

PEG 胁迫下春麦根部性状全基因组关联分析

曲可佳^{1,2}, 时晓磊¹, 王兴州^{1,2}, 耿洪伟², 丁孙磊¹, 张恒³, 严勇亮¹

(¹新疆农业科学院农作物品种资源研究所, 乌鲁木齐 830091; ²新疆农业大学农学院/农业生物技术重点实验室, 乌鲁木齐 830052; ³新疆农业科学院国际科技合作交流处, 乌鲁木齐 830091)

摘要: 小麦是多数国家重要口粮作物之一, 干旱严重影响小麦的生长发育和产量。为挖掘与小麦根部性状抗旱性相关的 SNP 位点及候选基因, 本研究以 183 份新疆春小麦自然群体为材料, 使用 20% PEG-6000 溶液和正常营养液进行苗期抗旱水培试验, 对总根长、根表面积、根体积、根平均直径、根鲜重、根干重、根尖数和最长根长等 8 个小麦根部性状的测定值进行统计分析, 对根部性状的抗旱系数进行相关性分析, 并结合 55K 基因芯片对根部性状的抗旱系数进行混合线性模型 (Q+K) 的全基因组关联分析。研究结果表明, 正常培养下, 8 个根部性状变异系数 17.81%~70.71%, PEG 胁迫处理下, 8 个根部性状变异系数为 20.01%~61.62%。小麦根部性状抗旱系数的相关性分析结果表明, 根平均直径抗旱系数与总根长抗旱系数、根尖数抗旱系数和最长根长抗旱系数呈极显著负相关, 总根长抗旱系数与根表面积抗旱系数的相关系数最大, 为 0.74。全基因组关联分析结果显示, 共定位到 54 个与根部抗旱性状相关的 SNP 位点 ($P \leq 0.001$), 单个位点可解释表型变异范围为 6.18%~18.74%, 分布在除 3B、3D、5D、6D 和 7D 外的 16 条染色体上。共检测到多效位点 6 个, 分别位于 1A、5A、7A、1B、5B 和 2D 染色体上, 可解释 6.55%~18.74% 的表型变异。其中, 位于 7A 染色体上的 AX-111660155—AX-109600915 与根尖数、根体积和最长根长显著关联, 贡献率为 8.74%~15.44%。对显著关联的 54 个位点进行候选基因预测, 获得 TraesCS4A01G424000、TraesCS6A01G047200、TraesCS5B01G056600 等 9 个可能与小麦根部性状抗旱性相关的基因, 这些基因可能通过调控转脂蛋白、过氧化物酶、MYB 转录因子等参与小麦逆境生理调控。

关键词: 小麦; 抗旱性; 根部性状; 全基因组关联分析; SNP

Genome-wide Association Analysis of Spring Wheat Root Traits under PEG Stress Treatments

QU Ke-jia^{1,2}, SHI Xiao-lei¹, WANG Xing-zhou^{1,2}, GENG Hong-wei², DING Sun-lei¹, ZHANG Heng³,
YAN Yong-liang¹

(¹Institute of Crop Variety Resources, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091; ²Agricultural College/Key Laboratory of Agricultural Biotechnology, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052; ³International Science and Technology Cooperation and Exchange Office, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091)

Abstract: Wheat (*Triticum aestivum*) is one of important food crops in many countries, whereas drought seriously destabilizes its growth and yield production. In this study, the genome-wide association study (GWAS) was conducted to mine SNP loci and candidate genes that associate with drought resistance of wheat root traits at seedling stage. 183 Xinjiang spring wheat varieties (lines) were examined under 20% PEG-6000 or normal nutrient solution treatment conditions, to simulate drought stress at seedling stage. The measurement of root traits were statistically analyzed, and the correlation analysis of drought resistance coefficient was carried out. Genome-wide association analysis of drought resistance coefficients of eight traits including total root length, root surface area, root

收稿日期: 2022-09-11 修回日期: 2022-11-02 网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为小麦抗逆性育种, E-mail: 1742360930@qq.com

通信作者: 严勇亮研究方向为作物遗传育种, E-mail: yanliang198279@163.com

基金项目: 新疆农业科学院青年科技骨干创新能力培养专项 (xjnkq-2022005); 国家自然科学基金 (31660389); 国家自然科学基金 (U1403185)

Foundation Projects: Xinjiang Academy of Agricultural Sciences Special Project for the Training of Innovation Ability of Young Scientists and Technologists (xjnkq-2022005), National Natural Science Foundation of China (31660389), National Natural Science Foundation of China (U1403185)

volume, root mean diameter, root fresh weight, root dry weight, root tip number, and maximum root length was performed using a hybrid linear model MLM (Q+K) using 55K SNPs, and candidate genes were identified for significant inherited association loci. The results showed that the variation coefficient of eight root traits were 17.81%-70.71% and 20.01%-61.62% under normal and PEG stress conditions, respectively. Correlation analysis results showed that the drought resistance coefficient of average root diameter was significantly negatively correlated with those of total root length, number of root tips and maximum root length. The drought resistance coefficient of total root length and root surface area had the largest correlation coefficient of 0.74. Genome-wide association scanning enabled identification of 54 SNPs associated to root drought resistance ($P \leq 0.001$), distributed on 16 chromosomes except 3B, 3D, 5D, 6D and 7D. Each single locus could explain the phenotypic variation ranging from 6.18% to 18.74%. In addition, six pleiotropic loci were detected, which were located on chromosomes 1A, 5A, 7A, 1B, 5B and 2D, each explaining the phenotypic variation ranging from 6.55% to 18.74%. The locus *AX-111660155-AX-109600915* was significantly associated with the number of root tips, root volume and maximum root length on chromosome 7A, with the contribution rate ranging from 8.74% to 15.44%. Nine candidate genes were proposed based on 54 significantly-associated SNPs. With gene annotation information, three genes *TraesCS4A01G424000*, *TraesCS6A01G047200* and *TraesCS5B01G056600* were proposed to be involved in physiological regulation of wheat stress by regulating translipoprotein, peroxidase and MYB transcription factors, respectively.

Key words: wheat; drought resistance; root traits; genome-wide association analysis; SNP

干旱影响小麦的生长发育和产量,全球大多数国家都受到干旱的影响^[1]。大部分小麦种植区干旱的原因是全球气候变暖、地下水短缺、降雨量分布不均等因素导致的农业生态缺水^[2-3]。干旱也是限制我国农业发展的主要因素之一^[4]。在全球天气变暖的大环境影响下,干旱也在不同程度上影响我国小麦种植区的产量^[5]。小麦作为一种重要的粮食作物,一直是人类生活所必需的食物来源,在世界上很多国家均有种植^[6]。小麦生产的稳定对我国粮食安全有着至关重要的意义^[7]。苗期是影响小麦生长发育的重要时期,小麦最先感受到来自土壤的干旱胁迫的器官是根系,小麦的根部性状主要包括根系的物质的量、根表面积、根尖数、根平均直径和根长等。小麦苗期根系的构成较大程度上影响其抗逆性和产量构成,聚乙二醇(PEG)作为目前小麦苗期干旱模拟渗透剂被广泛应用。根系方面的研究对苗期小麦的抗旱性非常重要^[8]。王稼苜等^[9]通过对根系平均直径、根长度和根面积等性状的测定,对供试材料进行抗旱性鉴定,筛选出周麦 18 等抗旱性较强的材料。苗青霞等^[10]通过大量试验发现干旱对小麦根系的正常生长发育有一定的制约作用。刘洋等^[11]对苗期的根系形态表型测定后,认为苗期是研究小麦抗旱的关键时期。随着高通量测序技术的发展,为小麦遗传多样性分析的高通量基因分型数据提供了丰富的资源,使得全基因组关联分析在小麦复杂性状的研究领域被广泛应用^[12]。陈贵菊等^[13]结合 660K SNP 芯片数据对 160 份小麦品种进行根系建成相关性状的全基因组关联分析,发掘与根系建成相关性状关联位点,获得与小麦根部性状相关的位点 23 个,解释了 7.2%~12.8% 的表型变异。王树彬^[14]利用小麦 9K 芯片对硬粒小麦群体进行关联分析,共鉴定到与抗旱性显著关联的 19 个 SNP 标记。屈春艳^[15]利用 90K SNP 芯片对 134 个品种进行小麦产量性状和抗旱性状的全基因组关联分析,检测到 236 个与小麦抗旱系数和表型性状显著关联的贡献率大于 10% 的 SNP。张政^[16]对 236 份小麦材料进行关联分析,干旱条件下共检测到 25 个显著关联位点,为小麦抗旱 QTL 克隆提供参考。徐鑫等^[17]以 384 个小麦为材料,结合 55K SNP 芯片数据进行全基因组关联分析得到和小穗粒数显著关联的 SNP 位点 142 个。

新疆作为我国国土面积最大的地区,同时也是我国受干旱影响较为严重的地区,新疆地区的小麦生产与国家小麦供给息息相关。目前,对于新疆春小麦抗旱性基因挖掘方面的研究较少。本研究以新疆春小麦地方品种和育成品种共 183 份为材料,使用 PEG-6000 进行苗期抗旱试验,研究小麦苗期根系形态变化,并

结合 55K SNP 芯片对根部抗旱性状进行全基因组关联分析, 得到与小麦抗旱性相关的显著位点, 为小麦抗旱育种做出贡献。

1 材料与方法

1.1 实验材料

参试材料共 183 份, 包括地方种 139 份, 育成种 44 份。(见附表 1)。

1.2 实验方法

参照《小麦抗旱性鉴定评价技术规范 GB/T21127-2007》的方法^[18], 将小麦种子用 5%次氯酸钠溶液消毒 15 min, 用蒸馏水反复清洗 4~5 次, 浸泡蒸馏水中吸涨 8 h, 将种子置于发芽盒(12 cm×12 cm×5 cm)中, 发芽盒盖好放在培养箱中培养, 培养条件为 20℃恒温, 每天光照 12 h。幼苗培养 10 d 后移至塑料培养箱(长×宽×高为 46 cm×35 cm×22 cm)中进行干旱处理, 生长环境温度 24℃, 每天光照 12 h。胁迫组(T)处理使用浓度为 20% PEG-6000 的营养液, 约-0.6 Mpa, 对照组(C)为正常的 Hoagland 营养液, 每个处理设置三个重复, 每个重复 3 株。用电动氧气泵持续通气, 每 5 d 更换一次营养液。PEG-6000 处理培养 10 d 后进行测量, 测量前用蒸馏水冲洗根部。

1.3 指标测定

利用中晶(scanmaker)i800plus 扫描仪将根系扫描成图像, 采用万深根系分析系统分析其总根长(TRL)、根表面积(SA)、根体积(RV)、根平均直径(RD)和根尖数(RTN)。采用直接测量法测定其最长根长(MRL), 用千分之一天平对其根鲜重(RFW)进行测量, 将根系放于烘箱中, 105℃杀青 15 min 后 80℃烘干至恒重千分之一天平测定其根干重(RDW), 三次重复的平均值即为材料的表型数据, 各个性状抗旱系数(DC_X)=干旱处理下指标平均值/正常处理指标平均值。

1.4 数据统计与分析

用 Microsoft Excel 2007 进行试验数据处理, 并绘制图表, 选用 SPSS 21.0 数据处理系统进行统计分析。使用 QTL IciMapping V4.1 软件进行描述性统计分析和方差分析^[19]。

1.5 全基因组关联分析

实验室前期使用 55K 基因芯片对 183 份材料进行了基因分型^[20]。使用 TASSEL 5.0 软件中的 Q+K 混合线性模型对 183 份自然群体的 8 个根部性状的抗旱系数进行性状与标记之间的全基因组关联分析^[21], 以 $P=1.0 \times 10^{-3}$ 为阈值, 判定 SNP 标记与目标性状关联的显著性。

2 结果与分析

2.1 PEG 胁迫下小麦根部性状表型变异分析

小麦苗期 PEG 胁迫试验结果表明(表 1、图 1), PEG 胁迫条件下, 除根平均直径外, 其余各根部性状测量值均下降, 说明 PEG 胁迫会对小麦苗期的生长产生一定的抑制作用。正常条件下, 各性状变异系数较高, 说明供试小麦根系表型较为丰富, 各个品种间差异较大。正常条件下, 根体积(RV)的变异系数最大为 70.71%, 均值为 0.38 cm³; 最长根长(MRL)的变异系数最小为 17.81%, 均值 17.30 cm。PEG 胁迫处理下根体积(RV)变异系数最大为 61.62%, 均值为 0.26 cm³; 最长根长(MRL)变异系数最小为 20.01%,

均值为 14.88 cm。试验结果表明，对胁迫最为敏感根部性状是根尖数，其次分别为总根长、根表面积、根鲜重、根体积、根干重、根平均直径和最长根长。8 个性状的遗传力均大于 0.50，说明这些根部性状的变化主要是受遗传因素的影响。



正常 20% PEG-6000 胁迫
Normal 20% PEG-6000 Stress

图 1 正常与 PEG 胁迫条件下根部性状变化

Fig.1 Changes of root traits under normal and PEG stress conditions

表 1 PEG 胁迫下小麦不同性状的表现

Table 1 The performance of different wheat traits under PEG stress

性状 Trait	处理 Treatment	最小值 Min	最大值 Max	均值 Mean	标准差 SD	变异系数/% CV	遗传力 h^2
TRL/cm	C	58.54	218.50	118.51	31.16	26.29	0.71
	T	25.77	111.96	69.38	17.31	24.95	
SA/cm ²	C	8.01	40.00	18.76	8.32	44.39	0.86
	T	5.56	25.11	11.79	4.81	40.80	
RV/cm ³	C	0.09	1.30	0.38	0.27	70.71	0.88
	T	0.08	0.74	0.26	0.16	61.62	
RD/mm	C	0.32	1.09	0.58	0.19	32.04	0.89
	T	0.37	1.18	0.68	0.18	27.16	
RTN/个	C	32.50	319.67	116.06	45.88	39.53	0.64
	T	20.00	161.33	48.47	21.41	44.17	
MRL/cm	C	8.70	28.45	17.30	3.08	17.81	0.79
	T	5.50	20.84	14.88	2.98	20.01	
RFW/mg	C	59.50	306.50	111.87	31.11	27.80	0.67
	T	23.00	128.72	74.24	19.18	25.83	
RDW/mg	C	6.33	74.00	12.90	8.52	66.07	0.52
	T	3.00	17.22	9.74	2.47	25.36	

注：TRL：总根长；SA：根表面积；RV：根体积；RD：根平均直径；RTN：根尖数；MRL：最长根长；RFW：根鲜重；RDW：根干重；C：对照组；T：胁迫组。

Note:TRL: Total root length; SA: Root surface area; RV: Root volume; RD: Root mean diameter; RTN: Root tip number; MRL: Maximum root length; RFW: Root fresh weight; RDW: Root dry weight;C:Control;T:20% PEG Stress.

2.2 PEG 胁迫下小麦根部性状抗旱系数的相关性分析

PEG 胁迫下小麦根部性状抗旱系数的相关性分析结果表明（表 2），根平均直径抗旱系数与根表面积抗旱系数、根鲜重抗旱系数和根干重抗旱系数无明显相关性，与总根长抗旱系数、根尖数抗旱系数和最长根长抗旱系数呈极显著负相关；根体积抗旱系数与根尖数抗旱系数和最长根长抗旱系数呈显著正相关，根尖数抗旱系数与根鲜重抗旱系数呈显著正相关，最长根长抗旱系数与根干重抗旱系数呈显著正相关；其余各

性状抗旱系数均呈极显著正相关，其中总根长抗旱系数与根表面积抗旱系数的相关系数最大，为 0.74。

表 2 PEG 胁迫下根部性状抗旱系数间的相关分析

Table 2 Correlation analysis of drought resistance coefficient of root traits under PEG stress

性状 Trait	DCTRL	DCSA	DCRV	DCRD	DCRTN	DCMRL	DCRFW	DCRDW
DCTRL	1							
DCSA	0.74**	1						
DCRV	0.20**	0.48**	1					
DCRD	-0.48**	-0.01	0.49**	1				
DCRTN	0.66**	0.53**	0.16*	-0.46**	1			
DCMRL	0.55**	0.39**	0.15*	-0.31**	0.30**	1		
DCRFW	0.41**	0.57**	0.36**	0.10	0.16*	0.35**	1	
DCRDW	0.25**	0.34**	0.29**	0.06	0.19**	0.17*	0.43**	1

注：DCTRL：总根长抗旱系数；DCSA：根表面积抗旱系数；DCRV：根体积抗旱系数；DCRD：根平均直径抗旱系数；DCRTN：根尖数抗旱系数；DCMRL：最长根长抗旱系数；DCRFW：根鲜重抗旱系数；DCRDW：根干重抗旱系数；*：在 0.05 水平上显著相关；**：在 0.01 水平上显著相关。

Note: DCTRL: Drought resistance coefficient of total root length; DCSA: Root surface area drought resistance coefficient; DCRV: Root volume drought resistance coefficient; DCRD: Average root diameter drought resistance coefficient; DCRTN: Root tip number drought resistance coefficient; DCMRL: Maximum root length drought resistance coefficient; DCRFW: Root Fresh Weight Drought Resistance Coefficient; DCRDW: Root Dry Weight Drought Resistance Coefficient; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

2.3 小麦根部性状抗旱性全基因组关联分析

使用 55 K 基因芯片对小麦根部性状抗旱系数进行关联分析，模型选择为混合模型（MLM Q+K），共定位到 54 个与根部抗旱相关性状的位点，贡献率为 6.18%~18.74%（表 3，图 2）。检测到 1 个与总根长相关的位点，位于 2D 染色体上，贡献率为 8.72%。定位到与根表面积相关的位点 4 个，分别位于 1B、6B、1D 和 2D 染色体上，贡献率为 6.98%~8.84%。定位到与根体积相关的位点 7 个，分别位于 4A、5A、6A、7A 和 5B 染色体上，贡献率为 7.52%~18.74%。定位到与根平均直径相关的位点 4 个，分别位于 1A、5A、6B 和 7B 染色体上，贡献率为 6.18%~8.83%。定位到与根尖数相关的位点 11 个，分别位于 3A、5A、7A、2B、4B、5B、7B 和 2D 染色体上，贡献率为 6.22%~12.97%。定位到与最长根长相关的位点 9 个，分别位于 1A、2A、3A、4A、5A、4B 和 7B 染色体上，贡献率为 6.41%~12.99%。定位到与根鲜重相关的位点 6 个，分别位于 1B、4B、7B 和 4D 染色体上，贡献率为 6.27%~9.31%。定位到与根干重相关的位点 12 个，分别位于 1A、4A、5A、6A 和 1B、5B、6B 和 7B 染色体上，贡献率为 8.00%~9.50%。

表 3 小麦根部抗旱性显著关联位点

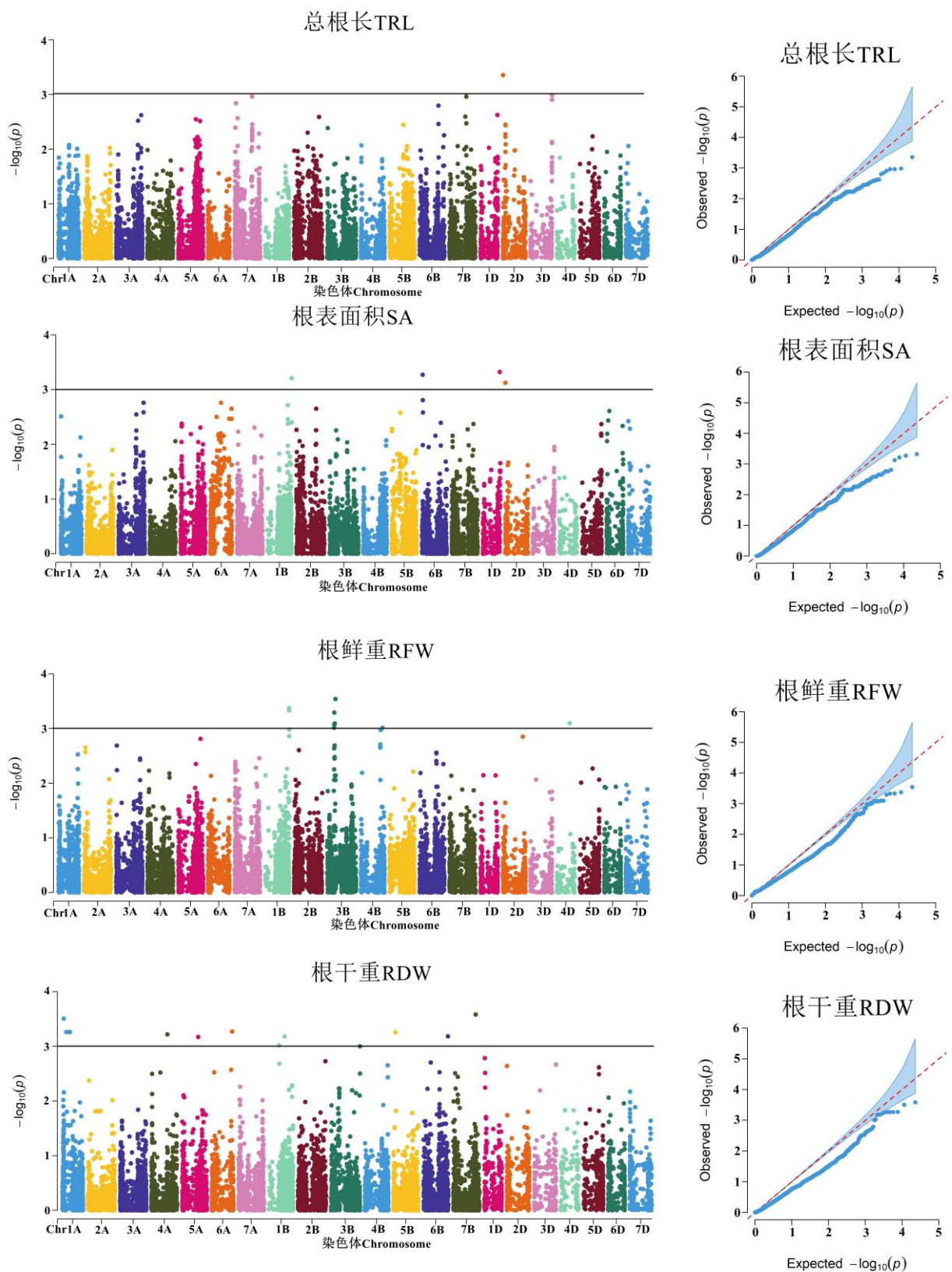
Table 3 Significant correlation loci of drought resistance in roots of wheat

性状 Trait	标记 Marker	染色体 Chr	位置 Position/Mb	P 值 P-value	表型贡献率 R ²
DCTRL	AX-109915564	2D	6.16	4.41E ⁻⁰⁴	8.72%
DCSA	AX-110972394	1B	688.36	6.14E ⁻⁰⁴	8.53%
	AX-109862713	6B	27.67	5.33E ⁻⁰⁴	6.98%
	AX-95127388	1D	484.19	4.74E ⁻⁰⁴	8.84%
	AX-109915564	2D	6.16	7.45E ⁻⁰⁴	8.30%
DCRV	AX-109286564	4A	45.56	3.76E ⁻⁰⁶	17.02%
	AX-109980263	4A	104.86	6.56E ⁻⁰⁶	15.99%
	AX-109310695	5A	566.64	9.69E ⁻⁰⁶	15.44%
	AX-109498898	6A	6.27	6.61E ⁻⁰⁴	7.52%

DCRD	AX-109078318	6A	24.33	7.26E ⁻⁰⁶	15.84%
	AX-111660155	7A	71.35	1.02E ⁻⁰⁶	18.74%
	AX-110397972	5B	688.97	5.85E ⁻⁰⁵	12.89%
	AX-111004678	1A	32.45	6.70E ⁻⁰⁴	6.55%
	AX-109824014—AX-111554770	5A	550.57-552.06	4.47E ⁻⁰⁴ -9.44E ⁻⁰⁴	6.18%-8.83%
DCRTN	AX-111162124	6B	680.86	7.21E ⁻⁰⁴	6.47%
	AX-111102830	7B	691.54	7.95E ⁻⁰⁴	6.37%
	AX-110551014	3A	54.87	9.25E ⁻⁰⁴	8.02%
	AX-108734284—AX-108755294	3A	727.00-727.34	3.17E ⁻⁰⁴ -5.28E ⁻⁰⁴	7.62%-9.27%
	AX-111144524	5A	440.28	9.79E ⁻⁰⁵	10.73%
DCMRL	AX-110482078	5A	559.02	3.47E ⁻⁰⁴	9.32%
	AX-109600915	7A	77.48	6.70E ⁻⁰⁵	11.79%
	AX-94898597	2B	23.12	1.62E ⁻⁰⁵	12.97%
	AX-108955392	4B	662.78	9.95E ⁻⁰⁵	10.72%
	AX-109953350	5B	67.18	6.38E ⁻⁰⁵	11.26%
DCRFW	AX-86167574	7B	384.37	9.55E ⁻⁰⁴	6.22%
	AX-110944363	2D	28.87	9.62E ⁻⁰⁴	8.22%
	AX-109894807	2D	602.51	2.95E ⁻⁰⁴	9.55%
	AX-111178879	1A	305.60	2.84E ⁻⁰⁵	12.33%
	AX-110567094—AX-111450487	2A	706.99-707.06	9.05E ⁻⁰⁴	8.05%
DCRDW	AX-110721315	3A	706.06	8.09E ⁻⁰⁴	6.41%
	AX-108827999—AX-111023790	3A	621.83-621.87	3.13E ⁻⁰⁴ -8.66E ⁻⁰⁴	7.46%-8.14%
	AX-111612217	4A	694.99	5.38E ⁻⁰⁵	11.52%
	AX-110400975	5A	567.92	5.12E ⁻⁰⁴	8.74%
	AX-108935010	4B	547.45	2.64E ⁻⁰⁵	12.99%
DCRFD	AX-110687704	7B	38.49	2.89E ⁻⁰⁴	9.53%
	AX-108942316	7B	101.42	2.60E ⁻⁰⁴	9.62%
	AX-111622338—AX-108786039	1B	687.58-687.68	4.24E ⁻⁰⁴ -4.67E ⁻⁰⁴	8.70%-8.81%
	AX-109324513	4B	612.26	9.65E ⁻⁰⁴	7.97%
	AX-111101199	7B	242.09	2.88E ⁻⁰⁴	9.31%
DCRDF	AX-110912062—AX-109460486	7B	203.70-209.35	5.12E ⁻⁰⁴ -9.63E ⁻⁰⁴	6.27%-8.59%
	AX-111580022—AX-109397636	7B	214.01-220.95	8.06E ⁻⁰⁴ -8.34E ⁻⁰⁴	6.27%-6.31%
	AX-111478182	4D	363.57	7.96E ⁻⁰⁴	6.33%
	AX-108855740	1A	39.43	3.11E ⁻⁰⁴	9.29%
	AX-110964697	1A	113.88	5.46E ⁻⁰⁴	8.62%
DCRDE	AX-110924520	1A	154.58	5.46E ⁻⁰⁴	8.62%
	AX-110173584	1A	219.10	5.46E ⁻⁰⁴	8.62%
	AX-111567492	4A	460.73	6.03E ⁻⁰⁴	8.51%
	AX-110059659	5A	456.17	6.73E ⁻⁰⁴	8.42%
	AX-94418601	6A	574.48	5.38E ⁻⁰⁴	8.63%
DCRDF	AX-111472681	1B	289.89	9.58E ⁻⁰⁴	8.00%
	AX-108885690	1B	448.54	6.58E ⁻⁰⁴	8.39%
	AX-109934166	5B	60.88	5.57E ⁻⁰⁴	8.74%
	AX-110479150	6B	706.63	6.57E ⁻⁰⁴	8.50%
	AX-109335338	7B	636.04	2.62E ⁻⁰⁴	9.50%

注：表 3 缩写同表 2

Note: Table 3 is abbreviated as Table 2



左：曼哈顿图；右：Q-Q 图

Left: Manhattan; Right: Q-Q

图 2 根部性状抗旱系数的 Q-Q 图和曼哈顿图

Fig.2 Q-Q and Manhattan plots of drought resistance coefficient of root traits

我们将在相同条件下同时检测到两个和两个以上性状显著关联的位点看作多效性位点，本研究共检测到多效位点 6 个，分别位于 1A、5A、7A、1B、5B 和 2D 染色体上，贡献率为 6.55%~18.74%（表 4）。其中，位于 1A 染色体上的 AX-111004678—AX-108855740 与根平均直径和根干重显著关联，贡献率为 6.55%~9.29%。位于 5A 染色体上的 AX-110482078—AX-110400975 与根尖数、根体积和最长根长显著关联，贡献率为 8.74%~15.44%。位于 7A 染色体上的 AX-111660155—AX-109600915 与根尖数和根体积显著关联，贡献率为 11.79%~18.74%。位于 1B 染色体上的 AX-111622338—AX-110972394 与根表面积和根鲜重显著关联，贡献率为 8.53%~8.81%。位于 5B 染色体上的 AX-109934166—AX-109953350 与根尖数和根干重显著关联，贡献率为 8.74%~11.26%。位于 2D 染色体上的 AX-109915564 与总根长和根表面积显著关联，贡献率为 8.30%~8.72%。

表 4 小麦根部性状抗旱性一因多效的位点

Table 4 Multivariate loci for drought tolerance of wheat roots

性状 Trait	标记 Marker	染色体 Chr	位置 Position/Mb	P 值 P-value	表型贡献率 R ²
DCRD,DCRDW	AX-111004678—AX-108855740	1A	32.45-39.43	3.11E ⁻⁰⁴ -6.70E ⁻⁰⁴	6.55%-9.29%
DCRTN,DCRV,DCMRL	AX-110482078—AX-110400975	5A	559.02-567.92	3.47E ⁻⁰⁴ -9.69E ⁻⁰⁴	8.74%-15.44%
DCRV,DCRTN	AX-111660155—AX-109600915	7A	71.35-77.48	1.02E ⁻⁰⁶ -6.70E ⁻⁰⁵	11.79%-18.74%
DCRFW,DCSA	AX-111622338—AX-110972394	1B	687.58-688.36	4.24E ⁻⁰⁴ -6.14E ⁻⁰⁴	8.53%-8.81%
DCRDW,DCRTN	AX-109934166—AX-109953350	5B	60.88-67.18	6.38E ⁻⁰⁵ -5.57E ⁻⁰⁴	8.74%-11.26%
DCTRL,DCSA	AX-109915564	2D	6.16	4.41E ⁻⁰⁴ -7.45E ⁻⁰⁴	8.30%-8.72%

注：表 4 缩写同表 2

Note: Table 4 is abbreviated as Table 2

2.4 根部性状抗旱性候选基因筛选

将全基因组关联分析得到的 54 个 SNP 标记，在普通小麦中国春基因组数据库中进行搜索，获取与小麦根部抗旱性状相关的基因序列，并根据基因功能的释析，共得到与小麦根部抗旱性状关联的 9 个基因（表 5）。这些候选基因注释主要包括钙依赖性蛋白激 14（*TraesCS4A01G054700*）、过氧化物酶（*TraesCS6A01G047200*）、MYB 转录因子（*TraesCS5B01G056600*）和转脂蛋白（*TraesCS4A01G424000*）等。

表 5 根部性状抗旱性候选基因信息

Table 5 Candidate genes for drought resistance in root traits

性状 Trait	标记 Marker	染色体 Chr	物理位置 Position/Mb	基因 Gene	基因注释或编码蛋白 Gene annotation or coding protein
DCRV	AX-109286564	4A	45.56	<i>TraesCS4A01G054700</i>	钙依赖性蛋白激 14
	AX-109310695	5A	566.64	<i>TraesCS5A01G354400</i>	富含亮氨酸的重复蛋白激酶家族蛋白
	AX-109078318	6A	24.33	<i>TraesCS6A01G047200</i>	过氧化物酶
	AX-111660155	7A	71.35	<i>TraesCS7A01G114800</i>	肌动蛋白交联蛋白(DUF569)
	AX-110397972	5B	688.97	<i>TraesCS5B01G529800</i>	跨膜蛋白，推测(DUF594)
DCRTN	AX-111144524	5A	440.28	<i>TraesCS5A01G225200</i>	非特异性丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶
	AX-109953350	5B	67.18	<i>TraesCS5B01G056600</i>	MYB 转录因子
DCMRL	AX-111612217	4A	694.99	<i>TraesCS4A01G424000</i>	转脂蛋白
	AX-108935010	4B	547.45	<i>TraesCS4B01G271600</i>	F-box 家族蛋白

注：表 5 缩写同表 2

Note: Table 5 is abbreviated as Table 2

3 讨论

3.1 PEG 胁迫下小麦苗期根部性状变化

苗期是小麦生长发育的关键时期^[22], 小麦的抗旱性不是依据单一指标就可以完成的, 它是较为复杂的数量性状^[23]。本研究对新疆春小麦进行 PEG-6000 胁迫苗期抗旱试验, 研究各根部性状的变化, 试验结果表明干旱胁迫对小麦苗期生长有明显的抑制作用。对胁迫最为敏感的根部性状为根尖数, 其次分别为总根长、根表面积、根鲜重、根体积、根干重、根平均直径和最长根长。本试验胁迫组根平均直径与对照相比有所增加, 这是由于当植株受到胁迫后, 通过扩大其根系吸水面积, 从而提高其根系吸水效率, 这与前人研究结果一致^[24]。此外, 胁迫时期、试验环境等原因在一定程度上皆会对小麦根系形态分析的结果产生影响。胁迫组除根平均直径外与对照相比均有所降低。说明, 对小麦进行干旱胁迫后, 其会对干旱做出反应, 一段时间内, 小麦根系的伸长会受到阻碍, 其根表面积和根体积的增加也会相应受到阻碍, 这与张莹等^[25]的研究结果一致。胁迫培养下, 根体积的标准差较小, 说明小麦的根体积测量值趋于一个比较接近的范围, 这与王静等^[26]的研究结果较为一致。试验结果显示, 对照组小麦根系的生长情况明显好于胁迫组, 说明胁迫组小麦根系受到干旱胁迫后, 其根系对缺水环境产生了一种机制性的响应^[27], 从而导致小麦根系的生长受到一定程度的影响。

相关性分析表明根尖数与总根长极显著正相关, 根鲜重与根干重极显著正相关, 这与李慧等^[28]的结果一致; 最长根长与总根长和根鲜重相关性较高, 根平均直径与根体积相关性较高, 这与王巧玲^[29]小麦抗旱评价相关性分析结果一致。因此, 这些性状可以很好的反映出抗旱性, 并表明得到结果的可靠性较高, 与抗旱的相关性最强的是总根长和根表面积。

3.2 小麦根部性状抗旱性全基因组关联分析

随着分子生物技术的不断进步, 作物抗旱性及遗传基础方面的研究在分子水平上的阐释变得越来越重要^[30]。Mathew 等^[31]研究发现在 1B、2B 和 3B 染色体上存在一个区域, 其主要是作为根生物量共享的联合区域。本研究在 1B 染色体上定位到与根鲜重关联的位点, 在 1B 和 2B 染色体上定位到与根鲜重和根干重关联的位点, 说明 1B、2B 和 3B 染色体上可能存在调控小麦根部生物量的基因, 这与前人研究结果一致^[32]。周思远等^[33]在 6A、6B、2D 和 6D 染色体上检测到与根部干重关联的小麦耐低磷 SNP, 本研究在 6A 和 6B 染色体上检测到与根干重关联的小麦抗旱位点, 说明 6A 和 6B 染色体上可能存在反映根系的发达程度的基因, 本研究和前人同时在 6A 和 6B 染色体上发现与小麦根部性状显著关联的位点, 表明小麦第 6 同源染色体组在调控小麦根系构成方面可能起重要作用, 说明 6B 染色体可能在调控小麦抗逆境胁迫方面有一定作用。任永哲等^[34]在 3A 和 5B 染色体上找到与根干重关联的位点, 在 3A 染色体上发现与最长根长相关的位点, 本研究检测到在 3A 染色体上存在与最长根长相关的位点, 在 5B 染色体发现与根干重相关的位点, 说明本研究得到的位点较为可靠。Xu 等^[35]在 5A、6A、1B、7B 和 1D 染色体上定位到与最长根长相关的位点, 并在 2A、5A、3B 和 2D 染色体上定位到与根干重相关的位点。本研究在 5A 和 7B 染色体上定位到与最长根长相关的位点, 在 5A 染色体上发现与根干重相关的位点, 通过与前人研究结果进行对比, 本研究检测到的与最长根长相关的位点较为可靠。本研究同 Bai 等^[36]研究结果一样, 均在 1B 染色体上发现了与根表面积关联的位点。陈晓杰^[37]在 2D 和 6A 上找到与根表面积相关的位点, 在 6A 染色体上找到与根体积相关的位

点,在 6B 染色体上找到与根直径相关的位点,同样,本研究在 2D 染色体上定位到与根表面积相关的位点,在 6A 染色体上定位到与根体积相关的位点,在 6B 染色体上定位到与根平均直径相关的位点,说明这三条染色体上可能存在调控小麦根系形态和根系生物量的基因。陈贵菊等^[13]在 1A、3B 和 5B 染色体上与根尖数相关的位点,本研究在 5B 染色体上定位到与根尖数相关的位点,并且本研究在 1A 染色体上定位到的 *AX-111004678* 与其定位的 *AX-109322726* 位置相近,距离 0.25 Mb,说明可能为同一位点。王博华等^[38]在 5A 染色体上定位到的 *BobWhite_c14291_666* 与最长根长相关的小麦抗旱 SNP,与本研究在 5A 染色体上定位到的 *AX-109824014* 与根平均直径相关的小麦抗旱 SNP 距离较近,距离为 0.57 Mb,可能为同一位点,说明 5A 染色体该区间可能在调控小麦抗旱性方面起作用。

3.3 小麦根部性状抗旱性候选基因预测

在普通小麦中国春基因组数据库中将全基因组关联分析得到的 54 个 SNP 标记进行搜索,获取与小麦抗旱性根部性状相关的基因序列,并依据相关基因功能的注释,推断出与小麦根部抗旱性关联的 9 个基因。研究表明,位于 4A 染色体上的 *TraesCS4A01G054700* 编码钙依赖性蛋白激 14,该家族在调控植物生长、发育与物质合成等过程中发挥了重要功能^[39]。位于 4A 染色体上的 *TraesCS4A01G424000* 编码转脂蛋白,是广泛存在于植物中的一类小分子蛋白,在植物生长发育及逆境应答中起着十分重要的作用^[40]。位于 5A 染色体上的 *TraesCS5A01G354400* 对应的功能结构为富含亮氨酸的重复蛋白激酶家族蛋白,该蛋白在植物生长发育、病原防御以及环境适应等多个方面发挥重要作用^[41]。位于 5A 染色体上 *TraesCS5A01G225200* 对应的功能结构为非特异性丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,该蛋白激酶通过磷酸化调节蛋白质的生物活性状态,在植物适应生物逆境中起作用^[42]。位于 6A 染色体上的 *TraesCS6A01G047200* 编码过氧化物酶,其在植物生长、发育生物和非生物抗性中发挥着重要作用,这对于改良作物的抗逆性以及提高生物量有广阔的应用前景^[43]。位于 4B 染色体上的 *TraesCS4B01G271600* 编码 F-box 家族蛋白,该基因家族成员广泛参与了植物的生长发育、逆境胁迫,以及激素信号转导等过程^[44]。位于 5B 染色体上的 *TraesCS5B01G056600* 编码 MYB 转录因子,该家族已被证明对非生物胁迫的反应至关重要^[45]。

4 结论

本试验以 183 份新疆春小麦自然群体为材料,使用 20% PEG-6000 进行苗期抗旱水培试验,对 8 个根部性状的抗旱系数进行全基因组关联分析,共定位到 54 个与小麦根部抗旱性状相关的位点,贡献率为 6.18%~18.74%,分布在除 3B、3D、5D、6D 和 7D 外的 16 条染色体上。共检测到多效位点 6 个,位于 1A、5A、7A、1B、5B 和 2D 染色体上,贡献率为 6.55%~18.74%。候选基因预测获得 *TraesCS4A01G054700*、*TraesCS4A01G424000*、*TraesCS5A01G354400* 等 9 个可能与小麦根部性状抗旱性相关的基因,这些基因可能通过调控钙依赖性蛋白激 14、转脂蛋白、富含亮氨酸的重复蛋白激酶家族蛋白等参与小麦逆境生理调控。

参考文献

- [1] Liu C Y, Yang Z Y, Hu Y G. Drought resistance of wheat alien chromosome addition lines evaluated by membership function value based on multiple traits and drought resistance index of grain yield. *Field Crops Research*, 2015, 179: 103-112.
- [2] Dai A. Drought under global warming: A review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 2011, 2 (1): 45-65.
- [3] Curtis T, Halford N G. Food security: the challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety. *The Annals of Applied*

Biology, 2014, 164 (3): 354-372.

- [4] 赵广才. 中国小麦种植区划研究(一). 麦类作物学报, 2010, 30 (05): 886-895.
Zhao G C.Study on Chinese Wheat planting regionalization (I). Journal of Triticeae Crops, 2010, 30 (05): 886-895.
- [5] 李龙, 毛新国, 王景一, 吕小平, 柳玉平, 景蕊莲. 小麦种质资源抗旱性鉴定评价. 作物学报, 2018, 44 (07): 988-999.
Li L, Mao X G, Wang J Y, Chang X P, Liu Y P, Jing R L. Drought Tolerance Evaluation of Wheat Germplasm Resources. Chinese Journal of Crops, 2018, 44 (07): 988-999.
- [6] Thomas D F. Amber Waves: The extraordinary biography of wheat, from wild grass to world megacrop. Agricultural History, 2021, 95 (2): 382-383.
- [7] 檀竹平, 高雪萍. 1997-2016 年中国小麦种植区域比较优势及空间分布. 河南农业大学学报, 2018, 52 (05): 825-838.
Tan Z P, Gao X P. Comparative advantage and spatial distribution of wheat in China from 1997 to 2016. Journal of Henan Agricultural University, 2018, 52 (05): 825-838.
- [8] 方燕, 闵东红, 高欣, 王中华, 王军, 刘萍, 刘霞. 不同抗旱性冬小麦根系时空分布与产量的关系. 生态学报, 2019, 39 (08): 2922-2934.
Fang Y, Min D H, Gao X, Wang Z H, Wang J, Liu P, Liu X. Relationship between spatiotemporal distribution of roots and grain yield of winter wheat varieties with differing drought tolerance. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39 (08): 2922-2934.
- [9] 王稼苜, 张志勇, 欧行奇, 胡杨. PEG 胁迫对 8 个不同小麦品种幼苗根系的影响. 河南科技学院学报: 自然科学版, 2015, 43 (03) :1-5.
Wang J M, Zhang Z Y, Ou X Q, Hu Y. Effect of water stress by PEG on the seedling root characteristics of 8 wheat varieties. Journal of Henan Institute of Science and Technology(Natural Science Edition), 2015, 43 (03) :1-5.
- [10] 苗青霞, 方燕, 陈应龙. 小麦根系特征对干旱胁迫的响应. 植物学报, 2019, 54 (05): 652-661.
Miao Q X, Fang Y, Chen Y L. Studies in the responses of wheat root traits to drought stress. Chinese Bulletin of Botany, 2019, 54 (05): 652-661.
- [11] 刘洋, 王克森, 刘秀坤, 王利彬, 王灿国, 郭军, 程敦公, 穆平, 刘建军, 李豪圣, 赵振东, 曹新有, 张玉梅. 小麦幼苗根系相关性状 QTL 定位与解析. 山东农业科学, 2021,53 (03): 1-9.
Liu Y, Wang K S, Liu X K, Wang L B, Wang C G, Guo J, Cheng D G, Mu P, Liu J J, Li H S, Zhao Z D, Cao X Y, Zhang Y M. QTL mapping and analysis of root related traits in wheat seedlings. Shandong Agricultural Sciences, 2021, 53 (03): 1-9.
- [12] 凌宏清. 小麦及其近缘种基因组测序研究进展与发展趋势. 麦类作物学报, 2016, 36 (04): 397-403.
Ling H Q. Progress and perspectives of genome sequencing in wheat and its relatives. Journal of Triticeae Crops, 2016, 36 (04): 397-403.
- [13] 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 (04): 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 (04): 975-983.
- [14] 王树彬. 硬粒小麦核心种质遗传多样性及农艺和抗旱性状全基因组关联分析. 山东大学, 2020.
Wang S B. Genetic diversity analysis and genome-wide association study on agronomic / drought-related traits of a durum core germplasm collection. Shandong University, 2020.
- [15] 屈春艳. 水旱条件下小麦产量性状和抗旱性的全基因组关联分析. 山东农业大学, 2018.
Qu C Y. Genome-wide association study on yield traits and drought tolerance under irrigation and drought conditions in wheat. Shandong Agricultural University, 2018.
- [16] 张政. 小麦抗旱种质资源的筛选与相关性状的全基因组关联分析. 山西农业大学, 2019.
Zhang Z. Screening of wheat drought-tolerant germplasm resources and genome-wide association analysis of related traits (*Triticum aestivum* L.). Shanxi Agricultural University, 2019.
- [17] 徐鑫, 张德华, 赵吉顺, 孙海丽, 李小军. 普通小麦小穗粒数性状全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 2022, 23 (04): 1098-1110.
Xu X, Zhang D H, Zhao J S, Sun H L, Li X J. Genome-wide association study of grain number per spikelet in Bread Wheat. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23 (04): 1098-1110.
- [18] 中国国家标准化管理委员会. GB/T21127-2007 小麦抗旱性鉴定评价技术规范. 北京: 中国标准出版社, 2007.
Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T21127-2007 Technical Specification of Identification and evaluation for drought resistance in Wheat. Beijing: Standards Press of China, 2007.
- [19] Meng L, Li H, Zhang L, Wang J. QTL IciMapping: integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations. The Crop Journal, 2015, 3 (3): 269-283.
- [20] 严勇亮, 时晓磊, 张金波, 耿洪伟, 肖菁, 路子峰, 倪中福, 丛花. 春小麦籽粒主要品质性状的全基因组关联分析. 中国农业科学, 2021, 54 (19): 4033-4047.
Yan Y L, Shi X L, Zhang J B, Geng H W, Xiao J, Lu Z F, Ni Z F, Cong H. Genome-wide association study of grain quality related characteristics of Spring Wheat. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54 (19): 4033-4047.
- [21] Yang Y, Chai Y M, Zhang X, Lu S, Zhao Z C, Wei D, Chen L, Hu Y G. Multi-Locus GWAS of quality traits in Bread Wheat: mining more candidate genes and possible regulatory network.. Frontiers in plant science, 2020, 11.

- [22] 满君霞, 张国华, 徐加利, 吴盼盼, 韩旭, 赵岩, 李斯深. 小麦 RIL 群体苗期抗旱性状的 QTL 分析. 麦类作物学报, 2019, 39 (08): 912-919.
Man J X, Zhang G H, Xu J Li, Wu P P, Han X, Zhao Y, Li S S. QTL mapping for drought resistance related traits in wheat using RIL population at seedling stage. Journal of Triticeae Crops, 2019, 39 (08): 912-919.
- [23] 胡雯媚, 王思宇, 樊高琼, 刘运军, 郑文, 王强生, 马宏亮. 西南麦区小麦品种苗期抗旱性鉴定及其指标筛选. 麦类作物学报, 2016, 36 (02): 182-189.
Hu W M, Wang S Y, Fan G Q, Liu Y J, Zheng W, Wang Q S, Ma H L. Analysis on the drought resistance and screening of drought resistance appraisal index of wheat cultivars in seedling stage in Southwest Area. Journal of Triticeae Crops, 2016, 36 (02): 182-189.
- [24] 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 (01): 57-73.
Shi X L, Yan Y L, Shi S B, Wang J Q, Xie Li, 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 (01): 57-73.
- [25] 张莹. 干旱条件下小麦苗期和花后生物量 QTL 定位及抗旱性种质资源筛选. 山东农业大学, 2016.
Zhang Y. QTL mapping of Biomass for Seedling and after Blooming Wheat Under Drought Condition and Selection of Drought Resistance Germplasm. Shandong Agricultural University, 2016.
- [26] 李鲁华, 李世清, 翟军海, 史俊通. 小麦根系与土壤水分胁迫关系的研究进展. 西北植物学报, 2001(01): 1-7.
Li L H, Li S Q, Zhai J H, Shi J T. Review of the relationship between wheat roots and water stress. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2001(01): 1-7.
- [27] 单长卷. 水分胁迫对洛麦 9133 幼苗根系生长特征的影响. 河南科技学院学报: 自然科学版, 2010, 38 (03): 8-11.
Shan C J. Effect of water stress on the growth characteristics of luomai 9133 seedling. Journal of Henan Institute of Science and Technology(Natural Science Edition), 2010, 38 (03): 8-11.
- [28] 李慧. 节节麦苗期抗旱性综合评价. 四川农业大学, 2014.
Li H. Comprehensive evaluation of drought resistance in *Aegilops tauschii* Coss seedlings stage [D]. Sichuan Agricultural University, 2014.
- [29] 王巧玲. 小麦苗期抗旱相关性状关联分析及种质资源的筛选. 山东农业大学, 2018.
Wang Q L. Association analysis of drought resistance related traits in wheat seedling stage and selection of germplasm resources [D]. Shandong Agricultural University, 2018.
- [30] Garcia-Suarez J V, Diazde L J L, Roder M S. Identification of QTLs and associated molecular markers related to starch degradation in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) under saline stress. Cereal Res Commun, 2010, 38 (2): 163-174.
- [31] Mathew I, Shimelis H, Shayanowako A I T. Genome-wide association study of drought tolerance and biomass allocation in wheat. Plos One, 2019, 14 (12): 10-19.
- [32] Li H W, Wang G, Zheng Q, Li B, Jing R L, Li Z S. Genetic analysis of biomass and photosynthetic parameters in wheat grown in different light intensities. Journal of Integrative Plant Biology, 2014, 56 (06): 594-604.
- [33] 周思远, 毕惠惠, 程西永, 张旭睿, 闰永行, 王航辉, 毛培钧, 李海霞, 许海霞. 小麦耐低磷相关性状的全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 2020, 21 (02): 431-445.
Zhou S Y, Bi H H, Cheng X Y, Zhang X R, Run Y X, Wang H H, Mao P J, Li H X, Xu H X. Genome-wide association study of Low-Phosphorus tolerance related traits in wheat. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21 (02) : 431-445.
- [34] 任永哲, 徐艳花, 贵祥卫, 王素平, 丁锦平, 张庆琛, 马原松, 裴冬丽. 盐胁迫下调控小麦苗期性状的全基因组关联分析. 中国农业科学, 2012, 45 (14): 2793-2800.
Ren Y Z, Xu Y H, Gui X W, Wang S P, Ding J P, Zhang Q C, Ma Y S, Pei D L. QTLs Analysis of wheat seedling traits under salt stress. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45 (14): 2793-2800.
- [35] Xu Y F, An D G, Liu D C, Zhang A M, Xu H X, Li B. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × treatment interactions for salt tolerance at seedling stage of wheat. Euphytica, 2012, 186 (1).
- [36] Bai C H, Liang Y L, Hawkesford M J. Identification of QTL associated with seedling root traits and their correlation with plant height in wheat. Journal of Experimental Botany, 2013, 64 (6): 1745-1753.
- [37] 陈晓杰. 中国冬小麦抗旱指标评价、种质筛选及重要性状与 SSR 标记的关联分析. 西北农林科技大学, 2013.
Chen X J. Evaluation of drought tolerance index, selection of drought tolerant varieties and association analysis of important traits with SSR markers in Chinese Winter Bread Wheat. Northwest A&F University, 2013.
- [38] 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(04): 1111-1123.DOI:10.13430/j.cnki.jjgr.20220113003.
Wang B H, Ren Y, Shi X L, Wang J Q, Xie L, Jiane, Geng H W. Genome-wide association analysis of seedling root traits in wheat under drought stress.. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(04): 1111-1123.DOI:10.13430/j.cnki.jjgr.20220113003.
- [39] 徐梦军. 小麦钙依赖性蛋白激酶 TaCPK34 在干旱胁迫和淀粉合成中的功能. 河南农业大学, 2018
Xiu M. Function of calcium-dependent protein kinase TACPK34 in drought stress and starch synthesis in wheat. Henan Agricultural University, 2018.
- [40] 孙小艳, 朱泳, 赵明敏, 李志新, 邹华文. 玉米转脂蛋白基因 ZmLTP3 的克隆及表达特性分析. 玉米科学, 2014, 22(01): 62-66.

- Sun X Y, Zhu Y, Zhao M M, Li Z X, Zou H W. Cloning and characterization of a lipid transfer protein Gene, ZmLTP3, from Maize. *Journal of Maize Sciences*, 22(01)2014: 62-66.
- [41] 李姝诺, 杨颖博, 马雪祺, 李元玉, 张国宁, 陈万生, 肖莹. 菘蓝中富含亮氨酸重复序列型类受体蛋白激酶基因 *IlLTK* 的克隆与表达分析. *植物生理学报*, 2021, 57(09): 1715-1726.
- Li S N, Yang Y B, Ma X Q, Li Y Y, Zhang G N, Chen W S, Xiao Y. Cloning and expression analysis of leucine-rich repeat type receptor-like protein kinase gene *IlLTK* from *Isatis indigotica*. *Plant physiology*, 2021, 57(09) : 1715-1726.
- [42] 郭泽坤. 丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 *BRSK2* 功能的初步研究. 复旦大学, 2004.
- Guo Z K. Preliminary study on the function of serine/threonine protein kinase *BRSK2*. Fudan University, 2004
- [43] 陈雨桐, 张佳丽, 胡锦涛, 刘桂芝, 苏芹, 黄梦迪, 田娜, 刘硕谦. 茶树过氧化物酶基因 *CsPRX4* 克隆与表达模式分析. *分子植物育种*: 1-9[2022-10-12].<http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221007.1620.010.html>
- Chen Y T, Zhang J L, Hu J Y, Liu G Z, Su Q, Huang M Di, Tian N , Liu S Q. Cloning and expression pattern analysis of tea plant Peroxidase gene *CSPRX4*. *Molecular Plant Breeding*: 1-9[2022-10-12] . <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20221007.1620.010.html>
- [44] Navarro-Quezada A, Schumann N, Quint M. Plant F-box protein evolution is determined by lineage-specific timing of major gene family expansion waves. *Plos One*, 2013, 8 (7): e68672.
- [45] 关淑艳, 焦鹏, 蒋振忠, 齐拙, 夏海丰, 曲静, 马义勇. *MYB* 转录因子在植物非生物胁迫中的研究进展. *吉林农业大学学报*, 2019, 41(03): 253-260.
- Guan S Y, Jiao P, Jiang Z Z, Qi Z, Xia H F, Qu J, Ma Y Y. Research progress of *MYB* transcription factors in plant abiotic stress. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2019,41(03) : 253 -260