

大麦主要农艺性状的全基因组关联分析

姚丽霞^{1,2}, 刘丽苹^{1,2}, 万广有^{1,2}, 王化俊^{1,2},

汪军成^{1,2}, 姚立蓉^{1,2}, 李葆春^{1,3}, 孟亚雄^{1,2}

(1. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室/甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室, 甘肃兰州 730070;

2. 甘肃农业大学农学院, 甘肃兰州 730070; 3. 甘肃农业大学生命科学技术学院, 甘肃兰州 730070)

摘要:本研究以240份大麦品种(系)为材料,利用大麦40K SNP芯片进行基因型分析,并通过一年两点对8个农艺性状进行鉴定,基于混合线性模型(mixed linear model, MLM)进行全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)。结果表明,8个主要农艺性状均呈现正态分布。使用Admixture软件对240份大麦品种(系)质控后的基因型进行群体结构分析,240份材料大致分为10个亚群。GWAS共检测到118个分别与株高、穗长、芒长、有效分蘖数、总分蘖数、穗粒数、穗粒重和千粒重显著相关的SNP位点,分布在1H、2H、3H、4H、5H、6H和7H染色体上,其中有6个SNP位点可同时控制两个农艺性状,2个SNP位点可同时控制3个农艺性状。确定了24个与SNP位点对应的QTL,其中控制株高的QTL有2个,穗长QTL有1个,芒长QTL有2个,有效分蘖数QTL有2个,总分蘖数QTL有1个,穗粒数QTL有4个,穗粒重QTL有10个,千粒重QTL有8个。在黄羊和永昌环境点中,稳定的QTL有1个,株高、穗长、有效分蘖数和总分蘖数只在一个环境点存在QTL位点,其余4个农艺性状分布在两个环境点不同的QTL位点中。根据关联分析结果,以显著位点上下游150 kb范围作为置信区间,在1H、2H、3H、4H、5H和6H染色体上共寻找到32个基因,基于前人研究和Blast基因注释共筛选到2个最有可能与大麦的生长发育等方面相关的候选基因。

关键词: 大麦; 农艺性状; 全基因组关联分析; SNP标记; QTL

中图分类号: S512.3; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)06-0749-18

Genome-Wide Association Study of Major Agronomic Traits in Barley

YAO Lixia^{1,2}, LIU Liping^{1,2}, WAN Guangyou^{1,2}, WANG Huajun^{1,2}, WANG Juncheng^{1,2},

YAO Lirong^{1,2}, LI Baochun^{1,3}, MENG Yaxiong^{1,2}

(1. Key Laboratory of Crop Science in Arid Habitats of Gansu Province/Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Germplasm Innovation of Gansu Province, Lanzhou, Gansu 730070, China; 2. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China; 3. College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: In this study, 240 barley varieties (lines) were genotyped using barley 40K SNP microarrays, and eight agronomic traits were characterized at two locations in 2022. Genome-wide association study (GWAS) was performed based on mixed linear model. The results showed that the eight main agronomic traits were normally distributed. The genotypes of 240 barley varieties after quality control were analyzed for population structure using Admixture software, and the 240 materials were roughly divided into 10 subgroups. A total of 118 SNP loci were detected by GWAS, which were significantly correlated with plant height, spike length, awn length, productive tiller number, total tiller number, kernel number, spike grain weight and thousand kernel weight. They are distributed on chromosomes

收稿日期: 2024-07-10 修回日期: 2024-11-22

基金项目: 国家大麦青稞产业技术体系项目(CARS-05-03B-03); 国家自然科学基金项目(31960426); 自然科学基金重点项目(24JRR6637)

第一作者 E-mail: 209448669@qq.com (姚丽霞)

通讯作者 E-mail: yxmeng1@163.com (孟亚雄)

1H, 2H, 3H, 4H, 5H, 6H, and 7H, of which six SNP loci simultaneously control two agronomic traits and two SNP loci simultaneously control three agronomic traits. One hundred and eighteen SNP loci were identified corresponding to 24 QTLs, including two QTLs controlling plant height, one spike length QTL, two awn length QTLs, two productive tiller number QTLs, one total tiller number QTL, four kernel number QTLs, ten spike grain weight QTLs, and eight thousand-kernel weight QTLs. There was one stable QTL detected in both Huangyang and Yongchang environmental sites. QTLs for plant height, spike length, productive tiller number and total tiller number existed only in one environmental site, while the remaining four agronomic traits existed in different QTLs in two environmental sites. Based on the results of association analysis, a total of 32 genes were identified on chromosomes 1H, 2H, 3H, 4H, 5H, and 6H using the range of 150 kb upstream and downstream of the significant loci as the confidence interval, and a total of two candidate genes were screened based on the previous studies and Blast gene annotation, which were the most likely to be related to the growth and development of barley.

Keywords: Barley; Agronomic traits; Genome-wide association study; SNP marker; QTL

大麦(*Hordeum vulgare* L.)属于禾本科大麦属植物,栽培历史悠久,因其具有生育期短、适应性广、抗逆性强和营养丰富等特点而被广泛种植^[1]。大麦是仅次于水稻、小麦和玉米的全球第四大谷类作物^[2],已跻身为全球种植面积最广且产量最高的五大粮食作物之列,其在世界农业生产中的核心地位无可替代^[3]。大麦在中国南北方均有种植,且具有春、冬生长习性^[4]。大麦通常用于食品工业、酿造业和畜牧业^[5]。株高、穗长、分蘖数等主要农艺性状对大麦产量的形成具有重要作用^[6-8]。这些农艺性状大部分是受多个基因所控制的数量性状,受环境的影响较大^[9]。基于 SNP 标记的全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)已成为研究数量性状的主要方法,通过发掘大麦主要农艺性状 QTL(quantitative trait loci)及其关联标记,筛选农艺性状优良的育种材料,是提高大麦产量经济有效的方法之一。

随着对大麦研究的深入,GWAS 分析在大麦研究中逐渐广泛起来。田敏等^[10]以 316 份大麦品种为材料,利用分布于大麦基因组上的 75 289 个 SNP 标记对籽粒纤维素、半纤维素含量进行 GWAS 分析,在 3 个及以上环境中分别重复检测到 4 个和 1 个显著 SNP 位点,2 个性状检测到了相同的 SNP 位点,说明 2 个性状存在遗传相关性。孙逸凡等^[11]用 200 份大麦种质接种叶斑病强致病株进行抗病性鉴定,结合 Illumina 9K SNP 芯片进行 GWAS 分析,共检测到 12 个与大

麦叶斑病抗性相关的 SNP 位点。Hu 等^[12]通过花麦 11 和花麦 6 配置杂交组合得到 122 个双单倍体系,结合 9 680 个 SNP 位点对 14 个农艺性状进行 GWAS 分析,鉴定出 913 个与农艺性状显著相关的 SNP 位点,其中 39 个位点在多个环境和分析模型中被重复检测到,并通过基因注释鉴定出 10 个候选基因。

全基因组关联分析以连锁不平衡为基础,利用高密度 SNP 标记鉴定群体内目标性状和遗传变异之间的相关性,现在已广泛应用于水稻^[13]、玉米^[14]、大豆^[15]、花生^[16]、小麦^[17]等农作物。本研究通过测定 240 份大麦材料的 8 个主要农艺性状(株高、穗长、芒长、有效分蘖数、总分蘖数、穗粒数、穗粒重和千粒重)并结合大麦 40K SNP 芯片进行 GWAS 分析,获得与各农艺性状显著关联的 SNP 标记,以期发掘与大麦主要农艺性状显著相关的 QTLs,并筛选出“一因多效”的显著 SNP 标记,为大麦品种改良和种质创新提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验以省部共建干旱生境作物学国家重点实验室、作物种质创新实验室提供的 240 份大麦品种(系)为材料,其中包括 166 份二棱大麦,74 份六棱大麦,来源于国内和国外的数量分别为 180 份和 60 份,供试材料信息见表 1。

1.2 试验设计

试验材料于 2022 年 3 月下旬分别在甘肃武威黄羊镇(102°85'E,37°68' N)和金昌永昌县(102°43'E、

表 1 供试大麦材料
Table 1 Barley materials in this study

编号 Code	材料名称 Accession	来源 Source	棱形 Row type	编号 Code	材料名称 Accession	来源 Source	棱形 Row type
S1	ZY5-130R2218	国内 Domestic	2	S121	青永 4026 Qingyong 4026	国内 Domestic	2
S2	27-22VR24W	国外 Foreign	2	S122	浙农大 2 Zhenongda 2	国内 Domestic	2
S3	ZY51-浦麦 1 号 ZY51-Pumai 1	国内 Domestic	2	S123	美 32/I America 32/I	国外 Foreign	2
S4	法儿菲特 Faerfeite	国内 Domestic	2	S124	浙农 15 Zhenong 15	国内 Domestic	2
S5	甘啤 3 号 Ganpi 3	国内 Domestic	2	S125	鉴 19 Jian 19	国内 Domestic	2
S6	黄芒大麦 Huangmangdamai	国内 Domestic	6	S126	08 京-288 08Jing-288	国内 Domestic	6
S7	北青 88 Beiqing 88	国内 Domestic	6	S127	08 京-319 08Jing-319	国内 Domestic	6
S8	ZDM04263	国内 Domestic	2	S128	青 426 Qing426	国内 Domestic	6
S9	ZY61-2141V005W	国内 Domestic	2	S129	西-2915 Xi-2915	国内 Domestic	6
S10	0010-18	国外 Foreign	2	S130	美 42 America 42	国外 Foreign	6
S11	ZY25-K11-DAMA	国内 Domestic	2	S131	美 37 America 37	国外 Foreign	2
S12	美 22 America 22	国外 Foreign	2	S132	08 京-306 08Jing-306	国内 Domestic	2
S13	美 25 America 25	国外 Foreign	2	S133	美 19 America 19	国外 Foreign	2
S14	3WNG	国外 Foreign	2	S134	驻大麦 7 号 Zhudamai 7	国内 Domestic	2
S15	ZDM04810	国内 Domestic	6	S135	周麦 02 Zhoumai 02	国内 Domestic	2
S16	ZDM08190	国内 Domestic	6	S136	ZDM01224	国内 Domestic	2
S17	ZDM01313	国内 Domestic	6	S137	扬饲麦 3 号 Yangsimai 3	国内 Domestic	2
S18	ZDM06487	国内 Domestic	2	S138	陇啤 1 号 Longpi 1	国内 Domestic	2
S19	ZDM05042	国内 Domestic	6	S139	苏啤 3 号 Supi 3	国内 Domestic	2
S20	ZDM07388	国内 Domestic	2	S140	美 5 America 5	国外 Foreign	2
S21	ZDM08135	国内 Domestic	2	S141	垦啤麦 2 号 Kenpimai 2	国内 Domestic	6
S22	ZDM03239	国内 Domestic	6	S142	美 14 America 14	国外 Foreign	2
S23	ZDM08088	国内 Domestic	6	S143	盐品 08-12 Yanpin 08-12	国内 Domestic	2
S24	21099-2316	国外 Foreign	6	S144	ZY49-西-2900 ZY49-Xi-2900	国内 Domestic	2
S25	ZDM05475	国内 Domestic	6	S145	美 18/I America 18/I	国外 Foreign	2
S26	Z122VD24W	国内 Domestic	2	S146	青 0059 Qing 0059	国内 Domestic	6
S27	ZY144-G0677	国内 Domestic	2	S147	黄长尖大麦 Huangchangjian barley	国内 Domestic	2
S28	ZY170-G068270180	国内 Domestic	2	S148	美 1612 America 1612	国外 Foreign	2
S29	ZDM08070	国内 Domestic	6	S149	美 17 America 17	国外 Foreign	2
S30	蒙啤 3 号 Mengpi 3	国内 Domestic	6	S150	08 京-0369-1 08Jing-0369-1	国内 Domestic	2
S31	WDM06805	国外 Foreign	6	S151	斯库那 Schooner	国外 Foreign	2
S32	Stem	国外 Foreign	2	S152	美 25 America 25	国外 Foreign	2
S33	WDM00796	国外 Foreign	2	S153	08 京-825 08Jing-825	国内 Domestic	2
S34	WDM21804	国外 Foreign	2	S154	西安 91-2 Xian 91-2	国内 Domestic	2
S35	Z220V015W	国内 Domestic	2	S155	苏啤 4 号 Supi 4	国内 Domestic	2
S36	WDM1950	国外 Foreign	2	S156	美 31/I America 31/I	国外 Foreign	2
S37	ZZNN62660	国内 Domestic	2	S157	美 1 America 1	国外 Foreign	2
S38	ZDM6550	国内 Domestic	2	S158	ZDM03581	国内 Domestic	2
S39	ZDM5188	国内 Domestic	2	S159	ZDM05863	国内 Domestic	2
S40	ZDM6170	国内 Domestic	6	S160	ZDM037S4107	国内 Domestic	2
S41	ZDM08664	国内 Domestic	6	S161	ZDM02065	国内 Domestic	6
S42	ZDM10027	国内 Domestic	6	S162	ZDM00128	国内 Domestic	2
S43	ZYM742	国内 Domestic	6	S163	ZDM02894	国内 Domestic	2
S44	ZY164-BONC7-87	国内 Domestic	2	S164	ZDM00513	国内 Domestic	2
S45	ZYM0974	国内 Domestic	2	S165	ZDM01798	国内 Domestic	2

(续表 1 Continued table 1)

编号 Code	材料名称 Accession	来源 Source	棱形 Row type	编号 Code	材料名称 Accession	来源 Source	棱形 Row type
S46	ZY87-4891	国内 Domestic	2	S166	ZDM6552	国内 Domestic	2
S47	ZY45-1451035W	国内 Domestic	2	S167	ZDM09978	国内 Domestic	2
S48	WDM0491	国外 Foreign	6	S168	ZDM5455	国内 Domestic	6
S49	WDM01953	国外 Foreign	6	S169	ZDM10004	国内 Domestic	6
S50	ZDM10060	国内 Domestic	2	S170	ZDM08845	国内 Domestic	6
S51	ZDM0404	国内 Domestic	6	S171	ZDM10064	国内 Domestic	6
S52	ZDM6470	国内 Domestic	6	S172	Z16	国内 Domestic	2
S53	ZDM06415	国内 Domestic	6	S173	ZDM03637	国内 Domestic	2
S54	ZYM2510	国内 Domestic	2	S174	ZDM01278	国内 Domestic	2
S55	ZY121-9918-3	国内 Domestic	2	S175	ZDM01419	国内 Domestic	6
S56	ZYM0890	国内 Domestic	6	S176	ZDM05244	国内 Domestic	6
S57	spettam	国外 Foreign	2	S177	ZDM01082	国内 Domestic	2
S58	ZDM0004	国内 Domestic	2	S178	ZDM00062	国内 Domestic	2
S59	ZDM10038	国内 Domestic	2	S179	ZD2751405	国内 Domestic	6
S60	ZY62-86-5093	国内 Domestic	2	S180	ZDM5169	国内 Domestic	2
S61	蒙啤 1 号 Mengpi 1	国内 Domestic	2	S181	ZDM5187	国内 Domestic	6
S62	ZDM16414	国内 Domestic	2	S182	ZDM5166	国内 Domestic	2
S63	ZDM090075	国内 Domestic	2	S183	ZDM390404	国内 Domestic	6
S64	ZDM5160	国内 Domestic	2	S184	ZDM5108	国内 Domestic	6
S65	美 26 America 26	国外 Foreign	2	S185	ZDM9311	国内 Domestic	6
S66	美 8 Mei 8	国外 Foreign	2	S186	ZDM5492	国内 Domestic	6
S67	ZDM6152	国内 Domestic	6	S187	ZDM01366	国内 Domestic	6
S68	ZDM0400	国内 Domestic	6	S188	ZDM06162	国内 Domestic	6
S69	ZDM6401	国内 Domestic	6	S189	苏盐 005 Suyan 005	国内 Domestic	6
S70	乐啤 4 号 Lepi 4	国内 Domestic	2	S190	ZDM01201	国内 Domestic	6
S71	ZDM5199	国内 Domestic	6	S191	ZDM20057W	国内 Domestic	2
S72	ZDM03645	国内 Domestic	6	S192	ZY22-83 观-30 ZY22-83Guan-30	国内 Domestic	2
S73	ZDM03835	国内 Domestic	6	S193	0020-4	国外 Foreign	2
S74	ZDM04094	国内 Domestic	6	S194	ZY9-3-096	国内 Domestic	6
S75	ZDM5453	国内 Domestic	2	S195	08 京-309 08Jing-309	国内 Domestic	2
S76	ZDM01837	国内 Domestic	2	S196	宝鸡 Baoji	国内 Domestic	2
S77	ZDM515	国内 Domestic	6	S197	NFC-Tcccple	国外 Foreign	2
S78	美 45 America 45	国外 Foreign	2	S198	12-p108	国外 Foreign	2
S79	ZDM5192	国内 Domestic	6	S199	黑大麦诱变-1 Heidamaiyoubian-1	国内 Domestic	2
S80	晚熟 a907 Wanshu a907	国内 Domestic	2	S200	WDM06690	国外 Foreign	6
S81	ZDM5151	国内 Domestic	6	S201	大麦 11 Damai 11	国内 Domestic	6
S82	20901M061M	国外 Foreign	6	S202	WDM06933	国外 Foreign	6
S83	华中农大 Huazhongnongda	国内 Domestic	2	S203	韭岐 12 号 Jiuqi 12	国内 Domestic	6
S84	12-D3928888	国外 Foreign	2	S204	12-PR40-大麦 12-PR40-Damai	国外 Foreign	6
S85	08 京-118 08Jing-118	国内 Domestic	2	S205	ZY157-60477071v	国内 Domestic	6
S86	08 京-222 08Jing-222	国内 Domestic	2	S206	Z140v015w	国内 Domestic	2
S87	单 2 Dan 2	国内 Domestic	2	S207	内 0807-36 Nei 0807-36	国内 Domestic	2
S88	08 京-329 08Jing-329	国内 Domestic	2	S208	9910-49	国外 Foreign	2

(续表 1 Continued table 1)

编号 Number	材料名称 Accession	来源 Source	棱形 Row type	编号 Number	材料名称 Accession	来源 Source	棱形 Row type
S89	甘啤 5 号 Ganpi 5	国内 Domestic	2	S209	ZY102-RcsEARCN	国内 Domestic	6
S90	黑龙江 123 Heilongjiang 123	国内 Domestic	2	S210	ZY46-菲特 36 ZY46-Feite 36	国内 Domestic	2
S91	鄂 58288 E 58288	国内 Domestic	2	S211	8810-31-3	国外 Foreign	2
S92	08 京-P48 08Jing-P48	国内 Domestic	2	S212	ZYM0031	国内 Domestic	2
S93	ZYM963	国内 Domestic	2	S213	WDM05667	国外 Foreign	6
S94	2019-DM-0119	国内 Domestic	2	S214	ZY95-04R1213	国内 Domestic	2
S95	富士二条 Fushi 2	国外 Foreign	2	S215	2019-DM-0132	国内 Domestic	2
S96	12-03101	国外 Foreign	6	S216	ZY07-Z0260151R	国内 Domestic	6
S97	北青 1 号 Beiqing 1	国内 Domestic	6	S217	SCARLETT	国外 Foreign	2
S98	ZYP4-Z033120555	国内 Domestic	2	S218	ZY71-Z141V027W	国内 Domestic	2
S99	015-宝丹 015-Baodan	国内 Domestic	2	S219	ZDM0630	国内 Domestic	2
S100	80544	国外 Foreign	2	S220	TDCADA	国外 Foreign	2
S101	丹青 1 号 Danqing 1	国内 Domestic	2	S221	嘉士伯 3 Carlsberg 3	国外 Foreign	2
S102	川农大 5 号 Chuannongda 5	国内 Domestic	2	S222	ZY56-BYTCT18	国内 Domestic	2
S103	丹青 4 号 Danqing 4	国内 Domestic	2	S223	ZYM0207	国内 Domestic	2
S104	ZYM00957	国内 Domestic	6	S224	美 3312 America 3312	国外 Foreign	2
S105	舟麦 2 号 Zhoumai 2	国内 Domestic	2	S225	ZY86-B0NT36	国内 Domestic	2
S106	120	国外 Foreign	2	S226	ZY51-0014-28	国内 Domestic	2
S107	美 20 America 20	国外 Foreign	2	S227	德 13 Germany 13	国外 Foreign	2
S108	美 25/1 America 25/1	国外 Foreign	2	S228	ZY43Y0661V	国内 Domestic	2
S109	云啤 4 号 Yunpi 4	国内 Domestic	2	S229	08 京-307 08Jing-307	国内 Domestic	2
S110	美 15 America 15	国外 Foreign	2	S230	MAPDMMMA	国外 Foreign	2
S111	08 京-341 08Jing-341	国内 Domestic	2	S231	ZY1153-2122V072W	国内 Domestic	2
S112	美 4/I America 4/I	国外 Foreign	2	S232	ZY716-99263	国内 Domestic	2
S113	新啤 2 号 Xinpi 2	国内 Domestic	2	S233	0010-13	国外 Foreign	2
S114	美 4 America 4	国外 Foreign	2	S234	华 6 Hua 6	国内 Domestic	2
S115	嘉士伯 1 Carlsberg 1	国外 Foreign	2	S235	08 京-3599 08Jing-3599	国内 Domestic	2
S116	苏啤 6 号 Supi 6	国内 Domestic	2	S236	08 京-318 08Jing-318	国内 Domestic	2
S117	08 京-211 08Jing-211	国内 Domestic	2	S237	8967-BONCT68	国外 Foreign	2
S118	莫特 44 Mott 44	国外 Foreign	6	S238	Z141V055W	国内 Domestic	2
S119	毛大麦 Maodamai	国内 Domestic	6	S239	12-D320-08 京 12-D320-08Jing	国内 Domestic	2
S120	龙 09026 Long 09026	国内 Domestic	6	S240	08 京-c69 08Jing-c69	国内 Domestic	2

37°47'N)两个试验基地进行播种。每份材料播种 5 行,行长设置为 1.2 m,每行点播 30 粒种子,行间距设置为 20 cm,播种深度为 3~4 cm,小区周围设置保护行,过道宽度为 0.5 m,田间水肥管理、病虫害防治和实践管理均与当地的大田生产管理相一致。

1.3 农艺性状鉴定

在植株成熟期,按照五点取样法,每个供试材料选取 5 株进行考种,分别记录株高、穗长、穗粒数、总分蘖数、有效分蘖数以及芒长,种子脱粒并进行清选、干燥后,利用分析天平对穗粒重、千粒重进行测定,各试验重复 3 次。采用 Excel 2016 对数据进行统计处理和图表绘制,采用 SPSS 22.0

进行方差分析等统计分析,所有性状均取平均值作为最终测量值。

1.4 群体扫描和数据质控

将试验材料种子播种在花盆中,在两叶一心期采集大麦叶片,平整放于牛皮纸袋中,标记好样品名称,使其自然干燥。采用 DNA 提取试剂盒提取供试大麦 DNA,并使用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 完整度和纯度,用 Pultton 超微量分光光度计准确定量所有样品的 DNA 浓度。利用石家庄博瑞迪生物技术有限公司研发的大麦 40K SNP 基因芯片和 Geno Baits 技术对供试群体 DNA 基因扫描分型。使用 Plink 软件对获得的原始 SNP 标记信息进行数据质控,剔除次等位基

因频率小于 5%、缺失率大于 20%、杂合比例大于 30% 的位点以及个体 SNP 缺失大于 2% 的个体。使用 R 软件提取染色体 SNP 标记分布情况并绘制标记密度图。

1.5 LD 分析

使用 Vcf tools 软件提取供试群体的 SNP 信息,利用 Ubuntu 虚拟系统环境下的 Pop LD decay 程序包计算关联群体的 LD 距离,并绘制 LD 衰减图。

1.6 主成分、亲缘关系及群体结构分析

利用 TASSEL 5.0 软件对关联群体进行主成分(PCA)分析获得主成分得分表,通过 Kinship 分析获得亲缘关系矩阵(K 矩阵),通过 R 软件绘制 PCA 和亲缘关系热图。利用 Admixture 对关联群体进行群体结构分析,并绘制群体结构分析图。

1.7 全基因组关联分析

以 TASSEL 5.0 软件分析得到的主成分得分表和亲缘关系矩阵作为协变量进行基于混合线性模型(mixed linear model, MLM)的全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS),显著性阈值设置为 $P \leq 4$,利用 R 软件将分析结果可视化为 Q-Q 图和曼哈顿图。通过对比 GWAS 分析得到的显著 SNP 位点信息,利用 PopLDdecay 软件对质控后的高质量 SNP 标

记的关联群体的 LD 进行估计。当 r^2 的截距设为 0.32 时,关联群体的平均 r^2 值约为 150 kb。以显著 SNP 位点上下 150 kb 作为 LD 衰减距离来确定 QTL 区间,采用 MQM mapping 分析方法^[18],分别挖掘出与多个农艺性状显著关联以及不同环境点下共同检测到的 QTL 位点。

2 结果分析

2.1 不同大麦材料 8 个农艺性状表型统计分析

对两个环境点下 240 份大麦材料的农艺性状进行统计,结果(表 2)表明,在黄羊和永昌两个环境点,二棱大麦和六棱大麦有效分蘖数的变异系数最大,分别为 38.56% 和 35.99%(黄羊)、36.21% 和 31.35%(永昌),说明有效分蘖数在表型性状中的遗传变异最丰富;二棱大麦和六棱大麦千粒重的变异系数最小,分别为 13.31% 和 15.94%(黄羊)、13.84% 和 14.09%(永昌),说明千粒重的变异程度最小,千粒重受其他条件影响较小。8 个产量性状在两个试验点中存在明显差异,在永昌试验点中二棱和六棱大麦各参试性状的平均值均高于黄羊试验点,而永昌试验点二棱和六棱大麦各产量性状的变异系数均低于黄羊试验点,说明永昌试验点更适合不同品种(系)的大麦生长发育。

表 2 供试材料 8 个农艺性状表型的描述性统计

Table 2 Descriptive statistics of eight agronomic traits and phenotypes of the tested materials

类型 Type	参数 Parameter	PH/cm		SL/cm		AL/cm		PTN		TTN		KN		SGW/g		TKW/g	
		HY	YC	HY	YC	HY	YC	HY	YC	HY	YC	HY	YC	HY	YC	HY	YC
二棱大麦 Two-rowed barley	平均值 Mean	54.11	58.41	8.60	8.90	10.90	12.17	21.00	21.60	23.11	23.79	25.16	26.66	1.18	1.39	47.69	48.80
	最大值 Max.	70.00	77.4	13.00	18.00	23.50	20.00	65.00	60.00	67.00	64.50	37.60	42.00	2.07	3.27	74.97	66.60
	最小值 Min.	32.00	24.00	2.70	4.00	6.00	6.67	5.50	6.00	7.50	8.00	14.00	12.00	0.63	0.57	30.56	18.90
	标准差 SD	8.65	9.03	3.00	2.90	2.64	2.86	8.10	7.82	8.20	7.99	5.74	5.89	0.34	0.39	6.65	6.76
	极差 Range	38.00	53.40	10.00	14.00	17.50	13.33	60.00	54.00	59.50	56.50	23.60	30.00	1.44	2.70	44.41	47.70
	变异系数 CV/%	15.99	15.46	35.00	33.00	24.10	23.51	39.00	36.20	35.48	33.58	22.82	22.10	28.54	27.85	13.94	13.80
六棱大麦 Six-rowed barley	平均值 Mean	63.16	63.38	10.00	12.00	8.30	9.35	17.00	16.70	18.50	19.02	50.06	56.46	2.11	2.34	43.00	44.30
	最大值 Max.	80.90	89.33	21.00	18.00	14.00	14.50	28.00	30.00	29.50	33.67	75.90	75.00	3.87	3.18	58.80	60.90
	最小值 Min.	32.00	49.67	4.10	7.00	3.00	2.00	4.00	8.33	5.00	10.33	20.20	32.33	0.78	1.25	24.62	28.60
	标准差 SD	10.11	8.94	3.20	2.90	1.91	2.10	6.00	5.23	6.02	5.46	13.69	9.04	0.66	0.51	6.85	6.24
	极差 Range	48.90	39.67	17.00	11.00	11.00	12.50	24.00	21.70	24.50	23.33	55.70	42.67	3.09	1.93	34.26	32.40
	变异系数 CV/%	16.02	14.11	32.00	25.00	23.00	22.46	36.00	31.40	32.53	28.72	27.35	16.01	31.50	21.93	15.94	14.10

HY:黄羊;YC:永昌;PH:株高;SL:穗长;AL:芒长;PTN:有效分蘖数;TTN:总分蘖数;KN:穗粒数;SGW:穗粒重;TKW:千粒重。下同。

HY: Huangyang; YC: Yongchang; PH: Plant height; SL: Spike length; AL: Awn length; PTN: Productive tiller number; TTN: Total tillering number; KN: Kernel number; SGW: Spike grain weight; TKW: Thousand-kernel weight. The same in tables 3, 4, 6, and 7.

正态检验结果(表 3)显示,各性状的偏度系数和峰度系数的绝对值均小于 1,表明 240 份大麦品种(系)在两个环境点中株高、穗长、芒长、有效分蘖数、总分蘖数、穗粒数、穗粒重、千粒重 8 个主要农艺性状均呈正态分布,属于受多基因控制的数量性状。

表 3 两个环境下 240 份大麦材料表型性状分布的正态检验
Table 3 Normal test of phenotypic character distribution of the 240 barley materials in two environments

性状 Trait	偏度系数 Skewness		峰度系数 Kurtosis		广义 遗传力 H^2
	黄羊 HY	永昌 YC	黄羊 HY	永昌 YC	
PH	-0.39	-0.01	-0.39	-0.15	0.95
SL	0.94	0.91	0.51	0.62	0.97
AL	0.03	0.78	0.98	0.89	0.95
PTN	0.67	0.47	0.97	0.95	0.98
TTN	0.63	0.43	0.87	0.47	0.98
KN	0.98	0.80	0.12	-0.64	0.98
SGW	0.99	0.68	0.96	-0.46	0.79
TKW	0.08	-0.63	0.95	0.94	0.96

利用方差分析来检测环境、基因型以及环境与基因型互作对 240 份大麦材料农艺性状的影响(表 4),发现株高、穗长、芒长、有效分蘖数、总分蘖数、穗粒数和千粒重在环境间、品种(系)间以及环境与品种(系)的互作中均存在极显著差异。而穗粒重只在品种(系)间存在显著差异,在环境间以及环境与品种(系)的互作中均无显著差异。这说明穗粒重受品种(系)自身遗传因素的影响显著,而受外部生长环境的影响以及环境与品种(系)间的互作影响不显著;其余 7 个农艺性状同时受外部环境、基因型和环境与基因型互作的影响。

2.2 SNP 标记分析

使用 Plink 软件对获得的基因型数据进行质控,剔除次等位基因频率小于 5%、缺失率大于 20%、杂合比例大于 30% 的位点以及个体 SNP 缺失大于 2% 的个体,最终得到 138 634 个高质量 SNP 标记。每条染色体上的 SNP 标记数目差异较大(表 5),从 13 194~24 662 个。物理图谱总长度 4 582.73 Mb,标记平均密度为每 Mb 30.11 个(表 5)。其中,5H 染色体上密度最大,4H 染色体上密度最小。

表 4 240 份大麦材料农艺性状的方差分析

Table 4 Variance analysis of agronomic traits of the 240 barley materials

变异来源 SOV	PH	SL	AL	PTN	TTN	KN	SGW	TKW
环境点 Environment(E)	3 071.60**	86.34**	94.52**	58.22**	146.17**	3 320.86**	2.84	496.88**
基因型 Genotype(G)	372.87**	54.54**	36.16**	294.22**	301.46**	1 045.40**	6.27*	191.79**
E×G	243.09**	21.42**	18.07**	55.71**	58.30**	304.17**	5.38	110.99**

* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平显著。

* and ** indicate significance at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

表 5 每条染色体的 SNP 标记数目及密度

Table 5 Number and density of SNP markers of each chromosome

染色体 Chromosome	SNP 数目 Number of SNPs	长度 Length/Mb	每 Mb 密度 Density per Mb
1H	16 106	558.39	28.84
2H	24 662	767.60	32.13
3H	23 005	699.59	32.88
4H	13 194	646.89	20.39
5H	22 678	670.01	33.85
6H	17 445	583.31	29.90
7H	21 544	656.94	32.79

2.3 LD 分析

利用 Pop LD decay 程序包计算关联群体的连锁不平衡平均衰减距离,LD 分析结果显示,当 r^2 的截距设为 0.32 时,关联群体的平均 r^2 值约为 150 kb(图 1),作为后续确定 QTL 位点的依据。

2.4 主成分和群体结构分析

使用 Admixture 软件对 240 份大麦材料质控后的基因型进行群体结构分析,群体数目设定为 2~11,当 K 值在 10 时交叉错误率(cross-validation error,CV)值最小(图 2A),故最佳群体数量设定为 10。群体遗传结构图(图 3)显示,240 份材料大致分为 10 个亚群,分别包含 23、33、42、14、

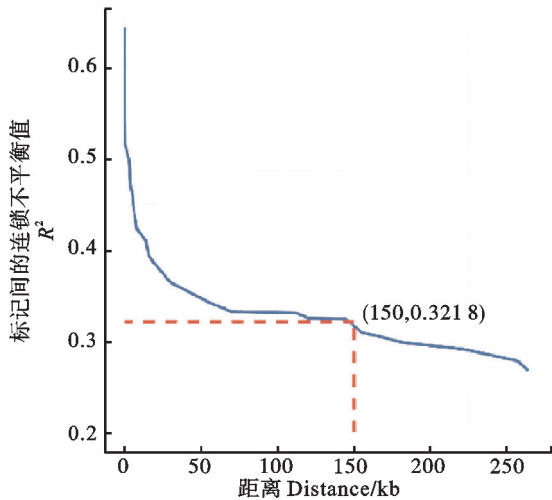


图 1 240 份大麦材料的群体连锁不平衡 (LD)
Fig. 1 Population linkage disequilibrium (LD) of the 240 barley accessions

34、9、18、26、29 和 12 份大麦材料。亚群 1、3、5、9 和亚群 10 主要为来自国内的二棱材料,亚群 2、6、7 是以国内的六棱品种(系)为主体的群体,亚群 4 绝大部分为国外六棱材料,亚群 8 主要是来自国外的二棱材料。结果表明,亚群间品种(系)表型不具有显著性。当大麦材料在所属亚群中的

Q(第 i 自交系其基因组变异源于第 k 群体的概率) ≥ 0.6 时,可以判断该大麦材料来源相对单一,若小于 0.6 则认为有混合来源^[19]。本试验通过对 240 份材料的 Q 值进行统计分析,发现有 142 份材料的 $Q \geq 0.6$, 占总材料的 59.17%, 表明这些供试大麦材料中亲缘关系较为单一的材料较多。主成分分析如图 2B 示,两个材料之间的距离越小时,两两之间的遗传背景越接近,相反,两个材料中的 SNP 位点信息差别越明显,两个材料之间的距离越大,说明两个样本遗传背景越远。主成分 (PCA) 投影结果显示,PC1 占总数的 22.15%, 说明两边的差异可以解释所有分析结果的 22.15%, PC2 表示两边的差异中可以解释所有分析结果 6.54%, PC3 表示两边的差异可以解释所有分析结果的 5.21%。

2.5 亲缘关系分析

240 份大麦材料的亲缘关系图(图 4)显示,整个群体的亲缘关系较远,具有足够的遗传差异性,符合进行全基因组关联分析的要求。

2.6 全基因组关联分析

使用 TASSEL 5.0 软件对两个环境点下的 240 份大麦材料的 8 个农艺性状进行基于 MLM 模型的全基因组关联分析,显著性阈值设置为 $-\log_{10} P \geq 4$,

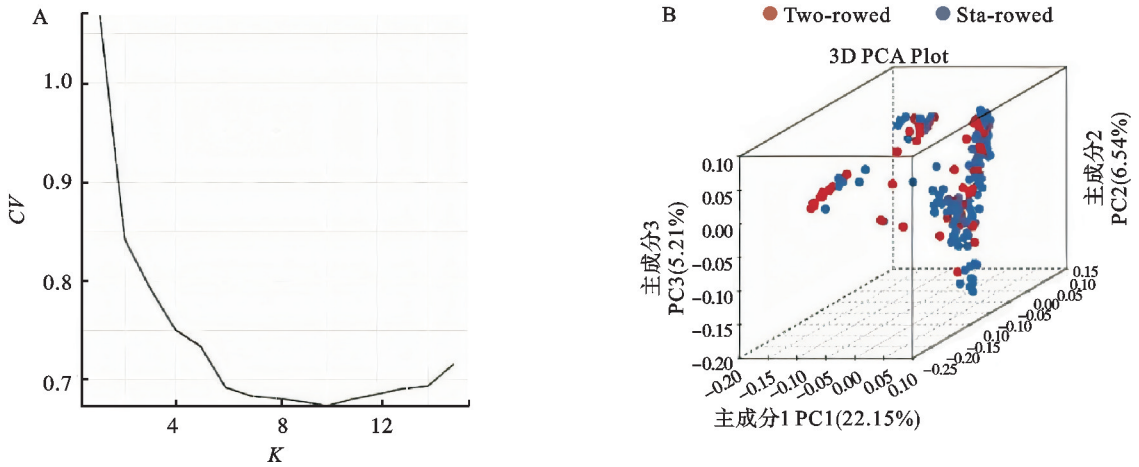


图 2 CV 值随 K 值变化折线图(A)和 PCA 图(B)
Fig. 2 Line chart(A) and PCA chart(B) for CV value versus K value

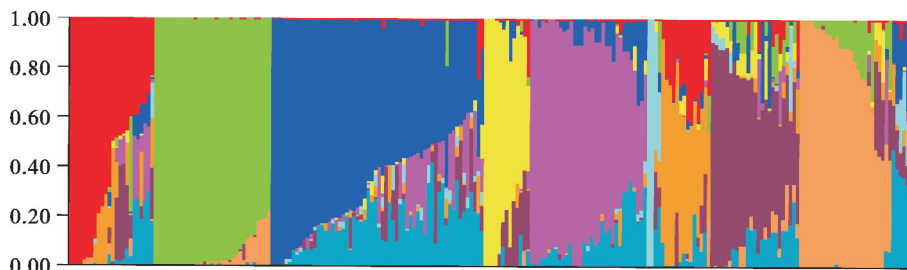


图 3 240 份大麦材料的群体结构
Fig. 3 Population structure of the 240 barley materials

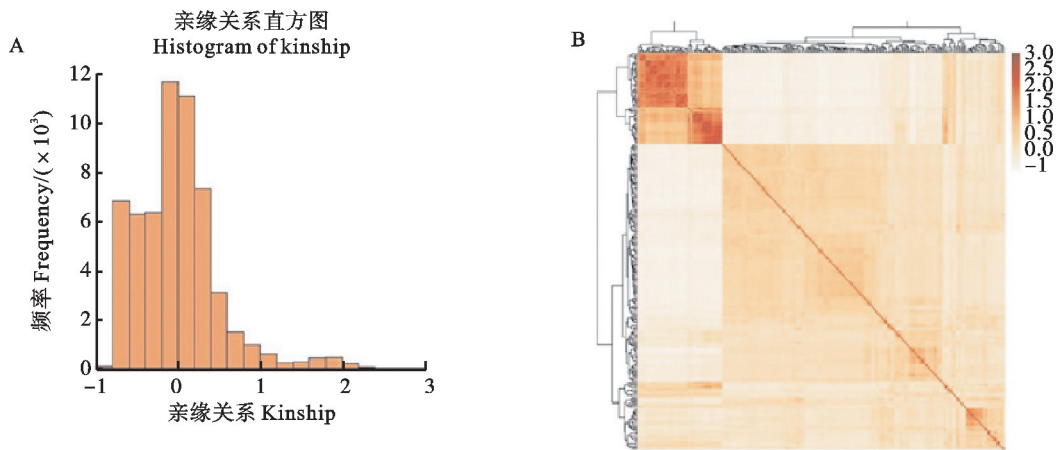


图 4 240 份大麦材料的亲缘关系频率图(A)和亲缘关系热图(B)

Fig. 4 Frequency plot of relatives(A) and kinship heatmap(B) of the 240 barley materials

在两个环境点中共筛选到 118 个与农艺性状显著相关的 SNP 标记(图 5),其中检测到与株高显著相关的位点 7 个,与穗长显著相关的 6 个,与芒长相关的 6 个,与有效分蘖数相关的 6 个,与总分蘖数相关的 5 个,与穗粒数相关的 11 个,与穗粒重相关的 18 个,与千粒重相关的 59 个。这 118 个显著性 SNP 标记分布在大麦的 7 条染色体上,其中 3H 染色体上的显著性 SNP 标记数目最多,有 48 个;1H、2H、4H、5H、6H 和 7H 染色体上分别有 17、15、3、11、16 和 8 个显著性 SNP 位点。黄羊环境点关联到 28 个显著的 SNP 位点,永昌环境点关联到 90 个显著的 SNP 位点,其中 1 个显著的 SNP 位点在两个环境中都可以检测到,通过比对还发现有 6 个 SNP 位点可同时控制两个农艺性状,2 个 SNP 位点可同时控制 3 个农艺性状。

2.7 QTL 分析

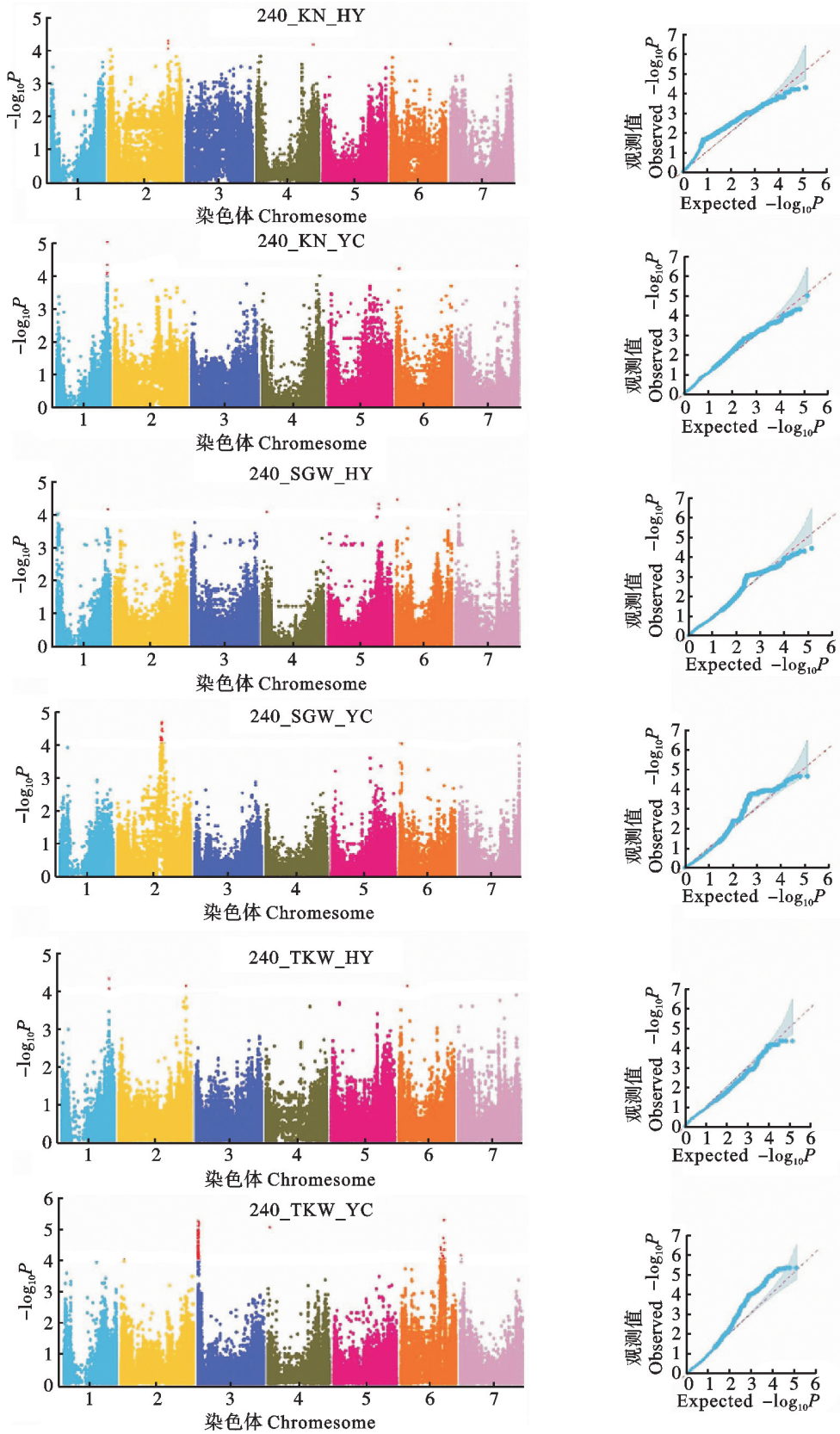
以衰减距离上下 150 kb 范围来确定 QTL 区间,确定了 118 个显著 SNP 位点对应 24 个 QTL (表 6),其中控制株高的 QTL 有 2 个,控制穗长的 QTL 有 1 个,控制芒长的 QTL 有 2 个,控制有效分蘖数的 QTL 有 2 个,控制总分蘖数的 QTL 有 1 个,控制穗粒数的 QTL 有 4 个,控制穗粒重的 QTL 有 10 个,控制千粒重的 QTL 有 8 个。在黄羊和永昌环境点中稳定的 QTL 有 1 个,为 QTL24,其余 23 个为单环境点的 QTL。株高、穗长、有效分蘖数和总分蘖数只在一个环境点存在 QTL 位点,其余 4 个农艺性状分布在两个环境点不同 QTL 位点中。

2.8 候选基因的组织表达模式

通过 BARLEX 网站(<http://barleyexp.com/>)提取上述基因(*HORVU1Hr1G08366* 和 *HORVU2Hr1G066830* 等 6 个基因在不同组织均未检测到)在大麦栽培品种 Morex 的 16 个不同时期组织器官的 FP-KM (Fragments per kilobase of transcript per million mapped reads) 值,利用 TBtools 中的 Heatmap 插件绘制热图^[20]。对上述基因在不同组织及不同发育时期的表达模式进行分析,结果显示(图 6),*HORVU1Hr1G083840* 与 *HORVU3Hr1G004140* 基因在这些组织中均有非常高的表达量,表明这两个基因对大麦生长发育有重要的作用;*HORVU1Hr1G083700*、*HORVU2Hr1G065480*、*HORVU2Hr1G065840* 等基因在这些组织中表达量极低,甚至不表达;*HORVU1Hr1G083840* 基因在胚芽和根的表达量明显高于其在花序等组织中的表达量,*HORVU3Hr1G004140* 基因则在籽粒中的表达量明显高于其他组织,而且随着籽粒的发育而降低。总的来说,*HORVU1Hr1G083840* 与 *HORVU3Hr1G004140* 基因的表达具有明显的组织特异性,而且在不同的发育阶段其表达量也不同,进一步证实了这两个基因在大麦的生长发育等方面发挥着特定作用。

2.9 “一因多效”SNP 位点

通过比对 GWAS 分析获得的 118 个显著 SNP 标记,其中有 6 个 SNP 位点可同时控制两个与产量相关的性状,2 个显著的 SNP 位点可同时控制 3 个与产量相关的性状。6H 染色体上的 chr6H_29889835 标记在黄羊环境点同时控制穗粒重和千粒重;1H 染色体上的 chr1H_532258527 标记和



KN:穗粒数;SGW:穗粒重;TKW:千粒重。HY:黄羊;YC:永昌。

KN: Kernel number; SGW: Spike grain weight; TKW: Thousand-kernel weight. HY: Huangyang environment site; YC: Yongchang environment site.

图 5 部分农艺性状全基因组关联分析的曼哈顿图和 Q-Q 图

Fig. 5 Manhattan map and Q-Q map for genome-wide association analysis of the selected agronomic traits

表 6 供试大麦材料 8 个农艺性状相关关联的 QTLs
Table 6 QTLs associated with eight agronomic traits of the tested barley materials

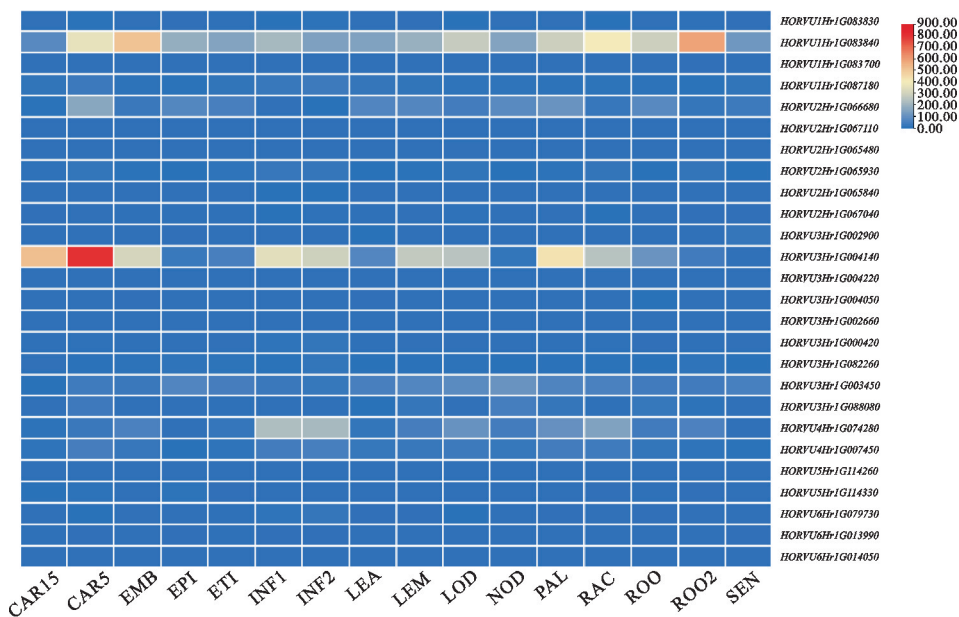
位点 Site	染色体 Chromosome	环境 Environment	标记 Marker	P 值 P value	性状 Trait	基因 ID Gene ID	功能注释 Functional annotation
QTL1	1H	YC	chr1H_532696301	8.67E-05	PH	HORVU1Hr1G083830	核糖体蛋白 L27 家族蛋白 Ribosomal protein L27 family protein
				5.26E-05	AL		
QTL2	1H	YC	chr1H_532698381	8.57E-05	KN	HORVU1Hr1G083840	ATP 合成酶 α/β 家族蛋白 ATP synthase α/β family protein
				8.67E-05	PH		
				3.56E-05	PH	HORVU1Hr1G083700	半乳糖基转移酶家族蛋白 Galactosyl transferase family protein
QTL3	1H	HY	chr1H_532258481	1.03E-05	KN		
				9.38E-05	PH	HORVU1Hr1G083660	通用转录因子 IIIc General transcription factor IIIc
QTL4	2H	YC	chr2H_465507090	7.24E-05	SGW	HORVU1Hr1G087180	同源结构域转录调节因子 Homeodomain-like transcriptional regulator
				2.45E-05	SGW	HORVU2Hr1G066830	核糖体蛋白 L27 家族蛋白 Ribosomal protein L27 family protein
QTL5	2H	YC	chr2H_463350232	2.81E-05	SGW	HORVU2Hr1G066680	木瓜蛋白酶家族半胱氨酸蛋白酶 Papain family cysteine protease
				3.72E-05	SGW	HORVU2Hr1G067110	激酶相互作用家族蛋白 Kinase interacting family protein
QTL6	2H	YC	chr2H_469725355	4.13E-05	SGW	HORVU2Hr1G066830	核糖体蛋白 L27 家族蛋白 Ribosomal protein L27 family protein
				6.68E-05	SGW	HORVU2Hr1G065480	主要促进子超家族蛋白 Major facilitator superfamily protein
QTL7	2H	YC	chr2H_465193301	6.99E-05	SGW	HORVU2Hr1G065930	阳离子外流家族蛋白 Cation efflux family protein
				8.13E-05	SGW	HORVU2Hr1G065820	糖基转移酶家族 61 蛋白 Glycosyltransferase family 61 protein
QTL8	2H	YC	chr2H_449948386	8.13E-05	SGW	HORVU2Hr1G065840	核糖体蛋白 L27 家族蛋白 Ribosomal protein L27 family protein
				8.13E-05	SGW	HORVU2Hr1G065840	核糖体蛋白 L27 家族蛋白 Ribosomal protein L27 family protein
QTL9	2H	YC	chr2H_454729938	8.26E-05	TKW	HORVU2Hr1G067040	推定重组起始缺陷 1 Putative recombination initiation defect 1
				8.26E-05	TKW	HORVU3Hr1G002900	富半胱氨酸受体样蛋白激酶 Cysteine-rich receptor-like protein kinase
QTL10	2H	YC	chr2H_453727585	1.46E-05	TKW	HORVU3Hr1G004140	鲍曼-伯克丝氨酸蛋白酶抑制因子家族 Bowman-Birk serine protease inhibitor family
				1.46E-05	TKW	HORVU3Hr1G004220	磷脂酶 A 2A Phospholipase A 2A
QTL11	3H	YC	chr3H_7592367	1.88E-05	TKW	HORVU3Hr1G004140	鲍曼-伯克丝氨酸蛋白酶抑制因子家族 Bowman-Birk serine protease inhibitor family
				1.88E-05	TKW	HORVU3Hr1G004140	鲍曼-伯克丝氨酸蛋白酶抑制因子家族 Bowman-Birk serine protease inhibitor family
QTL12	3H	YC	chr3H_11037801	3.78E-05	TKW	HORVU3Hr1G004220	磷脂酶 A 2A Phospholipase A 2A
				3.78E-05	TKW	HORVU3Hr1G004220	磷脂酶 A 2A Phospholipase A 2A

(续表 6 Continued table 6)

位点 Site	染色体 Chromosome	环境 Environment	标记 Marker	P 值 P value	性状 Trait	基因 ID Gene ID	功能注释 Functional annotation
QTL13	3H	YC	chr3H_10874679	1.34E-05	TKW	HORVU3Hr1G004050	Myb 结构域蛋白 62 Myb domain protein62
QTL14	3H	YC	chr3H_3653819	2.68E-05	TKW	HORVU3Hr1G001660	含 Agenet 结构域的蛋白 Agenet domain-containing protein
QTL15	3H	YC	chr3H_6781275	8.06E-05	TKW	HORVU3Hr1G002620	碱性螺旋环螺旋 DNA 结合超家族蛋白 Basic helix-loop-helix DNA-binding superfamily protein
QTL16	3H	YC	chr3H_6810570	9.91E-05	TKW	HORVU3Hr1G002660	核苷酸二磷酸-糖转移酶超家族蛋白 Nucleotide-diphospho-sugar transferases superfamily protein
QTL17	3H	HY	chr3H_598506447	7.05E-05	SL	HORVU3Hr1G082260	共济失调突变基因 Ataxia-telangiectasia mutated
QTL18	3H	YC	chr3H_8811405	6.63E-05	TKW	HORVU3Hr1G003450	3'-磷酸肌酸依赖性蛋白激酶 1 3'-phosphoinositide-dependent protein kinase 1
QTL19	3H	YC	chr3H_623418485	5.63E-05	PTN	HORVU3Hr1G003470	基因组 DNA 3 号染色体 Genomic dna chromosome 3
QTL20	4H	HY	chr4H_593640759	1.34E-05	KN	HORVU4Hr1G074280	含双 Clp-N 基序的 P 环 Double Clp-N motif-containing P-loop
QTL21	4H	HY	chr4H_19571690	9.30E-05	SGW	HORVU4Hr1G007450	半胱氨酸蛋白酶超家族蛋白 Cysteine proteinases superfamily protein
QTL22	5H	YC	chr5H_643585693	1.34E-05	PTN	HORVU5Hr1G114260	β -半乳糖苷酶 3 Beta-galactosidase 3
QTL23	6H	HY	chr6H_538650794	6.90E-05	AL	HORVU6Hr1G079730	磷脂酰肌醇 3-和 4-激酶超家族蛋白 Phosphatidylinositol 3- and 4-kinase family protein
QTL24	6H	YC	chr6H_298898835	6.52E-05	KN	HORVU6Hr1G013990	主要促进剂超家族蛋白 Major facilitator superfamily protein
				1.25E-05	TTN	HORVU5Hr1G114330	重金属相关异戊烯化植物蛋白 41 Heavy metal associated isoprenylated plant protein 41
				6.90E-05	AL	HORVU6Hr1G079730	分离酶的同源物 Homolog of separase
				6.52E-05	KN	HORVU6Hr1G013990	具有未知功能域的 F-box 家族蛋白 F-box family protein with a domain of unknown function
				8.42E-05	SGW	HORVU6Hr1G014050	过氧化物酶超家族蛋白 Peroxidase superfamily protein
				8.40E-05	TKW		

PH:株高;AL:芒长;KN:穗粒数;SGW:穗粒重;TKW:千粒重;SL:穗长;PTN:有效分蘖数;TTN:总分蘖数。

PH: Plant height; AL: Awn length; KN: Kernel number; SGW: Spike grain weight; TKW: Thousand-kernel weight; SL: Spike length; PTN: Productive tiller number; TTN: Total tillering number.



CAR15:授粉后第 15 天的籽粒;CAR5:授粉后第 5 天的籽粒;EMB:萌发后 4 d 的胚芽;EPI:授粉后 28 d 的表皮;ETI:黑暗条件下 10 d 的黄花幼苗;INF1:花序(5 mm);INF2:花序(1~1.5 cm);LEA:茎(10 cm 幼苗阶段);LEM:花序(外稃,授粉后 42 d);LOD:花序(浆片,授粉后 42 d);NOD:分蘖(第 3 节);PAL:花序(内稃,授粉后 42 d);RAC:花序(花轴,授粉后 35 d);ROO:授粉后 28 d 的根;ROO2:种子根(茎长 10 cm,幼苗阶段);SEN:授粉后 56 d 的衰老叶片。

CAR15: Developing grain [15 days after pollination (DAP)]; CAR5: Developing grain (5 DAP); EMB: Embryos (4 d dissected from germinating grains); EPI: Epidermal strips (28 DAP); ETI: Etiolated seedling (dark condition, 10 days); INF1: Young developing inflorescences (5 mm); INF2: Developing inflorescences (1–1.5 cm); LEA: Shoots from seedlings (10 cm shoot stage); LEM: Inflorescences (lemma, 42 DAP); LOD: Inflorescences (lodicule, 42 DAP); NOD: Developing tillers (3rd internode); PAL: Inflorescences (palea, 42 DAP); RAC: Inflorescences (rachis, 35 DAP); ROO: Roots (28 DAP); ROO2: Roots from seedlings (10 cm shoot stage); SEN: Senescing leaves (56 DAP).

图 6 部分基因的组织表达
Fig. 6 Tissue expression profile of some genes

表 7 “一因多效”SNP 标记

Table7 SNP markers for pleiotropism loci

环境点 Environmental site	性状 Trait	SNP 标记 SNP marker
HY	SGW & TKW	chr6H_29889835
YC	PH & KN	chr1H_532258527 chr1H_532320552
	PTN & TTN	chr5H_17076531 chr5H_643585693 chr7H_638081934
	PH & AL & KN	chr1H_532696301
HY&YC	KN & SGW & TKW	chr6H_29889835

chr1H_532320552 标记在永昌环境点可同时控制株高和穗粒数;5H 染色体上的 chr5H_17076531 标记、chr5H_643585693 标记和 7H 染色体上的 chr7H_638081934 在永昌环境点同时控制有效分蘖数和总分蘖数;1H 染色体上的 chr1H_532696301 标记在永昌环境点可同时控制株高、芒长和穗粒数三个产量性状;6H 染色体上的 chr6H_29889835 标记在黄羊和永昌两个环境点同时控制穗粒数、穗粒重和千粒重。因此推断这些标记可能是“一因多效”的 SNP 位点(表 7)。这些标记区间内的

基因可为后续发掘控制不同农艺性状的候选基因提供理论依据。

3 讨论

丰富的种质资源是育种的基础,而农艺性状是评价作物种质的直观依据,与产量密切相关^[21]。大麦生产依赖于优良的大麦品种,对其合理利用的前提是正确合理的分析评价不同大麦品种^[22-24]。本研究以 240 份大麦品种(系)为研究对象,综合评价 8 个主要农艺性状,结果显示,各大麦品种(系)的变异系数在不同性状上表现不同,两环境点 8 个农艺性状的变异系数在 13.84%~38.56%之间,其中有效分蘖数的变异最丰富,而千粒重的变异相对较小,表明不同大麦品种(系)的千粒重相对稳定,这与前人研究结果相似^[25-26]。通过对表型数据的分析发现,本研究所用材料的千粒重均低于刘新春等^[27]研究材料的千粒重。从变异系数来看,本研究材料的变异系数均小于上述材料的变异系数。

大麦农艺性状受多种因素的影响,与遗传背景、选育水平以及栽培环境显著相关^[28]。对表型

性状鉴定与分析是研究作物遗传多样性的基本方法和途径,已广泛应用于多种作物^[29-31]。开展遗传多样性研究和综合评价,对掌握物种遗传信息具有促进作用,也为育种工作提供了便利。本研究选择了 240 份不同大麦品种(系)的株高、穗长、芒长、有效分蘖数、总分蘖数、穗粒数、穗粒重和千粒重 8 个农艺性状进行分析,所有的性状均为数量性状,同时受遗传因素和环境因素的影响。广义遗传力反映遗传变异和环境变异的作用,通过计算广义遗传力发现这 8 个数量性状的遗传力均在 70%以上,属于中高遗传力,其中有效分蘖数受遗传因素调控的影响最大,遗传力为 0.98;穗粒重受遗传因素较小,遗传力为 0.78,这与李磊等^[32]以 6 个耐盐性不同的大麦品系按双列杂交组合进行双列分析,最大分蘖数的遗传力相同,在该研究中有效分蘖数的遗传力为 0.98,说明遗传因素是影响该性状的主要因素。

随着分子育种理论和技术的完善,以连锁不平衡为基础的全基因组关联分析已成为发掘植物性状变异遗传位点和机制的一种重要手段。本研究利用 MLM 关联模型鉴定调控大麦主要农艺性状的相关基因或位点,共检测到 118 个显著的 SNP 位点,这些位点分布于 7 条染色体上。除在两个环境点稳定存在的位点,还发现多个“一因多效”位点。在这 118 个显著 SNP 位点中共检测到 24 个 QTL 位点,其中 QTL1、QTL2 和 QTL22 与多个性状相关联,QTL24 在两个环境点中均被检测到。其中,与穗粒重相关联的有 7 个 QTL 位点位于 2H 染色体上,与前人研究结果基本一致^[33]。杨崇毅^[34]利用 MLM 模型对野生大麦的粒长、粒宽和粒厚及千粒重四个籽粒性状进行全基因组关联分析,结果发现 61 个与大麦籽粒大小显著相关的 SNP 位点,并对应 47 个 QTL 位点。通过对 QTL24 进行 BLAST 基因功能注释发现,QTL24 附近的基因 *HORVU6Hr1G013990* 编码 F-box 家族蛋白,在大麦转录数据库(<http://barleyexp.com/>)中提取该基因的表达谱信息发现,其在穗部组织特异性表达。魏春茹等^[35]发现该基因通过泛素蛋白酶体途径(UPP)降解大多数异质蛋白,从而调控大麦穗粒数、穗粒重和千粒重这三个性状。因此,推测该基因可能显著影响大麦穗粒数、穗粒重以及千粒重的变化,故 QTL24 可以作为大麦粒数和粒重性状相关的位点用于后续的研究。本研究检测到与株高相关的基因 *HORVUIHr1G083660* 与 Spielmeier 等^[36]定位到的

Hv2ox4 基因距离较近,对比现有报道和大麦基因组注释信息,获得了一些潜在的候选基因,为后续大麦农艺性状相关基因挖掘提供了重要参考。

本研究 240 份大麦材料中,不同棱形之间的主要农艺性状存在显著差异;两个环境点共鉴定到 118 个与主要农艺性状显著相关的 SNP 位点,其中有 6 个 SNP 位点可同时控制 2 个农艺性状,2 个 SNP 位点可同时控制 3 个农艺性状;118 个 SNP 位点对应 24 个 QTL,其中稳定的 QTL 有 1 个;株高、穗长、有效分蘖数和总分蘖数只在 1 个环境点存在 QTL 位点,其余 4 个农艺性状分布在 2 个环境点不同的 QTL 位点中。

参考文献:

- [1] 孙莉莎,郭铭,司二静,等. 大麦对大麦条纹病菌毒素胁迫的响应[J]. 麦类作物学报,2021,41(3):311.
SUN L S, GUO M, SI E J, et al. Response of barley to toxin stress of barley stripe pathogen [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(3):311.
- [2] 姚琦馥,魏佳泰,李水琴,等. 大麦旗叶长和宽的 QTL 分析[J]. 麦类作物学报,2021,41(11):1366.
YAO Q F, WEI J T, LI S Q, et al. QTL mapping for barley flag leaf length and width [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(11):1366.
- [3] VISHNU R, TATIANA M, ALEXEY F, et al. Toxicity of copper oxide nanoparticles on spring barley (*Hordeum sativum distichum*) [J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 645: 1104.
- [4] XU X, SHARMA R, TONDELLI A, et al. Genome-wide association analysis of grain yield-associated traits in a pan-European barley cultivar collection [J]. *The Plant Genome*, 2018, 11(1):2.
- [5] NISHANTHA M DL C, ZHAO X, JEEWANI D C, et al. Direct comparison of β -glucan content in wild and cultivated barley [J]. *International Journal of Food Properties*, 2018, 21(1):2219.
- [6] SAROJ P K, PRASAD R. Genetic divergence and GGE bi-plot analysis of multi-environment trial data of barley (*Hordeum vulgare* L.) to identify “ideal” genotype [J]. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*, 2021, 14(1):3.
- [7] 杜欢,马彤彤,侯晓梦,等. 20 对大麦株高近等基因系农艺与产量性状差异及相关性分析[J]. 华北农学报,2016, 31(5): 115.
DU H, MA T T, HOU X M, et al. Difference and correlation analysis of agronomic and yield characters in twenty pairs near-isogenic line of plant height of barley [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31(5):115.
- [8] MASSMAN C, MEINTS B, HERMANDEZ J, et al. Genetic characterization of agronomic traits and grain threshability for organic naked barley in the northern United States [J]. *Crop Science*, 2022, 62(2):690.
- [9] 陈燕华,黄大辉,邱永福,等. 水稻主要农艺性状的 QTL 分析[J]. 华南农业大学学报,2014, 35(5):43.
CHEN Y H, HUANG D H, QIU Y F, et al. A QTL analysis of main agronomic characters in rice, *Oryza sativa* [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2014, 35(5):43.
- [10] 田敏,刘新春,潘佳佳,等. 大麦籽粒纤维素、半纤维素含量全基因组关联分析[J]. 作物学报,2023, 49(6):1726.
TIAN M, LIU X C, PAN J J, et al. Genome-wide association analysis of cellulose content and hemicellulose content in

- grains of barley [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(6): 1726.
- [11] 孙逸凡, 黄志磊, 李葆春, 等. 大麦种质资源抗叶斑病评价 [J]. 中国农业科技导报, 2022, 24(11): 43.
SUN Y F, HUANG Z L, LI B C, *et al.* Evaluation of resistance to spot blotch in core germplasm resources [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2022, 24(11): 43.
- [12] HU X, ZUO J F, WANG J B, *et al.* Multi-locus genome-wide association studies for 14 main agronomic traits in barley [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1684.
- [13] HUANG X H, WEI X H, SANG T, *et al.* Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces [J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(11): 963.
- [14] DING J Q, ALI F, CHEN G S, *et al.* Genome-wide association mapping reveals novel sources of resistance to northern corn leaf blight in maize [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 206.
- [15] HWANG E Y, SONG Q J, JIA G F, *et al.* A genome-wide association study of seed protein and oil content in soybean [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 1.
- [16] ZHANG X G, ZHANG J H, HE X Y, *et al.* Genome-wide association study of major agronomic traits related to domestication in peanut [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1611.
- [17] ZEGEYE H, RASHEED A, MAKDIS F, *et al.* Genome-wide association mapping for seedling and adult plant resistance to stripe rust in synthetic hexaploid wheat [J]. *PLoS One*, 2014, 9(8): e105593.
- [18] 薛 曦, 卢东柏, 刘维, 等. 优质稻“粤农丝苗”白叶枯病抗性遗传分析及主效 QTL qBB-11-1 的精细定位 [J]. 作物学报, 2022, 48(9): 2213.
XUE J, LU D B, LIU W, *et al.* Genetic analysis and fine mapping of a bacterial blight resistance major QTL qBB-11-1 in high-quality rice “Yuenong Simiao” [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(9): 2213.
- [19] 司二静, 杨淑莲, 孟亚雄, 等. 大麦蛋白质含量与 SSR 标记的关联分析 [J]. 麦类作物学报, 2019, 39(3): 287.
SI E J, YANG S L, MENG Y X, *et al.* Association analysis between protein content and SSR markers in barley [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(3): 287.
- [20] 王菲菲, 周振祥, 洪 益, 等. 大麦 NF-YC 基因鉴定及在盐胁迫下的表达分析 [J]. 植物学报, 2023, 58(1): 142.
WANG F F, ZHOU Z X, HONG Y, *et al.* Identification of the NF-YC genes in *Hordeum vulgare* and expression analysis under salt stress [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2023, 58(1): 142.
- [21] 马艳明, 姜鸿耀, 张胜军, 等. 新疆冬小麦品种资源主要产量性状全基因组关联分析 [J]. 中国农业科学, 2023, 56(18): 3488.
MA Y M, LOU H Y, ZHANG S J, *et al.* Genome-wide association analysis of yield traits in Xinjiang winter wheat germplasm [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(18): 3488.
- [22] CAMPBELL D R. Using phenotypic manipulations to study multivariate selection of floral trait associations [J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(9): 1558.
- [23] 蔡 羽, 杨 平, 冯宗云. 大麦表型多样性分析及优异饲草种质资源筛选 [J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(4): 921.
CAI Y, YANG P, FENG Z Y. Characterization of phenotypic variation in cultivated barley provided elite genetic germplasm with potential breeding for silage barley [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(4): 921.
- [24] 徐红卫, 陆瑞菊, 刘成洪, 等. 源于大麦 F₁ 小孢子氮胁迫培养自交一代的耐低氮性评价 [J]. 麦类作物学报, 2015, 35(12): 1647.
XU H W, LU R J, LIU C H, *et al.* Evaluation of low nitrogen tolerance of homozygous population derived from F₁ microspore culture under nitrogen stress in barley [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(12): 1647.
- [25] 郜战宇, 王树杰, 冯 辉, 等. 二棱大麦品种(系)的综合评价 [J]. 作物杂志, 2022, (1): 72.
GAO Z N, WANG S J, FENG H, *et al.* Comprehensive evaluation of two-rowed barley varieties (lines) [J]. *Crops*, 2022, (1): 72.
- [26] 刘亚楠, 朱 娟, 吕 超, 等. 二棱大麦种质的综合评价 [J]. 麦类作物学报, 2018, 38(4): 433.
LIU Y N, ZHU J, LÜ C, *et al.* Comprehensive evaluation of two-rowed barley germplasm [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(4): 433.
- [27] 刘新春, 赖运平, 袁金娥, 等. 育成青稞品种的粒型性状的非条件与条件关联分析 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(11): 4616.
LIU X C, LAI Y P, YUAN J E, *et al.* Unconditional and conditional association mapping of grain shape trait in hullless barley [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15(11): 4616.
- [28] 白羿雄, 郑雪晴, 姚有华, 等. 青稞种质资源表型性状的遗传多样性分析及综合评价 [J]. 中国农业科学, 2019, 52(23): 4205.
BAI Y X, ZHENG X Q, YAO Y H, *et al.* Genetic diversity analysis and comprehensive evaluation of phenotypic traits in hullless barley germplasm resources [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2019, 52(23): 4205.
- [29] 杨 斌, 闫 雪, 温宏伟, 等. 不同水分条件下小麦持绿表型性状评价及其与产量相关性研究 [J]. 作物杂志, 2020(4): 46.
YANG B, YAN X, WEN H W, *et al.* Evaluation of phenotypic traits of wheat green holding and its correlation with yield under different water conditions [J]. *Crops*, 2020(4): 46.
- [30] 周 健, 崔 迪, 赵沫敏, 等. 不同年代水稻品种主要农艺性状的表型评价 [J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(6): 1568.
ZHOU J, CUI D, ZHAO Z M, *et al.* Phenotypic evaluation of main agronomic traits in rice varieties that were released over the past few decades [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(6): 1568.
- [31] 王晓鸣, 邱丽娟, 景蕊莲, 等. 作物种质资源表型性状鉴定评价: 现状与趋势 [J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1): 13.
WANG XM, QIU L J, JING R L, *et al.* Evaluation on phenotypic traits of crop germplasm: status and development [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(1): 13.
- [32] 李 磊, 赵擅方, 傅秀云, 等. 盐碱地大麦主要数量性状基因效应分析 [J]. 大麦科学, 2002, (4): 19.
LI L, ZHAO T F, FU X Y, *et al.* Analysis on gene effect of main quantitative traits of barley in saline-alkali land [J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2002, (4): 19.
- [33] XUE D W, ZHOU M X, ZHANG X Q, *et al.* Identification of QTLs for yield and yield components of barley under different growth conditions [J]. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2010, 11(3): 172.
- [34] 杨崇毅. 大麦籽粒大小的全基因组关联分析 [D]. 杭州: 浙江大学, 2019: 41.
YANG C Y. Genome-wide association analysis of barley grain size [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2019: 41.
- [35] 魏春茹, 李虎滢, 田苗苗, 等. 拟南芥 F-box 蛋白家族的功能研究进展 [J]. 西北植物学报, 2017, 37(11): 2303.
WEI C R, LI H Y, TIAN M M, *et al.* Research progress for F-box protein family function in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, 37(11): 2303.
- [36] SPIELMEYER W, ELLIS M, ROBERTSON M, *et al.* Isolation of gibberellin metabolic pathway genes from barley and comparative mapping in barley, wheat and rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109(4): 850.