



全基因组关联分析在小麦育种研究中的应用

李鹏程^{1,2}, 汪军成^{1,2}, 姚立蓉^{1,2}, 司二静^{1,2}, 杨轲^{1,2}, 孟亚雄^{1,2}, 马小乐^{1,2}, 李葆春^{1,3,*},
尚勋武², 王化俊^{1,2,*}

¹省部共建干旱生境作物学国家重点实验室/甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室, 兰州730070

²甘肃农业大学农学院, 兰州730070

³甘肃农业大学生命科学技术学院, 兰州730070

*共同通信作者: 王化俊(huajunwang@sina.com)、李葆春(854685492@qq.com)

摘要: 全基因组关联分析(GWAS)是高效检测不同物种复杂性状的遗传变异, 寻找与之相关联标记或基因的一种分析方法, 在小麦(*Triticum aestivum*)育种中应用广泛。本文阐述了关联分析群体选择、基因型分型、高通量表型鉴定和GWAS统计模型四个方面, 查阅近10年来小麦GWAS相关研究的中英文文献, 从农艺性状、品质性状、生物和非生物胁迫等研究方面进行归纳叙述。讨论并展望GWAS存在的问题以及未来在小麦育种领域的应用前景, 以期为进一步利用GWAS进行小麦遗传改良研究提供依据。

关键词: 全基因组关联分析; 基因型分型; 高通量表型; 统计模型; 小麦育种

Application of genome-wide association studies in wheat breeding

LI Pengcheng^{1,2}, WANG Juncheng^{1,2}, YAO Lirong^{1,2}, SI Erjing^{1,2}, YANG Ke^{1,2}, MENG Yaxiong^{1,2},
MA Xiaole^{1,2}, LI Baochun^{1,3,*}, SHANG Xunwu², WANG Huajun^{1,2,*}

¹State Key Laboratory of Aridland Crop Science/Gansu Provincial Key Laboratory of Crop Improvement & Germplasm Enhancement, Lanzhou 730070, China

²College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

³College of Life Sciences and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

*Co-corresponding authors: Wang HJ (huajunwang@sina.com), Li BC (854685492@qq.com)

Abstract: Genome-wide association studies (GWAS) is an analytical method widely used in wheat (*Triticum aestivum*) breeding for detecting genome-wide genetic variation in complex traits across species and finding associated markers or genes. The paper describes population selection for association analysis, genotyping, high-throughput phenotyping, and statistical models, as well as a review of Chinese and English references on GWAS-related studies in wheat conducted over the last decade years to summarize and describe the studies in terms of agronomic, quality, and biotic and abiotic stress-related traits. Here, existing GWAS problems and potential applications in wheat breeding were discussed and prospected in order to provide a foundation and reference for future research on wheat genetic improvement using GWAS.

Key words: GWAS; genotyping; high-throughput phenotyping; statistical models; wheat breeding

收稿 2022-04-27 修定 2022-10-20

资助 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-05-04B-2)、甘肃省教育厅产业支撑计划项目(2021CYZC-12)、国家自然科学基金项目(31860377)、甘肃农业大学伏羲青年英才计划(Ganfx-03Y06)、甘肃省科技支撑计划项目(1604NKCA052-2)、2023年甘肃省级重点人才项目、甘肃省农业科技支撑项目(KJZC-2023-2)、甘肃省优秀研究生“创新之星”项目(2022CXZXB-028)和甘肃省科技重大专项(17ZD2NA016)。

小麦是世界上约20%人口的主粮作物,迫切需
要大幅提高产量和改善营养品质。据联合国粮农
组织(Food and Agriculture Organization of the United
Nations, FAO)统计,自1960年以来小麦产量虽然有
了明显的提高,但仍然远低于全球人口数量的增
加,预计到2050年全球小麦产量需增加至60%,才
能保证全球人口基本的粮食需求(FAO 2021)。通
过传统育种的方法对小麦进行遗传改良具有挑战
性,其主要原因是小麦基因组庞大(约17 Gb)、重
复序列含量高(>85%),且普通小麦具有三套相似
的亚基因组,组合在一起形成了一个极为复杂的
异源六倍体基因组。同时,这也给全基因组重测序、
遗传多样性分析和来源评估等研究工作带来巨大
困难。在过去的30年里,从限制性片段长度多态性
(RFLP)到外显子捕获分析(P.J.Sharp和陈建利1990;
Saintenac等2011),这些研究使得小麦遗传图谱得
到不断改进,加速了小麦栽培品种的改良选育以
及遗传机理解析。

自上世纪80年代以来,分子标记的发展一直
以优良的统计模型和高速计算机软件为基础,来
检测简单和复杂性状相关的基因组区域。连锁作
图(Linkage mapping)是利用双亲经过有性杂交建
立作图群体并绘制遗传连锁图谱,通过回归分析
来揭示基因组位点与群体表型数据变异之间的遗
传效应(Hu等2020; 朱华忠等2010)。遗传图谱上的
分子标记密度、表型数据质量和作图群体大小是
影响连锁作图的重要因素。此外,连锁作图最大的
问题是所构建的遗传图谱分辨率低。因此,目前利
用全基因组关联作图(association mapping),也称连
锁不平衡作图(linkage disequilibrium mapping, LD
mapping)正广泛用于小麦研究,其主要两大优势:
(1)关联作图以自然群体为研究对象,无需专门构
建作图群体,极大缩减了基因定位的时间和成本;
(2) GWAS利用自然群体在长期进化过程中所累积
的重组信息,进而提高关联作图分辨率,可实现对
数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)或基
因的精细定位(阙青敏等2019)。随着基因型分型
成本的降低和小麦二代测序技术的发展,如SNP芯
片、基于GBS (genotyping by sequencing)的简化基
因组测序和基因组重测序,极大地促进了小麦

GWAS研究(Tibbs Cortes等2021)。同时随着GWAS
统计模型的快速开发,从单位点模型到多位点模
型的应用,使其在很大程度上避免了假阳性和假阴
性的出现(Huang等2019; Yu等2006)。此外,群体结
构(Q)和亲缘关系(K)是影响GWAS准确性的主要
原因,引入Q和K矩阵成分的GWAS模型提高了关
联准确性(Tibbs Cortes等2021)。自第一个小麦关
联图谱绘制以来, GWAS被迅速用来解析各种重要
性状的遗传结构(Breseghele和Sorrells 2006),但由
于GWAS检测到的大多数QTL效应较小,且具有群
体特异性,因此很难准确估计QTL效应大小,这对
该技术应用带来了一些挑战。尽管如此,近10年来,
关于小麦不同性状GWAS的研究已有大量报道。

本文将从关联分析群体的选择、基因型测定、
高通量表型鉴定和统计模型,以及GWAS在小麦农
艺性状、品质性状、生物和非生物胁迫等研究中
的应用进行综述,并对其在未来小麦育种中的应
用进行展望。

1 小麦GWAS研究策略

1.1 关联分析群体的选择

LD是GWAS研究的基础。关联作图是通过不
同群体中获得的表型和基因型信息来剖析性状的
遗传结构(Kaur等2021)。基于LD作图的关联结果
不仅取决于不同基因组区域之间的联系,还取决
于种群结构和种群品系之间的相关性(陈贵菊等
2020)。用于关联作图的群体应具有遗传多样性,
其种群结构可忽略不计,否则可能会导致错误的
关联或聚类。然而,也有研究人员尝试将常规的连
锁作图和关联作图结合起来进行联合连锁关联作
图,既结合了两者的优点又避免了缺点,但此方法
在小麦研究中并没有得到重视(Würschum等2012)。
常规群体中最大的问题是亚群体中可能存在罕见
的等位基因,导致即使涉及大量的群体也会错过
罕见等位基因的定位。然而,多亲群体如多亲本高
级世代互交系(MAGIC)和嵌套联合作图(NAM)群
体(董铮等2022; Sandhu等2021),可以识别罕见变
异,同时保证较高的作图分辨率。MAGIC群体首
先通过多个双亲进行两两杂交,将来自于两个亲
本的杂交F₁代再分别两两杂交产生双交后代,两个

双交后代F₁再进一步杂交, 这样产生的后代就分别来自于8个不同的亲本。这个杂交过程可以持续进行, 以尽可能多的包含亲本材料。最后将复合杂交的后代经过自交或染色体加倍而形成一系列重组自交系(RIL)群体或双单倍体(DH)群体(Kover等2009)。MAGIC群体最早是在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中创制的, 大约来自于19个不同拟南芥材料, 一共包含527个重组自交系, 该群体被用来进行拟南芥QTL性状的精细定位(Kover等2009)。在小麦中有8套MAGIC群体已被用于各种性状的遗传特征分析, 如籽粒蛋白含量、抗病性和产量等(裴婕和余春梅2021)。Mackay等(2014)利用8个不同的骨干亲本开发了小麦MAGIC群体, 用于研究英国和欧洲小麦芒的遗传构成。嵌套联合作图(NAM)群体是一种结合了关联作图和连锁作图优点的复杂性状作图新方法(Sandhu等2021)。NAM群体是不同的骨干亲本材料分别与同一材料做杂交, 然后在杂交后代内部分别进行连续自交或同胞交配来创制不同的一系列RIL (李曙光等2020)。NAM群体结合了双亲群体和自然群体的优点。第一个NAM群体是用玉米自交系B73作为共有亲本分别与25份不同自交系杂交和自交而创建的, 一共包括25

个RIL群体和大约5 000个株系。该群体已被成功用于玉米开花时间或抗叶枯病等方面的研究(Yu等2008)。Jordan等(2018)利用来自26个骨干亲本的2 100个RIL的NAM群体, 进行遗传作图和研究染色体不同区域的重组信息, 以确定重组热点。

1.2 基因型测定

自1980年以来, 随着小麦基因型分型技术(图1)和公共基因组数据库的发展, 产生了基于PCR的分子标记, 如随机扩增多态性DNA (RAPD)、扩增片段长度多态性(AFLP)、SSR和SNP。在小麦中, SSR标记已被广泛用于遗传和物理图谱比较、标记性状关联、分子标记辅助选择和重要农艺性状的种质鉴定。但由于基因组中SSR基序数量有限、分布不均、基于凝胶的低通量基因型分型和不适合多重分析等特点, 使得SSR在小麦基因组学中的应用一直受到限制。目前SNP标记在遗传分析中占主导地位, 因其在基因组中分布较为均匀广泛, SNPs的发现依赖于对不同基因型之间同源序列的比较, 来检测单核苷酸水平上的等位基因变异(Rimbert等2018)。随着二代测序技术成本不断降低, 加速了小麦全基因组SNPs的发现。国际小麦SNP工作组(IWSWG)与Illumina公司合作开发了9K

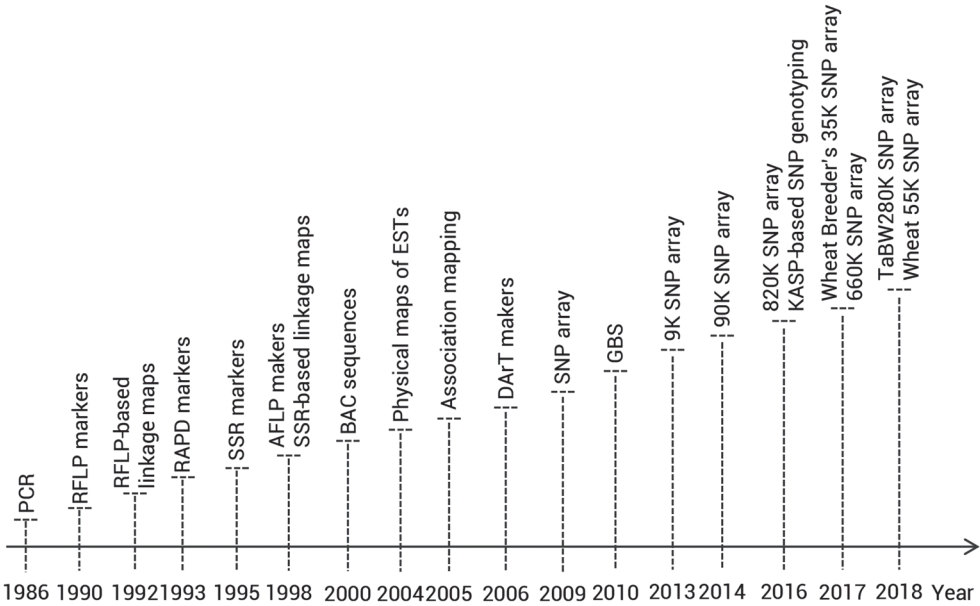


图1 基因型分型技术在小麦研究中的发展历程

Fig. 1 Growth of genotyping technologies in wheat research

和90K SNP芯片(Cavanagh等2013; Wang等2014)。Rimbert等(2018)在8个小麦品系的基因、重复和非重复基因间片段中发现了330万个SNP, 并开发了TaBW280K高通量SNP芯片。此外, 在外显子组测序之后, Winfield等(2016)在43份六倍体小麦材料中捕获了约57 Mb的编码序列, 并确定了921 705 (921K)个SNPs, 其中由820K个优质SNP组成的芯片用于475份小麦及其近缘种质的基因型分型。随后, 从820K SNP芯片中挑选了一组包含35 143个高度多态且分布均匀的SNP标记, 并在Affymetrix Gene Titan平台上开发了35K SNP芯片, 也称为小麦育种者芯片, 包含丰富的SNP标记, 用于鉴定2 713个小麦品种, 包括地方品种、优良品系和5个作图群体(Allen等2017)。此外, 由中国农业科学院设计并由Affymetrix Axiom合成了另一种重要的SNP芯片Wheat 660K, 该芯片是以四倍体和六倍体小麦、节节麦(*Aegilops tauschii*)和二粒小麦为基础, 具有基因组特异、高效、高密度、低成本等优点, 具有广泛的应用前景, 同时也在D基因组中也增加了大量的标记(Cui等2017)。此外, 从小麦660K SNP芯片中精心挑选了多达53 063个SNP, 并开发了一种新的Affymetrix小麦55K SNP芯片, 包含的SNP标记均匀分布在21条染色体上, 每条染色体约2 600个SNP标记, 平均距离为0.1 cM, 对应的平均物理距离约为300 kb (Ren等2018)。目前SNP基因型分型平台能够进行遗传和物理图谱、标记性状关联和进化关系研究。然而, 用于开发SNP芯片的小麦种质数量有限, 这可能会造成基因型分型数据有一些偏差(Wang等2014b)。

同时, 基于GBS基因型分型技术也被广泛用于小麦GWAS研究中(Pradhan等2019)。GWAS中使用GBS-SNPs的数量从17 937个(Kumar等2018)到327 609个SNP不等(Pang等2020)。但由于read覆盖率低, GBS有时也会出现基因型分型错误, 并且不能充分检测真正的纯合子。此外, 其性能很大程度上受参考基因组质量的影响。小麦基因组较大, 由3个同源基因组组成, 其中包含85%以上的重复DNA序列和显著缺口, 因此导致基因型分型发生相对错误率的可能性会进一步增加。同时, GBS分析常使用地方品种‘中国春’的参考基因组, 与现代

品种相比具有较大的遗传变异, 导致分析结果所显示的SNP标记覆盖率较低, 进而限制了GBS在现代小麦品种中的应用(Pradhan等2019)。

随着多个六倍体小麦材料的基因组测序组装的完成, 极大推动了小麦泛基因组及功能基因组的研究。Cheng等(2019a)对来自全世界的93个野生小麦、六倍体农家种和主栽品种进行全基因组重测序, 揭示了六倍体小麦遗传多样性来源于与野生小麦的种内及与更远缘野草的种间频繁杂交所致。Hao等(2020)对145份不同时期小麦代表性品种进行了重测序分析, 揭示小麦重大品种基因组演变规律, 为解析育种“骨干亲本”找到突破口。Zhou等(2020a)对小麦属和粗山羊草属的25个小麦近缘亚种共414份材料进行全基因组测序, 构建了小麦属全基因组遗传变异图谱(VMap 1.0), 揭示了小麦适应性进化关键机制。同时我国学者基于SNP数据检索分析数据库模型SnpHub, 将2019年以来发表的共667份六倍体小麦重测序数据整合在一起, 构建了“小麦基因组变异联合数据库” WheatUnion (<http://wheat.cau.edu.cn/WheatUnion/>)。这为小麦研究同行提供了宝贵的数据资源, 同时也将极大地加快我国小麦育种研究进程。

1.3 高通量表型鉴定

要在基因组水平上将复杂性状的基因型与表型联系起来, 需要有不同群体绘制的关联图谱以及高密度的分子标记。基因型分型技术的应用已提供大量的高密度分子标记, 因此, 迫切需要将植物科学研究从基因组学转向表型组学, 用高通量、快速和非侵入性表型技术取代低通量和侵入性表型测定方法(程超华等2020)。目前利用高通量表型平台记录的表型数据分析小麦复杂性状方面的研究还很少, 如小麦归一化差异植被指数(NDVI) (Concorelli等2018)和倒伏(Singh等2019)等。Concorelli等(2018)首次在小麦上报了空中平台的应用, 利用无人机在地面表型平台上, 通过GWAS关联分析干旱胁迫条件下与NDVI相关的QTL。然而, 高通量表型平台存在的最大问题之一是如何快速处理大量且种类繁多的数据, 这也是高通量表型技术在小麦遗传研究中没有得到充分应用的原因之一。为了克服海量数据集的分析困难, 可以使用

机器学习(machine learning, ML)和深度学习(deep learning, DL)的方法, ML和DL方法是通过统计学、概率理论、决策理论等多学科的交叉应用, 以提供更高效率、更准确和更快速的数据分析(Shah等2019)。因此ML和DL在今后的小麦表型预测中具有很大的应用前景。

1.4 GWAS统计模型

简单的说, GWAS的目的是发现与基因型和表型变化明显相关的SNP。一般使用线性模型如方差分析、t检验和线性回归等方法进行基因型与表型性状间的关联分析, 但由于该模型中忽视了群体结构和亲缘关系, 使其分析结果的假阳性率很高(Tibbs Cortes等2021)。一般线性模型(GLM)一次使用单个标记进行关联, 将种群结构作为固定效应包含在模型中(Price等2006)。最初, GLM常用于小麦GWAS分析, 但后来研究人员意识到, 由于忽视群体之间的相关性, GLM会导致各种假阳性关联。因此, Yu等(2006)开发了GWAS混合线性模型(MLM), GLM是固定效应模型, MLM除了固定效应, 还加入了随机效应, 即亲缘关系矩阵。目前, MLM是最常用的GWAS分析模型。但由于MLM的矫正过于严格, 会造成一些真实SNP标记也被过滤掉, 同时由于分析时的计算成本很大, 因此, Zhang等(2010)开发了压缩混合线性模型(CMLM), 其目的是重新检测假阴性SNP标记。根据个体遗传关系的相似性将其分组, 然后将压缩后的组作为协变量, 替换原来个体, 组内个体的亲缘关系都是一样的。Arruda等(2016)利用CMLM进行关联分析, 报告了其在小麦中的计算优势。然而, MLM和CMLM模型都是单位点模型, 但小麦中大多数性状受多

基因控制。因此, Segura等(2012)开发了多位点混合模型(MLMM), 它是一种将向前、向后的逐步回归思想应用到模型的方法, 在每一步中, 先对多基因背景方差和误差方差进行估计, 然后利用广义最小二乘法估计SNP效应, 接着将找到的最显著SNP作为协变量添加到模型中, 并重复该过程, 直到确定最佳迭代次数, 将该步骤的SNP效应大小和P值作为最终结果。SUPER模型使用显著的数量性状核苷酸(QTNs)来构建亲属关系矩阵, 该模型相比于MLMM模型有更高的统计能力, 同时也提高了计算速度(Wang等2014a)。Liu等(2016)提出了固定与随机交替概率统一模型(Fixed and random model circulating probability unification, FarmCPU), 同时结合了MLMM和SUPER的优点, 交替使用固定效应模型和随机效应模型, 尽量避免群体结构、亲缘关系和候选QTNs间的混杂, 达到降低假阳性率的目的。Malik等(2019)比较了SUPER、CMLM和FarmCPU模型在小麦产量和品质性状关联分析中的表现, 结果表明FarmCPU在分析的所有性状上表现优异。此外, 由于FarmCPU模型假设QTNs随机分布在基因组上, 从而消除了基因组上的LD, 以及FarmCPU模型中有一个随机效应模型, 使其在分析较大数据集时增加了计算成本。因此, Huang等(2019)开发了FarmCPU的进阶版模型——BLINK, 其目的是进一步提高计算速度和准确率。不同GWAS模型的比较见表1。

2 GWAS分析在小麦育种研究中的应用

近年来, GWAS已成功用于确定基因在不同作物中的作用, 并进一步帮助探索自然选择的遗传

表1 不同GWAS模型比较
Table 1 Comparison of different GWAS models

模型	位点	模型效应	计算速度	参考文献
GLM	单位点	固定效应	快	Price等2006
MLM	单位点	混合效应	慢	Yu等2006
CMLM	单位点	混合效应	耗时	Zhang等2010
MLMM	多位点	混合效应	耗时	Segura等2012
SUPER	多位点	混合效应	耗时	Wang等2014a
FarmCPU	多位点	混合效应	适中	Liu等2016
BLINK	多位点	固定效应	快	Huang等2019

基础和种群个体之间的差异。本文在Web of Science和CNKI数据库中进行查找筛选,最终确定了近年来发表的相关研究论文约540篇,研究涉及解析GWAS在小麦各种复杂性状方面的成功应用,并广泛应用于研究小麦各种生物学和生理学特性(表2~5)。

2.1 GWAS在小麦根系性状及地上部农艺性状中的应用研究

前人在小麦根系性状及地上部农艺性状研究方面,如根系结构(Alahmad等2019; Xu等2021)、植株构型(陈广凤等2015; Guo等2018b)和产量(Eltaher等2021a; Sehgal等2020)等相关性状关联的基因/QTLs都开展了GWAS分析。优良的根系结构是维持小麦正常生长、抵御逆境胁迫和提高产量的基础。陈贵菊等(2020)使用660K SNP芯片数据对160份小麦品种根系建成相关性状,如根尖数、总根长、平均根粗、总根表面积和总根体积进行关联分析,共检测出23个显著关联的SNP标记,其中有11个位点已被报道。对196份材料的6个根系相关性状进行关联分析发现1 105个显著相关位点,其中3个候选基因*TraesCS5A02G022300*、*TraesCS4A02G484800*和*TraesCS4A02G493900*被报道是与碳代谢、氮代谢、信号诱导、应激反应和DNA合成相关(Xu等2021)。株高是影响产量和收获指数的重要性状,第一次绿色革命就是由于引入*Rht*基因的矮秆小麦品种而产生的。Pang等(2020)对768份小麦品种在7个环境下的12个农艺性状进行GWAS分析,共鉴定出807个显著相关的位点,同时检测到9个在不同环境下稳定遗传的QTL/基因,其中包含已克隆*Rht-D*基因和*Rht12* QTL,以及候选基因*TraesCS4B02G049100*和*TraesCS1B02G415500*分别被报道是与穗粒结实和籽粒大小相关的QTL。陈广凤等(2015)利用分布在小麦全基因组中的24 355 SNPs标记对205份中国冬小麦的株高性状进行关联分析,共鉴定了38个与株高显著关联的标记,其中有11个位点至少在2个环境中稳定表达。产量是一个复杂的受多基因控制的性状,由多个产量构成性状组成。同时产量受环境影响表现出较高的基因型×环境互作水平,遗传力也较低。此外,小麦21条染色体上均存在与产量相关的QTL。

这使得研究小麦产量性状的遗传结构具有挑战性。尽管如此,近年来产量相关性状仍是GWAS研究小麦农艺性状中最多的(表2)。对黄淮麦区52个品种(系)的株高、穗长、单株穗数、可育小穗数、穗粒数、千粒重等6个重要产量性状进行关联分析,关联得到了13个(6个SSRs和7个SNPs)与产量显著相关的标记(赵丹阳等2018)。Eltaher等(2021a)在9个环境对270个冬小麦材料的产量进行GWAS,发现了70个与提高籽粒产量相关的标记。使用15K SNP芯片中的6 349个标记对小麦分蘖性状进行GWAS分析,共鉴定了47个与有效分蘖数显著相关的标记(Bilgrami等2020)。关于GWAS在小麦产量及其构成性状以及其他农艺性状的国内外最新研究汇总信息如表2所示。

2.2 GWAS在小麦品质性状中的应用研究

小麦常被用来制作面包、馒头、面食和糕点等各种食品。因此,提高小麦的营养品质将有助于减少营养不良和饮食中的矿物质缺乏等问题。过氧化物酶(POD)活性对面粉产品质量起着重要作用,主要与面粉的褐变和漂白作用有关。为了鉴定影响小麦籽粒POD活性的遗传位点,Zhou等(2020b)对从全球收集的207个小麦品种组成的群体进行POD活性GWAS,检测到20个与POD活性相关的QTL,并将两个QTL相关的SNP标记转换为KASP标记,可用于分子标记辅助育种。过去研究对谷物微量营养元素的改良没有得到预期的重视,导致当代小麦栽培品种中铁和锌的遗传变异性显著丧失,同时维生素和矿物质等微量营养素相关的品质性状又一直是市场定价和消费者重点关注的话题。有研究者利用3年的田间数据对369个小麦籽粒的铁(Alomari等2017)和锌(Alomari等2018a)含量进行了GWAS分析,使用90K、35K和135K SNP芯片进行基因型分型,在2A、3B和5A染色体检测到41个与铁含量相关的标记,其中在2A染色体上存在NAC转录因子和跨膜蛋白等候选基因。在2A、3A、3B、4A、4D、5A、5B、5D、6D、7A、7B和7D染色体上检测到40个与锌含量相关的标记,其中在3B染色体区域发现与锌的吸收和转运有关的候选基因。对166个小麦品种的维生素B1和B2含量进行关联分析,发现共有24个位点是有意义

表2 GWAS在小麦根系性状及地上部农艺性状研究中的应用

Table 2 The application of GWAS in wheat agronomic traits application of GWAS in the study of root traits and aboveground agronomic traits of wheat

性状	材料数	显著关联的基因/标记	参考文献
产量相关性状	4 302	<i>HB17.1, HB8.26, HB20.29, HB20.33, HB20.38</i>	Sehgal等2020
	4 302	<i>TaCwi, TaSus1, TaGW2, TaGS5, TaTGW6</i>	Sehgal等2019
	568	<i>Ppd-D1, Rht-D1, QPh.aww-6A, QYld.aww-6B</i>	Garcia等2019
	384	<i>AX-111600193, AX-109860828, AX-108838800</i> 等	Li等2020
	372	<i>Rht-B1, TaGW2-6B</i>	Schulthess等2017
	322	<i>TaGA2ox-A1, TaAPO1, TaMFT, TaB2</i>	Ward等2019
	270	<i>TraesCS2D01G506200, TraesCS2D01G118400</i> 等	Eltaher等2021a
	236	<i>Xgwm164, Xgwm55, Xwmc415</i>	张东等2020
	233	<i>QKns.mgb-4A, QKns.mgb-2A, QKns.mgb-3B</i> 等	Mangini等2018
	215	<i>wsnp_Ku_c99567_87349060-5BCC</i> 等	Guo等2018a
	192	<i>TaUBP24, Traes_2AS_DFDA79E58</i> 等	Liu等2018a
	166	<i>IWB75191, AX_111183518, AX_111819405, IWB17930</i>	Li等2019a
	105	<i>Td99211, Excalibur_c14451_1313</i> 等	Wang等2017
	102	<i>Ppd-D1 gene, TaGW2-A1, WPCL1</i>	Maulana等2020
	66	<i>QPh-3A, QFss-2D, QTKw-5B</i>	Ma等2018
	52	<i>xwmc580, xwmc181</i>	赵丹阳等2018
籽粒	369	<i>TraesCS5A02G542600, TraesCS2B02G202600</i> 等	Alomari等2021
	319	<i>TraesCS4B01G018900, TraesCS3B01G409500</i> 等	Muhammad等2020
	298	<i>TraesCS4A01G299800, TraesCS7A01G059500</i> 等	严勇亮等2021
	264	<i>BS00022896_51-2ATT, Bob-White_c10539_201-2DAA</i>	Shi等2017
	261	<i>BobWhite_c5872_589, TraesCS6A01G383800</i>	Schierenbeck等2021
	205	<i>Ku_c9210_10, BS00023893_51</i>	Chen等2016
	171	<i>wsnpKuc1962229138795, Excalibur_c126751789</i> 等	胡文静等2021
	163	<i>wsnp_JD_C26552_21868492</i> 等	Yan等2019
	157	<i>TraesCS2D01G331100</i>	Tekeu等2021
小穗	518	<i>TaAPO-A1</i>	Muqaddasi等2019
	270	<i>TraesCS3A01G589400LC, TraesCS6B01G138600</i> 等	谢磊等2021
	192	<i>TraesCS7B01G456300, TraesCS2B01G592100</i> 等	Liu等2018b
分蘖数	92	<i>IWB44377, IWB39005</i>	Bilgrami等2020
株高	768	<i>Rht-D, Vrn-B1, Vrn-D1, APO1, TaSus1-7B, Rht12</i>	Pang等2020
	210	<i>BobWhite_c11808_975, RAC875_rep_c118305_446</i> 等	Guo等2018b
	205	<i>wsnp_Ra_wsnp_Ra_c27787_37299352</i> 等	陈广凤等2015
	152	<i>AX-108917531, AX-110982975</i>	张红杰等2021
根	393	<i>TraesCS6A01G381700, TraesCS6A01G392400</i> 等	Alahmad等2019
	323	<i>NRT2</i>	Li等2019b
	201	<i>TraesCS5B01G487600, TraesCS1A01G430800</i> 等	Beyer等2019
	196	<i>TraesCS4A02G484200, TraesCS4A02G484800</i> 等	Xu等2021
	160	<i>TraesCS2A01G250600, TraesCS2A01G541700</i> 等	Roselló等2019
	160	<i>AX_110176237, AX_108796282, AX_109887807</i> 等	陈贵菊等2020
	91	<i>wPt6278, wPt1159, wPt0021, wPt4487</i>	Ayalew等2018

的, 其中17个位点影响维生素B1, 7个位点影响维生素B2, *IWB43809*、*IWB69903*和*IWB23595*的研究价值较高。但是由于对植物中维生素B1和B2的生物合成途径知之甚少, 使得候选基因很难确定(Li等2018)。表3中汇总了GWAS在小麦品质性状上的国内外最新研究信息。

2.3 GWAS在小麦生物胁迫相关性状中的应用研究

小麦锈病、赤霉病、白粉病、虫害等生物胁迫是影响小麦高产优质的重要限制因素。小麦锈病包括条锈、叶锈和秆锈, 其中条锈和叶锈病更为普遍, 对生产威胁更大。由于病原菌生理小种变异频繁, 小麦抗性丧失频繁, 持续发掘抗锈病基因且延长抗病品种寿命是小麦育种的重要任务之一。Aoun等(2021)对全球432份小麦品种进行条锈病鉴定, 发现共有32份材料对7个小种均表现抗性, 利用97 000多个SNP标记对364份小麦材料进行GWAS分析, 确定了56个与抗条锈病相关的QTL。与已发表的*Yr*基因进行比较, 有27个QTL可能是新的抗条锈病位点。Sapkota等(2019)用331个小麦基因型对4个小麦叶锈病小种(MFGKG、MBTNB、MCTNB和TCRKG)进行鉴定, 发现大多数小麦品种都是感病的, 只有22个品种对4个小种都有抗性。GWAS在9条染色体上检测到11个抗性QTL, 其中在已知基因或QTL附近发现了6个QTL, *QLr.uga-1AL*、*QLr.uga-4AS*、*QLu.uga-5AS*、*QLr.uga-5AL* 和 *QLr.*

*uga-7AS*位于小麦基因组中尚未发现抗叶锈病基因的区域, 是潜在的抗叶锈病新位点。对212个小麦品种在苗期使用秆锈病小种QFCSC进行抗病性关联分析, 共检测到84个显著的关联标记(Eltaher等2021b)。小麦赤霉病是全球小麦生产中面临的重大病害之一, 该病由镰刀菌属(*Fusarium graminearum*)真菌侵染而产生, 可导致小麦减产, 重病田可致绝收, 对人体健康也会造成一定的影响。Liu等(2019)使用GBS技术对439份春小麦基因型分型, 获得102 147个SNP标记, GWAS鉴定出1个FHB抗性QTL, 定位于染色体臂1AL上, 可解释总表型变异的5.3%。小麦白粉病是典型气传病害, 白粉病菌侵染后, 养分被掠夺, 呼吸作用增高, 蒸腾强度增加, 光合效能降低, 碳水化合物的积累和运输相应减少, 在发病早而且重的情况下, 严重阻碍小麦的正常生长发育, 造成小麦叶片早枯, 分蘖数、成穗率和穗粒数减少, 千粒重下降, 严重影响小麦的产量。Mohler和Stadlmeier (2019)对97份小麦种质进行白粉病抗性表型分析, GWAS分析鉴定出262个显著位点, 其中在1BL和2BL染色体上鉴定出2个效应高的QTL, 可用于小麦成株期白粉病抗性育种, 并对候选基因*TraesCS1B02G264000*进行了注释。高彩霞团队等利用基因编辑技术创造出既抗白粉病又高产的小麦新品系, 在大量基因组编辑的突变体中筛选获得一个新型*mlo*突变体*Tamlo-R32*,

表3 GWAS在小麦品质性状研究中的应用
Table 3 The application of GWAS in wheat quality traits

性状	材料数	显著关联的基因/标记	参考文献
微量营养素	369	<i>mRNA_2.1, mRNA_3.1, mRNA_10.1, mRNA_32.1</i>	Alomari等2018a
	369	<i>TraesCS2A01G565900, TraesCS2A01G566000</i>	Alomari等2018b
	353	<i>Traes_5AL_F49663738, Traes_5AL_320913F7A.1</i> 等	Alomari等2017
	330	<i>TraesCS1A01G373100, TraesCS1A01G374800</i> 等	Cu等2020
	330	<i>TraesCS2A01G072500</i>	Velu等2018
	243	<i>GCC_Hap_2A1, GCC_Hap_3B1, GCC_Hap_5A1</i>	Zhao等2020b
	207	<i>TraesCS3D02G078500, TraesCS4A02G428500</i>	Zhou等2020b
	123	<i>TraesCS2A01G519900, TraesCS2A01G520000</i> 等	Bhatta等2018a
维生素B	166	<i>IWB43809, IWB69903, IWB23595</i>	Li等2018
β葡聚糖	230	<i>WSs2A, Bamy1, Wx11, 1-FEH</i>	Marcotuli等2016
类胡萝卜素	233	<i>PSY1, PSY2, BCH1, CRTISO, LYCE, CYP97A3</i>	Colasuonno等2017
淀粉	205	<i>TRIAE_CS42_2AL_TGACv1_093900_AA0288950</i> 等	Chen等2019

研究发现在 *Tamlo-R32* 突变体基因组的 *TaMLO-B1* 位点附近存在约304 kb的大片段删除, 染色体三维结构的改变导致上游基因 *TaTMT3* 的表达水平上升, 进而克服了感病基因 *MLO* 突变引起的负面表型, 最终实现了抗病和产量的双赢(Li等2022)。表4列举了GWAS在小麦生物胁迫相关性状上的国内外最新研究信息。

2.4 GWAS在小麦非生物胁迫相关性状中的应用研究

非生物胁迫是造成小麦产量损失的主要原因之一。因此了解小麦在非生物胁迫下耐受性的遗传机制引起研究者的高度重视, 发现了大量的QTL或性状关联标记。干旱、营养胁迫、盐分和极端温度是严重阻碍植物正常发育的主要非生物胁迫。干旱严重影响了小麦的产量、品质以及种植范围,

加剧了全球性的粮食危机。目前通过LD作图发现了1 300多个和小麦抗旱相关的QTL, 涉及19个生理性状和5个根系性状(Gupta等2017)。对320个春小麦品种进行耐旱性评价和GWAS分析, 鉴定了30个显著的关联标记, 并对候选基因进行GO和表达分析, 发现了两个可能参与响应干旱胁迫的基因, 分别编码解旋酶(*TraesCS1A02G331000*)和微管相关蛋白(*TraesCS4B02G051200*) (Gahlaut等2021)。同样, Acuña-Galindo等(2015)对已发表的502个抗旱相关QTL进行Meta QTL分析, 发现了与17个不同的农艺和生理性状相关的19个MQTL, 平均置信区间长度为5.8 cM, 其中MQTL2包含的候选基因主要编码ADP核糖基化因子、醇溶蛋白和球蛋白。营养元素是小麦品质和产量的重要影响因素。Xiong等(2019)使用小麦660K SNP芯片对190个小麦M6

表4 GWAS在小麦生物胁迫相关性状研究中的应用
Table 4 The application of GWAS in wheat biotic stress-related traits

性状	材料数	显著关联的基因/标记	参考文献
条锈病	1 794	<i>TraesCS1A01G015900, TraesCS1B01G046300</i> 等	Elbasyoni等2019
	959	<i>IWA1191, IWA5861, IWA3621, IWA1040, IWA2194</i> 等	Muleta等2017
	857	<i>QYrww.wgp.1D-3, QYrww.wgp.2B-2</i> 等	Mu等2020
	616	<i>Yr5, Yr15, Yr17, Yr18, Yr27, QYrSW.wgp-1A</i> 等	Liu等2020
	465	<i>IWB60567, IWB24342, IWB46564, IWB70554</i>	Liu等2018c
	432	<i>QYrdu.1B-4, QYrdu.2A-4, QYrdu.5B-5, QYrdu.6A-4</i> 等	Aoun等2021
	188	<i>QYr.sicau-3B.2, QYr.sicau-5B.3, QYr.sicau-1B.1</i> 等	Cheng等2019b
	143	<i>QYr.sicau-1B.1, QYr.sicau-1B.2, QYr.sicau-1B.3</i> 等	Wang等2021
	331	<i>LrA2K</i>	Sapkota等2019
叶锈病	295	<i>qNV.Lr-2B.3, qNV.Lr-3A.3, qNV.Lr-7B.2</i>	Riaz等(2018)
	184	<i>TraesCS1B02G322500, TraesCS1B02G334700</i> 等	Eltaher等2021b
秆锈病	158	<i>wsnp_Ra_c5346_9501281, Tdurum_contig75595_586</i>	Leonova等2020
	1 023	<i>wsnp_BE444720A_TA_2_1</i>	Herter等2019
赤霉病	439	<i>S1A_477852878, S1A_477852881</i>	Liu等2019
	432	<i>SLUfjbchr3B.4, SLUfjbchr7A.8</i>	Zakieh等2021
	354	<i>S4B_577008759</i>	Larkin等2020
	273	<i>IWGSC_CSS_3B_scaff_10676713_7175</i> 等	Arruda等2016
	256	<i>M11423, M9432, M6959</i>	Tessmann 2018
	97	<i>TraesCS1B02G264000, TraesCS2B02G536100</i> 等	Mohler和Stadlmeier 2019
白粉病	120	<i>Jagger_c4823_169, Tdurum_contig55201_928</i> 等	高煜等2021
	240	<i>Qfsb.hbaas-1DL, Qfsb.hbaas-3AS, Qfsb.hbaas-3BL</i> 等	Liu等2021
叶枯病	178	<i>qSTB11, qSTB15, qSTB19, qSTB21, qSTB28, qSTB31</i> 等	Mekonnen等2021
	134	<i>D_contig32469_298, Tdurum_contig12095_76</i> 等	郭营等2021
黄花叶病	408	<i>IWA860, IWA8314, IWA6803, IWA4653, IWA3207</i>	Ando等2018

表5 GWAS在小麦非生物胁迫相关性状研究中的应用
Table 5 The application of GWAS in wheat abiotic stress-related traits

性状	材料数	显著关联的基因/标记	参考文献
干旱胁迫	354	<i>QTL1A.1, QTL1B.2, QTL2A.2, QTL2D.1, QTL3A.2</i> 等	Rufo等2021
	320	<i>TraesCS1A02G331000, TraesCS4B02G051200</i>	Gahlaut等2021
	315	<i>QGWt.adh-3A, QGWp.adr-2D, QGWt.ara-7A.1</i> 等	Schmidt等2020
	200	<i>TraesCS4B02G293600, TraesCS4B02G294900</i> 等	Siddiqui等2021
	123	<i>TraesCS7A01G158200.1, TraesCS3D01G002700</i> 等	Bhatta等2018b
低氮胁迫	286	<i>TraesCS6B01G044000, TraesCS6B01G050700</i> 等	Xiong等2019
低磷胁迫	198	<i>TraesCS6A02G001000, TraesCS6A02G001100</i> 等	周思远等2020
低钾胁迫	198	<i>TraesCS4A02G335400, TraesCS2B02G306000</i> 等	罗肖艳等2020
盐胁迫	317	<i>IAAV8839, Kukri_rep_c68263_453</i> 等	Quan等2021
	307	<i>QSt.nwafu-1A, QSt.nwafu-3B, QSt.nwafu-6B</i>	Yu等2020
	300	<i>TraesCS5B01G031800, TraesCS5A01G329000</i> 等	时晓磊等2021
	150	<i>Traes_1BS_D68F0-BED6.1.mrna1-E4(ZIP-7)</i> 等	Oyiga等2018
冷胁迫	543	<i>TraesCS7B01G466300, TraesCS5B01G351200</i>	Zhao等2020a
热胁迫	400	<i>TraesCS6A02G057300, TraesCS5D02G445100</i> 等	Elhadi等2021
	236	<i>TraesCS5B01G325000, TraesCS6B01G063500</i> 等	Pradhan等2019
	192	<i>GENE-1752_162, RFL_Contig2471_119, IACX203</i> 等	Qaseem等2019

突变体品系进行GWAS分析, 共发现221个与苗期耐低氮显著相关的SNPs, 其中在2A和6B染色体上发现了耐低氮的热点区域, 该区域包含的候选基因编码高亲和力和硝酸盐转运蛋白和赤霉素反应蛋白, 均已被验证有耐低氮抗性。周思远等(2020)以198份黄淮麦区小麦品种(系)为试验材料, 利用小麦35K芯片对小麦耐低磷相关性状进行GWAS, 共发现了67个与小麦耐低磷相关性状显著关联的位点, 筛选到7个可能与小麦耐低磷性有关的候选基因。罗肖艳等(2020)对198份中国春小麦品种的7个耐低钾性状进行GWAS分析发现了75个显著关联标记, 其中有6个可能的候选基因, 分别是*TraesCS4A02G335400*、*TraesCS2B02G306000*、*TraesCS5B02G260000*、*TraesCS1D02G350600*、*TraesCSU02G105300*和*TraesCS2A02G000200*。耐盐性也是一个复杂的、受多基因控制的数量性状。Quan等(2021)在苗期对317份小麦材料的8个耐盐相关性状进行评估, 并使用小麦90K SNP芯片进行GWAS分析, 共检测了16个显著位点, 包含的候选基因编码激酶家族蛋白、E3泛素-蛋白连接酶蛋白和跨膜蛋白。极端温度常造成小麦枯萎、坏死以及分蘖减少和籽粒成熟速率的降低。Zhao等(2020a)

对小麦幼苗期的低温胁迫耐受性进行关联分析检测到了76个与小麦抗寒性显著相关的SNP标记, 同时结合转录组数据确定了85个与抗寒性相关的候选基因。在热胁迫下对236个优良小麦品种(系)使用27 466个SNPs标记与耐热性进行关联分析研究, 确定了109个显著的性状关联标记, 主要包含编码与代谢和逆境胁迫相关蛋白的基因(Pradhan等2019)。关于GWAS在小麦非生物胁迫相关性状的国内外最新研究汇总信息如表5。

3 问题与展望

随着二代高通量测序技术和统计模型的不断发展, GWAS已经成为包括小麦在内的许多作物研究复杂数量性状遗传规律的一种常用方法。已发表的小麦GWAS研究中发现的大量显著位点在今后小麦育种中有很大用途, 还将作为Meta-GWAS分析的基础, 但这些信息在小麦品种改良中的实际利用并不明显。利用GWAS对小麦不同的农艺、品质、生物和非生物胁迫相关性状的遗传结构进行广泛研究, 获得了与这些研究性状有关的标记或基因(表2~5)。这些标记或基因在很大程度上可作为进一步研究复杂性状的候选基因。为今后的小

麦分子设计育种提供丰富的基因资源。

目前小麦GWAS研究仍面临着一些挑战, 主要包括错误发生率(FDR)、“大 P 小 n 问题”、罕见等位变异的鉴定以及识别位点的稳定性等问题。此外, 在小麦GWAS研究中, 上位性和基因型 $\times$ 环境型互作在很大程度上被忽略, 然而这些遗传互作在复杂的数量性状中也是重要的, 未来需要探索改进统计模型以解析这些遗传互作效应。同时, 为了详细了解基因型与表型之间的潜在分子机制, 需确定候选基因序列的变异, 对非翻译区(UTR)和启动子区域序列变异的潜在影响也要有足够的了解, 综合使用表观基因组、转录组和代谢组等多组学数据可更深入了解基因型与表型间的潜在分子机制, Chen等(2020)利用代谢组学方法检测182个小麦种质籽粒中多种代谢物含量, 并通过全基因组关联分析进行mGWAS研究, 阐明了小麦籽粒中代表性的黄酮类修饰途径。同时, 分子生物学技术(如RNAi干扰、基因回补、CRISPR/Cas9介导的基因沉默、敲除和过表达)的发展极大地促进了GWAS确定候选基因生物学功能验证。以及随着机器学习和深度学习算法的不断优化和升级, 使得提高多维数据的分析速度变得更加容易。目前, 随着小麦转化基因型依赖性的降低、转化效率的提高、基因组测序和QTL定位分离的优化、基因功能分析以及计算机科学等研究的不断发展, 小麦分子设计育种也将逐步得到完善。

参考文献(References)

- Acuña-Galindo MA, Mason RE, Subramanian NK, et al (2015). Meta-analysis of wheat QTL regions associated with adaptation to drought and heat stress. *Crop Sci*, 55 (2): 477–492
- Alahmad S, El Hassouni K, Bassi FM, et al (2019). A major root architecture QTL responding to water limitation in durum wheat. *Front Plant Sci*, 10: 436
- Allen AM, Winfield MO, BurrIDGE AJ, et al (2017). Characterization of a Wheat Breeders' array suitable for high-throughput SNP genotyping of global accessions of hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*). *Plant Biotechnol J*, 15 (3): 390–401
- Alomari DZ, Eggert K, Von Wirén N, et al (2017). Genome-wide association study of calcium accumulation in grains of European wheat cultivars. *Front Plant Sci*, 8: 1797
- Alomari DZ, Eggert K, Von Wirén N, et al (2018a). Identifying candidate genes for enhancing grain Zn concentration in wheat. *Front Plant Sci*, 9: 1313
- Alomari DZ, Eggert K, von Wirén N, et al (2018b). Whole-genome association mapping and genomic prediction for Iron concentration in wheat grains. *Int J Mol Sci*, 20 (1): 76
- Alomari DZ, Alqudah AM, Pillen K, et al (2021). Toward identification of a putative candidate gene for nutrient mineral accumulation in wheat grains for human nutrition purposes. *J Exp Bot*, 72 (18): 6305–6318
- Ando K, Rynearson S, Muleta KT, et al (2018). Genome-wide associations for multiple pest resistances in a northwestern United States elite spring wheat panel. *PLOS One*, 13 (2): e0191305
- Aoun M, Chen X, Somo M, et al (2021). Novel stripe rust all-stage resistance loci identified in a worldwide collection of durum wheat using genome-wide association mapping. *Plant Genome*, 14 (3): e20136
- Arruda MP, Brown P, Brown-Guedira G, et al (2016). Genome-wide association mapping of fusarium head blight resistance in wheat using genotyping-by-sequencing. *Plant Genome*, 9 (1): 10
- Ayalew H, Liu H, Börner A, et al (2018). Genome-wide association mapping of major root length QTLs under PEG induced water stress in wheat. *Front Plant Sci*, 9: 1759
- Beyer S, Daba S, Tyagi P, et al (2019). Loci and candidate genes controlling root traits in wheat seedlings—a wheat root GWAS. *Funct Integr Genomics*, 19 (1): 91–107
- Bilgrami SS, Ramandi HD, Shariati V, et al (2020). Detection of genomic regions associated with tiller number in Iranian bread wheat under different water regimes using genome-wide association study. *Sci Rep*, 10 (1): 14034
- Bhatta M, Baenziger PS, Waters BM, et al (2018a). Genome-wide association study reveals novel genomic regions associated with 10 grain minerals in synthetic hexaploid wheat. *Int J Mol Sci*, 19 (10): 3237
- Bhatta M, Morgounov A, Belamkar V, et al (2018b). Genome-wide association study reveals novel genomic regions for grain yield and yield-related traits in drought-stressed synthetic hexaploid wheat. *Int J Mol Sci*, 19 (10): 3011
- Breseghele F, Sorrells ME (2006). Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Genetics*, 172 (2): 1165–1177
- Cavanagh CR, Chao S, Wang S, et al (2013). Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (20): 8057–8062

- Chen G, Zhang H, Deng Z, et al (2016). Genome-wide association study for kernel weight-related traits using SNPs in a Chinese winter wheat population. *Euphytica*, 212 (2): 173–185
- Chen GF, Chen JS, Tian JC (2015). Genome-wide association analysis between SNP markers and plant height related traits in wheat. *Acta Agron Sin*, 41 (10): 1500–1509 (in Chinese with English abstract) [陈广凤, 陈建省, 田纪春 (2015). 小麦株高相关性状与SNP标记全基因组关联分析. *作物学报*, 41 (10): 1500–1509]
- Chen GJ, Jin YR, Liu CY, et al (2020). Genome-wide association study of root system architecture related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Plant Genet Resour*, 21 (4): 975–983 (in Chinese with English abstract) [陈贵菊, 靳义荣, 刘彩云等(2020). 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*, 21 (4): 975–983]
- Chen J, Hu X, Shi T, et al (2020). Metabolite-based genome-wide association study enables dissection of the flavonoid decoration pathway of wheat kernels. *Plant Biotechnol J*, 18 (8): 1722–1735
- Chen X, Fang W, Ji M, et al (2019). Genome-wide association study of total starch and its components in common wheat. *Euphytica*, 215 (12): 201
- Cheng CH, Dang Q, Deng CH, et al (2020). Application of phenomics and multiomics joint analysis in accurate identification of plant germplasm resources. *Mol Plant Breed*, 18 (8): 2747–2753 (in Chinese with English abstract) [程超华, 唐靖, 邓灿辉等(2020). 表型组学及多组学联合分析在植物种质资源精准鉴定中的应用. *分子植物育种*, 18 (8): 2747–2753]
- Cheng H, Liu J, Wen J, et al (2019a). Frequent intra- and inter-species introgression shapes the landscape of genetic variation in bread wheat. *Genome Biol*, 20 (1): 136
- Cheng Y, Li J, Yao F, et al (2019b). Dissection of loci conferring resistance to stripe rust in Chinese wheat landraces from the middle and lower reaches of the Yangtze River via genome-wide association study. *Plant Sci*, 287: 110204
- Colasuonno P, Lozito ML, Marcotuli I, et al (2017). The carotenoid biosynthetic and catabolic genes in wheat and their association with yellow pigments. *BMC Genomics*, 18 (1): 122
- Concorelli GE, Maccaferri M, Newcomb M, et al (2018). Comparative aerial and ground based high throughput phenotyping for the genetic dissection of NDVI as a proxy for drought adaptive traits in durum wheat. *Front Plant Sci*, 9: 893
- Cu ST, Guild G, Nicolson A, et al (2020). Genetic dissection of zinc, iron, copper, manganese and phosphorus in wheat (*Triticum aestivum* L.) grain and rachis at two developmental stages. *Plant Sci*, 291: 110338
- Cui F, Zhang N, Fan X, et al (2017). Utilization of a Wheat660K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of a major QTL for kernel number. *Sci Rep*, 7 (1): 1–12
- Dong Z, Wang YM, Li YC, et al (2022). Genome-wide association analysis of cadmium content in rice based on MAGIC population. *Chin J Rice Sci*, 36 (1): 35–42 (in Chinese with English abstract) [董铮, 王雅美, 黎用朝等(2022). 基于MAGIC群体的水稻镉含量全基因组关联分析. *中国水稻科学*, 36 (1): 35–42]
- Elbasyoni IS, El-Orabey WM, Morsy S, et al (2019). Evaluation of a global spring wheat panel for stripe rust: resistance loci validation and novel resources identification. *PLOS One*, 14 (11): e0222755
- Elhadi GMI, Kamal NM, Gorafi YSA, et al (2021). Exploitation of tolerance of wheat kernel weight and shape-related traits from *Aegilops tauschii* under heat and combined heat-drought stresses. *Int J Mol Sci*, 22 (4): 1830
- Eltaher S, Baenziger PS, Belamkar V, et al (2021a). GWAS revealed effect of genotype $\times$ environment interactions for grain yield of Nebraska winter wheat. *BMC Genomics*, 22 (1): 2
- Eltaher S, Mourad AMI, Baenziger PS, et al (2021b). Identification and validation of high ld hotspot genomic regions harboring stem rust resistant genes on 1B, 2A (*Sr38*), and 7B chromosomes in wheat. *Front Genet*, 12: 749675
- FAO (2021). World Food and Agriculture—Statistical Yearbook 2021. Rome, Italy: FAO
- Gahlaut V, Jaiswal V, Balyan HS, et al (2021). Multi-Locus GWAS for grain weight-related traits under rain-fed conditions in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Plant Sci*, 12: 758631
- Gao Y, Cheng B, Ding YQ, et al (2021). Genome-wide association study of powdery mildew resistance of wheat germplasm in southwest of China. *J Triticeae Crop*, 41 (2): 164–173 (in Chinese with English abstract) [高煜, 程斌, 丁延庆等(2021). 西南地区小麦种质资源白粉病抗性的全基因组关联分析. *麦类作物学报*, 41 (2): 164–173]
- Garcia M, Eckermann P, Haefele S, et al (2019). Genome-wide association mapping of grain yield in a diverse collection of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) evaluated in southern Australia. *PLOS One*, 14 (2): e0211730
- Guo J, Shi W, Zhang Z, et al (2018a). Association of yield-related traits in founder genotypes and derivatives of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biol*, 18 (1): 38
- Guo Y, Sun JS, Qu CY, et al (2021). Resistance identification of wheat yellow mosaic virus and genome-wide associa-

- tion study. *Shandong Agric Sci*, 53 (5): 51–57 (in Chinese with English abstract) [郭营, 孙俊生, 屈春艳等(2021). 小麦黄花叶病抗性鉴定和全基因组关联分析. *山东农业科学*, 53 (5): 51–57]
- Guo Z, Liu G, Röder MS, et al (2018b). Genome-wide association analyses of plant growth traits during the stem elongation phase in wheat. *Plant Biotechnol J*, 16 (12): 2042–2052
- Gupta PK, Balyan HS, Gahlaut V (2017). QTL analysis for drought tolerance in wheat: present status and future possibilities. *Agronomy*, 7 (1): 5
- Hao C, Jiao C, Hou J, et al (2020). Resequencing of 145 landmark cultivars reveals asymmetric sub-genome selection and strong founder genotype effects on wheat breeding in China. *Mol Plant*, 13 (12): 1733–1751
- Herter CP, Ebmeyer E, Kollers S, et al (2019). Accuracy of within- and among-family genomic prediction for fusarium head blight and septoria tritici blotch in winter wheat. *Theor Appl Genet*, 132 (4): 1121–1135
- Hu J, Wang X, Zhang G, et al (2020). QTL mapping for yield-related traits in wheat based on four RIL populations. *Theor Appl Genet*, 133 (3): 917–933
- Hu WJ, Zhang X, Liu Q, et al (2021). Genome-wide association study of grain hardness in common wheat. *J Triticeae Crop*, 41 (2): 157–163 (in Chinese with English abstract) [胡文静, 张晓, 刘巧等(2021). 普通小麦籽粒硬度的全基因组关联分析. *麦类作物学报*, 41 (2): 157–163]
- Huang M, Liu X, Zhou Y, et al (2019). BLINK: a package for the next level of genome-wide association studies with both individuals and markers in the millions. *Giga-Science*, 8 (2): giy154
- Jordan KW, Wang S, He F, et al (2018). The genetic architecture of genome-wide recombination rate variation in allopolyploid wheat revealed by nested association mapping. *Plant J*, 95 (6): 1039–1054
- Kaur B, Sandhu KS, Kamal R, et al (2021). Omics for the improvement of abiotic, biotic, and agronomic traits in major cereal crops: applications, challenges, and prospects. *Plants*, 10 (10): 1989
- Kover PX, Valdar W, Trakalo J, et al (2009). A multiparent advanced generation inter-cross to fine-map quantitative traits in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS Genet*, 5 (7): e1000551
- Kumar J, Saripalli G, Gahlaut V, et al (2018). Genetics of Fe, Zn, β -carotene, GPC and yield traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using multi-locus and multi-traits GWAS. *Euphytica*, 214 (11): 1–17
- Larkin DL, Holder AL, Mason RE, et al (2020). Genome-wide analysis and prediction of fusarium head blight resistance in soft red winter wheat. *Crop Sci*, 60 (6): 2882–2900
- Leonova IN, Skolotneva ES, Orlova EA, et al (2020). Detection of genomic regions associated with resistance to stem rust in Russian spring wheat varieties and breeding germplasm. *Int J Mol Sci*, 21 (13): 4706
- Li F, Wen W, Liu J, et al (2019a). Genetic architecture of grain yield in bread wheat based on genome-wide association studies. *BMC Plant Biol*, 19 (1): 1–19
- Li J, Liu J, Wen W, et al (2018). Genome-wide association mapping of vitamins B1 and B2 in common wheat. *Crop J*, 6 (3): 263–270
- Li L, Peng Z, Mao X, et al (2019b). Genome-wide association study reveals genomic regions controlling root and shoot traits at late growth stages in wheat. *Ann Bot*, 124 (6): 993–1006
- Li S, Lin D, Zhang Y, et al (2022). Genome-edited powdery mildew resistance in wheat without growth penalties. *Nature*, 602 (7897): 455–460
- Li SG, Cao YC, He JB, et al (2020). Genetic dissection of protein content in a Nested association mapping population of soybean. *Sci Agric Sin*, 53 (9): 1743–1755 (in Chinese with English abstract) [李曙光, 曹永策, 贺建波等(2020). 大豆巢式关联作图群体蛋白质含量的遗传解析. *中国农业科学*, 53 (9): 1743–1755]
- Li XJ, Xu X, Liu W, et al (2020). Dissection of superior alleles for yield-related traits and their distribution in important cultivars of wheat by association mapping. *Front Plant Sci*, 11: 175
- Liu L, Wang M, Zhang Z, et al (2020). Identification of stripe rust resistance loci in U.S. spring wheat cultivars and breeding lines using genome-wide association mapping and *Yr* gene markers. *Plant Dis*, 104 (8): 2181–2192
- Liu J, Feng B, Xu Z, et al (2018a). A genome-wide association study of wheat yield and quality-related traits in southwest China. *Mol Breed*, 38 (1): 1–11
- Liu J, Xu Z, Fan X, et al (2018b). A genome-wide association study of wheat spike related traits in China. *Front Plant Sci*, 9: 1584
- Liu W, Naruoka Y, Miller K, et al (2018c). Characterizing and validating stripe rust resistance loci in US Pacific northwest winter wheat accessions (*Triticum aestivum* L.) by genome-wide association and linkage mapping. *Plant Genome*, 11 (1): 10
- Liu X, Huang M, Fan B, et al (2016). Iterative usage of fixed and random effect models for powerful and efficient genome-wide association studies. *PLOS Genet*, 12 (2): e1005767
- Liu Y, Salsman E, Fiedler JD, et al (2019). Genetic mapping and prediction analysis of FHB resistance in a hard red spring wheat breeding population. *Front Plant Sci*, 10: 1007

- Liu Y, Zhu G, Zhu Z, et al (2021). Investigation and genome-wide association analysis of fusarium seedling blight resistance in Chinese elite wheat lines. *Front Plant Sci*, 12: 777494
- Luo XY, Bi HH, Zhang XR, et al (2020). Genome-wide association study of traits related to low potassium tolerance in common wheat. *Plant Nutr Fert Sci*, 26 (3): 401–412 (in Chinese with English abstract) [罗肖艳, 毕惠惠, 张旭睿等(2020). 小麦耐低钾性状的全基因组关联分析. *植物营养与肥料学报*, 26 (3): 401–412]
- Ma F, Xu Y, Ma Z, et al (2018). Genome-wide association and validation of key loci for yield-related traits in wheat founder parent Xiaoyan 6. *Mol Breed*, 38 (7): 91
- Mackay IJ, Bansept-Basler P, Barber T, et al (2014). An eight-parent multiparent advanced generation inter-cross population for winter-sown wheat: creation, properties, and validation. *G3 (Bethesda)*, 4 (9): 1603–1610
- Malik PL, Janss L, Nielsen LK, et al (2019). Breeding for dual-purpose wheat varieties using marker-trait associations for biomass yield and quality traits. *Theor Appl Genet*, 132 (12): 3375–3398
- Mangini G, Gadaleta A, Colasuonno P, et al (2018). Genetic dissection of the relationships between grain yield components by genome-wide association mapping in a collection of tetraploid wheats. *PLOS One*, 13 (1): e0190162
- Marcotuli I, Houston K, Schwerdt JG, et al (2016). Genetic diversity and genome wide association study of β -glucan content in tetraploid wheat grains. *PLOS One*, 11 (4): e0152590
- Maulana F, Huang W, Anderson JD, et al (2020). Genome-wide association mapping of seedling drought tolerance in winter wheat. *Front Plant Sci*, 11: 573786
- Mekonnen T, Sneller CH, Haileselassie T, et al (2021). Genome-wide association study reveals novel genetic loci for quantitative resistance to septoria tritici blotch in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Plant Sci*, 12: 671323
- Mohler V, Stadlmeier M, (2019). Dynamic QTL for adult plant resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Appl Genet*, 60 (3): 291–300
- Mu J, Liu L, Liu Y, et al (2020). Genome-wide association study and gene specific markers identified 51 genes or QTL for resistance to stripe rust in U.S. winter wheat cultivars and breeding lines. *Front Plant Sci*, 11: 998
- Muhammad A, Hu W, Li Z, et al (2020). Appraising the genetic architecture of kernel traits in hexaploid wheat using GWAS. *Int J Mol Sci*, 21 (16): 5649
- Muleta KT, Bulli P, Rynearson S, et al (2017). Loci associated with resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) in a core collection of spring wheat (*Triticum aestivum*). *PLOS One*, 12 (6): e0179087
- Muqaddasi QH, Brassac J, Koppolu R, et al (2019). *TaAPO-A1*, an ortholog of rice *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1*, is associated with total spikelet number per spike in elite European hexaploid winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Sci Rep*, 9 (1): 13853
- Oyiga BC, Sharma RC, Baum M, et al (2018). Allelic variations and differential expressions detected at quantitative trait loci for salt stress tolerance in wheat. *Plant Cell Environ*, 41 (5): 919–935
- Pang Y, Liu C, Wang D, et al (2020). High-Resolution genome-wide association study identifies genomic regions and candidate genes for important agronomic traits in wheat. *Mol Plant*, 13 (9): 1311–1327
- Pei J, Yu CM (2021). Creation and application of an eight-parent advanced generation intercross population of wheat. *J Nantong Univ*, 20 (4): 65–71 (in Chinese with English abstract) [裴婕, 余春梅(2021). 小麦8亲本高世代互交群体的创制与应用. *南通大学学报*, 20 (4): 65–71]
- Pradhan S, Babar MA, Robbins K, et al (2019). Understanding the genetic basis of spike fertility to improve grain number, harvest index, and grain yield in wheat under high temperature stress environments. *Front Plant Sci*, 10: 1481
- Price AL, Patterson NJ, Plenge RM, et al (2006). Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nat Genet*, 38 (8): 904–909
- Qaseem MF, Qureshi R, Shaheen H, et al (2019). Genome-wide association analyses for yield and yield-related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under pre-anthesis combined heat and drought stress in field conditions. *PLOS One*, 14 (3): e0213407
- Quan X, Liu J, Zhang N, et al (2021). Genome-wide association study uncover the genetic architecture of salt tolerance-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Genet*, 12: 663941
- Que QM, Ouyang KX, Li P, et al (2019). Application of genome-wide association analysis (GWAS) in forest tree breeding. *Plant Physiol J*, 381 (11): 1555–1562 (in Chinese with English abstract) [阙青敏, 欧阳昆唏, 李培等(2019). 全基因组关联分析(GWAS)在林木育种中的应用. *植物生理学报*, 381 (11): 1555–1562]
- Ren T, Hu Y, Tang Y, et al (2018). Utilization of a Wheat55K SNP array for mapping of major QTL for temporal expression of the tiller number. *Front Plant Sci*, 9: 333
- Riaz A, Athiyannan N, Periyannan SK, et al (2018). Unlocking new alleles for leaf rust resistance in the Vavilov wheat collection. *Theor Appl Genet*, 131 (1): 127–144
- Rimbert H, Darrier B, Navarro J, et al (2018). High throughput SNP discovery and genotyping in hexaploid wheat.

- PLOS One, 13 (1): e0186329
- Roselló M, Royo C, Sanchez-Garcia M, et al (2019). Genetic dissection of the seminal root system architecture in mediterranean durum wheat landraces by genome-wide association study. *Agronomy*, 9 (7): 364
- Rufo R, López A, Lopes MS, et al (2021). Identification of quantitative trait loci hotspots affecting agronomic traits and high-throughput vegetation indices in rainfed wheat. *Front Plant Sci*, 12: 735192
- Saintenac C, Jiang D, Akhunov ED (2011). Targeted analysis of nucleotide and copy number variation by exon capture in allotetraploid wheat genome. *Genome Biol*, 12 (9): R88
- Sandhu KS, Mihalyov PD, Lewien MJ, et al (2021). Genomic selection and genome-wide association studies for grain protein content stability in a nested association mapping population of wheat. *Agronomy*, 11 (12): 2528
- Sapkota S, Hao Y, Johnson J, et al (2019). Genome-wide association study of a worldwide collection of wheat genotypes reveals novel quantitative trait loci for leaf rust resistance. *Plant Genome*, 12 (3): 190033
- Schierenbeck M, Alqudah AM, Lohwasser U, et al (2021). Genetic dissection of grain architecture-related traits in a winter wheat population. *BMC Plant Biol*, 21 (1): 417
- Schmidt J, Tricker PJ, Eckermann P, et al (2020). Novel alleles for combined drought and heat stress tolerance in wheat. *Front Plant Sci*, 10: 3389
- Schulthess A W, Reif J C, Ling J, et al (2017). The roles of pleiotropy and close linkage as revealed by association mapping of yield and correlated traits of wheat (*Triticum aestivum* L.). *J Exp Bot*, 68 (15): 4089–4101
- Segura V, Vilhjálmsson BJ, Platt A, et al (2012). An efficient multi-locus mixed-model approach for genome-wide association studies in structured populations. *Nat Genet*, 44 (7): 825–830
- Sehgal D, Mondal S, Guzman C, et al (2019). Validation of candidate gene-based markers and identification of novel loci for thousand-grain weight in spring bread wheat. *Front Plant Sci*, 10: 1189
- Sehgal D, Rosyara U, Mondal S, et al (2020). Incorporating genome-wide association mapping results into genomic prediction models for grain yield and yield stability in CIMMYT spring bread wheat. *Front Plant Sci*, 11: 197
- Shah SH, Angel Y, Houborg R, et al (2019). A random forest machine learning approach for the retrieval of leaf chlorophyll content in wheat. *Remote Sens*, 11 (8): 920
- Sharp PJ, Chen LJ (1990). Characterization and application of 14 RFLP probes for identification of partial homologous chromosome arms of Triticeae. *J Triticeae Crop*, (4): 4–7 (in Chinese with English abstract) [Sharp PJ, 陈建利 (1990). 鉴定小麦族部分同源染色体臂的14个RFLP探针的分离、性状鉴定及应用. 麦类作物学报, (4): 4–7]
- Shi W, Hao C, Zhang Y, et al (2017). A combined association mapping and linkage analysis of kernel number per spike in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Plant Sci*, 8: 1412
- Shi XL, Yan YL, Shi SB, et al (2021). Genome-wide association study of salt tolerance related root traits in wheat. *J Plant Genet Resour*, 22 (1): 57–73 (in Chinese with English abstract) [时晓磊, 严勇亮, 石书兵等(2021). 小麦根部耐盐性状全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 22 (1): 57–73]
- Siddiqui MN, Teferi TJ, Ambaw AM, et al (2021). New drought-adaptive loci underlying candidate genes on wheat chromosome 4B with improved photosynthesis and yield responses. *Physiol Plantarum*, 173 (4): 2166–2180
- Singh D, Wang X, Kumar U, et al (2019). High-throughput phenotyping enabled genetic dissection of crop lodging in wheat. *Front Plant Sci*, 10: 394
- Tekeu H, Ngonkeu ELM, Bélanger S, et al (2021). GWAS identifies an ortholog of the rice *D11* gene as a candidate gene for grain size in an international collection of hexaploid wheat. *Sci Rep*, 11 (1): 19483
- Tessmann EW, Van Sanford DA (2018). GWAS for Fusarium head blight related traits in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in an artificially warmed treatment. *Agronomy*, 8 (5): 68
- Tibbs Cortes L, Zhang Z, Yu J (2021). Status and prospects of genome-wide association studies in plants. *Plant Genome*, 14 (1): e20077
- Velu G, Singh RP, Crespo-Herrera L, et al (2018). Genetic dissection of grain zinc concentration in spring wheat for mainstreaming biofortification in CIMMYT wheat breeding. *Sci Rep*, 8 (1): 13526
- Wang Q, Tian F, Pan Y, et al (2014a). A SUPER powerful method for genome wide association study. *PLOS One*, 9 (9): e107684
- Wang S, Wong D, Forrest K, et al (2014b). Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90,000 single nucleotide polymorphism array. *Plant Biotechnol J*, 12 (6): 787–796
- Wang S, Zhu Y, Zhang D, et al (2017). Genome-wide association study for grain yield and related traits in elite wheat varieties and advanced lines using SNP markers. *PLoS One*, 12 (11): e0188662
- Wang Y, Yu C, Cheng Y, et al (2021). Genome-wide association mapping reveals potential novel loci controlling stripe rust resistance in a Chinese wheat landrace diversity panel from the southern autumn-sown spring wheat zone. *BMC Genomics*, 22 (1): 34

- Ward BP, Brown-Guedira G, Tyagi P, et al (2019). Multienvironment and multitrait genomic selection models in unbalanced early-generation wheat yield trials. *Crop Sci*, 59 (2): 491–507
- Winfield MO, Allen AM, Burrige AJ, et al (2016). High-density SNP genotyping array for hexaploid wheat and its secondary and tertiary gene pool. *Plant Biotechnol J*, 14 (5): 1195–1206
- Würschum T, Liu W, Gowda M, et al (2012). Comparison of biometrical models for joint linkage association mapping. *Heredity*, 108 (3): 332–340
- Xie L, Ren Y, Zhang XZ, et al (2021). Genome-wide association study of pre-harvest sprouting traits in wheat. *Acta Agron Sin*, 47 (10): 1891–1902 (in Chinese with English abstract) [谢磊, 任毅, 张新忠等(2021). 小麦穗发芽性状的全基因组关联分析. *作物学报*, 47 (10): 1891–1902]
- Xiong H, Guo H, Zhou C, et al (2019). A combined association mapping and t-test analysis of SNP loci and candidate genes involving in resistance to low nitrogen traits by a wheat mutant population. *PLOS One*, 14 (1): e0211492
- Xu F, Chen S, Yang X, et al (2021). Genome-wide association study on root traits under different growing environments in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Genet*, 12: 646712
- Yan X, Zhao L, Ren Y, et al (2019). Genome-wide association study revealed that the *TaGW8* gene was associated with kernel size in Chinese bread wheat. *Sci Rep*, 9 (1): 2702
- Yan YL, Shi XL, Zhang JB, et al (2021). Genome-wide association study of grain quality related characteristics of spring wheat. *Sci Agric Sin*, 54 (19): 4033–4047 (in Chinese with English abstract) [严勇亮, 时晓磊, 张金波等(2021). 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*, 54 (19): 4033–4047]
- Yu J, Holland JB, McMullen MD, et al (2008). Genetic design and statistical power of nested association mapping in maize. *Genetics*, 178 (1): 539–551
- Yu J, Pressoir G, Briggs WH, et al (2006). A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nat Genet*, 38 (2): 203–208
- Yu S, Wu J, Wang M, et al (2020). Haplotype variations in QTL for salt tolerance in Chinese wheat accessions identified by marker-based and pedigree-based kinship analyses. *Crop J*, 8 (6): 1011–1024
- Zakieh M, Gaikpa DS, Leiva Sandoval F, et al (2021). Characterizing winter wheat germplasm for fusarium head blight resistance under accelerated growth conditions. *Front Plant Sci*, 12: 705006
- Zhang D, Zhang Z, Shi YG, et al (2020). Genome-wide association analysis of yield-related traits in wheat. *J Triticeae Crop*, 40 (4): 434–443 (in Chinese with English abstract) [张东, 张政, 史雨刚等(2020). 小麦产量相关性状的全基因组关联分析. *麦类作物学报*, 40 (4): 434–443]
- Zhang Z, Ersoz E, Lai CQ, et al (2010). Mixed linear model approach adapted for genome-wide association studies. *Nat Genet*, 42 (4): 355–360
- Zhang HJ, Deng ZY, Tao S, et al (2021). Genome-wide association study (GWAS) for plant height traits in synthetic wheat lines introduced in CIMMYT. *J Plant Genet Resour*, 22 (4): 1054–1067 (in Chinese with English abstract) [张红杰, 邓中印, 陶姝等(2021). CIMMYT新引进合成小麦株高性状全基因组关联分析. *植物遗传资源学报*, 22 (4): 1054–1067]
- Zhao DY, Zhu T, Wang WD, et al (2018). Genome-wide association study of yield traits in some wheat varieties (lines) of Huang-Huai area. *J Triticeae Crop*, 38 (11): 1320–1329 (in Chinese with English abstract) [赵丹阳, 朱婷, 王卫东等(2018). 黄淮麦区部分小麦品种(系)重要产量性状全基因组关联分析. *麦类作物学报*, 38 (11): 1320–1329]
- Zhao Y, Li J, Zhao R, et al (2020a). Genome-wide association study reveals the genetic basis of cold tolerance in wheat. *Mol Breed*, 40 (4): 36
- Zhao L, Pan Y, Dong Z, et al (2020b). Investigation and genome-wide association study of grain copper content in Chinese common wheat. *J Cereal Sci*, 95: 102991
- Zhou SY, Bi HH, Cheng XY, et al (2020). Genome-wide association study of low-phosphorus tolerance related traits in wheat. *J Plant Genet Resour*, 21 (2): 431–445 (in Chinese with English abstract) [周思远, 毕惠惠, 程西永等(2020). 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*, 21 (2): 431–445]
- Zhou Y, Zhao X, Li Y, et al (2020a). *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation. *Nat Genet*, 52 (12): 1412–1422
- Zhou Z, Shi X, Zhao G, et al (2020b). Identification of novel genomic regions and superior alleles associated with Zn accumulation in wheat using a genome-wide association analysis method. *Int J Mol Sci*, 21 (6): 1928
- Zhu HZ, Wang ZW, Wu L, et al (2010). QTL mapping for adult-plant resistance to stripe rust in wheat cultivar Chuanmai 107. *Sci Agric Sin*, 43 (4): 706–712 (in Chinese with English abstract) [朱华忠, 王忠伟, 伍玲等(2010). 小麦品种川麦107对条锈病成株抗性的QTL定位. *中国农业科学*, 43 (4): 706–712]