22	47.21	50.76	40.55	33.31	45.39
		P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.030
AX-109843323	2D	C/C	50.75	49.46	54.52	45.67	43.69	49.98	49.18	48.45	39.88	31.48	49.84	47.91	51.30	41.25	33.59	45.80
		G/G*	53.07	54.90	59.28	50.77	48.89	53.23	54.64	52.83	42.53	35.02	52.79	54.37	55.20	43.66	36.02	49.81
		P	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.062
AX-109986855	2D	A/A*	53.10	54.96	59.31	50.80	49.60	52.92	54.85	52.79	42.59	34.96	52.57	54.33	55.36	43.70	36.34	49.88
		G/G	50.66	49.48	54.56	45.79	43.58	50.17	49.13	48.41	39.67	31.42	50.14	47.86	51.11	41.30	33.30	45.77
		P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.058
AX-109875224	2D	C/C	51.02	49.58	54.84	46.09	43.94	50.36	49.42	48.68	39.85	31.63	50.42	48.03	51.59	41.28	33.39	46.01
		T/T*	53.15	55.52	60.16	51.03	48.82	53.10	55.11	53.11	42.87	35.26	52.66	54.97	55.33	44.09	36.69	50.12
		P	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.059
AX-111121605	3B	C/C	51.57	51.64	56.59	47.54	45.75	51.12	51.29	50.14	40.75	32.98	51.22	50.49	52.68	42.14	34.61	47.37
		T/T*	57.34	58.59	64.53	55.06	56.90	56.40	59.42	56.74	45.56	37.65	54.41	55.15	60.48	46.83	39.14	53.61
		P	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.001	0.031	0.012	0.000	0.000	0.004	0.013
AX-108938830	7B	G/G*	52.29	52.84	57.93	48.97	47.66	51.89	52.88	51.40	41.61	33.74	51.64	51.83	53.70	42.81	35.53	48.45
		T/T	50.77	48.79	53.87	44.78	41.89	50.51	46.77	47.06	38.93	30.78	51.01	47.22	51.72	40.68	31.96	45.12
		P	0.051	0.000	0.004	0.000	0.001	0.056	0.000	0.000	0.000	0.000	0.267	0.000	0.051	0.003	0.000	0.101

* 小穗粒数关联 SNP 的优异等位变异

* refers to the superior alleles at significant loci for grain number per spikelet

表 4 具有 7 或 8 个小穗粒数优异等位变异的材料及其性状

Table 4 Grain number per spikelet and grain number per spike in these accessions with 7 or 8 favorable alleles

统一编号 No. of accession	优异等位 变异数 No. of favorable alleles	材料 名称 Name of accession	平均 小穗粒数 Mean of grain number per spikelet	平均 穗粒数 Mean of grain number per spike	统一编号 No. of accession	优异等位 变异数 No. of favorable alleles	材料 名称 Name of accession	平均 小穗粒数 Mean of grain number per spikelet	平均 穗粒数 Mean of grain number per spike
ZM010211	7	南大 8 号	3.77	44.46	ZM022235	7	扬麦 158	4.21	51.22
ZM014210	7	临汾 5064	4.12	44.91	ZM009520	7	遂农 3 号	4.09	51.47
ZM010370	7	白芒麦	3.78	45.41	ZM009470	7	郑州 722	4.34	51.92
ZM009506	7	开中 70-18	3.95	45.50	ZM026718	7	扬麦 17	4.11	52.02
ZM010261	7	安徽 3 号	3.73	45.58	ZM016330	7	鄂 1161	4.42	52.31
ZM017931	7	于城 851	4.01	45.71	ZM014848	7	宁麦 6 号	4.38	52.37
ZM015139	7	镇 7630	4.48	46.08	ZM009472	7	郑引 1 号	4.37	52.95
ZM015308	7	渦 80	4.08	46.39	ZM016512	7	襄麦 5 号	3.97	53.13
ZM015479	7	蒙科 3 号	4.10	46.53	ZM016120	7	豫 30691-3-6(白)	4.29	53.34
ZM024954	7	南农大 96C076	3.80	46.65	ZM016703	7	川 78001	4.53	54.12
ZM009526	7	内乡 173	4.04	46.93	MY001072	7	阿夫	4.28	54.33
ZM026715	7	扬麦 14	3.83	47.01	ZM009465	7	郑州 17	4.22	54.52
ZM010332	7	荆州 66 号	3.77	47.65	ZM009636	7	双丰收	4.38	54.57
ZM014785	7	凡 415	3.84	47.75	ZM015988	7	郑州 741	4.61	54.60
ZM014972	7	苏州 7906	4.12	48.01	ZM009515	7	偃大 24	4.19	54.88
ZM014978	7	苏州 7946	4.07	48.05	ZM026691	7	宁麦 9 号	4.71	55.46
ZM016597	7	湘农 3099 选 2	4.13	48.11	ZM010221	7	新丰 13	4.72	55.51
ZM009508	7	新郑 1 号	4.09	48.13	ZM016116	7	豫 30691-1-3	4.49	55.55
ZM010392	7	宁麦 1 号	4.03	48.45	ZM014926	7	苏扬 8-1-2	4.31	56.31
ZM015195	7	波苏 1 号	3.80	48.53	ZM017180	7	陕 7587-1/81	4.04	56.33
ZM026712	7	扬麦 11	4.20	48.55	ZM026717	7	扬麦 16	4.28	56.76
ZM013405	7	京春 70-5321	4.19	48.59	ZM010194	7	宁麦 3 号	4.39	57.10
ZM015036	7	金陵 1 号	4.13	48.69	ZM014889	7	宁矮 8628	5.06	57.47
ZM026713	7	扬麦 12	3.94	48.83	ZM009616	7	咸农 68	4.76	58.42
ZM010242	7	苏麦 3 号	4.05	48.98	ZM015126	7	鉴 37	4.29	58.57
ZM010197	7	矮秆早	4.39	49.09	ZM016946	7	黔欢 3	4.34	58.75
ZM016368	7	鄂 26046	3.86	49.20	ZM015948	7	花培 128	4.78	59.20
ZM015987	7	郑州 721	4.06	49.26	ZM009597	7	西农 6028	4.18	60.20
ZM014971	7	苏州 7829	4.29	49.32	ZM016945	7	黔欢 2	4.52	60.25
ZM016876	7	毕麦 6 号	3.91	50.36	ZM015557	7	福繁 16	4.59	60.26
ZM016606	7	湘麦 10 号	4.01	50.63	ZM015488	7	矮 73	4.65	60.38
ZM009469	7	郑州 683	4.10	50.66	ZM014434	8	晋麦 20	4.11	51.10
ZM022994	7	南召 76144-0-6-1	4.06	50.78	ZM009909	8	临农 12	4.68	59.30
ZM026800	7	苏麦 6 号(白)	4.00	50.86	ZM010450	8	繁 6	4.57	59.63
ZM025075	7	扬 92-90	4.07	50.86	ZM009911	8	临农 14	4.47	63.36
ZM010384	7	莆麦 1 号	4.11	51.19					

参考文献

- [1] Fischer R A. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research*, 2008, 105: 15-21
- [2] Wang J S, Liu W H, Wang H, Li L H, Wu J, Yang X M, Li X Q, Gao A N. QTL mapping of yield-related traits in the wheat germplasm 3228. *Euphytica*, 2011, 177 (2): 277-292
- [3] Chen D, Wu X Y, Wu K, Zhang J P, Liu W H, Yang X M, Li X Q, Lu Y Q, Li L H. Novel and favorable genomic regions for spike related traits in a wheat germplasm Pubing 3504 with high grain number per spike under varying environments. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16 (11): 2386-2401
- [4] 卢翔, 张锦鹏, 王化俊, 杨欣明, 李秀全, 李立会. 小麦-冰草衍生后代 3558-2 穗部相关性状的遗传分析和 QTL 定位. *植物遗传资源学报*, 2011, 12 (1): 86-91
Lu X, Zhang J P, Wang H J, Yang X M, Li X Q, Li L H. Genetic analysis and QTL mapping of wheat spike traits in a derivative line 3558-2 from wheat \times *Agropyron cristatum* offspring. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12 (1): 86-91
- [5] Guo Z F, Chen D J, Alqudah A M, Röder M S, Ganai M W, Schnurbusch T. Genome-wide association analyses of 54 traits identified multiple loci for the determination of floret fertility in wheat. *New Phytologist*, 2017, 214: 257-270
- [6] Sakuma S, Golan G, Guo Z F, Ogawa T, Tagiri A, Sugimoto K, Bernhardt N, Brassac J, Mascher M, Hensel G, Ohnishi S, Jinno H, Yamashita Y, Ayalon I, Peleg Z, Schnurbusch T, Komatsuda T. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116 (11): 5182-5187
- [7] Li X J, Xu X, Liu W H, Li X Q, Yang X M, Li L H. Dissection of superior alleles for yield-related traits and their distribution in important cultivars of wheat by association mapping. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 175
- [8] Liu Y X, Gao S, Li Z Y, Ma J, Deng M, Chen G Y, Wei Y M, Zheng Y L. A genome-wide association study of 23 agronomic traits in Chinese wheat landraces. *The Plant Journal*, 2017, 91: 861-873
- [9] Yang Y, Amo A, Wei D, Chai Y M, Zheng J, Qiao P F, Cui C G, Lu S, Chen L, Hu Y G. Large-scale integration of meta-QTL and genome-wide association study discovers the genomic regions and candidate genes for yield and yield-related traits in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134: 3083-3109
- [10] Zhang X, Chen J, Yan Y, Yan X, Shi C, Zhao L, Feng C. Genome-wide association study of heading and flowering dates and construction of its prediction equation in Chinese common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131: 2271-2285
- [11] Yang X, Pan Y B, Singh P K, He X Y, Ren Y, Zhao L, Zhang N, Cheng S H, Chen F. Investigation and genome-wide association study for *Fusarium* crown rot resistance in Chinese common wheat. *BMC Plant Biology*, 2019, 19: 153
- [12] Jiang X L, Chen G F, Li X J, Li G, Ru Z G, Tian J C. Genome-wide association study for flour color-related traits and polyphenol oxidase activity in common wheat. *Cereal Research Communications*, 2018, 46 (3): 388-398
- [13] Zhao Y, Li J, Zhao R, Xu K, Yang X. Genome-wide association study reveals the genetic basis of cold tolerance in wheat. *Molecular Breeding*, 2020, 40: 36
- [14] Zheng X, Wen X, Qiao L, Zhao J, Zhang X, Li X, Zhang S, Yang Z, Chang Z, Chen J. A novel QTL *QTrl.saw-2D.2* associated with the total root length identified by linkage and association analyses in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Planta*, 2019, 250: 129-143
- [15] Pritchard J K, Stephens M J, Donnelly P J. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, 155: 945-959
- [16] 高芸, 张玉雪, 马泉, 苏盛楠, 李春燕, 丁锦峰, 朱敏, 朱新开, 郭文善. 春季低温对小麦花粉育性及粒数形成的影响. *作物学报*, 2021, 47 (1): 104-115
Gao Y, Zhang Y X, Ma Q, Su S N, Li C Y, Ding J F, Zhu M, Zhu X K, Guo W S. Effects of low temperature in spring on fertility of pollen and formation of grain number in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47 (1): 104-115
- [17] 王祎, 李青松, 王宜伦, 李慧, 史金, 金修宽, 谭金芳, 韩燕来. 施氮量对小麦穗花发育及穗粒数的影响. *麦类作物学报*, 2014, 34 (5): 668-673
Wang Y, Li Q S, Wang Y L, Li H, Shi J, Jin X K, Tan J F, Han Y L. Effect of amount nitrogen applied on young spike development and kernel number of winter wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2014, 34 (5): 668-673
- [18] 屈会娟, 李金才, 沈学善, 李如意, 魏凤珍, 张一. 播种密度对冬小麦不同穗位与粒位结实粒数和粒重的影响. *作物学报*, 2009, 35 (10): 1875-1883
Qu H J, Li J C, Shen X S, Li R Y, Wei F Z, Zhang Y. Effects of plant density on grain number and grain weight at different spikelets and grain positions in winter wheat cultivars. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35 (10): 1875-1883
- [19] 王兆龙, 曹卫星, 戴廷波. 小麦穗粒数形成的基因型差异及增粒途径分析. *作物学报*, 2001, 27 (2): 236-242
Wang Z L, Cao W X, Dai T B. Genotypic differences in formation of kernel number per spike and analysis of improvement approaches in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27 (2): 236-242
- [20] 郑永胜, 王丽媛, 王晖, 张哈, 王穆穆, 王东建, 刘伟华, 李汝玉, 李立会. 多粒小麦种质普冰 10696 的幼穗发育特性分析. *植物遗传资源学报*, 2022, 23 (1): 139-146
Zheng Y S, Wang L Y, Wang H, Zhang H, Wang M M, Wang D J, Liu W H, Li R Y, Li L H. Analysis of developmental characteristics of immature spikes in elite multi-grain wheat germplasm Pubing10696. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23 (1): 139-146
- [21] Cai D, Xiao Y, Yang W, Ye W, Wang B, Younas M, Wu J, Liu K. Association mapping of six yield-related traits in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127 (1): 85-96
- [22] Lin Y, Jiang X, Hu H, Zhou K, Liu Y. QTL mapping for grain number per spikelet in wheat using a high-density genetic map. *The Crop Journal*, 2021, 9: 1108-1114