

GWAS 在园艺作物非生物胁迫中的研究进展

许学文, 屠静韵, 谭 鸣, 陈学好
(扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏扬州 225009)

摘要: 园艺作物在栽培过程中广受高温、低温、淹涝、高盐等非生物胁迫, 不仅严重影响其生长发育, 降低其产量, 还限制其适应性及种植范围。挖掘非生物胁迫抗性基因并解析其响应胁迫的分子机制是创新种质和选育高抗品种的基础。全基因组关联分析 (GWAS, genome-wide association study) 为近年来逐渐发展起来的一种研究遗传变异和表型间关联性的方法, 是解析复杂性状遗传基础的有效策略。迄今, 国内外学者运用 GWAS 鉴定到了多个与园艺作物非生物胁迫抗性显著关联的遗传位点和功能基因, 为重要农艺性状分子机制的研究提供了新思路, 也为推动园艺作物由传统育种向高效、定向分子设计育种转变奠定了重要基础。本研究着重介绍 GWAS 的基本原理、定位优势、算法特征、模型方法及影响因素, 系统性梳理了 GWAS 在番茄、黄瓜等园艺作物耐高温、低温、干旱、淹涝、高盐胁迫基因鉴定研究中取得的新进展, 并对今后运用 GWAS 精准挖掘关键基因的发展方向进行了展望。

关键词: 园艺作物; 全基因组关联分析; 非生物胁迫

Genome-wide Association Studies in Horticultural Crops Responding to Abiotic Stresses

XU Xue-wen, TU Jing-yun, TAN Ming, CHEN Xue-hao
(College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Jiangsu Yangzhou 225009)

Abstract: Horticultural crops are widely subjected to abiotic stresses such as extreme temperatures, waterlogging and high salinity, which not only affect their growth and development, yield, but also limit their adaptability and geographic distribution. Mapping the underlying genes and studying their molecular roles in abiotic stresses will facilitate the development of resistant cultivars. Over the past decade, genome-wide association study (GWAS) have evolved into a powerful tool to study the genetic architecture of complex and quantitative traits, and many genetic loci/genes have been identified, which provide new insights for studying the molecular mechanisms underlying the responses of horticultural crops to abiotic stresses and new clues for molecular design breeding. Here we outline the principle, characteristics and influencing factors of GWAS, and present the recent advances in the area of abiotic stresses tolerance in horticultural crops including tomato and cucumber, the possible breakthroughs of GWAS in the further are also discussed.

Key words: horticultural crops; genome-wide association analysis; abiotic stress

全基因组关联分析 (GWAS, genome-wide association study) 以自然群体基因座间连锁不平衡 (LD, linkage disequilibrium) 为基础, 对全基因组层面多态性标记 (SNP、InDel、CNV 等) 与表型变异

的关系进行群体水平的统计分析, 以定位导致个体之间出现表型变异的基因或基因组区域^[1-2]。在植物中 GWAS 起初仅用于研究群体的多态性重组和连锁不平衡关系, 随着研究的不断深入, 该方法已广

收稿日期: 2022-02-13 修回日期: 2022-02-23 网络出版日期: 2022-03-09

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220213001>

第一作者研究方向为黄瓜耐涝关键基因挖掘及功能解析, E-mail: xxu323@yzu.edu.cn

通信作者: 陈学好, 研究方向为黄瓜遗传育种与分子生物学, E-mail: xhchen@yzu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金 (32030093, 32172570); 江苏省农业自主创新项目 (CX (20) 3103)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (32030093, 32172570); Jiangsu Agriculture Science and Technology Innovation Fund (CX (20) 3103)

泛应用于挖掘控制抗性、产量、品质等重要农艺性状相关的基因和变异位点^[3]。

园艺作物从播种到收获,广受各类逆境胁迫影响,主要分为生物胁迫和非生物胁迫^[4-5]。前者主要是昆虫、真菌、细菌、病毒、藻类等生物影响的结果^[6];后者主要是由于植株所处的环境变化造成,如高温、低温、淹涝和高盐等^[7-9]。任何超过植物耐受极限的环境条件均会对植物的生存、生长发育或传播造成阻碍。为了保护自身不受外界环境的影响,植物在长期进化过程中形成了不同的耐受机制或适应机制,以抵御外界环境的变化,保持自身存活以及正常的生长发育。尽管植物具有适应环境条件的内在能力,但植物的适应能力和遗传变异并不能跟上快速的气候变化,因此高温、低温、淹涝、干旱等非生物胁迫常常会导致园艺作物细胞渗透失衡,光合能力受阻和活性氧(ROS, reactive oxygen species)失衡等一系列生理生化变化^[10]。尽管作物自身能表现出一定程度的适应机制,但随着胁迫时间延长或程度加深,其自身产生的抗逆性不足以抵抗胁迫的影响,最终导致作物不能正常生长而逐渐死亡,因此,增强园艺作物适应非生物胁迫的能力尤为重要^[11-12]。近年来,随着测序技术的快速发展,全基因组重测序的成本迅速降低,且许多园艺作物的基因组序列陆续公布, GWAS 已成功运用于包括黄瓜^[13]、甜瓜^[14]、番茄^[15]等在内的园艺作物的非生物胁迫抗性研究。

本研究对全基因组关联分析的基本原理、特点及影响因素进行了综述,重点探讨了在园艺作物非生物胁迫中利用 GWAS 进行精确定位的研究进展以及发展趋势。

1 全基因组关联分析的原理及特点

1.1 连锁不平衡 - 关联分析的基础

连锁不平衡(LD, linkage disequilibrium),指某一群体中,不同座位某两个等位基因同时出现在同一条染色体上的频率大于因随机分布而同时出现的频率的现象^[16-17]。关联分析是以连锁不平衡 LD 为基础,结合群体的基因型数据及目标性状的表型数据,采用统计方法检测遗传多态性和性状可遗传变异之间的关联。作为全基因组关联分析的理论基础,首先要对研究群体中的个体样本进行重测序,将重测序得到的基因型数据与统计的表型数据相结合,通过生物信息学与统计学的运算,从而获得可以引起表型变异的染色体区间或显著的变异位点^[18]。

常用计算 LD 的方法有标准不平衡系数(D' , standardized disequilibrium coefficients)和 r^2 (Squared allele-frequency correlation)^[19-20]。当 $D'=1$ 时表示 2 个基因座之间没有发生重组;当 $D'<1$ 时表示这两个基因座之间发生了重组;当 $D'=0$ 时表示连锁平衡^[21-22]。 r^2 作为与频率相关的度量,其值等于 D' 除以两基因座各等位基因频率的乘积,当 $r^2=1$ 时表示两基因没有重组,群体内只出现两种基因型;当 $r^2=0$ 时表示连锁平衡。 D' 反映群体的重组历史,适用于研究群体连锁不平衡程度; r^2 反映等位基因相关程度,适用于全基因组关联分析^[23-24]。因此,在实践中常用连锁不平衡参数 r^2 衰减至最大值的一半时对应的物理距离称为 LD 半衰距离,并使用该值来评估群体中标记连锁与重组情况,确定关联分析所需标记密度以及候选基因的选取范围。

1.2 全基因组关联分析与连锁分析的关联

利用连锁分析进行 QTL (Quantitative trait locus) 定位是鉴定特定群体中与某一性状是否呈现共分离位点的有效方法。但是由于所研究的个体在特定分离群体中相互间亲缘关系较为接近,所以它们最近共同祖先很少发生重组,因此较大的共分离现象会影响遗传作图分辨率和等位基因丰度。目前 QTL 定位的主要局限性是只能检测亲本间分离等位基因的多样性,而定位的分辨率又依赖于分离群体重组事件的数量。在 GWAS 出现之前,基于双亲群体的定位分析拥有较大的优势,但随着测序技术的不断发展, GWAS 的优势逐渐凸显出来^[25]。首先, GWAS 的作图群体一般是现有的自然群体,可大大缩短群体组配所需要的大量时间和人力,且设计群体时更加自由^[26]。其次, GWAS 的分析材料为经过长时间进化且积累了丰富的重组信息和广泛的遗传标记的自然群体,因此将表型性状与基因型通过数学模型进行关联分析,直接可以鉴定出目标性状显著关联的位点,这一优势弥补了基于双亲杂交、自交或回交而获得的定位群体在重组率方面的不足^[27]。

由于 GWAS 克服了双亲群体分析的局限性,因此, GWAS 可以作为双亲群体定位的补充^[28]。前人利用 GWAS 和 QTL 定位相结合的方法对玉米产量相关性状进行了研究,通过两种方法确定了同时控制产量性状、粒重和籽粒大小的 SNPs^[29]。大量研究表明,在确定目标表型后, GWAS 可以作为前期鉴定依据,提供对该性状遗传结构的具体信息,为后续群体组配提供理论依据。

1.3 全基因组关联分析的影响因素

1.3.1 群体大小 群体大小是制约 GWAS 分析精度的第一要素。研究表明,研究群体的数量越大则包含的重组事件越多,LD 越小,检测效率越高。大群体不仅有利于减少不利因素对关联分析结果的影响,提高作图效率,并且可以增加等位基因的数目,通过增加品种数来削弱群体结构对作图效率的影响^[30]。然而,由于地域选择或人类驯化因素,一些个体彼此之间的亲缘关系比其他个体的亲缘关系更密切,形成种群中的亚群。正因为如此,表型会在亚群中出现的频率更高,因此在特定亚群中某些 SNP 可能会与目标表型呈现假阳性关联。

1.3.2 表型变异 如何获取表型数据是 GWAS 分析成败的关键环节。为了获得可靠的表型数据,通常需要多年多点的重复来减少误差。但是在不同地点或年份重复栽培的基因型可能具有很强的基因型 × 环境交互作用,导致目标性状的遗传力下降^[31]。在 GWAS 的方法论层面,一般要求表型数据呈现连续的正态分布趋势。为了消除环境影响,可通过最佳线性无偏预测 (BLUP, best linear unbiased prediction) 和最佳线性无偏估计 (BLUE, best linear unbiased estimate) 等方法归一化表型数据,以提供更好的表型值估计基因型 × 环境交互作用^[32]。对于表型数据的处理,首先要明确表型数据中有多少离群值以及它们是否有效,可以通过箱线图排除极端离群值。此外,表型变异是 GWAS 分析的重要组成部分,要确保去除离群值不对关联结果产生影响。

1.3.3 稀有等位基因 大多数 GWAS 研究只关注常见的变异即主要等位基因 (基因频率 ≥ 5%)。因此在进行分析之前会排除等位基因频率低于 5% 的变异^[33-34],即稀有变异位点。然而在数据分析中发现,并没有证据证明稀有等位基因在生物学意义上不重要。相反,它们甚至可能与目标性状有着密不可分的联系^[35]。部分研究表明,许多候选基因都是以低频率出现,但是稀有等位基因频率的变异会由于多次检测而使全基因组显著性阈值增高,导致出现假阳性。因此稀有等位基因分析已成为一个重要的研究领域,当前可通过增加标记密度来提高检测能力解决此问题^[36-38]。

1.3.4 统计模型 对于质量性状的 GWAS 分析通常采用 Logistic 回归模型,而对数量性状的关联分析一般可以分为两类:一般线性模型 (GLM, general linear model) 和混合线性模型 (MLM, mixed linear

model)。GLM 通过将群体结构 Q 矩阵或主成分分析矩阵作为协变量,以减少种群分层造成的假阳性,并因为其计算效率高而被广泛应用^[39]。但是数量性状通常受到多种因素的共同影响,Yu 等^[25]首次将 MLM 用于 GWAS 研究,通过结构关联 (Q) + 亲缘关系 (K) 混合模型法、主成分分析法等来控制群体结构的影响,降低假阳性的产生并保持较高的计算精确度。

2 全基因组关联分析在园艺作物非生物胁迫中的研究进展

2.1 GWAS 在温度胁迫中的研究进展

2.1.1 高温胁迫 园艺作物栽培过程中的高温胁迫常导致叶片晒伤、茎根生长迟缓、果实畸形甚至植株死亡,严重影响园艺作物的产量和品质^[40]。黄瓜幼苗的耐热性具有数量性状特征,受多基因控制^[41-42]。魏爽等^[43]对 86 份黄瓜资源幼苗期进行耐热性鉴定,并利用 MLM 模型进行 GWAS 分析,在两次重复鉴定中共发现 *gHII4.1* 与 *gHII4.2* 两个位点,分别位于黄瓜第 4 号染色体 17794615 bp 及 18244278 bp 处。对 *gHII4.1* 位点两侧各 500 kb 区段内的基因预测分析鉴定到 3 个响应高温胁迫的基因,分别编码硫氧还蛋白、RING finger 蛋白及 MYB 转录因子。其中 MYB 转录因子在番茄中的同源基因已被报道正向调控其耐热性^[44]。张松等^[45]通过对 96 份黄瓜资源的相对发芽率、相对发芽势、相对发芽指数和相对胚根长度 4 个性状的调查,采用 GLM 模型对黄瓜芽期耐热性进行 GWAS 分析,共检测到 7 个关联位点,其中 *GGI4.1* 和 *GGI5.1* 在相对发芽率、相对发芽势和相对发芽指数为表型的关联中能够被重复检测到。进一步基因预测分析发现, *GGI4.1* 位点两侧 500 kb 区域中包括果胶酯酶抑制剂、WRKY 转录因子等基因,其中 WRKY 转录因子在植物响应高温胁迫的转录调控过程中发挥重要作用^[46]。在拟南芥中, *AtWRKY25*、*AtWRKY26* 和 *AtWRKY33* 的表达受乙烯诱导,并通过调控 *EIN2* 来提高拟南芥对高温胁迫的耐受性^[47]。在 *GGI5.1* 位点两侧的基因包括果胶酯酶抑制剂、果胶酯酶、生长素运输蛋白和锌指蛋白等。研究表明果胶酯酶通过维持胞外 Ca^{2+} 稳定而保持植物耐热性^[48]。Alsamir 等^[49]对 144 份番茄核心种质与 31237 个 SNPs 进行 GWAS 分析,以花序 / 株数量、花 / 花序数量、鲜果重量等与耐高温密切相关的性状为表型指标,在 5 号染色体上检测到 2 个关联位点,6 号染色体上

检测到 3 个关联位点, 12 号染色体上检测到 7 个关联位点。Amrutha 等^[50]利用 25 个 SSR 标记对 22 个番茄基因型进行了分型, 其中 10 个 SSR 标记在不同基因型间呈多态性, 结合基于 GLM 模型的关联分析, 共鉴定出 19 个标记-性状关联, 其中位于 2 号染色体上的 SSR356 标记与高温条件下的初结实天数、总叶绿素含量、光合速率、气孔导度等有关。有研究对 135 份豌豆资源进行多年多点的耐热性试验, 结合 SPAD、光反射指数、冠层温度、节间长、荚数这 5 种表型, 利用 MLM 模型进行 GWAS 分析, 在关联位点左右各 15 kb 的基因组区域内鉴定到 48 个候选基因, 其中与叶绿素含量相关的 6 个候选基因均位于 5 号染色体上, 且各位点的表型变异解释率为 7%~13%^[51-52]。

2.1.2 低温胁迫 当园艺植物遭遇低温环境时, 会引发一系列生理生化功能的异常, 继而出现生长间歇性停滞, 叶面积减少, 叶绿素生物合成受阻、光合能力下降等现象^[53-55]。研究表明瓜类作物在整个生长周期中, 苗期对低温环境较为敏感^[56-57]。姚雪^[58]利用 247 份甜瓜资源与 12937 个 SNPs 进行 GWAS 分析, 以相对发芽势、相对发芽指数、丙二醛含量和可溶性糖含量为表型指标, 检测到 6 个与甜瓜耐冷性显著相关的 SNP 位点。这 6 个 SNP 位点分布在第 2、3 和 12 号染色体上且能解释 9.11%~13.38% 的表型变异。周亚峰^[59]为了发掘甜瓜耐冷基因, 分别在春季和秋季对 192 份甜瓜种质两叶一心期的幼苗进行耐冷性鉴定, 以厚皮群体和薄皮群体结构 Q 值为协变量, 采用 GLM 模型的关联分析法挖掘耐冷关联位点, 共发现 32 个极显著位点, 其中有 9 个位点在不同环境、不同群体中被重复检测到。王伟平等^[60]对 87 份黄瓜核心种质资源开展幼苗期耐低温性评价并进行 GWAS 分析, 在 12.0 °C 和 19.3 °C 两个低温环境中分别处理 14 d 和 11 d, 通过对子叶和真叶的黄化程度进行分级, 计算黄瓜的冷害指数, 并以此为表型数据进行 GWAS 分析, 鉴定到一个能够被重复鉴定的 *gLTS5.1* 位点。通过对 *gLTS5.1* 位点左右各 500 kb 的基因组区域进行候选基因分析, 预测到 18 个与耐低温相关的基因。Inostroza 等^[61]以 192 份白三叶草资源为研究对象, 以植株干物质含量为表型数据和 8324 个 SNPs 为基因型数据进行 GWAS 分析, 鉴定到 53 个显著关联的 SNP 位点, 其中 17 个 SNP 在多个环境中能够被重复关联。张健^[62]测定了 110 份西葫芦在低温处理下胚轴长度、气孔导度、

光合速率等 7 个表型性状, 在控制亲缘关系和群体结构条件下, 利用 MLM 模型将 2476696 个 SNP 标记和 110 份西葫芦种质进行 GWAS 分析, 共检测到 34 个与耐冷性显著相关的 SNP 位点, 分别位于第 4、7、12、14、15 号染色体上。结合基因注释信息发现, *Cp4.1LG20g04830* 和 *Cp4.1LG04g14030* 为在低温弱光处理后影响光合速率和控制西葫芦气孔导度及蒸腾速率的关键候选基因, *Cp4.1LG20g04830* 编码与叶绿素合成和代谢紧密相关的镁转运蛋白 CorA。舒启琼^[63]利用 83 份马铃薯材料进行抗寒性状全基因组关联分析, 共鉴定到 13 个显著关联的 SNP 位点, 其中 10 号染色体上的 *SlDRP1E* 基因与拟南芥 *AtDRP1E* 基因同源, 后者与拟南芥抗寒能力密切相关^[64]。Beji 等^[65]以 365 份菜豆种质资源霜冻条件下耐冷性指数为表型, 通过 GWAS 分析及基因预测鉴定到 75 个候选基因, 其中包括两个乙烯响应因子, 分别为 *PsCam02324_6_1311_1125* 和 *PsCam007060_5248_2_156*。

2.2 GWAS 在水分胁迫中的研究进展

2.2.1 干旱胁迫 干旱是全球发生频率最高的自然灾害, 随着全球气候变暖, 干旱强度不断加强且范围不断扩大^[66]。据估计, 干旱胁迫每年造成大约 50% 的大田作物产量损失^[67]。干旱胁迫首先会影响园艺作物的植株形态和植物生理变化, 进而影响植株的生长和生产力^[68]。干旱胁迫会影响许多性状, 如根系发育、株高、生物量和产量^[69]。鲁忠富等^[70]利用 1127 个 SNP 标记进行核心种质群体的基因型分析, 对 99 份长豇豆材料以茎干持绿性作为判断植物耐旱型指标, 利用 MLM 进行 GWAS 关联分析, 鉴定到 4 个与茎干持绿性显著相关的 SNP 位点。Li 等^[71]对 159 个菊花品种进行连续两年的抗旱性测试, 通过综合凋萎指数、鲜重保留率和复水成活等表型指标对抗旱性水平进行定量评价。利用 MLM 模型, 结合群体结构和亲缘关系矩阵进行协变量关联分析, 共鉴定到 16 个与抗旱性相关的标记, 单个标记可解释表型变异的比例在 4.4%~7.6% 之间。Hoyos-Villegas 等^[72]在 96 个菜豆种质资源中结合开花期天数、成熟期天数、开花期地上部生物量等 6 个性状作为指标结合 GWAS 分析, 筛选出 27 个显著关联的标记。吴磊^[73]对 683 份普通菜豆种质资源使用 PEG-6000 处理模拟干旱胁迫, 以抗旱系数作为抗旱性评价指标, 计算相对发芽势、相对发芽率、相对主根长、相对根干重和相对总根长等 9 个根部性状, 运用 GLM 模型关联到 243 个与表

型密切关联的 SNP 位点。与普通菜豆已报道的抗旱相关 QTL 的基因组物理位置进行比较发现 14 个抗旱相关 QTL 与该研究检测到的 SNP 位点重叠,候选区段内主要包括编码 AREB、MYB、NAC、蛋白激酶、水通道蛋白等相关的基因。Dramadri 等^[74]对菜豆耐旱性也做了相关研究,选用 256 份种质资源的单株荚果重和单株种子产量,结合 GWAS 分析筛选到 *Phvul.011G178200*、*Phvul.011G178250*、*Phvul.011G178300* 和 *Phvul.011G178500* 4 个编码果胶甲基酯酶抑制剂 (Pectin methylesterase inhibitor) 超家族蛋白的耐旱基因。Tagliotti 等^[75]通过对 144 份马铃薯高代自交系的全基因组关联分析鉴定耐旱基因,采用 MLM 模型,在第 1、4 和 10 号染色体上检测到与脯氨酸浓度、耗水量和产量相关的候选区域。

2.2.2 淹涝胁迫 适量的水分是植物正常生长发育的基础。随着全球气温增高,使得区域性、季节性降雨量持续上升,土壤水分过多而引发的涝害已成为农业生产主要自然灾害之一^[76]。过量的水分会导致土壤饱和和氧气供应不足,导致植物根系缺氧。缺氧胁迫导致植物过量 ROS 积累,引起多种生理、表型和代谢紊乱^[77]。植物耐涝性是一个典型的数量性状,并且受到基因型、环境及基因型与环境互作的共同影响。淹涝胁迫对作物的根系、叶片以及生理生化都有着一定的影响。涝胁迫导致根系缺氧,在胁迫初期,植物可通过自身形态和生理上的适应策略使其幼苗可以继续维持正常生长,当胁迫持续,根细胞失去活力、渗透性增加,最终导致根部损伤。涝胁迫在玉米、大豆等农作物中结合株高、根长、茎干重、根干重、不定根数、成活率等作为表型获得了

丰富的研究结果^[78-80]。在园艺作物中,Su 等^[81]以 88 份菊花为材料,结合 92811 个多态性 SNPs 标记,利用 MLM 模型对菊花叶片萎蔫指数、叶色、叶形态、茎色、茎形态等涝胁迫相关性状进行了 GWAS 分析,共鉴定出 14 个与涝胁迫相关的候选基因,其中 4 个候选基因在涝胁迫下的表达量显著上调。王露^[82]对 219 份遗传变异显著的茄子种质资源以耐涝恢复指数为耐涝表型进行关联分析,共鉴定到 27 个与茄子耐涝显著相关的标记位点,其中 1 号染色体和 9 号染色体上的标记最多,分别有 5 对。

2.3 GWAS 在盐胁迫中的研究进展

盐胁迫是一种主要的非生物因素,严重限制植物的生长和种植面积及产量。相比于大田作物,目前 GWAS 在园艺作物耐盐胁迫中的报道相对较少。Wang 等^[83]以 369 份番茄品种为材料,结合覆盖番茄全基因组的 2824130 个 SNP 标记信息,对番茄根系中 Na⁺/K⁺ 比值进行全基因组关联分析,在 4 号染色体短臂上共鉴定出 9 个显著关联位点。进一步结合单倍型分析、番茄转基因、基因编辑等实验最终明确一个编码 KT/KUP/HAK (K⁺uptake permease/high-affinity K⁺/K⁺transporter) 转运子家族的 *SIHAK20* 基因为耐盐关键基因。Ahmed 等^[84]以 186 份来源于亚非地区的鹰嘴豆品种为材料,结合 1856 个 DArTseq 来源的 SNP 标记信息,以 100 mmol/L NaCl (pH=8.0) 处理 7 d 的耐盐指数为表型数据进行全基因组关联分析,在 Ca4 染色体 10618070 bp 处鉴定到 1 个显著关联位点。

近 5 年来 GWAS 在植物园艺作物应对高温、低温、干旱、水涝、高盐等非生物胁迫研究中的进展详见表 1。

表 1 近 5 年来 GWAS 在园艺作物非生物胁迫中的研究进展
Table 1 Research progresses of genome-wide association studies for horticultural crops underlying abiotic stresses

胁迫类型 Stress type	园艺作物 Horticultural crop	群体数量 Population size	表型 Phenotype	模型 Model	关联位点 / 候选基因 Associated loci/ Candidate gene	参考文献 References
高温胁迫 Heat stress	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	86	叶片干枯情况评级	MLM	<i>gHII4.1</i> <i>gHII4.2</i>	[43]
		96	相对发芽率、相对发芽势、相对发芽指数、相对胚根长度	GLM	<i>GGI4.1</i> <i>GGV4.1</i> <i>GGP5.2</i>	[45]
	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	144	花序 / 株数量、花 / 花序数量、新鲜果实重量、电解质渗漏	MLM	<i>7858523F0-25</i> <i>4705224F0-60</i>	[49]
	豌豆 <i>Pisum sativum</i> L.	135	SPAD、光反射指数、冠层温度、节间长、荚数	MLM	<i>Chr5LG3_150942510</i> <i>Chr5LG3_446272814</i>	[51]

表 1(续)

胁迫类型 Stress type	园艺作物 Horticultural crop	群体数量 Population size	表型 Phenotype	模型 Model	关联位点 / 候选基因 Associated loci / Candidate gene	参考文献 References
低温胁迫 Cold stress	甜瓜 <i>Cucumis melo</i> L.	247	相对发芽率、相对发芽势、相对发芽指数、相对胚根长度、相对种芽质量、相对活力指数	MLM	<i>S2_6071946</i> <i>S3_24120292</i> <i>S12_8579888</i> <i>S12_8579867</i>	[58]
			冷害指数(幼苗叶片冷害程度分级)、耐冷指数(冷害指数的倒数)	GLM	<i>CMCT505</i> <i>SSR018207</i>	[59]
	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	87	低温伤害分级(真叶、子叶)	GLM	<i>gLTS1.1</i> <i>gLTS3.1</i> <i>gLTS4.1</i> <i>gLTS5.1</i>	[60]
	白三叶草 <i>Trifolium repens</i> L.	192	干物质含量	GLM	—	[61]
	西葫芦 <i>Cucurbita pepo</i> L.	110	叶面积变化量、下胚轴变化量、光合速率、气孔导度、胞间 CO ₂ 浓度、蒸腾速率和冷害指数	MLM	<i>Cp4.1LG20g04830</i> <i>Cp4.1LG04g14030</i>	[62]
	豌豆 <i>Pisum sativum</i> L.	365	霜害指数		<i>PsCam036704_21832_970</i>	[65]
	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i> L.	83	电导率变化	MLM	<i>StDRP1E</i>	[63]
	长豇豆 <i>Vigna unguiculata</i>	99	茎干持绿性	MLM	<i>1_1481</i> <i>1_1162</i> <i>1_1021</i> <i>1_1286</i>	[70]
	菊花 <i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat.	159	凋萎指数、鲜重保留率、复水成活率	MLM	<i>E11M24-9</i> <i>E3M2-8</i> <i>E1M5-5</i>	[81]
	菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	96	采收期地上重量、开花期地上重量、倒伏指数、百粒重、叶伸长速率、萎蔫指数	MLM	<i>PvSIP1</i>	[72]
干旱胁迫 Drought stress		683	发芽势、发芽率、主根长、根干重、侧根数量、根体积、总根长、根直径、根表面积、侧根总长、比根长	GLM	<i>PvMAPKKK21</i>	[73]
		256	单株荚果重、单株种子产量	MLM	<i>Phvul.006G117500</i> <i>Phvul.006G119800</i> <i>Phvul.006G130500</i>	[74]
	茄子 <i>Solanum melongena</i> L.	219	超氧化物歧化酶活性、过氧化物酶活性、过氧化氢酶活性、丙二醛含量、叶绿素相对含量	GLM	<i>Emg21b11</i>	[82]
	菊花 <i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat.	88	植株叶片萎蔫指数、叶色、叶形态、茎色、茎形态	MLM	<i>CL5639.Contig3_All</i> <i>CL17968.Contig2_All</i> <i>Unigene6108_All</i>	[81]
	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	369	根系 Na ⁺ /K ⁺ 比值	MLM	<i>SlHAK20</i>	[83]
	鹰嘴豆 <i>Cicer arietinum</i> L.	186	耐盐指数	MLM	<i>EMB8-like</i> <i>RPLP0</i>	[84]
水涝胁迫 Waterlogging stress						
高盐胁迫 Salt stress						

3 结语与展望

GWAS 是挖掘园艺作物非生物胁迫抗性基因/位点的有效研究策略,为系统性揭示园艺作物非生物胁迫性状的分子遗传机制研究提供了新的方法途径,也为推动园艺作物由传统育种向高效、定向分子设计育种转变奠定了坚实的基础。较好地开展 GWAS 研究需要大量、覆盖全基因组的分子标记和完整的参考基因组。相较于模式植物拟南芥、水稻的基因组,现已破译的多数园艺作物基因组草图仍然有不断完善的空间和必要。此外, GWAS 分析需要突破目前对低频稀有等位变异位点挖掘的局限性,未来可通过开发新的算法以实现。最后,通过 GWAS 鉴定到的关联位点,仍需要结合多种手段精细定位功能基因,明确这些等位变异对目标性状影响的方式。因此,在今后的研究中,不仅要解决原始 GWAS 研究的局限性(计算速度、稀有等位基因等),还需将转录组学、蛋白质组学、代谢组学、表观遗传学与基因功能解析等手段方法整合到 GWAS 研究中,才能更有利于全面了解园艺作物响应非生物胁迫的分子遗传机制。

参考文献

- [1] Lander E, Schork N. Genetic dissection of complex traits. *Science*, 1994, 265 (5181): 2037-2048
- [2] Du Q, Lu W, Quan M, Xiao L, Song F, Li P, Zhang D. Genome-wide association studies to improve wood properties: Challenges and prospects. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1912
- [3] Alseekh S, Kostova D, Bulut M, Fernie A. Genome-wide association studies: Assessing trait characteristics in model and crop plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2021, 78 (15): 5743-5754
- [4] Gupta K, Mur L, Wany A, Kumari A, Fernie A, Ratcliffe R. The role of nitrite and nitric oxide under low oxygen conditions in plants. *New Phytologist*, 2020, 225 (3): 1143-1151
- [5] Zhu J. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 2016, 167 (2): 313-324
- [6] Peck S, Mittler R. Plant signaling in biotic and abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71 (5): 1649-1651
- [7] Husen A. Growth characteristics, physiological and metabolic responses of teak (*Tectona Grandis* Linn. f.) clones differing in rejuvenation capacity subjected to drought stress. *Silvae Genetica*, 2010, 59: 124-136
- [8] Embiale A, Hussein M, Husen A, Sahile S, Mohammed K. Differential sensitivity of *Pisum sativum* L. cultivars to water-deficit stress: Changes in growth, water status, chlorophyll fluorescence and gas exchange attributes. *Journal of Agronomy*, 2016, 15: 45-57
- [9] Husen A, Iqbal M, Khanam N, Aref I, Sohrab S, Masresha G. Modulation of salt-stress tolerance of Niger (*Guizotia abyssinica*), an oilseed plant, by application of salicylic acid. *Journal of Environmental Biology*, 2019, 40 (1): 96-104
- [10] Pushpavalli R, Berger J, Turner N, Siddique K H, Colmer T D, Vadez V. Cross - tolerance for drought, heat and salinity stresses in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2020, 206 (3): 405-419
- [11] Niu S, Luo Y, Li D, Cao S, Xia J, Li J, Smith M D. Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 98: 13-19
- [12] Gong Z, Xiong L, Shi H, Yang S, Herrera-Estrella L, Xu G, Chao D, Li J, Wang P, Qin F, Li J, Ding Y, Shi Y, Wang Y, Yang Y, Guo Y, Zhu J. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Science China Life Sciences*, 2020, 63 (5): 635-674
- [13] Garcia-Mas J, Benjak A, Sanseverino W, Bourgeois M, Mir G, González V M, Puigdomènech P. The genome of melon (*Cucumis melo* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109 (29): 11872-11877
- [14] Rodríguez-Moreno L, González V M, Benjak A, Martí M C, Puigdomènech P, Aranda M A, Garcia-Mas J. Determination of the melon chloroplast and mitochondrial genome sequences reveals that the largest reported mitochondrial genome in plants contains a significant amount of DNA having a nuclear origin. *BMC Genomics*, 2011, 12 (1): 424
- [15] Tomato Genome Consortium X. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 2012, 485 (7400): 635
- [16] 曹英杰, 杨剑飞, 王宇. 全基因组关联分析在作物育种研究中的应用. *核农学报*, 2019, 33 (8): 1508-1518
- [17] Cao Y J, Yang J F, Wang Y. Application of genome-wide association analysis in crop breeding. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, 33 (8): 1508-1518
- [18] Xiao Y, Liu H, Wu L, Warburton M, Yan J. Genome-wide association studies in maize: Praise and stargaze. *Molecular Plant*, 2017, 10: 359-374
- [19] Flint - Garcia S, Thuillet A, Yu J, Pressoir G, Romero S, Mitchell S, Buckler E. Maize association population: A high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *The Plant Journal*, 2005, 44 (6): 1054-1064
- [20] Mourad A, Belamkar V, Baenziger P. Molecular genetic analysis of spring wheat core collection using genetic diversity, population structure, and linkage disequilibrium. *BMC Genomics*, 2020, 21 (1): 434
- [21] Zondervan K, Cardon L. The complex interplay among factors that influence allelic association. *Nature Reviews Genetics*, 2004, 5 (2): 89-100
- [22] Vos P, Paulo M, Voorrips R, Visser R, van Eck H, Eeuwijk F. Evaluation of LD decay and various LD-decay estimators in simulated and SNP-array data of tetraploid potato. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130 (1): 123-135
- [23] Serba D, Muleta K, St Amand P, Bernardo A, Bai G, Perumal R, Bashir E. Genetic diversity, population structure, and linkage disequilibrium of pearl millet. *The Plant Genome*, 2019, 12 (3): 180091
- [24] Rafalski J. Association genetics in crop improvement. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13 (2): 174-180
- [25] 孙莉洁. 甘蓝型油菜种子相关性状及苗期耐湿性的 QTL 定

- 位. 南京: 南京农业大学, 2019
- Sun L J. QTL mapping of waterlogging tolerance and seed-related in *Brassica Napus*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019
- [25] Yu J, Pressoir G, Briggs W, Bi I, Yamasaki M, Doebley J, Buckler E. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nature Genetics*, 2006, 38(2): 203-208
- [26] Brachi B, Faure N, Horton M, Flahauw E, Vazquez A, Nordborg M, Roux F. Linkage and association mapping of *Arabidopsis thaliana* flowering time in nature. *PLoS Genetics*, 2010, 6(5): e1000940
- [27] Chen B, Bone W, Lorenz K, Levin M, Ritchie M D, Voight B. ColocQuaL: A QTL-GWAS colocalization pipeline. *medRxiv*, 2021, DOI: org/10.1101/2021.11.05.21265991
- [28] Zhang X, Guan Z, Li Z, Liu P, Ma L, Zhang Y, Shen Y. A combination of linkage mapping and GWAS brings new elements on the genetic basis of yield-related traits in maize across multiple environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(10): 2881-2895
- [29] Tibbs C, Zhang Z, Yu J. Status and prospects of genome-wide association studies in plants. *The Plant Genome*, 2021, 14(1): e20077
- [30] Alqudah A, Sallam A, Baenziger P, Börner A. GWAS: Fast-forwarding gene identification and characterization in temperate cereals; Lessons from barley-a review. *Journal of Advanced Research*, 2020, 22: 119-135
- [31] Josephs E. Determining the evolutionary forces shaping $G \times E$. *New Phytologist*, 2018, 219: 31-36
- [32] Ren D, An L, Li B, Qiao L, Liu W. Efficient weighting methods for genomic best linear-unbiased prediction (BLUP) adapted to the genetic architectures of quantitative traits. *Heredity*, 2021, 126(2): 320-334
- [33] Chen W, Wang W, Peng M, Gong L, Gao Y, Wan J, Luo J. Comparative and parallel genome-wide association studies for metabolic and agronomic traits in cereals. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 1-10
- [34] Wang X, Wang H, Liu S, Ferjani A, Li J, Yan J, Qin F. Genetic variation in *ZmVPP1* contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nature Genetics*, 2016, 48(10): 1233-1241
- [35] Liu H, Yan J. Crop genome-wide association study: A harvest of biological relevance. *The Plant Journal*, 2019, 97(1): 8-18
- [36] Visscher P, Brown M, McCarthy M, Yang J. Five years of GWAS discovery. *The American Journal of Human Genetics*, 2012, 90(1): 7-24
- [37] Zhang C, Yang Y, Chen S, Liu X, Zhu J, Zhou L, Lu Y, Li Q, Fan X, Tang S, Gu M, Liu Q. A rare waxy allele coordinately improves rice eating and cooking quality and grain transparency. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(5): 889-901
- [38] Zuk O, Schaffner S F, Samocha K, Do R, Hechter E, Kathiresan S, Lander E. Searching for missing heritability: Designing rare variant association studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111(4): E455-E464
- [39] Pritchard J, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, 155(2): 945-959
- [40] Sun Y, Zang C, Yao T, Li X, Yue L. Research advances on heat tolerance of cucumber in China. *China Fruit Vegetable*, 2018, 38: 57-62
- [41] 徐强, 庄影, 卢俊成, 齐晓花, 陈学好. 黄瓜苗期耐热性状的遗传效应研究. *分子植物育种*, 2017, 15: 5128-5133
- Xu Q, Zhuang Y, Lu J C, Qi X H, Chen X H. Genetic analysis of heat tolerance in cucumber seedlings. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15: 5128-5133
- [42] Wang M, Liu W, Jiang B, Peng Q. Genetic analysis and related gene primary mapping of heat stress tolerance in cucumber using bulked segregant analysis. *HortScience*, 2019, 54: 423-428
- [43] 魏爽, 张松, 薄凯亮, 王伟平, 苗晗, 董邵云, 顾兴芳, 张圣平. 黄瓜核心种质幼苗耐热性评价及 GWAS 分析. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(5): 1223-1231
- Wei S, Zhang S, Bo K L, Wang W P, Miao H, Dong S Y, Gu X F, Zhang S P. Evaluation and genome-wide association study (GWAS) of seedling thermotolerance in cucumber core germplasm. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(5): 1223-1231
- [44] Meng X, Wang J, Wang G, Liang X, Li X, Meng Q. An R2R3-MYB gene, *LeAN2*, positively regulated the thermo-tolerance in transgenic tomato. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 175: 1-8
- [45] 张松, 苗晗, 宋子超, 薄凯亮, 王烨, 顾兴芳, 张圣平. 黄瓜发芽期耐热性评价及全基因组关联分析. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(2): 335-346
- Zhang S, Miao H, Song Z C, Bo K L, Wang Y, Gu X F, Zhang S P. Evaluation and genome-wide association study (GWAS) of thermotolerance for cucumber at the germination stage. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(2): 335-346
- [46] Li W, Pang S, Lu Z, Jin B. Function and mechanism of *WRKY* transcription factors in abiotic stress responses of plants. *Plants*, 2020, 9(11): 1515
- [47] Li S, Fu Q, Chen L, Huang W D, Yu D. *Arabidopsis thaliana* *WRKY25*, *WRKY26*, and *WRKY33* coordinate induction of plant thermotolerance. *Planta*, 2011, 233: 1237-1252
- [48] Wu H, Bulgakov V, Jinn T. Pectin methylesterases; Cell wall remodeling proteins are required for plant response to heat stress. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1612
- [49] Alsamir M, Ahmad N, Arief V, Mahmood T, Trethowan R. Phenotypic diversity and marker-trait association studies under heat stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Australian Journal of Crop Science*, 2019, 13(4): 578-587
- [50] Amrutha V, Shanija S, Beena R, Nithya N, Jaslam M P K, Soni K B, Viji M. Population structure analysis and marker trait association in selected set of Indian tomato (*Solanum lycopersicum* L.) varieties under high temperature condition. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2022, 69: 183-207
- [51] Tafesse E, Gali K, Lachagari V, Bueckert R, Warkentin T. Genome-wide association mapping for heat stress responsive traits in field pea. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(6): 2043
- [52] Li L, Li D, Liu S, Ma X, Dietrich C, Hu H, Schnable P. The maize *glossy13* gene, cloned via BSR-Seq and Seq-walking encodes a putative ABC transporter required for the normal accumulation of epicuticular waxes. *PLoS ONE*, 2013, 8(12): e82333

- [53] Shu S, Tang Y, Yuan Y, Sun J, Zhong M, Guo S. The role of 24-epibrassinolide in the regulation of photosynthetic characteristics and nitrogen metabolism of tomato seedlings under a combined low temperature and weak light stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 107: 344-353
- [54] Anwar A, Bai L, Miao L, Li Y, Li S, Yu X, Li Y. 24-epibrassinolide ameliorates endogenous hormone levels to enhance low-temperature stress tolerance in cucumber seedlings. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19: 2497
- [55] 任延靖, 郭怡婷, 赵孟良. 植物应答低温胁迫的研究进展. 分子植物育种, 2020, 18(14): 4775-4781
Ren Y J, Guo Y T, Zhao M L. Advances in plant responses to low temperature stress. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(14): 4775-4781
- [56] Franklin K. Light and temperature signal crosstalk in plant development. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(1): 63-68
- [57] 陈艺群, 王荟, 林碧英, 王星剑, 王涛, 张开畅. 弱光胁迫对茄子幼苗生长及生理特性的影响. 亚热带农业研究, 2016, 12(2): 86-92
Chen Y Q, Wang H, Lin B Y, Wang X J, Wang T, Zhang K C. Effects of weak light stress on growth and physiological characteristics of eggplant seedlings. *Subtropical Agriculture Research*, 2016, 12(2): 86-92
- [58] 姚雪. 甜瓜种质资源耐冷性的鉴定评价及其关联分析研究. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016
Yao X. Studies on identification and evaluation of chilling-tolerance and association analysis in melon germplasm. Harbin: Northeast Agricultural University, 2016
- [59] 周亚峰. 甜瓜幼苗耐冷性评价体系构建及耐冷性相关位点的挖掘. 郑州: 河南农业大学, 2017
Zhou Y F. Construction of a system for evaluation of chilling tolerance in melon seedling and exploration of the loci related to chilling tolerance. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2017
- [60] 王伟平, 宋子超, 薄凯亮, 董邵云, 魏爽, 苗晗, 李锦斌, 张圣平, 顾兴芳. 黄瓜核心种质幼苗耐低温性评价及 GWAS 分析. 植物遗传资源学报, 2019, 20(6): 1606-1612
Wang W P, Song Z C, Bo K L, Dong S Y, Wei S, Miao H, Li J B, Zhang S P, Gu X F. Evaluation and genome-wide association study (GWAS) of low-temperature tolerance at seedling stage in cucumber core germplasm. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(6): 1606-1612
- [61] Inostroza L, Bhakta M, Acuña H, Vásquez C, Ibáñez J, Tapia G, Mei W, Kirst M, Resende M, Munoz P. Understanding the complexity of cold tolerance in white clover using temperature gradient locations and a GWAS approach. *The Plant Genome*, 2018, 11(3): 170096
- [62] 张健. 西葫芦核心种质幼苗耐低温弱光性评价及 GWAS 分析. 邯郸: 河北工程大学, 2020
Zhang J. Evaluation and genome-wide association study of low temperature and weak light tolerance in zucchini core germplasm. Handan: Hebei University of Engineering, 2020
- [63] 舒启琼. 马铃薯抗寒性状全基因组关联分析及分子标记开发. 贵阳: 贵州师范大学, 2021
Shu Q Q. Genome-wide association analysis and development of molecular markers for cold resistance trait in potato. Guiyang: Guizhou Normal University, 2021
- [64] Minami A, Tominaga Y, Furuto A, Kondo M, Kawamura Y, Uemura M. Arabidopsis dynamin - related protein 1E in sphingolipid - enriched plasma membrane domains is associated with the development of freezing tolerance. *The Plant Journal*, 2015, 83(3): 501-514
- [65] Beji S, Fontaine V, Devaux R, Thomas M, Negro S, Bahrman N, Lejeune- Hénaut I. Genome-wide association study identifies favorable SNP alleles and candidate genes for frost tolerance in pea. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 536
- [66] 韩兰英, 张强, 贾建英, 王有恒, 黄涛. 气候变暖背景下中国干旱强度、频次和持续时间及其南北差异性. 中国沙漠, 2019, 39(5): 1-10
Han L Y, Zhang Q, Jia J Y, Wang Y H, Huang T. Drought intensity, frequency and duration in China and their differences between North and South under climate warming. *Journal of Desert Research*, 2019, 39(5): 1-10
- [67] Webber H, Ewert F, Olesen J E, Müller C, Fronzek S, Ruane A C, Wallach D. Diverging importance of drought stress for maize and winter wheat in Europe. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 1-10
- [68] Razi K, Muneer S. Drought stress-induced physiological mechanisms, signaling pathways and molecular response of chloroplasts in common vegetable crops. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2021, 41(5): 669-691
- [69] Abdelraheem A, Esmaili N, O'Connell M, Zhang J. Progress and perspective on drought and salt stress tolerance in cotton. *Industrial Crops and Products*, 2019, 130: 118-129
- [70] 鲁忠富, 胡耀文, 汪宝根, 吴晓花, 徐沛, 李国景. 干旱胁迫下长豇豆茎干持绿性的关联分析. 浙江农业科学, 2014(2): 202-203
Lu Z F, Hu Y W, Wang B G, Wu X H, Xu P, Li G J. Correlation analysis of stem greenness of cowpea under drought stress. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2014(2): 202-203
- [71] Li P, Su J, Guan Z, Fang W, Chen F, Zhang F. Association analysis of drought tolerance in cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at seedling stage. *3 Biotech*, 2018, 8(5): 1-9
- [72] Hoyos - Villegas V, Song Q, Kelly J. Genome - wide association analysis for drought tolerance and associated traits in common bean. *The Plant Genome*, 2017, 10(1): 1-17
- [73] 吴磊. 普通菜豆抗旱相关基因的发掘与定位. 北京: 中国农业科学院, 2019
Wu L. Excavation and localization of drought-resistant genes in common bean. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019
- [74] Dramadri I, Nkalubo S, Kramer D, Kelly J. Genome - wide association analysis of drought adaptive traits in common bean. *Crop Science*, 2021, 61(5): 3232-3253
- [75] Tagliotti M, Deperi S, Bedogni M, Huarte M. Genome - wide association analysis of agronomical and physiological traits linked to drought tolerance in a diverse potatoes (*Solanum tuberosum*) panel. *Plant Breeding*, 2021, 140(4): 654-664
- [76] Wu X, Tang Y, Li C, McHugh A D, Li Z, Wu C. Individual and combined effects of soil waterlogging and compaction on physiological characteristics of wheat in southwestern China.

- Field Crops Research, 2018, 215: 163-172
- [77] Yano K, Yamamoto E, Aya K, Takeuchi H, Lo P, Hu L, Matsuoka M. Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new genes influencing agronomic traits in rice. *Nature Genetics*, 2016, 48(8): 927-934
- [78] Guo Z, Zhou S, Wang S, Li W X, Du H, Xu Y. Identification of major QTL for waterlogging tolerance in maize using genome-wide association study and bulked sample analysis. *Journal of Applied Genetics*, 2021, 62(3): 405-418
- [79] Hate K, Ocampo E. Evaluation of putative single nucleotide polymorphism (SNP) markers associated with waterlogging tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Philippine Journal of Science*, 2021, 150(3): 963-973
- [80] Yu Z, Chang F, Lv W, Sharmin R A, Wang Z, Kong J, Zhao T. Identification of QTL and candidate gene for seed-flooding tolerance in soybean[*Glycine max*(L.) Merr.] using genome-wide association study (GWAS). *Genes*, 2019, 10(12): 957
- [81] Su J, Zhang F, Chong X, Song A, Guan Z, Fang W, Chen F. Genome-wide association study identifies favorable SNP alleles and candidate genes for waterlogging tolerance in chrysanthemums. *Horticulture Research*, 2019, 6: 21
- [82] 王露. 茄子种质资源苗期耐涝性鉴定、遗传效应及关联分析. 扬州: 扬州大学, 2018
- Wang L. The waterlogging tolerance evaluation, genetic and association with waterlogging tolerance of eggplant at seeding stage. Yangzhou: Yangzhou University, 2018
- [83] Wang Z, Hong Y, Zhu G, Li Y, Niu Q, Yao J, Hua K, Bai J, Zhu Y, Shi H, Huang S, Zhu J. Loss of salt tolerance during tomato domestication conferred by variation in a Na^+/K^+ transporter. *The EMBO Journal*, 2020, 39(10): e103256
- [84] Ahmed S, Alsamman A, Jighly A, Mubarak M, Al-Shamaa K, Istanbuli T, Momtaz O, El Allali A, Hamwiah A. Genome-wide association analysis of chickpea germplasms differing for salinity tolerance based on DArTseq markers. *PLoS ONE*, 2021, 16(12): e0260709