

普通小麦根系建成相关性状的全基因组关联分析

陈贵菊¹, 靳义荣², 刘彩云², 贾德新², 樊庆琦³, 刘金栋⁴, 刘鹏²

(¹ 济宁市农业科学研究院, 济宁 272031; ² 德州市农业科学研究院, 德州 253015; ³ 山东省农业科学院作物研究所, 济南 250100; ⁴ 中国农业科学院深圳农业基因组研究所, 深圳 518124)

摘要: 根系建成 (RSA, Root system architecture) 决定根系系统的构成, 在作物生长发育过程中起着不可替代的作用。解析小麦根系建成遗传机制、选育具有较好根系建成的品种对于小麦高产、抗逆育种具有十分重要的意义。全基因组关联分析 (GWAS) 是解析小麦复杂数量遗传性状遗传机制的有效方法。本研究基于全基因组关联分析方法, 发掘根系建成相关性状关联位点, 以期小麦根系建成分子育种提供参考。对 160 份来自于河南和山东等地的小麦品种根系建成相关性状 (总根长、总根表面积、总根体积、平均根直径和根尖数) 进行统计评价, 并结合 660K SNP 芯片数据进行全基因组关联分析。检测到 23 个关联位点, 分布于 1A、2A、2B、3B、4A、5A、5B、5D、6A、6B 和 7B 染色体上, 解释 7.2%~12.8% 的表型变异。其中, 11 个位点与已报道的位点一致, 其他 12 个位点为新的位点。本研究对于解析根系建成遗传机制, 选育高产、抗逆小麦品种具有重要意义。

关键词: 普通小麦; 根系建成; 全基因组关联分析; 660K SNP 芯片

Genome-wide Association Study of Root System Architecture Related Traits in Common Wheat (*Triticum aestivum* L.)

CHEN Gui-ju¹, JIN Yi-rong², LIU Cai-yun², JIA De-xin², FAN Qing-qi³, LIU Jin-dong⁴, LIU Peng²
(¹Jining Academy of Agricultural Sciences, Jining 272031; ²Dezhou Academy of Agricultural Sciences, Dezhou 253015; ³Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100; ⁴Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS), Shenzhen 518124)

Abstract: The root system architecture (RSA) determines the composition of the root system and plays an irreplaceable role in crop growth and development. It is of great significance to analyze the genetic mechanism of wheat root architecture and the selection of varieties with better RSA traits in breeding for elite wheat varieties. Genome-wide association study (GWAS) is an effective method to analyze the genetic mechanism of complicated quantitative traits (i.e. RSA) in wheat. In the study, GWAS for RSA-related traits (total root length, total root surface area, total root volume, average root diameter and number of root tips) were conducted in 160 wheat accessions from Henan and Shandong, which were previously genotyped by wheat 660K SNP chip. Twenty-three loci associated with RSA related traits were detected from chromosomes 1A, 2A, 2B, 3B, 4A, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B and 7B, and each explained the phenotypic variation variable from 7.2% to 12.8%. Among them, eleven

收稿日期: 2019-11-26 修回日期: 2020-01-24 网络出版日期: 2020-02-13

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191126002>

第一作者研究方向为小麦遗传育种, E-mail: cgj1020@163.com; 靳义荣为共同第一作者

通信作者: 刘鹏, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: liup9@163.com

刘金栋, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: liujindong_1990@163.com

基金项目: 山东省重点研发计划项目 (2017GNC10107); 山东省西部经济隆起带基层科技人才支持计划项目 (XB2018FW029); 国家重点研发计划项目 (2017YFD0100600); 山东省现代农业产业技术体系小麦创新团队建设项目 (SDAIT-01-17); 山东省农业科学院农业科技创新工程项目 (CXGC2016B01); 山东省自然科学基金项目 (ZR2017BC015); 德州市农业科学院资助项目 (2019-01)

Foundation project: The Key Research and Development Program of Shandong Province (2017GNC10107), The Support Project for Grassroots Scientific and Technological Talents of Shandong Western Economic Swells up Belt (XB2018FW029), The Key Research and Development Program of China (2017YFD0100600), Modern Agricultural Industry Technology System Wheat Innovation Team Construction of Shandong Province (SDAIT-01-17), Agricultural Science and Technology Innovation Project of Shandong Academy of Agricultural Sciences (CXGC2016B01), Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2017BC015), Project Funded by Dezhou Academy of Agricultural Sciences (2019-01)

loci are found to coincide with the formerly-reported loci, and the remaining 12 loci are newly identified. Taken together, this study is of significance to uncover the genetic structure of the root architecture with a potential in future breeding of high-yield and stress-resistant wheat cultivars.

Key words: common wheat; root system architecture (RSA); GWAS; 660K SNP chip

普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界上最为重要的主粮作物之一,也是全球粮食贸易量最大的作物之一,为人类提供近 20% 的热量 (<http://www.fao.org/>)。近年来,随着全球人口迅速增加,人类对小麦产量和品质的需求也随之提升。提升小麦单产是小麦育种的重要目标之一。根系作为植物最为重要的地下器官,在植株生长发育中发挥着重要作用^[1-2]。优良的根系建成 (RSA, Root System Architecture) 是维持小麦正常生长,提升植株抗逆性,获得高产的基础。解析根系相关性状遗传机制、优化根系建成是提升小麦水肥利用效率,提升产量最有效的方式之一^[3-4]。

根系相关性状与植株水肥吸收和离子转运等生理特性密切相关,是影响作物产量和抗逆性最为重要的因素之一^[4-5]。根系建成包括多个相关性状,如根长、根表面积、根体积、根尖数和根直径等^[2,6]。植株根系长度,根系表面积和体积影响根系结构的排列,决定养分和水分的吸收利用效率。根系直径与耐旱性关联显著,拥有大直径的粗根系更利于穿透深层土壤、提升水分和养分吸收效率^[2]。根尖数量提升可有效增加根表面积和体积,显著影响水分和养分利用效率^[4]。优良根系建成可响应各种生物与非生物胁迫,通过信号转导途径影响地上部分的生长,与千粒重、粒长、粒宽等产量性状呈显著正相关^[2]。由于小麦根系所处土壤环境的复杂性及当前研究方法的局限性,当前对根系建成相关性状研究甚少^[2-4],研究基础依然薄弱,严重制约小麦高产育种进程。

根系建成相关性状均为由多基因控制的数量遗传性状,易受外界环境条件影响,遗传机制研究相对困难^[2]。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^[7-8]。全基因组关联分析 (GWAS, Genome Wide Association Study) 基于自然群体,发掘与表型显著关联的位点,无需构建双亲群体,且可反映自然界最为广泛存在的遗传变异^[7]。全基因组关联分

析需要密度极为丰富且覆盖度较高的基因型数据。近年来快速发展的 SNP 标记具有通量高、成本低、覆盖范围广的优点,可满足全基因组关联分析的需求。基于 SNP 的全基因组关联分析已广泛应用于加工品质^[9-10]、生理^[11-12]、抗病性^[9,13-14]等相关性状基因的发掘研究。

本研究基于 160 份来自于河南和山东等地的小麦地方品种和育成品种 (系),在水培环境下探究不同基因型苗期根系建成相关性状差异,并结合 660K 芯片进行全基因组关联分析,以发掘新的根系建成相关基因,促进小麦高产育种。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为来自于山东省和河南省的小麦地方品种 16 份、育成品种 134 份和高代育种材料 10 份 (详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191126002>,附表 1)。

1.2 试验方法

1.2.1 小麦幼苗培养 挑选饱满且大小一致的小麦种子,置于 10% H₂O₂ 溶液中浸泡 10 min,去离子水冲洗 3 次后,置于湿润滤纸上培养 (25 °C)。于一叶一心期选取长势一致的幼苗转移到 Hoagland 培养液中 (16 h 光照 / 8 h 黑暗, 22~25 °C) 继续培养,每隔 3 d 更换一次营养液, 21 d 后利用去离子水将根部冲洗干净,将根和地上部在分节处剪断,置于自封袋中, 4 °C 冰箱临时保存。

1.2.2 根系相关指标测定 将单株侧根分开,置于装有去离子水的透明根盘中,利用 WinRHIZO LA6400XL (爱普生公司) 根系专用大幅面透视扫描仪对根系进行扫描,利用 WinRHIZOPro 软件分析各样品的根尖数 (NRT, number of root tips)、根系总长度 (TRL, total root length)、根系总表面积 (TRS, total root surface area)、根系总体积 (TRV, total root volume) 和根系平均直径 (RAD, average root diameter)。采用 SAS 9.3 软件统计分析数据,并计算相关系数。

1.2.3 基因型检测 利用 CTAB 法提取小麦叶片基因组 DNA。采用小麦 660K 芯片对 160 份材

料进行 SNP 分型。芯片检测及基因型分型工作由博奥生物有限公司完成。获得准确的基因型数据后, 删除最小等位基因频率 (MAF, minor allele frequency) <5%, 且缺失率 (missing rate) >10% 的标记, 其余高质量 SNP 标记用于全基因组关联分析。

1.3 主成分分析和全基因组关联分析

采用基于 R 语言的 Gapit 包 (<http://www.zzlab.net/GAPIT/>) 对 160 份小麦材料进行主成分分析 (PCA, Principal component analysis) 并绘制 3D 图。应用 Tassel v5.0^[15] 中的混合线性模型, 以主成分分析和亲缘关系 (K, Kinship) 作为协变量, 对 160 份材料根系建成相关性状进行全基因组关联

分析。当 $P \leq 0.001$ 时, 认为该标记与对应性状显著关联。Manhattan 图和 Q-Q 图通过基于 R v3.2.2 的 CMplot (<https://cran.r-project.org/web/packages/CMplot/>) 软件包绘制。

2 结果与分析

2.1 小麦根系相关指标的结果分析

160 份小麦材料的根尖数、总根长、总根表面积、总根体积和根平均直径均值分别为 534.73、440.77 cm、23.32 cm²、0.40 cm³ 和 0.67 mm, 变异系数分别为 38.4%、27.2%、9.1%、8.6% 和 25.7% (表 1)。根系建成相关性状呈连续性分布, 变异范围广, 遗传基础丰富, 适于进行全基因组关联分析 (图 1)。

表 1 160 份普通小麦根系建成相关性状统计

Table 1 Statistical analysis of root system architecture (RSA) related traits in 160 common wheat accessions

性状 Traits	极小值 Min.	极大值 Max.	均值 Average	标准差 SD	变异系数 (%) CV
总根长 (cm) TRL	172.17	786.69	440.77	120.06	27.2
总根表面积 (cm ²) TRS	15.61	27.36	23.32	2.12	9.1
总根体积 (cm ³) TRV	0.33	0.53	0.40	0.03	8.6
根平均直径 (mm) ARD	0.34	1.20	0.67	0.17	25.7
根尖数 NRT	134.00	1166.00	534.73	205.56	38.4

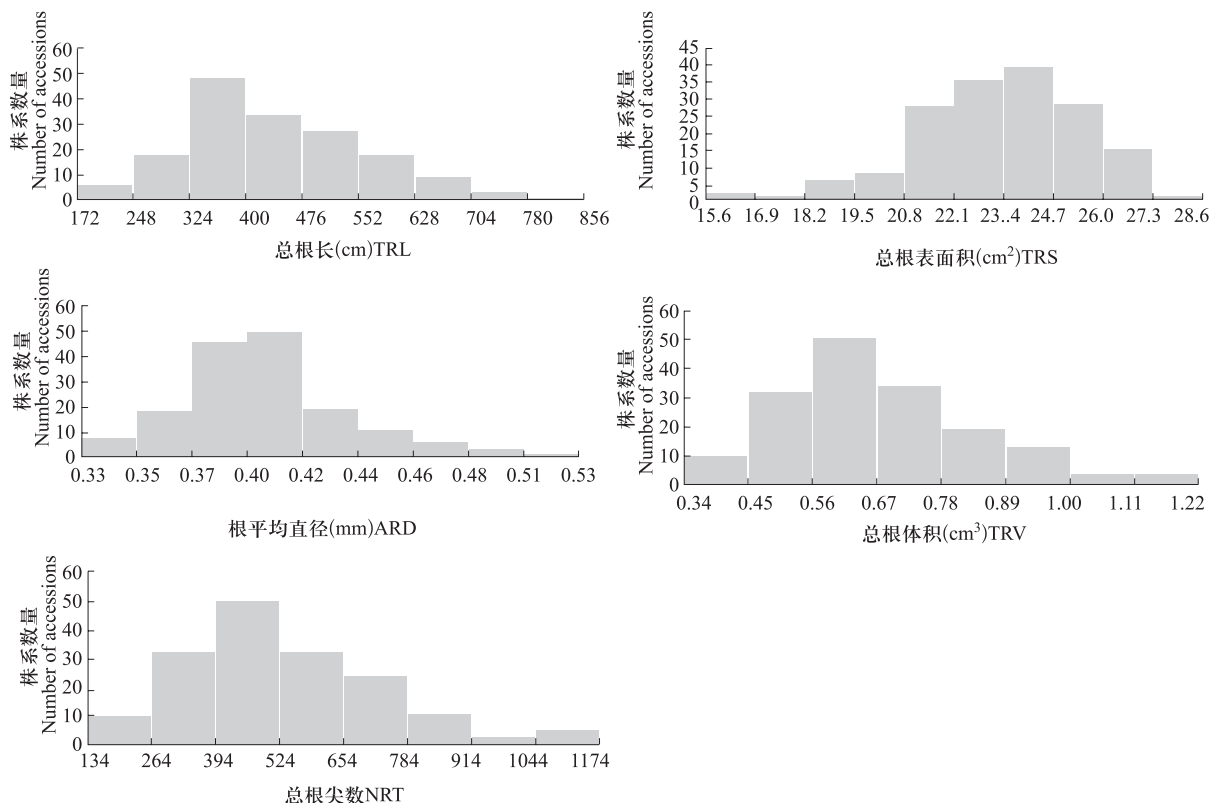


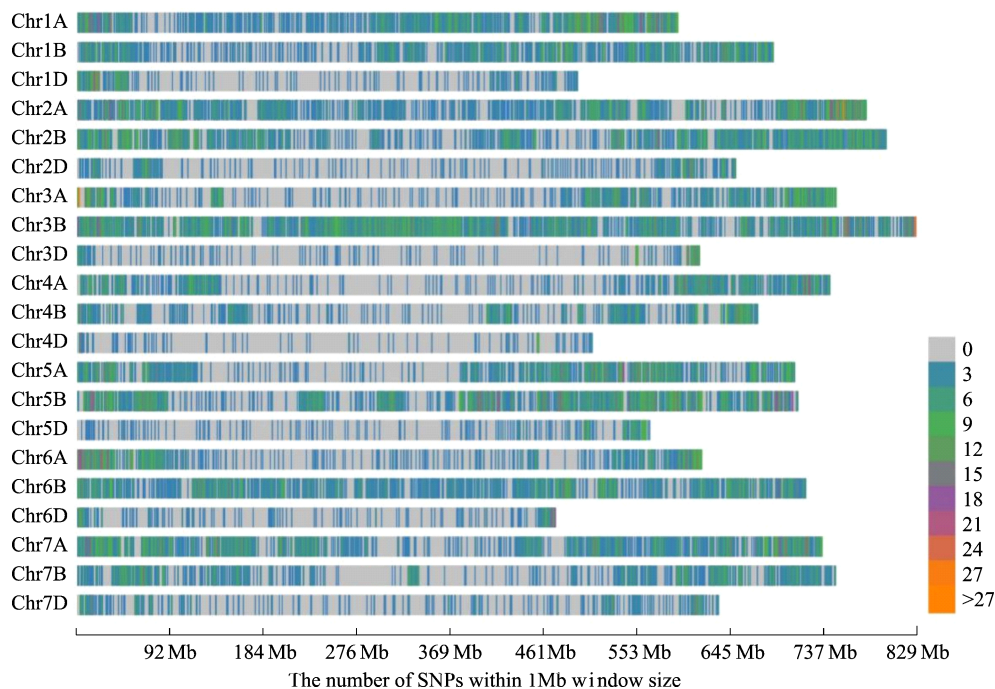
图 1 160 份小麦品种 (系) 根系建成相关性状表型分布

Fig.1 Distribution of root system architecture (RSA) related traits in 160 common wheat accessions

2.2 基因型分析

过滤掉 MAF<5% 且缺失率>10% 的 SNP 标记后, 剩余 223, 168 个标记用于进一步分析。标记覆盖所有染色体区段, 平均密度为 0.097 Mb/ 标记

(图 2)。A、B 和 D 基因组分别包含 93, 664, 108, 936 和 20, 568 个标记。B 基因组密度最高 (0.048 Mb/ 标记), 其次为 A 基因组 (0.052 Mb/ 标记), D 基因组标记密度最低 (0.193 Mb/ 标记)(表 2)。



不同颜色代表不同 SNP 标记密度

Different color indicated the SNP marker density difference

图 2 GWAS 所用 SNP 标记

Fig.2 SNP markers used for GWAS

表 2 160 份普通小麦基因型分析

Table 2 Analysis of genotype data in 160 common wheat accessions

染色体 Chromosome	标记 数目 No.of markers	长度 ^a (Mb) Length	密度 (Mb/ 标记) Density	最小等位基因频率 MAF		基因多态性 Genetic Diversity		多态性信息含量 <i>PI</i> C	
				均值 Average	范围 Range	均值 Average	范围 Range	均值 Average	范围 Range
1A	18975	594.00	0.031	0.26	0.05~0.50	0.37	0.10~0.50	0.28	0.09~0.38
1B	13810	689.40	0.050	0.31	0.05~0.50	0.39	0.10~0.50	0.29	0.09~0.38
1D	4464	495.40	0.111	0.18	0.05~0.49	0.34	0.10~0.50	0.28	0.09~0.38
2A	2710	780.70	0.288	0.27	0.05~0.50	0.36	0.10~0.50	0.30	0.09~0.38
2B	14287	801.20	0.056	0.25	0.05~0.50	0.38	0.10~0.50	0.30	0.09~0.38
2D	3604	651.60	0.181	0.32	0.05~0.50	0.36	0.10~0.50	0.30	0.09~0.38
3A	13177	750.80	0.057	0.26	0.05~0.50	0.36	0.10~0.50	0.27	0.09~0.38
3B	20116	830.30	0.041	0.27	0.05~0.50	0.40	0.10~0.50	0.31	0.09~0.38
3D	2417	615.40	0.255	0.20	0.05~0.50	0.31	0.10~0.50	0.26	0.09~0.38
4A	12438	744.50	0.060	0.25	0.05~0.50	0.38	0.10~0.50	0.30	0.09~0.38
4B	10680	673.40	0.063	0.23	0.05~0.50	0.36	0.10~0.50	0.28	0.09~0.38
4D	1055	509.60	0.483	0.26	0.05~0.49	0.38	0.10~0.50	0.31	0.09~0.38

表 2(续)

染色体 Chromosome	标记 数目 No. of markers	长度 ^a (Mb) Length	密度 (Mb/ 标记) Density	最小等位基因频率 MAF		基因多态性 Genetic Diversity		多态性信息含量 PIC	
				均值	范围	均值	范围	均值	范围
				Average	Range	Average	Range	Average	Range
5A	11972	709.70	0.059	0.27	0.05~0.50	0.37	0.10~0.50	0.29	0.09~0.38
5B	23584	713.00	0.030	0.29	0.05~0.50	0.37	0.10~0.50	0.29	0.09~0.38
5D	2512	566.00	0.225	0.29	0.05~0.50	0.33	0.10~0.50	0.27	0.09~0.38
6A	14250	618.00	0.043	0.25	0.05~0.50	0.40	0.10~0.50	0.32	0.09~0.38
6B	14434	720.90	0.050	0.27	0.05~0.50	0.33	0.10~0.50	0.27	0.09~0.38
6D	2544	473.50	0.186	0.25	0.05~0.50	0.36	0.10~0.50	0.27	0.09~0.38
7A	20807	736.60	0.035	0.27	0.05~0.50	0.32	0.10~0.50	0.29	0.09~0.38
7B	12025	750.60	0.062	0.28	0.05~0.50	0.36	0.10~0.50	0.28	0.09~0.38
7D	4537	638.60	0.141	0.22	0.05~0.50	0.29	0.10~0.50	0.26	0.09~0.38
A genome	93664	4934.50	0.052	0.27	0.05~0.50	0.38	0.10~0.50	0.29	0.09~0.38
B genome	108936	5179.00	0.048	0.29	0.05~0.50	0.36	0.10~0.50	0.28	0.09~0.38
D genome	20568	3950.40	0.193	0.24	0.05~0.50	0.33	0.10~0.50	0.28	0.09~0.38

^a 采用基于 IWGSCv1.0 的物理图谱

^a Physical map based on wheat IWGSCv1.0

2.3 根系建成相关性状 GWAS 分析

主成分分析表明, 160 份品种(系)可分为 3 个亚群(图 3)。其中, 前 3 个主成分分别可解释表型变异的 35.4%、8.6% 和 3.2%。为减少假阳性结果的出现, 本研究采用结合主成分分析和亲缘关系的混合线性模型(Tassel v5.0)。

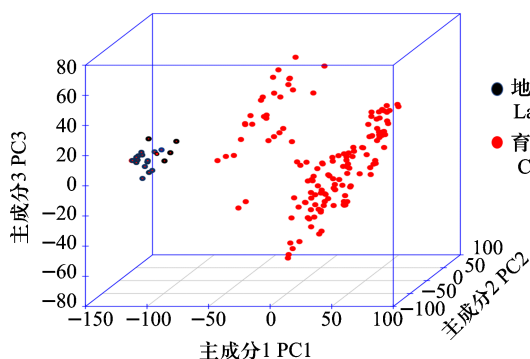


图 3 160 份材料的主成分分析
Fig.3 Principal component analysis of 160 common wheat accessions

共计检测到 23 个与根系建成相关性状显著关联的遗传位点(表 3、<http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191126002>, 附表 2)。

其中, 位于 1A(2, 即包含两个位点, 下文同)、3B 和 5B 染色体上的 4 个位点与总根尖数相关, 分别解释 9.7%~12.8% 的表型变异; 2 个位点与平均根直径相关, 均位于 3B(2) 染色体上, 解释 10.5%~11.1% 的表型变异; 8 个位点与总根长显著关联, 分布于 2A、3B、4A、5D、6A、6B 和 7B 染色体上, 分别解释 9.1%~11.5% 的表型变异; 2 个与总根表面积相关的位点, 分布于 2B 和 5B 染色体上, 分别解释 8.9%~11.0% 的表型变异; 7 个与总根体积关联的位点, 分布于 2A、3B(2)、5A、5B、6A 和 6B 染色体上, 分别解释 7.2%~10.3% 的表型变异(表 3、图 4)。B 基因组检测到的根系建成关联位点最多, 其次是 A 基因组, 仅有 1 个位点在 D 基因组中检测到。

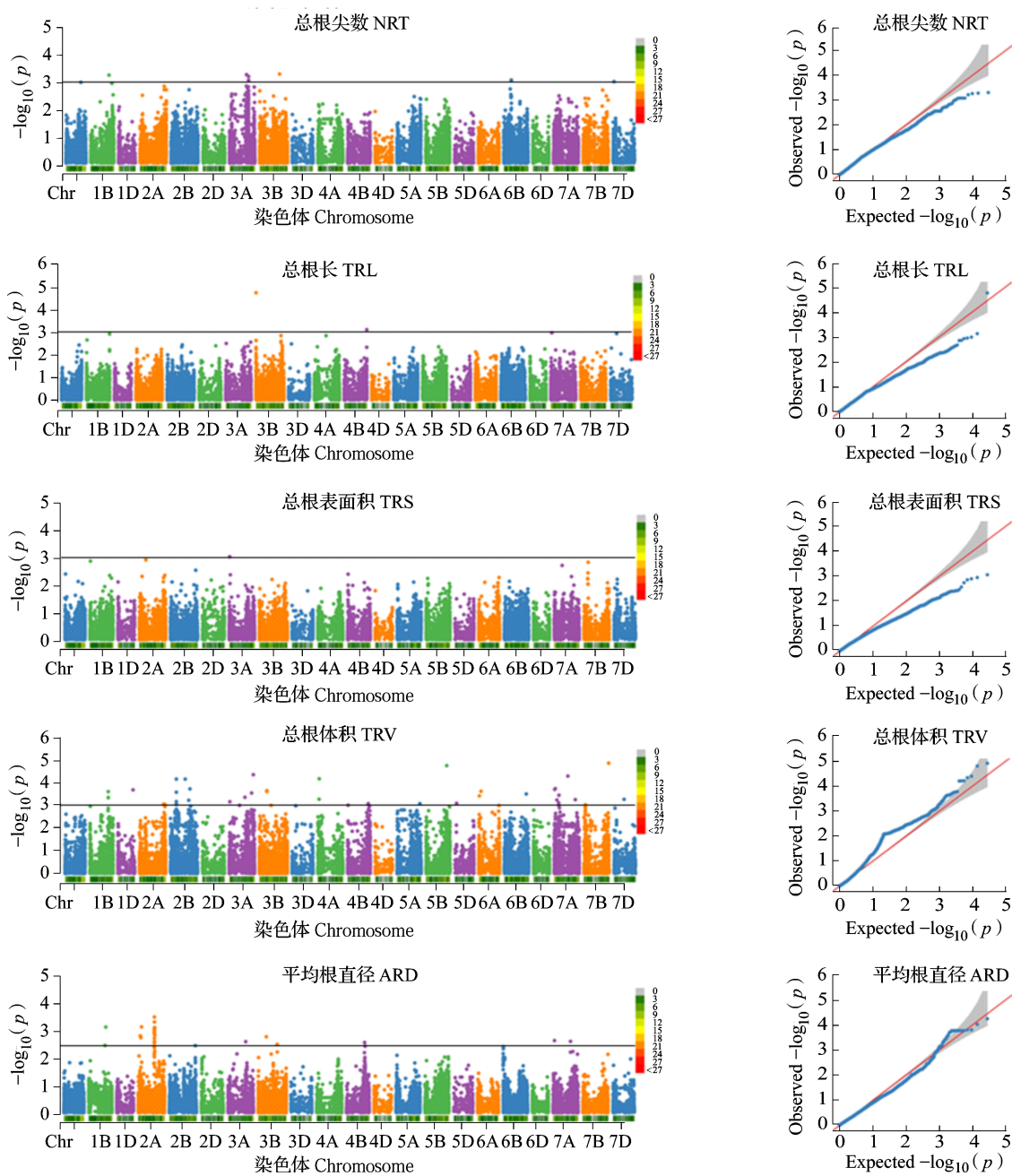
对 160 份材料表型和优异等位基因数量分析表明, 济麦 47、鲁麦 16、鲁麦 19、鲁麦 22、山农 0431、山农 0713-2、山农 21、山农 737、石新 733、泗水三八麦、西农 979、烟辐 188、郑州 6 号和淄麦 12 具有优良根系建成系统(表 4、<http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191126002>, 附表 3)。

表 3 根系建成相关性状显著关联的 SNP 标记

Table 3 Marker-trait associations for root system architecture (RSA) traits

性状 Trait	标记 Marker	染色体 Chromosome	位置 (Mb) Position	优异等位基因 Favorable allele	P 值 P-value	解释表型变异率 (%) R ²
根尖数 NRT	AX_109322726	1A	32.7	G	7.29E-04	9.8
	AX_109299888	1A	482.3	C	5.54E-04	9.7
	AX_108755438	3B	696.3	A	1.02E-04	12.8
	AX_108824314	5B	466.6	C	3.55E-04	10.2
根平均直径 ARD	AX_110576622	3B	8.0	A	8.32E-04	11.1
	AX_110471744	3B	827.9	T	2.68E-04	10.5
总根长 TRL	AX_108796282	2A	705.2	A	4.92E-04	11.0
	AX_108967755	3B	53.5	G	5.66E-04	9.8
	AX_110164603	3B	96.7	G	1.74E-04	11.5
	AX_110673446	4A	594.9	C	6.34E-04	9.1
	AX_109535955	5D	562.3	C	6.97E-04	9.5
	AX_110910156	6A	17.9	A	5.97E-04	9.3
	AX_108796635	6B	646.4	C	5.46E-04	9.8
	AX_108985859	7B	743.3	G	5.41E-04	9.4
总根表面积 TRS	AX_109887807	2B	773.3	C	2.24E-04	11.0
	AX_109075612	5B	589.5	C	9.73E-04	8.9
总根体积 TRV	AX_110176237	2A	5.4	T	7.75E-04	7.3
	AX_108799783	3B	144.8	C	2.94E-04	10.1
	AX_110364749	3B	224.0	T	2.56E-04	10.3
	AX_110525389	5A	443.8	T	7.36E-04	8.9
	AX_109879050	5B	481.6	T	5.75E-04	7.2
	AX_109601163	6A	13.5	C	5.36E-04	9.3
	AX_108754540	6B	632.2	G	5.41E-04	9.4

R²: Explain phenotypic variation rate



Manhattan 图右上角和底部不同颜色代表标记不同密度

The different color in the right and bottom under Manhattan plot indicated the marker density difference

图 4 160 份普通小麦品种根系建成性状全基因组关联分析曼哈顿图和 Q-Q 图

Fig.4 Manhattan and Q-Q plots for root system architecture (RSA) related traits in 160 common wheat accessions

表 4 优良根系建成小麦品种

Table 4 Accessions with ideal root system architecture (RSA) related traits

品种 Variety	性状 Traits					优异等位基因数 Number of favorable alleles
	总根长	总根表面积	根平均直径	总根体积	根尖数	
	(cm) TRL	(cm ²) TRA	(mm) ARD	(cm ³) ARD	NRT	
济麦 47 Jimai 47	704.1	24.5	0.380	1.200	1065.5	17
鲁麦 16 Lumai 16	679.2	26.0	0.403	0.942	576.5	11
鲁麦 19 Lumai 19	660.0	25.0	0.444	0.900	584.0	16
鲁麦 22 Lumai 22	602.2	25.5	0.378	0.851	767.5	13
山农 0431 Shannong 0431	505.1	27.4	0.355	1.152	899.5	10
山农 0713-2 Shannong 0713-2	589.6	26.3	0.401	1.129	739.5	9
山农 21 Shangnong 21	490.9	26.5	0.396	0.947	574.0	14
山农 737 Shangnong 737	481.4	26.2	0.382	1.057	744.0	17
石新 733 Shixin 733	564.6	24.5	0.401	1.020	562.0	14
泗水三八麦 Sishuisanbamai	539.2	26.2	0.396	0.761	711.5	17
西农 979 Xinong 979	729.4	24.1	0.377	1.114	912.5	15
烟辐 188 Yanfu 188	677.4	25.4	0.374	0.879	789.5	15
郑州 6 号 Zhengzhou6hao	786.7	25.3	0.408	0.951	419.0	12
淄麦 12 Zimai 12	546.2	24.3	0.436	0.693	594.0	18

3 讨论

理想的作物根系建成可有效提升根系对土壤营养的吸收效率,促进作物生长,提高品种的适应能力。健康、合理的根系建成系统是选育高产、稳产、广适、高水肥利用效率品种的基础。长期以来,由于根系表型鉴定困难,育种家主要依据地上部表型性状等来判断品种的根系活力,一定程度上限制了小麦高产育种的进展^[2,4]。近年来,小麦基因芯片的开发和应用,显著促进了数量性状遗传解析的进程^[16-17]。本研究基于新开发的小麦 660K SNP 芯片,利用全基因组关联分析对小麦苗期的根系性状进行全面的遗传解析,以期发掘重要基因位点及其关联标记,为通过分子育种技术改良小麦根系性状奠定基础。

在本研究检测到的 23 个根系建成相关性状关联位点中,位于染色体 2A (*AX_110176237*, 5.4 Mb; *AX_108796282*, 705.2 Mb)、2B (*AX_109887807*, 773.3 Mb)、3B (*AX_110576622*, 8.0 Mb; *AX_110364749*, 224.0 Mb; *AX_110471744*, 827.9 Mb)、5B (*AX_108824314*, 466.6 Mb; *AX_109075612*, 589.5 Mb)、5D (*AX_109535955*, 562.3 Mb)、6B (*AX_109996166*,

26.6 Mb) 和 7B (*AX_108985859*, 743.3 Mb) 上的 11 个根系建成相关位点,与已报道的位点接近或一致^[2,18-20],其余 12 个关联位点为首次报道。这些新位点的发现对于解析根系建成遗传机制和高产育种具有重要意义。以上结果表明,相较于双亲群体,自然群体积累了历史上相对广泛的重组事件,提供了更多有效重组信息。全基因组关联分析是一种高效、准确的发掘数量遗传性状基因的工具,可在短时间内发现更多关联位点。另外,全基因组关联分析分辨率较高,有利于遗传基因的精细定位和图位克隆。

长期以来,相较于地上部分组织,根系相关性状研究严重滞后。不同基因型根系特征的遗传研究不够深入和全面,严重制约了高产、广适小麦品种的培育。由于根系建成在田间育种时无法及时评价表型,基于分子标记的 MAS 育种是优化根系建成的重要途径。因此,研究小麦品种间根系性状遗传差异,筛选根系优异的材料,对培育优良品种具有重要价值。本研究对 160 份小麦品种(系)根系建成相关性状进行全基因组关联分析,共计发现 23 个关联位点(包括 12 个新位点),这些关联位点可进一步转化为 KASP^[21-22]或 STARP 标记^[23],用于 MAS

育种和 QTL 精细定位。通过本研究筛选到的具有优良根系建成系统的小麦品种可作为亲本用于改良其他育种材料根系建成系统。基于以上结果, 下一步研究工作将主要集中于关联位点的应用价值分析和可用 SNP 标记的开发, 为优化根系建成育种提供参考。

致谢: 本研究群体为山东省农业科学院作物研究所樊庆琦博士提供, 部分材料的基因型是中国农业科学院作物科学研究所贾继增研究员惠赠, 在此一并表示感谢。

参考文献

- [1] Hawkesford M J. Reducing the reliance on nitrogen fertilizer for wheat production . *Journal of Cereal Science*, 2014, 59: 276-283
- [2] Maccaferri M, El-Feki W, Nazemi G, Salvi S, Canè M A, Colalongo M C, Stefanelli S, Tuberosa R. Prioritizing quantitative trait loci for root system architecture in tetraploid wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(4): 1161-1178
- [3] Osmont K S, Siboutt R, Hardtke C S. Hidden branches: developments in root system architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58: 93-113
- [4] Bishoppa, Lynch J P. The hidden half of crop yields. *Nature Plants*, 2015, 1: 15117
- [5] Paez-Garcia A, Motes C M, Scheible W R, Chen R, Blancaflor E B, Monteros M J. Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants*, 2015, 4(2): 334-355
- [6] Kabir M R, Liu G, Guan P, Wang F, Khan A A, Ni Z, Yao Y Y, Hu Z R, Xin M M, Peng H R, Sun Q. Mapping QTLs associated with root traits using two different populations in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2015, 206(1): 175-190
- [7] Zhu C, Gore M, Buckler E S, Yu J. Status and prospects of association mapping in plants. *The Plant Genome*, 2008, 1(1): 5-20
- [8] 徐云碧, 陈建国. 分子植物育种. 北京: 科学出版社, 2014: 288
Xu Y B, Chen J G. *Molecular plant breeding*. Beijing: Science Press, 2014: 288
- [9] Zegeye H, Rasheed A, Makdis F, Badebo A, Ogonnaya F C. Genome-wide association mapping for seedling and adult plant resistance to stripe rust in synthetic hexaploid wheat. *PLoS One*, 2014, 9(8): e105593
- [10] Dong Y, Liu J, Zhang Y, Geng H, Rasheed A, Xiao Y, Cao S H, Fu L P, Yan J, Wen W E, Zhang Y, Jing R L, Xia X C, Zhang Y. Genome-wide association of stem water soluble carbohydrates in bread wheat. *PLoS One*, 2016, 11(11): e0164293
- [11] Rasheed A, Xia X, Ogonnaya F, Mahmood T, Zhang Z, Mujeeb-Kazi A, He Z. Genome-wide association for grain morphology in synthetic hexaploid wheats using digital imaging analysis. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 128
- [12] Ogonnaya F C, Rasheed A, Okechukwu E C, Jighly A, Makdis F, Wuletaw T, Hagraas A, Uguru M I, Agbo C U. Genome-wide association study for agronomic and physiological traits in spring wheat evaluated in a range of heat prone environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(9): 1819-1835
- [13] Maccaferri M, Ricci A, Salvi S, Milner S G, Noli E, Martelli P L, Ammar K. A high - density, SNP - based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(5): 648-663
- [14] Bulli P, Zhang J, Chao S, Chen X, Pumphrey M. Genetic architecture of resistance to stripe rust in a global winter wheat germplasm collection. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 2016, 6(8): 2237-2253
- [15] Bradbury P J, Zhang Z, Kroon D E, Casstevens T M, Ramdoss Y, Buckler E S. TASSEL. Software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*, 2007, 23: 2633-2635
- [16] Wang S, Wong D, Forrest K, Allen A, Chao S, Huang B E, Maccaferri M, Salvi S, Milner S G, Cattivelli L, Mastrangelo A M, Stephen S, Barker G, Wieseke R, Plieske J, International Wheat Genome Sequencing Consortium, Lillemo M, Mather D, Appels R, Dulferos R, Brown-Guedira G, Korol A, Akhunova A R, Feuillet C, Salse J, Morgante M, Pozniak C, Luo M C, Dvorak J, Morell M, Dubcovsky J, Ganai M, Tuberosa R, Lawley C, Mikoulitch I, Cavanagh C, Edwards K J, Hayden M, Akhunov E. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using the high-density 90, 000 SNP array. *Plant Biotechnology Journal*, 2014, 12(6): 787-796
- [17] Cui F, Zhang N, Fan X L, Zhang W, Zhao C H, Yang L J, Pan R Q, Chen M, Han J, Zhao X Q, Tong Y P, Zhang H X, Jia J Z, Zhao G Y, Li J M. Utilization of a Wheat660K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of a major QTL for kernel number. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 3788
- [18] Cane M A, Maccaferri M, Nazemi G, Salvi S, Francia R, Colalongo C, Tuberosa R. Association mapping for root architectural traits in durum wheat seedlings as related to agronomic performance. *Molecular Breeding*, 2014, 34(4): 1629-1645
- [19] 李龙. 小麦根系形态及抗旱相关生理性状的遗传解析. 北京: 中国农业科学院出版, 2017: 50
Li L. *Genetic dissection of root morphology and drought-tolerant related physiological traits in wheat (*Triticum aestivum* L.)*. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Press, 2017: 50
- [20] Liu P, Jin Y, Liu J, Liu C, Yao H, Luo F, Guo Z H, Xia X C, He Z. Genome-wide association mapping of root system architecture traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2019, 215(7): 121
- [21] 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): 1-14
- [22] Rasheed A, Hao Y, Xia X, Khan A, Xu Y, Varshney R K, He Z. Crop breeding chips and genotyping platforms: progress, challenges, and perspectives. *Molecular Plant*, 2017, 10(8): 1047-1064
- [23] Long Y M, Chao W S, Ma G J, Xu S S, Qi L L. An innovative SNP genotyping method adapting to multiple platforms and throughputs. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(3): 597-607