

# 小麦主胚根生长及主要性状全基因组关联分析

杨 键, 梁文宪, 王春艳, 周苏玫, 胡乃月, 谢松鑫, 杨习文, 贺德先

(河南农业大学农学院/国家小麦工程技术研究中心/省部共建小麦玉米作物学国家重点实验室/河南粮食作物协同创新中心, 郑州 450046)

**摘要:** 为解析小麦初生根系建成的遗传机制, 本研究以黄淮麦区的 198 份小麦自然群体为材料, 对在室内人工气候箱内水培 21 d 的小麦主胚根的一级分枝根数、分枝密度、长度、表面积、体积和平均直径 6 个性状进行调查分析, 结合 660K 基因芯片用 Q+K 混合线性模型对主胚根性状进行全基因组关联分析, 并对显著且稳定的关联位点进行功能注释和候选基因挖掘。结果表明, 主胚根不同性状呈正态或近似正态分布, 变异系数为 5.56%~22.10%。通过全基因组关联分析, 共检测到 136 个显著关联位点, 这些位点分布在除 7B 以外的染色体上, 可解释 5.10%~13.60% 的表型变异, 同时检测到 13 个显著的多效位点, 挖掘到 *TraesCS4A01G023100*、*TraesCS1B01G294400*、*TraesCS4A01G006200* 等 16 个可能与主胚根生长相关的候选基因, 这些基因可能通过调控 DNA 拓扑结构异构酶、泛素结合酶 E2、磷酸肌醇磷酸酶家族蛋白等参与小麦主胚根系的建成。本研究结果为小麦根系调控网络构建, 以及优化根系构型和发挥根系功能提供了参考。

**关键词:** 小麦; 主胚根生长; 全基因组关联分析; 660K SNP 芯片

## Genome-wide Association Analysis of Radicle Growth and Morphological Traits in Wheat (*Triticum aestivum* L.)

YANG Jian, LIANG Wenxian, WANG Chunyan, ZHOU Sumei, HU Naiyue,

XIE Songxin, YANG Xiwen, HE Dexian

(College of Agronomy, Henan Agricultural University/National Engineering Research Center for Wheat/Co-Construction State Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science/Collaborative Innovation Center of Henan Grain Crops, Zhengzhou 450046)

**Abstract:** In order to explore the genetic mechanism of wheat seminal root formation and growth, 198 wheat natural cultivars growing in the Huang-Huai Area were investigated in this study. The total first grade branch number, branch density, length, surface area, volume and average diameter of the radicle were examined using 21 days old seedlings in the hydroponic culture. Q+K mixed linear model, in conjugation with the genotyping results by the 660K gene chip, was used to conduct genome-wide association analysis (GWAS) at radicle traits, followed by functional annotation and candidate gene mining of significant and repeatedly-detected association sites. At the six radicle growth traits, a continuous and normal or nearly normal distribution were observed, with coefficient of variation of 5.56%-22.10%. A total of 136 significant association sites were detected. They were distributed on the chromosomes except 7B, each of which could explain 5.10%-13.60% of phenotypic variation. Thirteen significant pleiotropic sites were identified from those 136 sites. Based on the annotation, 16 candidate genes that may be related to radicle growth were found, such as *TraesCS4A01G023100*, *TraesCS1B01G294400*, *TraesCS4A01G006200*. These genes were proposed to be involved in the formation of wheat radicle root system by regulating DNA topoisomerase, ubiquitin-conjugating enzyme E2, phosphoinositide phosphatase family protein and so on. The results of this study provided a reference for the

收稿日期: 2023-10-08 修回日期: 2023-11-02 网络出版日期: 2023-12-15

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231008001>

第一作者研究方向为小麦生理生态, E-mail: nxy\_yangjian@stu.henau.edu.cn

通信作者: 杨习文, 研究方向为小麦生理生态, E-mail: yangxiwen@henau.edu.cn

贺德先, 研究方向为小麦生理生态, E-mail: hed@henau.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFD2300802)

Foundation project: National Key Research and Development Program (2022YFD2300802)

construction of wheat root regulation network, as well as the optimization of root architecture and function.

**Key words:** wheat (*Triticum aestivum* L.); radicle growth; genome-wide association analysis (GWAS); 660K SNP chip

根系是植物的重要组成部分,在吸收、利用水分和养分的过程中起着重要作用<sup>[1]</sup>。根系构型是决定作物生长发育和提高小麦产量及抗逆性的必要因素,根系构型可以通过促进或抑制初生根生长、分枝根生长、次生根生长和根毛发育进行调节<sup>[2-4]</sup>。苗期阶段根系建成与生长情况影响整个生长发育进程,在一定程度上反映小麦生长后期根系及产量性状,主胚根是小麦根系形成的第一条根,其分枝的数目和长度对增强根系功能发挥着极其重要的作用<sup>[5-8]</sup>。解析小麦主胚根建成遗传机制,有利于根系调控网络的构建,进而对提升小麦水肥利用效率和产量具有重要意义。根系建成相关性状多为由多基因控制的数量遗传性状,连锁分析和关联分析是挖掘数量性状基因位点的两种主要方式。连锁分析一般以双亲群体为材料,结果稳定、可靠,但需要大量的人力和物力,且遗传变异来自于亲本,不能有效反映自然界中广泛存在的遗传变异。关联分析则可有效弥补连锁分析的缺陷,无需构建双亲群体,且可反映自然界广泛存在的遗传变异<sup>[9-10]</sup>。目前,有关不同群体根系相关性状调查并结合不同芯片进行全基因组关联分析的研究取得了一些进展,其中,前人利用 189 份小麦自然群体,在两种培养条件下调查小麦根系的总根长、总表面积、总体积和根系平均直径等性状,并结合 660K 基因芯片进行全基因组关联分析,在 7A、1B、2B、3B、7B、1D、2D 及 3D 染色体上找到了 18 个 QTL 位点,可解释 8.68%~14.07% 的表型变异<sup>[11]</sup>;将 160 份小麦自然群体的根系相关性状结合 660K 基因芯片进行关联分析,检测到 12 个新位点<sup>[12]</sup>;此外,对国内外的 300 份小麦品种的最长根长、根总长、根表面积、根体积、根系平均直径、根尖数、根鲜重和根干重等 8 个性状进行调查分析,并结合 90K 基因芯片进行全基因组关联分析,检测到 41 个显著关联的 SNP 位点,可解释 3.91%~8.04% 的表型变异<sup>[13]</sup>;用 Q+K 混合线性模型对国内外的 300 份小麦品种在胁迫条件下的 8 个根系相关性状进行全基因组关联分析,检测到 77 个显著关联的 SNP 位点,筛选到 17 个候选基因<sup>[14]</sup>。综上,前人对根系的研究多为苗期总根长度、总根表面积、总根体积和总根平均直径,对主胚根和根分枝数的研究鲜有报道,鉴于此,本研究以黄淮麦区

198 份小麦品种,在完全营养液的培养条件下,测定小麦苗期主胚根的性状,进一步结合 660K 基因芯片进行全基因组关联分析,以期挖掘调控小麦主胚根根系建成的相关基因,构建根系调控网络,优化根系构型,为改善根系功能和提高产量提供技术参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验所选取的材料主要来自于黄淮麦区的历史品种、部分骨干亲本、正在参加区域试验的优良品系、新育成品种和推广品种,一共 198 份,其中河南 158 份、山东和陕西各 10 份、江苏 8 份、河北 5 份、北京 4 份、山西、安徽和四川各 1 份(详见 <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231008001>,附表 1)。

### 1.2 试验设计

在 2022-2023 年于光照培养箱内进行,共设置 3 次重复试验。每个品种挑选饱满且大小一致的小麦种子 40 粒用 10% 双氧水消毒后,置于发芽网上培养,7 d 后选取长势一致的幼苗转移到培养盒(40 cm × 30 cm × 15 cm,每盒种植 120 株苗)中在 Hoagland 营养液中水培(HC, hydroponic culture),光照培养箱温度设定为白天 20±1°C,夜间 18±1°C,光周期为 16 h 光/8 h 暗,相对湿度 70% 左右,光强为 180~200 μmol/(m<sup>2</sup>·s),用电动氧气泵进行持续通气,并每隔 3 d 更换一次营养液,每次更换时将营养液 pH 调至 6.0。营养液培养 2 周后,测定根系性状。每次重复调查 6 株。

### 1.3 测定指标及测定方法

水培 21 d 后,用 Expression 12000XL 根系扫描仪(美国 Epson 公司)对主胚根系进行扫描,WinRHIZO 根系分析系统分析,调查主胚根的长度、表面积、体积和平均直径。将每条主胚根系平铺在透明的根盘中,调查主胚根一级分枝根数,用直尺直接测量法测量主胚根的主根长度,分枝密度=主胚根一级分枝根数/主胚根的主根长度。

用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 26 进行试验数据处理和统计分析。

### 1.4 全基因组关联分析

通过对小麦 660K 基因芯片的基因分型结果进

行质控和过滤,剔除基因型频率小于5%和缺失率大于80%的SNP标记,最终获得390136个SNP标记,用于后续的全基因组关联分析。本试验的198份材料的群体结构分析和连锁不平衡分析(LD, linkage disequilibrium)遵循先前的研究<sup>[15]</sup>,该群体可分为两个亚群,同时根据LD( $r^2=0.2$ ),将8.25 Mb内的位点看作同一位点。通过基于R语言的Gapit包([http://zzlab.net/GAPIT/gapit\\_functions.txt](http://zzlab.net/GAPIT/gapit_functions.txt), <http://zzlab.net/GAPIT/em--ma.txt>),选用混合线性模型MLM的Q+K模型对主胚根性状进行全基因组关联分析,以 $-\text{Log}_{10}(p)=3$ 为阈值,判断SNP标记与目标性状关联的显著性。将 $-\text{Log}_{10}(p)>3$ 且在两次以上生物学试验中出现的稳定SNP在小麦TGAC v1.0数据库(<http://wheatomics.sdau.edu.cn/>)、<http://plants.ensembl.org/index.html>和NCBI网站(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)

进行比对,并对关联到的基因进行功能注释。

## 2 结果与分析

### 2.1 小麦主胚根性状表型分析

198份小麦自然群体的主胚根主要性状的表型统计分析结果见表1。主胚根不同性状的频数呈正态或近似正态分布(图1),表明主胚根性状是数量性状,受多基因控制,其表型数据可以用于后续的全基因组关联分析。主胚根不同性状表现出广泛变异,变异范围为5.56%~22.10%,说明该自然群体的根系表型较为丰富。同时,为保证数据准确,对主胚根根系性状进行3次重复试验,根系性状3次试验结果的相关系数在0.605~0.876之间,相关性均达极显著水平,能保证数据的稳定性与准确性。

表1 小麦主胚根性状表型分析

Table 1 Phenotypic analysis on radical traits of wheat seedlings

性状 Traits	范围 Range	均值 Mean	变异系数(%) CV	相关系数 Correlation coefficient
主胚根一级分枝根数 TBN	39.31~98.28	66.16	18.59	0.626**~0.664**
主胚根分枝密度(条/cm) RBD	1.22~2.86	1.97	14.76	0.639**~0.876**
主胚根长度(cm) RL	113.28~337.49	209.86	22.10	0.719**~0.790**
主胚根表面积(cm <sup>2</sup> ) RA	8.10~22.88	14.87	18.78	0.633**~0.664**
主胚根体积(cm <sup>3</sup> ) RV	0.04~0.13	0.08	17.56	0.614**~0.644**
主胚根平均直径(mm) RD	0.20~0.28	0.23	5.56	0.605**~0.723**

\*\*表示在0.01水平上显著;下同

TBN: Total first grade branch number of radicle; RBD: Radicle branch density; RL: Radicle length; RA: Radicle surface area; RV: Radicle volume; RD: Average diameter of radicle; \*\* indicates a significance at 0.01 probability level; The same as below

### 2.2 小麦主胚根性状的相关性分析

相关分析表明(表2),主胚根的一级分枝根数、分枝密度、长度、表面积、体积之间均呈极显著的正相关,其中主胚根一级分枝根数与分枝密度的相关系数和主胚根的长度、表面积与体积两两之间的相关系数在0.803~0.944之间,而主胚根的平均直径与主胚根的一级分枝根数、分枝密度、长度、表面积、体积各性状均呈现极显著的负相关,相关系数在-0.471~-0.276之间。

### 2.3 小麦主胚根性状的全基因组关联分析

利用Q+K混合线性模型对198份小麦自然群体的主胚根的一级分枝根数、分枝密度、长度、表面积、体积和平均直径6个性状进行全基因组关联分析(图2),基于全基因组LD衰减距离计算,将物理图谱上8.25 Mb区间内的位点认定为1个候选位点,同时为确保关联结果的可靠性,筛选 $-\text{Log}_{10}(p)>3$

且在两次以上的生物学试验结果中重复出现的位点用于后续分析,共筛选到136个显著且稳定的SNP位点(表3,详见<https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231008001>,附表2)。其中,与主胚根一级分枝根数关联的位点有21个,贡献率为5.10%~12.43%;与主胚根分枝密度关联的位点有59个,贡献率为5.22%~13.60%;与主胚根长度关联的位点有11个,贡献率为6.78%~9.66%;与主胚根表面积关联的位点27个,贡献率为5.91%~9.54%;与主胚根体积关联的位点9个,贡献率为7.04%~8.92%;与主胚根平均直径关联的位点有9个,贡献率为5.78%~12.81%;分布在除7B外的染色体上。此外,有13个显著性位点,可以同时关联到多个主胚根性状,同时关联到长度和表面积的标记最多,标记AX-94506199和AX-94386441可以同时关联到主胚根的长度、表面积和体积这3个性状(表4)。

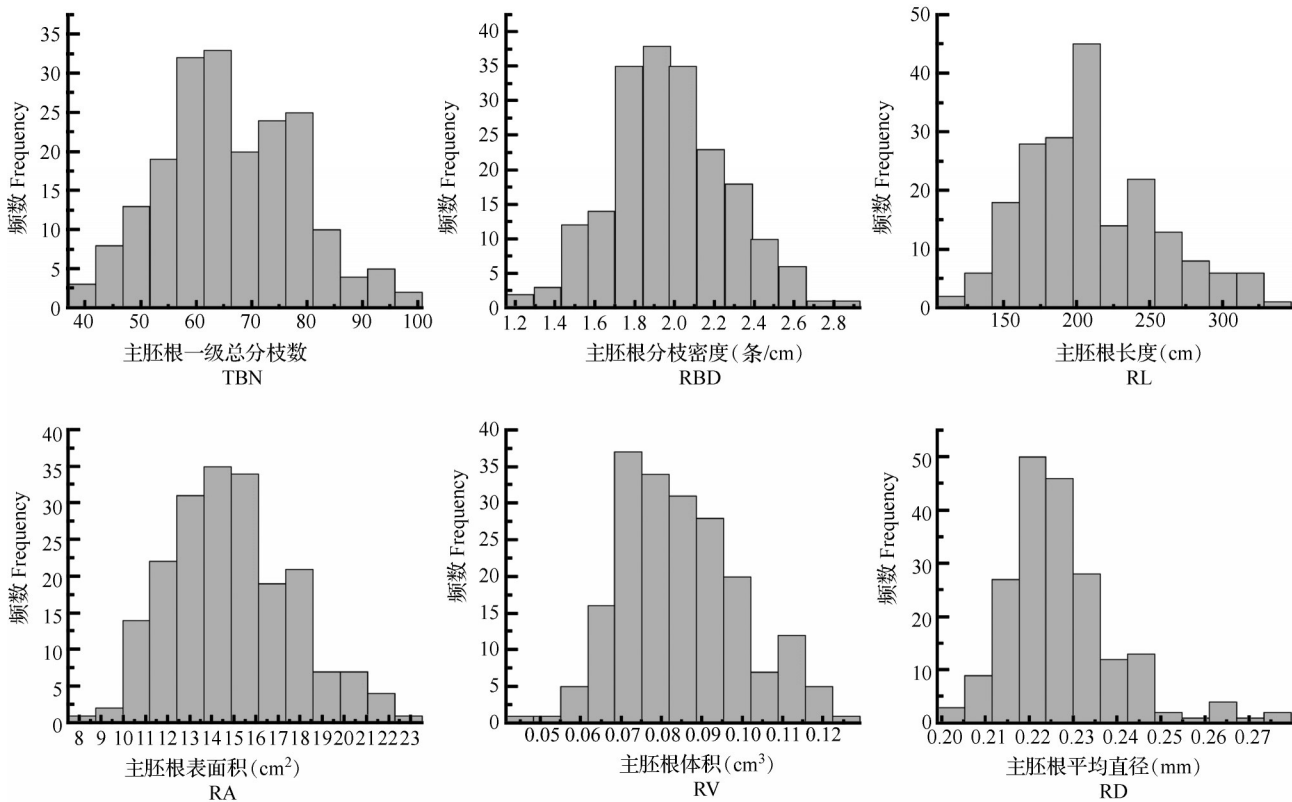


图1 小麦主胚根性状的频数分布

Fig.1 Frequency distribution of radicle traits in wheat

表2 小麦主胚根主要性状相关性分析

Table 2 Correlation analysis on radicle traits of wheat seedlings

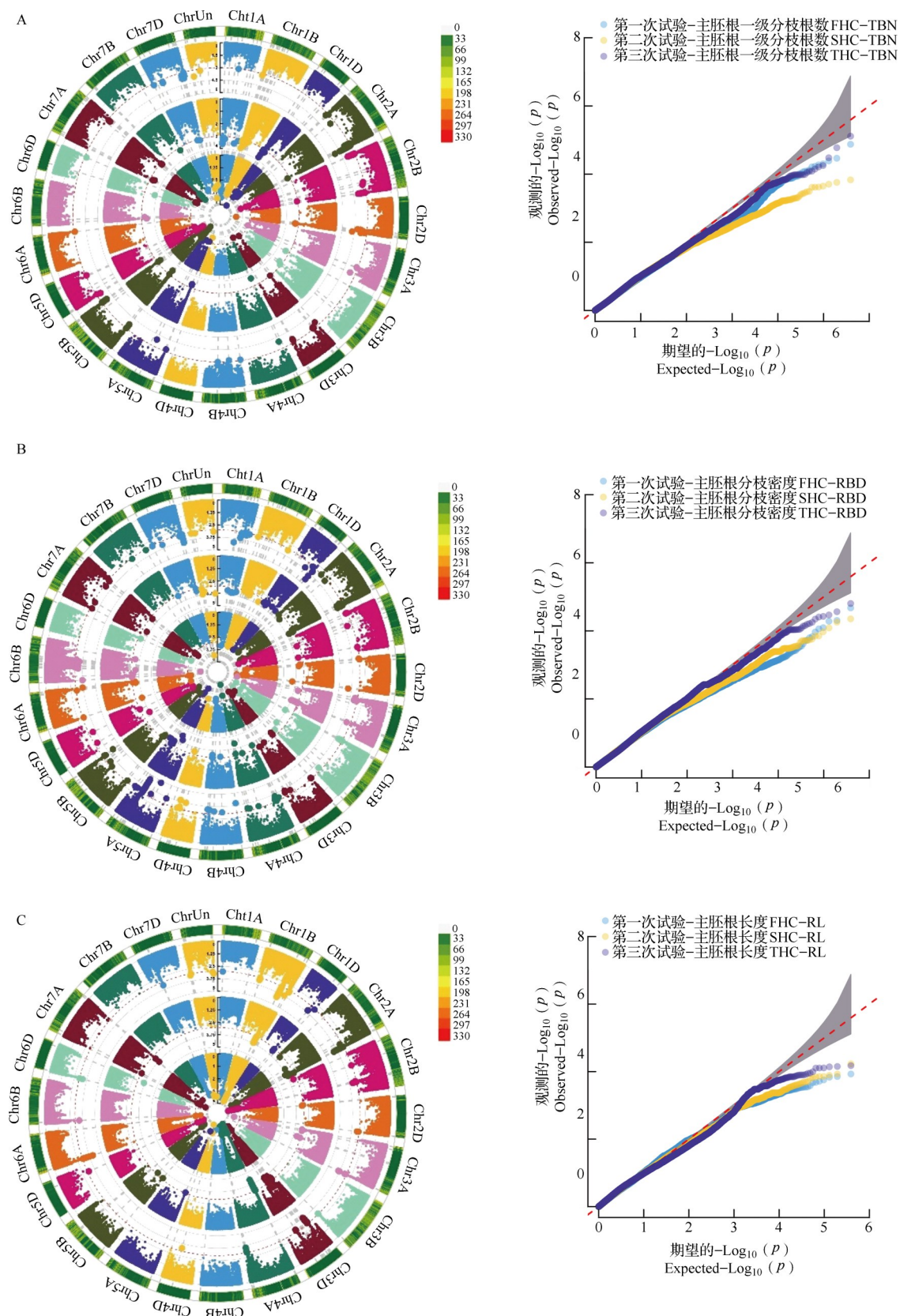
性状 Traits	主胚根一级 分枝根数 TBN	主胚根分枝密度 RBD	主胚根长度 RL	主胚根表面积 RA	主胚根体积 RV	主胚根平均直径 RD
主胚根一级分枝根数TBN	1	0.803**	0.423**	0.430**	0.394**	-0.352**
主胚根分枝密度RBD		1	0.260**	0.234**	0.194**	-0.378**
主胚根长度RL			1	0.928**	0.848**	-0.471**
主胚根表面积RA				1	0.944**	-0.426**
主胚根体积RV					1	-0.276**
主胚根平均直径RD						1

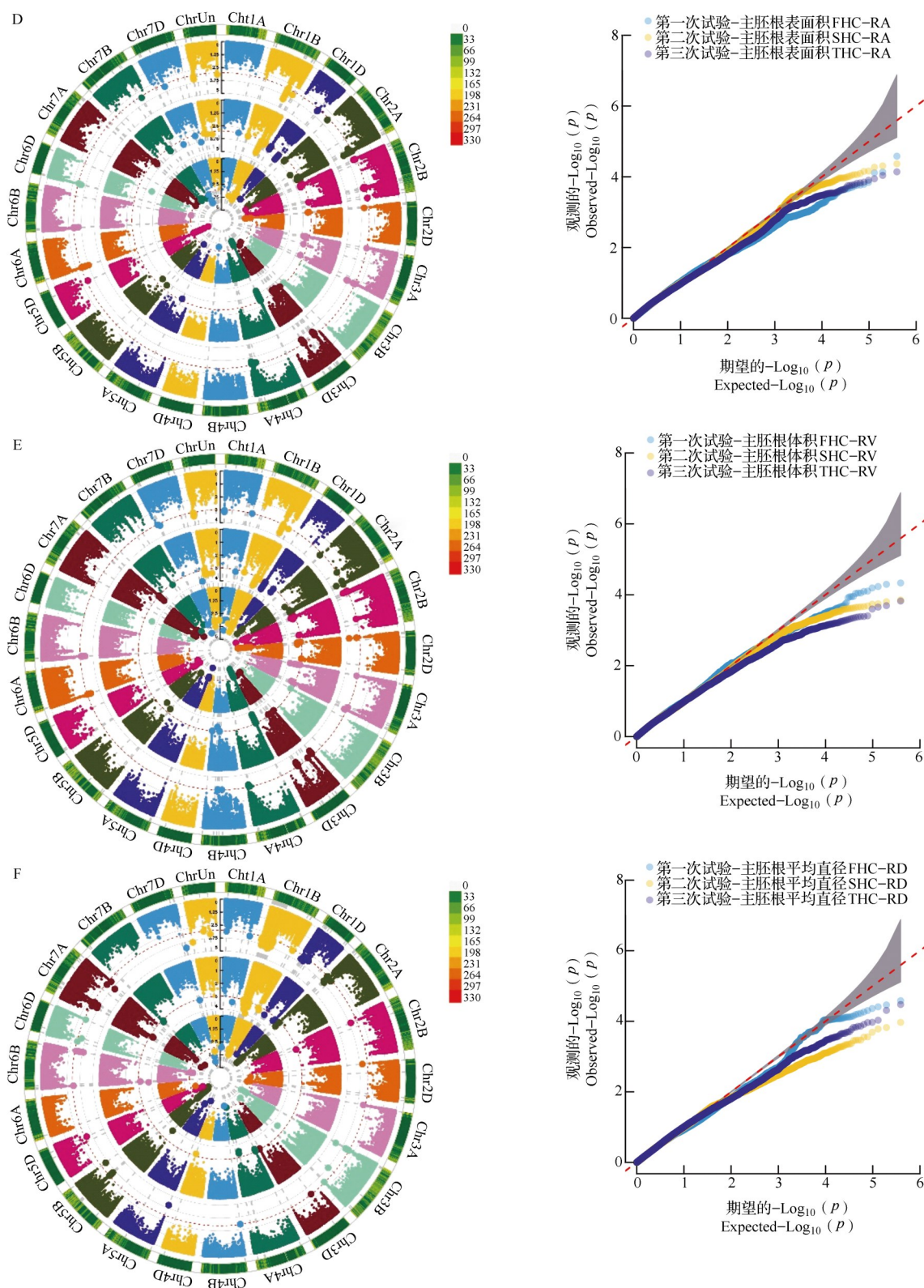
#### 2.4 小麦主胚根性状候选基因筛选

将全基因组关联分析得到的显著且稳定的136个SNP标记,在TGAC v1.0数据库和NCBI网站中进行比对,共找到54个基因,利用Ensembl Plants, UniPort和WheatOmics等网站对这些基因进行功能注释,发现16个可能与主胚根性状关联的候选基因

(表5),这些候选基因的注释主要包括UDP-葡萄糖-4,6脱水酶(*TraesCS5B02G023700*),DNA拓扑结构异构酶(*TraesCS4A01G023100*),F-box家族蛋白(*TraesCS1B01G292900*),泛素结合酶E2(*TraesCS1B01G294400*)和磷酸肌醇磷酸酶家族蛋白(*TraesCS4A01G006200*)等。







曼哈顿图:从内环到外环,分别为小麦主胚根性状的第一次试验、第二次试验和第三次试验;曼哈顿图最外圈和右上角的不同颜色代表标记不同密度;A, B, C, D, E, F 分别是主胚根一级分枝根数、分枝密度、长度、表面积、体积、平均直径

Manhattan plots: From the inner to the outer ring are the first test ( FHC ), the second test ( SHC ), and the third test ( THC ) on wheat radicle traits, respectively. The different color in the outermost circle and the upper right corner of Manhattan plot indicated the marker density difference. A, B, C, D, E, and F are first-grade branch number, branch density, length, surface area, volume, and average diameter of wheat radicle, respectively

图2 小麦主胚根性状的环形曼哈顿图及QQ图

Fig.2 Circular Manhattan plots and QQ plots of wheat radicle traits

表3 混合线性模型(MLM(Q+K))得到的小麦主胚根性状GWAS分析结果

Table 3 GWAS results of wheat radicle traits by the mixed linear model (MLM(Q+K))

性状 Traits	SNP个数 Number of SNP	-log <sub>10</sub> (p)范围 -log <sub>10</sub> (p) range	-log <sub>10</sub> (p)均值 -log <sub>10</sub> (p) mean	贡献率范围(%) R <sup>2</sup> range	贡献率均值(%) R <sup>2</sup> mean
主胚根一级分枝根数 TBN	21	3.22~4.78	3.76	5.10~12.43	7.62
主胚根分枝密度 RBD	59	3.06~4.80	3.59	5.22~13.60	7.29
主胚根长度 RL	11	3.53~4.23	3.86	6.78~9.66	8.04
主胚根表面积 RA	27	3.58~4.31	3.82	5.91~9.54	7.48
主胚根体积 RV	9	3.55~4.23	3.79	7.04~8.92	7.90
主胚根平均直径 RD	9	3.60~4.58	4.03	5.78~12.81	8.81

表4 小麦主胚根性状的多效SNP

Table 4 Pleiotropia SNP of wheat radicle traits

SNP名称 Name of SNP	染色体 Chromosome	位置(bp) Position	性状 Traits
AX-111828275	1B	510336993	主胚根长度, 主胚根表面积
AX-86173434	1B	511213188	主胚根长度, 主胚根表面积
AX-86173435	1B	511213188	主胚根长度, 主胚根表面积
AX-108777745	1B	511484029	主胚根长度, 主胚根表面积
AX-94506199	1B	512457035	主胚根长度, 主胚根表面积, 主胚根体积
AX-94386441	1B	512457101	主胚根长度, 主胚根表面积, 主胚根体积
AX-94456853	1B	512457855	主胚根表面积, 主胚根体积
AX-95176694	2D	636065693	主胚根一级分枝根数, 主胚根分枝密度
AX-89653262	3D	13335248	主胚根一级分枝根数, 主胚根分枝密度
AX-86165473	4A	3872684	主胚根表面积, 主胚根体积
AX-86165534	4A	3872684	主胚根表面积, 主胚根体积
AX-109979456	4A	16260968	主胚根长度, 主胚根表面积
AX-94770937	未知	32201014	主胚根一级分枝根数, 主胚根分枝密度

表5 小麦主胚根性状候选基因及其功能注释

Table 5 Candidate genes and their functional annotations of wheat radicle traits

性状 Traits	SNP名称 Name of SNP	染色体 Chromosome	位置(bp) Position	基因 Gene	基因注释或编码蛋白 Gene annotation or coding protein
主胚根一级分枝根数 TBN	AX-89567869	1A	12160996	<i>TraesCS1A02G025200</i>	赖氨酸酮戊二酸还原酶反式剪接蛋白
	AX-94720211	5B	21750401	<i>TraesCS5B02G023700</i>	UDP-葡萄糖-4,6-脱水酶
	AX-94525037	5B	21751211	<i>TraesCS5B02G023700</i>	UDP-葡萄糖-4,6-脱水酶
	AX-109299517	5B	21751815	<i>TraesCS5B02G023700</i>	UDP-葡萄糖-4,6-脱水酶
	AX-94477554	5B	21752417	<i>TraesCS5B02G023700</i>	UDP-葡萄糖-4,6-脱水酶
主胚根分枝密度 RBD	AX-95218323	6D	451559480	<i>TraesCS6D02G358700</i>	GATA 转录因子
	AX-94924440	1A	460673060	<i>TraesCS1A01G265000</i>	双特异性磷酸酶家族
	AX-109999817	1A	415585301	<i>TraesCS1A01G235100</i>	二酰基甘油激酶
	AX-94509279	1B	670180628	<i>TraesCS1B01G454800</i>	糖转运蛋白
	AX-95194968	1D	93126576	<i>TraesCS1D01G103800</i>	环/U-box 超级家族蛋白
	AX-95631858	2D	22818378	<i>TraesCS2D01G057300</i>	富含亮氨酸重复序列的类受体蛋白 激酶家族蛋白
	AX-95156771	7A	625743378	<i>TraesCS7A01G432100</i>	锌指蛋白



表 5 ( 续 )

性状 Traits	SNP 名称 Name of SNP	染色体 Chromosome	位置(bp) Position	基因 Gene	基因注释或编码蛋白 Gene annotation or coding protein
主胚根长度	AX-110435496	4A	16470887	<i>TraesCS4A01G023100</i>	DNA 拓扑结构异构酶
RL	AX-110462441	4A	16472528	<i>TraesCS4A01G023100</i>	DNA 拓扑结构异构酶
主胚根表面积	AX-111474947	1B	510791266	<i>TraesCS1B01G292900</i>	F-box 结构域家族蛋白
RA	AX-108772347	1B	510791861	<i>TraesCS1B01G292900</i>	F-box 结构域家族蛋白
	AX-110438981	1B	511968673	<i>TraesCS1B01G293900</i>	呼吸爆发氧化酶样蛋白
	AX-108879683	1B	512420493	<i>TraesCS1B01G294400</i>	泛素结合酶 E2
	AX-94918877	1B	512422245	<i>TraesCS1B01G294400</i>	泛素结合酶 E2
	AX-95684557	1B	512633667	<i>TraesCS1B01G294600</i>	GTP 环化水解酶/3,4-二羟基-2-丁酮-4-磷酸合成酶
	AX-86165534	4A	3872684	<i>TraesCS4A01G006200</i>	磷酸肌醇磷酸酶家族蛋白
	AX-86165534	4A	3872684	<i>TraesCS4A01G006200</i>	磷酸肌醇磷酸酶家族蛋白
主胚根体积 RV	AX-86165534	4A	3872684	<i>TraesCS4A01G006200</i>	磷酸肌醇磷酸酶家族蛋白
主胚根平均直径 RD	AX-95127141	7A	668733834	<i>TraesCS7A01G472800</i>	含有 BTB/POZ 结构域蛋白

3 讨论

3.1 小麦主胚根性状全基因组关联分析

作物育种者通常依据品种(系)的地上部表型性状等来判断根系性状,较少对根系性状进行选择,这在一定程度上限制了高产高效育种的精准性和快速发展。本研究基于小麦 660K 基因芯片,对小麦苗期的主胚根性状进行全基因组关联分析,挖掘小麦主胚根系建成的相关基因,构建根系调控网络,以期通过优化根系构型,为促进小麦水肥利用效率和提高产量提供理论依据。

本研究通过全基因组关联分析,共获得 136 个稳定且显著的关联位点,这些位点分布在除 7B 外的染色体上。本研究和王脉等<sup>[11]</sup>均在 1B 染色体上发现了与根长度和根体积关联的位点,与王博华等<sup>[13]</sup>均在 4A 染色体上发现了与根长度和根表面积关联的位点。同时,一些位点与前人通过不同群体的全基因组关联分析得到的位点相近,这些标记可能为同一位点。如在 6A 染色体上检测到的关联小麦主胚根分枝密度的标记 AX-109828994,与陈贵菊等<sup>[12]</sup>通过 160 份小麦群体定位到的与小麦总根体积显著关联的标记 AX-109601163 相距 7.3 Mb;2B 染色体上与主胚根一级分枝根数显著关联的标记 AX-109553762,与王脉等<sup>[11]</sup>通过 189 份小麦群体在两种培养条件下共定位到与根干重关联的标记 AX-108924279 相距 1.61 Mb;3B 和 6A 染色体上与小麦主胚根分枝密度关联的标记 AX-110670742、AX-110627042,与靳义荣等<sup>[16]</sup>通过 160 份小麦群体关联

到的根长度的位点 AX\_109892051、AX\_108740494 分别相距 1.25 Mb、1.2 Mb;5A 和 5B 染色体上与小麦主胚根平均直径关联的标记 AX-108770264、AX-108806290,与靳义荣等<sup>[16]</sup>关联到的根表面积的位点 AX\_110522770、AX\_110045465 分别相距 1.1 Mb、4.1 Mb。这些结果说明了这些显著位点的重要性,同时利用不同的自然群体,相同或相近位点关联到不同的根系性状,这说明了根系性状间紧密关联。与此同时,本研究所找到的 13 个多效 SNP 位点迄今尚未见报道,这些位点可关联多个性状,相对更为可靠,可考虑作为转化成 KASP<sup>[17]</sup>标记的首选,用于分子标记辅助育种和 QTL 精细定位。

3.2 小麦主胚根性状候选基因功能预测

本研究将与小麦主胚根性状相关的稳定且显著的 136 个 SNP 标记序列与小麦中国春基因组序列进行比对分析和对基因进行功能注释,发现了 16 个尚未见报道的可能调控小麦主胚根发育的候选基因。位于 1A 染色体上的 *TraesCS1A02G025200* 编码赖氨酸酮戊二酸还原酶反式剪接蛋白,未查到该蛋白的功能注释信息,但在水稻的研究中发现<sup>[18]</sup>,编码赖氨酸酮戊二酸还原酶反式剪接相关 1(*OsLKRT1*, *lysine ketoglutarate reductase trans-splicing related 1*) 的基因的点突变,可以使水稻的根系变短,*OsLKRT1* 参与了水稻根细胞的伸长,推测基因 *TraesCS1A02G025200* 可以在小麦中调控主胚根的发育。位于 5B 染色体上的 *TraesCS5B02G023700* 编码尿苷二磷酸-葡萄糖-4,6-脱水酶,该酶参与植物体内由尿苷二磷酸-葡萄糖生成尿苷二磷酸-鼠李糖



(UDP-Rha, uridine diphosphate-rhamnose) 的反应过程。尿苷二磷酸-鼠李糖可以在鼠李糖基转移酶的作用下, 将鼠李糖残基转移到含鼠李糖的代谢物中。鼠李糖主要存在于植物中, 是合成果胶聚合物和细胞壁糖蛋白所必需的结构单元<sup>[19]</sup>, 推测基因 *TraesCS5B02G023700* 可以通过调控细胞壁的形成来调控主胚根的发育。位于 6D 染色体上的 *TraesCS6D02G358700* 编码 GATA 转录因子, GATA 转录因子在细胞分裂素响应、调控叶片伸展生长、光周期以及光信号转导等生物学过程中发挥重要作用<sup>[20]</sup>, 同时在拟南芥的研究中发现<sup>[21]</sup>, 光可以通过 HY1-HY5-生长素途径介导根的分枝形成, 推测基因 *TraesCS6D02G358700* 通过对光信号的响应调控, 进而调控根分枝的形成。位于 1A 染色体上的 *TraesCS1A01G265000* 编码双特异性磷酸酶家族蛋白, 该蛋白属于蛋白磷酸酶, 蛋白磷酸酶在激素信号的转导和调控、细胞的生长与繁殖、器官的形成与发育等植物的生长发育过程中发挥着重要的生理功能<sup>[22]</sup>。位于 1B 染色体上的 *TraesCS1B01G293900* 编码呼吸爆发氧化酶样蛋白, 呼吸爆发氧化酶是植物合成活性氧 (ROS, reactive oxygen species) 的重要途径, 活性氧在植物的根系发育过程中起着重要作用<sup>[23]</sup>, 推测基因 *TraesCS1B01G293900* 通过编码呼吸爆发氧化酶样蛋白来调控活性氧的产生, 进而影响根系发育。位于 1B 染色体上的 *TraesCS1B01G454800* 编码糖转运蛋白, 有研究表明, 糖转运蛋白可以通过调节植物体内可溶性糖的分布和积累来调控多种生长发育过程, 通过控制激素生物合成和信号转导相关基因的表达来参与糖信号对茎分枝的调控<sup>[24]</sup>, 推测糖转运蛋白在小麦主胚根中也有类似的功能来调控根分枝形成。

二酰基甘油 (DAG, diacylglycerol) 和磷酸酯酸 (PA, phosphatidic acid) 都是细胞内的脂质介质, 二酰基甘油促进侧根的形成, 抑制主根的生长, 磷酸酯酸抑制侧根的数量, 促进主根的厚度<sup>[25]</sup>。位于 1A 染色体上的 *TraesCS1A01G235100* 和 4A 染色体上的 *TraesCS4A01G006200* 分别编码二酰基甘油激酶 (DGK, diacylglycerol kinase) 和磷酸肌醇磷酸酶家族蛋白, 二酰基甘油激酶可以磷酸化二酰基甘油生成磷酸酯酸, 磷酸肌醇磷酸酶家族蛋白具有磷酸酯水解酶活性, 磷酸酯磷酸酶可以催化磷酸酯酸水解产生二酰基甘油, 推测基因 *TraesCS1A01G235100* 和 *TraesCS4A01G006200* 可以通过调控二酰基甘油和

磷酸酯酸的相互合成, 进而调控小麦根系发育。

泛素-蛋白酶途径是植物体内重要且有高度选择性的蛋白质降解途径之一, 在植物的生长发育中起着重要作用, 位于 1D 染色体上的 *TraesCS1D01G103800*、7A 染色体上的 *TraesCS7A01G472800* 和 1B 染色体上的 *TraesCS1B01G294400*、*TraesCS1B01G292900* 分别编码环/U-box 家族蛋白、含有 BTB/POZ 结构域蛋白、泛素结合酶 E2 和 F-box 家族蛋白。环/U-box 家族蛋白多为泛素连接酶 E3, BTB/POZ 结构域蛋白可以作为泛素-蛋白连接酶复合物的底物特异性接头, F-box 家族蛋白在植物的激素信号转导、侧根形成、光信号传导等生命进程中起关键作用, 且该蛋白多参与泛素-蛋白酶途径<sup>[26-30]</sup>。推测基因 *TraesCS1D01G103800*、*TraesCS7A01G472800*、*TraesCS1B01G294400* 和 *TraesCS1B01G292900* 通过参与调控泛素-蛋白酶途径来调控主胚根的发育。

植物激素是根系发育最重要的内源调节剂, 特别是生长素, 在侧根的起始与发育上起着重要作用<sup>[2]</sup>。位于 2D 染色体上的 *TraesCS2D01G057300*、7A 染色体上的 *TraesCS7A01G432100*、4A 染色体上的 *TraesCS4A01G023100* 和 1B 染色体上的 *TraesCS1B01G294600* 分别编码富含亮氨酸重复序列的类受体蛋白激酶家族蛋白 (LRR-RLKs, leucine-rich-repeat receptor-like kinases)、锌指蛋白、DNA 拓扑结构异构酶和 GTP 环化水解酶/3, 4-二羟基-2-丁酮-4-磷酸合成酶。许多富含亮氨酸重复序列的类受体蛋白激酶参与生长素的信号传导和反应<sup>[31]</sup>; 锌指蛋白能调控根毛的发育, 且大量的锌指蛋白基因的启动子区域含生长素、赤霉素响应元件<sup>[32-33]</sup>; DNA 拓扑异构酶 1 能阻止 R 环积累以调节生长素来调控根系的发育<sup>[34]</sup>; GTP 环化水解酶/3, 4-二羟基-2-丁酮-4-磷酸合成酶是参与核黄素生物合成的双功能酶, 核黄素参与生长素、脱落酸、细胞分裂素、茉莉酸等激素的合成<sup>[35]</sup>, 推测基因 *TraesCS2D01G057300*、*TraesCS7A01G432100*、*TraesCS4A01G023100* 和 *TraesCS1B01G294600* 可以通过调控生长素等激素来调控根系发育。

## 4 结论

本研究利用黄淮麦区 198 份小麦材料, 基于小麦 660K 基因芯片, 对小麦苗期的主胚根性状进行全基因组关联分析, 检测到 136 个显著的 SNP 位点、13 个多效位点, 挖掘到 16 个可能与小麦主胚根性状相关的候选基因。对这些候选基因的进一步功能

解析,有利于根系调控网络的构建,优化根系构型,为构建理想根系和发挥根系功能提供理论依据。

## 参考文献

- [1] 苗青霞. 干旱胁迫对陕西省旱地冬小麦根系特征、生理特性及产量的影响研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020  
Miao Q X. Effects of drought stress on root properties, physiological characteristics and grain yield of dryland winter wheat of Shaanxi Province. Yangling: Northwest A & F University, 2020
- [2] Osmont K S, Sibout R, Hardtke C S. Hidden branches: Developments in root system architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58: 93-113
- [3] Marco M, Walid E, Ghasemali N, Silvio S, Maria A C, Maria C C, Sandra S, Roberto T. Prioritizing quantitative trait loci for root system architecture in tetraploid wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67 (4): 1161-1178
- [4] Chen X X, Ding Q S, Błaszkiwicz Z, Sun J A, Sun Q, He R Y, Li Y N. Phenotyping for the dynamics of field wheat root system architecture. *Scientific Reports*, 2017, 7: 37649
- [5] 刘佳熠, 魏迪, 张璇, 杨阳, 柴永懋, 陈亮, 胡银岗. 小麦苗期和灌浆中期根系性状与地上形态及产量性状的相关性. 麦类作物学报, 2021, 41 (7): 875-882  
Liu J Y, Wei D, Zhang X, Yang Y, Chai Y M, Chen L, Hu Y G. Correlation study on root traits and shoot morphology, yield traits of wheat at seedling and mid-grain filling stage. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41 (7): 875-882
- [6] 陈旭. 小麦不同氮效率品种苗期根系性状与籽粒产量和品种的关系研究. 郑州: 河南农业大学, 2021  
Chen X. Study on relationships of seedling root traits with grain yield & quality of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars with different nitrogen use efficiency. Zhengzhou: Henan Agriculture University, 2021
- [7] 吴永成, 周顺利, 王志敏. 小麦与抗旱性有关的根系遗传改良研究进展. 麦类作物学报, 2004, 24 (3): 101-104  
Wu Y C, Zhou S L, Wang Z M. Review on genetic improvement in root related to drought-resistance in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2004, 24 (3): 101-104
- [8] 马元喜. 小麦的根. 北京: 中国农业出版社, 1999: 24  
Ma Y X. Root of wheat. Beijing: China Agricultural Press, 1999: 24
- [9] 白彩虹. 小麦吸氮量、株高、产量和苗期根系性状的 QTL 定位. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014  
Bai C H. QTL identification of nitrogen uptake, plant height, grain yield and seedling root traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). Yangling: Northwest A & F University, 2014
- [10] 刘炎赫. 小麦根长相关基因的挖掘. 泰安: 山东农业大学, 2020  
Liu Y H. Excavation of root length related genes in wheat. Taian: Shandong Agricultural University, 2020
- [11] 王脉, 董清峰, 高坤奥, 刘德政, 卢山, 乔朋放, 陈亮, 胡银岗. 小麦苗期根系性状的全基因组关联分析与优异位点挖掘. 中国农业科学, 2023, 56 (5): 801-820  
Wang M, Dong Q F, Gao S A, Liu D Z, Lu S, Qiao P F, Chen L, Hu Y G. Genome-wide association studies and mining for favorable loci of root traits at seedling stage in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56 (5): 801-820
- [12] 陈贵菊, 靳义荣, 刘彩云, 贾德新, 樊庆琦, 刘金栋, 刘鹏. 普通小麦根系建成相关性状的全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 2020, 21 (4): 975-983  
Chen G J, Jin Y R, Liu C Y, Jia D X, Fan Q Q, Liu J D, Liu P. Genome-wide association study of root system architecture related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21 (4): 975-983
- [13] 王博华, 任毅, 时晓磊, 王继庆, 谢磊, 加娜尔·拜合提, 耿洪伟. 干旱胁迫下小麦苗期根系性状的全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 2022, 23 (4): 1111-1123  
Wang B H, Ren Y, Shi X L, Wang J Q, Xie L, Baiheti J, Geng H W. Genome-wide association analysis of seedling root traits in wheat under drought stress. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23 (4): 1111-1123
- [14] 时晓磊, 严勇亮, 石书兵, 王继庆, 谢磊, 张金波, 耿洪伟. 小麦根部耐盐性状全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 2021, 22 (1): 57-73  
Shi X L, Yan Y L, Shi S B, Wang J Q, Xie L, Zhang J B, Geng H W. Genome-wide association study of salt tolerance related root traits in wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22 (1): 57-73
- [15] Chen S L, Liu F, Wu W X, Jiang Y, Zhan K H. A SNP-based GWAS and functional haplotype-based GWAS of flag leaf-related traits and their influence on the yield of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134: 3895-3909
- [16] 靳义荣, 刘金栋, 刘彩云, 贾德新, 刘鹏, 王雅美. 普通小麦氮素利用效率相关性状全基因组关联分析. 作物学报, 2021, 47 (3): 394-404  
Jin Y R, Liu J D, Liu C Y, Jia D X, Liu P, Wang Y M. Genome-wide association study of nitrogen use efficiency related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47 (3): 394-404
- [17] Semagn K, Babu R, Hearne S, Olsen M. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): Overview of the technology and its application in crop improvement. *Molecular Breeding*, 2014, 33: 1-14
- [18] Yu E, Yamaji N, Mochida K, Galis I, Asaka K, Ma J F. *LYSINE KETOGLUTARATE REDUCTASE TRANS-SPLICING RELATED 1* is involved in temperature-dependent root growth in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72 (18): 6336-6349
- [19] Jiang N, Dillon F M, Silva A, Lina G C, Grotewold E. Rhamnose in plants - from biosynthesis to diverse functions. *Plant Science*, 2021, 302: 110687
- [20] 袁岐, 张春利, 赵婷婷, 许向阳. 植物中 GATA 转录因子的研

- 究进展. 分子植物育种, 2017, 15 (5): 1702-1707
- Yuan Q, Zhang C L, Zhao T T, Xu X Y. Research advances of GATA transcription factor in plant. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15 (5): 1702-1707
- [21] Duan X L, Sheng X, Xie Y M, Li L, Qi W C, Boris P, Zhang Y H, Chen T, Han Y, Breusegem F V, Beeckman T, Shen W B, Wei X. Periodic root branching is influenced by light through an HY1-HY5-auxin pathway. *Current Biology*, 2021, 31 (17): 3834-3847
- [22] 何含杰, 唐丽, 邓华凤, 邹志刚. 植物蛋白酪氨酸磷酸酶的生理功能研究进展. *植物生理学报*, 2017, 53 (4): 531-535
- He H J, Tang L, Deng H F, Zou Z G. Recent advance on physiological function of protein tyrosine phosphatases in plants. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53 (4): 531-535
- [23] Chen Q H, Yang G W. Signal function studies of ROS, especially RBOH-Dependent ROS, in plant growth, development and environmental stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39: 157-171
- [24] Otori K, Tanabe N, Tamoi M, Shigeoka S. Sugar Transporter Protein 1 (STP1) contributes to regulation of the genes involved in shoot branching via carbon partitioning in Arabidopsis. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2019, 83 (3): 472-481
- [25] Yuan S, Kim S C, Deng X J, Hong Y Y, Wang X M. Diacylglycerol kinase and associated lipid mediators modulate rice root architecture. *New Phytologist*, 2019, 223 (1): 261-276
- [26] 缴莉, 付淑芳, 张雅丽, 卢江. U-box 泛素连接酶调控植物抗逆和生长发育. *植物学报*, 2016, 51 (5): 724-735
- Jiao L, Fu S F, Zhang Y L, Lu J. U-box E3 ubiquitin ligases regulate stress tolerance and growth of plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2016, 51 (5): 724-735
- [27] 贾琪, 孙松, 孙天昊, 林文雄. 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 (8): 1125-1136
- Jia Q, Sun S, Sun T H, Lin W X. Mechanism of F-box protein family in plant resistance response to environmental stress. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, 26 (8): 1125-1136
- [28] 吴丹, 唐冬英, 李新梅, 李丽, 赵小英, 刘选明. F-box 蛋白在植物生长发育中的功能研究进展. *生命科学研究*, 2015, 19 (4): 362-367
- Wu D, Tang D Y, Li X M, Li L, Zhao X Y, Liu X M. Progresses on F-box protein function in plant growth and development. *Life Science Research*, 2015, 19 (4): 362-367
- [29] 许克恒, 张云彤, 张莹, 王彬, 王法微, 李海燕. 植物 F-box 基因家族的研究进展. *生物技术通报*, 2018, 34 (1): 26-32
- Xu K H, Zhang Y T, Zhang Y, Wang B, Wang F W, Li H Y. Research advances on the F-box gene family in plants. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34 (1): 26-32
- [30] Geyer R, Wee S, Anderson S, Yates J, Dieter A W. BTB/POZ domain proteins are putative substrate adaptors for cullin 3 ubiquitin ligases. *Molecular Cell*, 2003, 12 (3): 783-190
- [31] Zou Y, Liu X Y, Wang Q, Chen Y, Liu C, Yang Q, Zhang W. *OsRPK1*, a novel leucine-rich repeat receptor-like kinase, negatively regulates polar auxin transport and root development in rice. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2014, 1840 (6): 1676-1685
- [32] An L J, Zhou Z J, Sun L L, An Y, Xi W Y, Yu N, Cai W J, Chen X Y, Yu H, John S, Gan Y B. A zinc finger protein gene *ZFP5* integrates phytohormone signaling to control root hair development in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 2012, 72(3): 472-490
- [33] He P, Yang Y, Wang Z H, Zhao P, Yuan Y, Zhang L, Ma Y Q, Pang C Y, Yu J N, Xiao G H. Comprehensive analyses of ZFP gene family and characterization of expression profiles during plant hormone response in cotton. *BMC Plant Biology*, 2019, 19: 329
- [34] Shafiq S, Chen S L, Yang J, Cheng L L, Ma F, Widemann E, Sun Q W. DNA topoisomerase 1 prevents R-loop accumulation to modulate Auxin-regulated root development in rice. *Molecular Plant*, 2017, 10 (6): 821-833
- [35] 胡海涛, 郭龙彪. 植物核黄素的生物合成及其功能研究进展. *植物学报*, 2023, 58 (4): 638-655
- Hu H T, Guo L B. Progress in the research on riboflavin biosynthesis and function in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2023, 58 (4): 638-655