

# 宁夏小麦种质资源粒重基因 KASP 标记检测及验证

张维军<sup>1</sup>, 赵俊杰<sup>2</sup>, 何进尚<sup>1</sup>, 郝晨阳<sup>3</sup>, 王小亮<sup>1</sup>, 亢 玲<sup>1</sup>, 张富国<sup>4</sup>, 张学勇<sup>3</sup>, 陈东升<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 宁夏农林科学院农作物研究所, 银川 750002; <sup>2</sup> 中国农业科学院棉花研究所, 河南安阳 455000;

<sup>3</sup> 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; <sup>4</sup> 宁夏农林科学院, 银川 750002)

**摘要:** 为挖掘高粒重小麦种质资源, 连续 2 年在宁夏引黄灌区生态条件下测定了 209 份小麦种质资源的千粒重、粒长、粒宽和粒厚 4 个籽粒相关性状, 同时用 4 个粒重相关基因 *TaGW2-6B*、*TaGASR*、*TaGS-D1* 和 *TaCWI-4A* 的 KASP 标记对参试材料进行基因型检测。结果表明, 宁夏小麦种质资源籽粒表型性状较丰富。千粒重、粒长、粒宽和粒厚分布范围分别为 29.73~56.25 g、5.82~7.57 mm、2.87~3.83 mm 和 2.74~3.55 mm。4 个基因标记分别将参试材料区分为两种单倍型: *TaGW2-6B* 将参试材料区分为 Hap-6B-1 和 Others 两种单倍型, 其中优异单倍型 Hap-6B-1 的频率为 62.44%; *TaGASR* 将参试材料区分为 H1c 和 H1c/H1g 两种单倍型, 其中优异单倍型 H1c 频率为 93.10%; *TaCWI-4A* 将参试材料区分为 Hap-4A-C 和 Hap-4A-T 两种单倍型, 其中优异单倍型 Hap-4A-C 频率为 76.41%; *TaGS-D1* 将参试材料区分为 TaGS-D1a 和 TaGS-D1b 两种单倍型, 其中优异单倍型 TaGS-D1a 频率为 86.50%。*TaGW2-6B* 与千粒重显著相关, 与粒宽和粒厚极显著相关; *TaGASR* 与千粒重和粒长极显著相关, 与粒宽显著相关; *TaCWI-4A* 与千粒重、粒宽和粒厚显著相关。宁夏小麦种质资源粒重基因主要包括 7 种优异单倍型组合, 其中, Hap-6B-1+H1c+Hap-4A-C+TaGS-D1a 组合对千粒重、粒宽和粒厚有显著的正向调控作用, Hap-4A-C+TaGS-D1a 组合对粒长有显著的正向调控作用。因此, 在宁夏引黄灌区生态条件下 *TaGW2-6B*、*TaGASR* 和 *TaCWI-4A* 能够较好地地区分小麦粒重大小, 可用于粒重性状选择。在 209 份参试材料中, 共筛选到 14 份千粒重大于 50 g 的高粒重材料, 其中有 9 份材料聚合了 4 个粒重相关基因的优异单倍型。

**关键词:** 宁夏小麦; 籽粒性状; 粒重相关基因; KASP 标记

## Detection and Validation of Grain Weight Related Genes using KASP Assays in Ningxia Wheat Germplasm

ZHANG Wei-jun<sup>1</sup>, ZHAO Jun-jie<sup>2</sup>, HE Jin-shang<sup>1</sup>, HAO Chen-yang<sup>3</sup>, WANG Xiao-ling<sup>1</sup>, KANG Ling<sup>1</sup>,  
ZHANG Fu-guo<sup>4</sup>, ZHANG Xue-yong<sup>3</sup>, CHEN Dong-shen<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>The Crop Research Institute, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Science, Yinchuan 750002; <sup>2</sup>Institute of Cotton Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Henan Anyang 455000; <sup>3</sup>Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; <sup>4</sup>Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Science, Yinchuan 750002)

**Abstract:** To analyze the yield potential of common wheat (*Triticum aestivum* L.) using high-grain weight germplasm resources in Ningxia, here we conducted the field trials for detecting grain weight under the ecological conditions of the Yellow River irrigation area, as well as marker-assisted analysis using four functional KASP markers *TaGW2-6B*, *TaGASR*, *TaGS-D1* and *TaCWI-4A*. Four grain-related traits consisting of the thousand-

收稿日期: 2021-12-25 修回日期: 2022-01-12 网络出版日期: 2021-12-29

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211225001>

第一作者研究方向为小麦种质资源与遗传育种, E-mail: zwjnky@126.com; 赵俊杰为共同第一作者

通信作者: 陈东升, 研究方向为小麦种质资源与育种, E-mail: cdsnky@163.com

张学勇, 研究方向为小麦基因资源, E-mail: zhangxueyong@cass.cn

**基金项目:** 宁夏自然科学基金项目 (2021AAC03275); 中央引导地方科技发展专项 (2020YDDF0056); 宁夏农业育种专项 (2018NYYZ02); 宁夏农业科技自主创新专项 (NKYJ-20-05)

**Foundation projects:** Ningxia Natural Science Foundation Project (2021AAC03275), Central Guidance Local Science and Technology Development (2020YDDF0056), Ningxia Agricultural Breeding Project (2018NYYZ02), Ningxia Agricultural Science and Technology Independent Innovation Project (NKYJ-20-05)

kernel weight (TKW), kernel length (KL), kernel width (KW) and kernel thickness (KT) of 209 wheat germplasm resources were measured for 2 consecutive years. The results showed that wheat germplasm resources had abundant diversity on grain-related traits. The distribution ranges of TKW, KL, KW and KT values were 29.73-56.25 g, 5.82-7.57 mm, 2.87-3.83 mm and 2.74-3.55 mm, respectively. For *TaGW2-6B*, two haplotypes (Hap-6B-1 and Others) were detected, while the elite haplotype Hap-6B-1 accounted for 62.44%. For *TaGASR* two haplotypes (H1c and H1c/H1g) were detected, while haplotype H1c accounted for 93.10%. Two haplotypes Hap-4A-C and Hap-4A-T at *TaCWI-4A-1523* were revealed, and the elite haplotype Hap-4A-C accounted for 76.41%. Two haplotypes TaGS-D1a and TaGS-D1b at the *TaGS-D1* were revealed, and the elite haplotype TaGS-D1a accounted for 86.50%. The locus *TaGW2-6B* was found to be significantly correlated with TKW and extremely significantly correlated with KW and KT. *TaGASR* was found to be significantly correlated with TKW, KL and KW. *TaCWI-4A* was found to be significantly correlated with TKW, KW and KT. Based on the genotyping results, seven haplotype combinations were revealed. The combination of Hap-6B-1+H1c+Hap-4A-C+TaGS-D1a represented a significant positive effect on TKW, KW and KT, while the combination of Hap-4A-C+TaGS-D1a represented a significant positive effect on KL. Taken together, three genes *TaGW2-6B*, *TaGASR* and *TaCWI-4A* might become elite makers on selection of the wheat grain weight under the ecological conditions of the Yellow River irrigation area in Ningxia. Out of 209 tested genotypes, 14 high-grain weight genotypes (1000-kernel weight > 50 g) were identified, and nine of them have stacked elite haplotypes of four grain weight-related genes.

**Key words:** Ningxia wheat; grain characters; grain weight-related genes; KASP assays

小麦是世界上大多数温带国家的主要粮食及饲料作物之一,其产量的高低关系到社会经济发展和人类生存。培育高产、优质品种一直是小麦育种工作的主要目标<sup>[1-2]</sup>。粒重是小麦产量的主要构成因素之一,提高粒重是现代小麦高产育种的重要途径。目前,中国主要麦区的小麦品种均经历了多次更新换代,每次换代单产均有较大幅度提高<sup>[3]</sup>,一个重要原因是粒重(千粒重)不断提高。据原中国农业科学院作物品种资源研究所对全国不同年代育成的2000余份小麦品种(系)千粒重的测定结果显示,我国小麦千粒重由20世纪50年代初的31.4 g提高到80年代的42.0 g,增长了33.8%<sup>[4]</sup>;张学勇等<sup>[5]</sup>对我国小麦遗传多样性及核心种质的研究发现,小麦地方品种的千粒重平均为34.7 g,育成品种为42.9 g,育成品种的千粒重较地方品种提高了8.2 g;山东省1999-2010年小麦育成品种产量平均每年提高61.65 kg/hm<sup>2</sup>,但产量三要素中只有粒重呈显著上升趋势<sup>[6]</sup>;河南省自中华人民共和国建立以来10次小麦品种更替产量潜力的提高主要源于穗粒数和千粒重的增加<sup>[7]</sup>;宁夏小麦千粒重从20世纪50年代的37.3 g提高到2000年前后的43.5 g<sup>[8]</sup>,50年提高了6.2 g。可见,粒重在不同生态区不同程度的正向选择和提高,对我国小麦单产水平提高做出了较大贡献,是现代小麦育种中遗传改进最为显著的产量性状<sup>[5,9]</sup>。

粒重由粒长、粒宽和粒厚等基本要素构成<sup>[10-12]</sup>,是多基因控制的数量性状,主要受遗传因素影响<sup>[13]</sup>。目前,在小麦绝大多数染色体上已报道了很多千粒重的QTLs<sup>[14-15]</sup>,并且,一些粒重相关基因已经克隆<sup>[2,16-17]</sup>。张业伦等<sup>[17]</sup>利用春小麦Avocet/Sujata重组自交系群体进行千粒重、粒长和粒宽等性状QTL定位,共检测到5个与粒长相关,4个与粒宽相关,11个与千粒重相关的QTL。Su等<sup>[18]</sup>利用同源克隆技术在小麦中克隆了水稻粒宽基因*GW2*的同源基因*TaGW2*,利用小偃54和京411重组自交系群体将其定位于6AS染色体着丝粒附近,*TaGW2*候选基因关联分析表明,其与粒宽、粒重极显著相关。之后,Qin等<sup>[19-20]</sup>对*TaGW2*3个同源基因的表达模式等进行了深入研究,发现在小麦多倍体化过程中,*TaGW2-6A*和*TaGW2-6B*主要在启动子区发生了强烈的选择。细胞壁结合型转化酶(CWI, cell wall-bound invertase)是库器官形成中决定库强的一个关键酶<sup>[21]</sup>,对作物粒重有较大影响。Ma等<sup>[22]</sup>利用同源克隆技术在小麦中克隆了一个CWI编码基因*TaCwi-A1*,定位于2A染色体上,与*Xbarc15*紧密连锁。*TaCwi-A1*由7个外显子和6个内含子组成,根据该基因SNP开发了一对显性标记*TaCWI21*和*TaCWI22*,可以解释4.8%的表型变异。Jiang等<sup>[23]</sup>研究了位于小麦4A、5B和5D染色体上的3个*TaCWI*基因*TaCWI-4A*、*TaCWI-*

5B 和 *TaCWI-5D*。其中, 在 *TaCWI-4A* 启动子区形成了 Hap-4A-C 和 Hap-4A-T 两种单倍型, 在干旱区, Hap-4A-C 是优异单倍型, 与穗粒数正相关; 在灌溉区, Hap-4A-T 是优异单倍型, 与千粒重正相关。Zhang 等<sup>[24]</sup>从小麦中克隆了水稻粒长和粒重相关基因 *OsGS3* 的同源基因 *TaGS-D1*, 利用连锁分析和比较基因组学方法将其定位在 7DS 上, 与标记 *Xbarc184* 相距 8.0 cM。 *TaGS-D1* 由 4 个外显子和 3 个内含子组成, 根据第 2 个内含子内的 40 bp InDel 开发了一个共显性标记 *GS7D*。关联分析表明, *GS7D* 可解释粒重和粒宽 16.3% 和 7.7% 的表型变异。在水稻中, *OsGASR7* (Os06g0266800)<sup>[25]</sup>是决定粒长的候选基因, 小麦中 *GASR7* 被定位在第七同源群。在普通小麦 3 个部分同源基因中, 仅有 *TaGASR7-A1* 存在 2 种单倍型 H1c 和 H1g, 在花后 5 d 的籽粒中, H1c 的表达量显著低于 H1g, 证明 *TaGASR7* 是小麦粒长的主要遗传决定因子, 对粒重和产量具有多效性影响<sup>[26]</sup>。

随着比较基因组学的发展, 已经开发了很多与小麦粒重性状相关的分子标记, 但能够直接用于辅助育种的屈指可数<sup>[2, 27]</sup>, 而且, 很多基因只在特定的环境和遗传背景下有效。因此, 不同地区应结合表型验证筛选出适合本生态区的能有效应用于资源鉴定和辅助育种的分子标记。鉴于此, 本研究以 209 份小麦种质资源为试验材料, 测定其千粒重、粒长、粒宽和粒厚指标, 利用 4 个粒重相关基因 *TaGW2-6B*、*TaGASR*、*TaGS-D1* 和 *TaCWI-4A* 的 KASP 标记进行基因背景分析, 以期明确宁夏小麦种质资源粒重水平及相关基因的分布特征, 粒重基因变异组合对籽粒表型性状的综合效应, 探讨上述标记及优异变异组合在宁夏引黄灌区生态条件下的适用性, 为分子标记辅助育种提供支撑, 同时鉴定优异亲本用于小麦高产育种。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

参试材料共 209 份 (详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211225001>, 附表 1), 由宁夏农林科学院农作物研究所品种资源研究室提供。其中宁夏本地材料 121 份, 中国引进材料 74 份, 国外引进材料 14 份; 冬小麦材料 109 份, 春小麦材料 100 份。试验田设在宁夏永宁县王太堡宁夏农林科学院农作物研究所育种基地 (106°14'E, 38°14'N)。冬小麦分别于 2017 年 9 月 28 日和 2018 年 9 月 26 日播种,

春小麦分别于 2018 年 2 月 26 日和 2019 年 2 月 27 日播种。小区行长为 1.0 m, 3 行区, 2 次重复, 行距 0.2 m, 播量 350.0 万粒/hm<sup>2</sup>, 常规田间管理。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 籽粒千粒重、粒长、粒宽和粒厚测定** 小麦成熟后人工收获、脱粒, 自然风干至水分 ≤ 13%, 随机取籽粒用 NI Seed Count 5000R 谷物种子成像分析系统进行性状测定, 主要包括千粒重、籽粒长度、籽粒宽度和籽粒厚度等指标。每份材料测定 2 年共 4 次重复, 每次重复测量籽粒数不少于 300 粒, 扫描分析后可获得各性状平均值。

**1.2.2 基因组 DNA 提取** 每份材料取 6~8 粒种子置于铺有滤纸的培养皿中, 于室温培养, 萌发 7 d 后, 每份材料分别取 3 株幼苗的叶片约 0.2 g 装入 2.0 mL 离心管中, 液氮研磨后用 CTAB 法<sup>[28]</sup>提取基因组 DNA, 置于 -20 °C 冰箱备用。

**1.2.3 引物合成** 本研究采用 4 个粒重相关基因的 KASP 标记 (表 1) 对试验材料进行检测。根据已发表的文献 [16, 20-21, 23] 获取 4 个粒重相关基因的编码区序列, 再根据 KASP 引物设计原则, 基于差异位点设计两条 PCR 引物, 并分别加上相应的标签序列: FAM (5'-GAAGGTGACCAAGTTCATGCT3') 和 HEX (5'-GAAGGTCGGAGTCAACGGATT3'), 同时设计一条通用的反向引物, 以保证扩增总长度 < 120 bp<sup>[29]</sup>。试验所用的 KASP 分子标记引物序列 (表 1) 由上海英骏生物技术有限公司合成。每个标记的 3 条引物均稀释成 100 μmol/L, 引物混合体系包括 2 条标签引物各 12 μL, 通用反向引物 30 μL, ddH<sub>2</sub>O 46 μL, 共计 100 μL。

**1.2.4 KASP 标记检测** 标记的基因型分析采用 Quant Studio™ 7 Flex 实时定量 PCR 系统进行。PCR 反应体系为: 模板 DNA (50 ng/μL) 2.2 μL, KASP 2× 反应混合液 2.5 μL, MgCl<sub>2</sub> (25 mmol/L) 0.04 μL, 引物混合液 (10 μmol/L) 0.056 μL, ddH<sub>2</sub>O 补充至 5.0 μL。PCR 程序为步骤一: 95 °C 15 min, 1 次循环; 步骤二: 95 °C 20 s, 65~55 °C 1 min, 10 次循环 (每次循环降低 1.0 °C); 步骤三: 95 °C 20 s, 57 °C 1 min, 29 次循环。为避免对试验结果的误判, 设置空白对照, 其 DNA 模板用 ddH<sub>2</sub>O 代替。利用 Quant Studio™ 7 Flex 荧光定量仪收集扩增产物的荧光信号, 对产物分型检测; 通过 Quant Studio™ Real-time PCR Software v1.3 实现数据的可视化及结果判读。

**1.2.5 高粒重资源筛选** 以千粒重大于 50 g, 并且



表 1 试验用粒重基因 KASP 标记及引物序列

Table 1 Four markers and their primer sequences which associated with grain weight-related genes

基因 Gnen	标记 Assay	等位变 异 Allelic variation	表型 Phenotype	引物序列 (5'-3') Forward primer (5'-3')	引物序列 (3'-5') Reverse primer (3'-5')	参考文献 Reference
<i>TaGW2-6B</i>	<i>TaGW2-6B</i>	Hap-6B-1	高千粒重	<b><i>GAAGGTGACCAAGTTCATGCTGT</i></b> TGGTGTCAATTTGTAAAGCCCA	AGGCTTGTCAAAACG TGGGGTCC	[ 19 ]
		Others	低千粒重	<b><i>GAAGGTCTGGAGTCAACGGATT</i></b> GTTGGTGTCAATTTGTAAAGCCCA		
<i>TaGASR</i>	<i>TaGASR</i>	H1c	高千粒重	<b><i>GAAGGTGACCAAGTTCATGCTAT</i></b> AACTGCTCACCCCCACC	ATATGTAGGGCAG GAAGGGC	[ 26 ]
		H1g	低千粒重	<b><i>GAAGGTCTGGAGTCAACGGATT</i></b> CACGGTAGAGGAGCCGGTTC		
<i>TaCWI-4A</i>	<i>TaCWI-4A-1523</i>	Hap-4A-C	高千粒重	<b><i>GAAGGTGACCAAGTTCATGCTTT</i></b> TATTTAAAATTTGATGAACTTTC ATAAAC	CATCGAATTGAAGAAA AGTTCACGC	[ 23 ]
		Hap-4A-T	低千粒重	<b><i>GAAGGTCTGGAGTCAACGGATT</i></b> TTTATTTAAAATTTGATGAACTTT TCACAAAT		
<i>TaGS-D1</i>	<i>TaGS-D1</i>	TaGS-D1a	高千粒重	<b><i>GAAGGTGACCAAGTTCATGCTGC</i></b> CAAGAAATGTCGCTCTCAG	CAAGAATTTTGGGACG GAGGGA	[ 24 ]
		TaGS-D1b	低千粒重	<b><i>GAAGGTCTGGAGTCAACGGATT</i></b> GCCAAGAAATGTCGCTCTCAT		

斜体加粗为 FAM 标签序列,正体加粗为 HEX 标签序列

The portion marked as bold italics in the table are FAM labeled sequences, the portion marked as bold upright are HEX labeled sequences

同时含有 4 个基因标记的优异单倍型为标准筛选高粒重种质资源。

**1.2.6 数据统计** 用 Excel 2010 和 IBM SPSS Statistics 22 (SPSS 22) 对数据进行统计、方差及相关性分析。用 Excel 2010 统计不同单倍型组合类型及材料份数,用 SPSS 22 软件的 MEANS 过程通过 LSD (Least significance difference) 和 Duncan 法分别比较基因单倍型间和不同基因单倍型组合间的差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 宁夏小麦种质资源千粒重、粒长、粒宽和粒厚分析

对全部试验材料的千粒重、粒长、粒宽和粒厚进行了 2 年 4 次重复测定(详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jprg.20211225001>, 附表 1), 对测定数据进行统计分析, 结果表明参试材料的籽粒性状尤其是千粒重存在较大变异(表 2)。从冬小麦、春小麦籽粒性状比较来看, 冬小麦的平均千粒重和粒长分别高于春小麦 1.08 g (2.52%) 和 0.09 mm

(1.37%), 而粒宽和粒厚分别小于春小麦 0.02 mm (0.58%) 和 0.01 mm (0.31%) (表 3)。整体来看, 宁夏小麦种质资源(包括引进种质资源)的千粒重水平较高, 较全国育成小麦平均千粒重 (42.9 g<sup>[4]</sup>) 高 0.76 g (1.77%) (表 4); 参试材料中千粒重 ≥ 45 g 的有 82 份, 占比 39.23%。但高千粒重 (>50 g) 资源偏少, 仅有 14 份, 占参试材料的 6.70%, 其中宁夏本地材料有 6 份, 分别是 84 加、春山 2 号、春山 3 号、冬育 3 号、宁春 20 号和 875067/S4055-6。

表 2 参试材料籽粒性状测定结果

Table 2 Results of grain characters of the test materials

性状 Trait	最大值 Max.	最小值 Min.	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	变异系数 (%) CV
千粒重 (g) TKW	56.25	29.73	43.44 ± 4.66	10.72
粒长 (mm) KL	7.57	5.82	6.64 ± 0.34	5.16
粒宽 (mm) KW	3.83	2.87	3.41 ± 0.16	4.56
粒厚 (mm) KT	3.55	2.74	3.20 ± 0.13	3.94

TKW: 1000-kernel weight, KL: Kernel length, KW: Kernel width, KT: Kernel thickness, the same as below



表 3 冬、春性小麦籽粒性状比较

Table 3 Comparison of grain characters between spring and winter wheat

性状 Trait	春小麦 Spring wheat	冬小麦 Winter wheat	冬麦较春麦 $\pm$ (%) Winter wheat is more or less than spring wheat
千粒重 (g) TKW	42.86a	43.94a	2.52
粒长 (mm) KL	6.59a	6.68a	1.37
粒宽 (mm) KW	3.42a	3.40a	-0.58
粒厚 (mm) KT	3.19a	3.18a	-0.31

同行数据后小写字母表示在 0.05 水平上差异显著性, 下同

The lowercase letters followed the data in the same line indicate the significant difference at the level of 0.05, the same as below

表 4 不同来源小麦种质资源基因单倍型统计及籽粒性状比较

Table 4 Statistics of gene haplotypes and grain characters comparison between wheat germplasm resources from different sources

来源 Source	<i>TaGW2-6B</i>		<i>TaGASR</i>		<i>TaCWI-4A</i>		<i>TaGS-D1</i>		千粒重 (g) TKW	粒长 (mm) KL	粒宽 (mm) KW	粒厚 (mm) KT
	Hap-6B-1	Others	H1c	H1c/ H1g	Hap- 4A-C	Hap- 4A-T	TaGS- D1a	TaGS- D1b				
宁夏材料 Ningxia materials	81	36	105	12	97	16	106	12	43.66a	6.63a	3.44aA	3.20a
中国其他地区材料 Materials from other parts of China	34	32	73	0	41	27	59	9	43.52a	6.66a	3.39aA	3.18a
国外材料 Foreign materials	8	6	11	2	11	3	8	6	43.42a	6.62a	3.28bB	3.09a

同列数据后不同大写字母表示在 0.01 水平上差异显著, 下同

The letters followed the datas in the same column indicate the significance of difference, uppercase and lowercase significant difference at 0.01 levels, the same as below

## 2.2 4 个粒重相关基因在宁夏小麦种质资源中的变异及分布

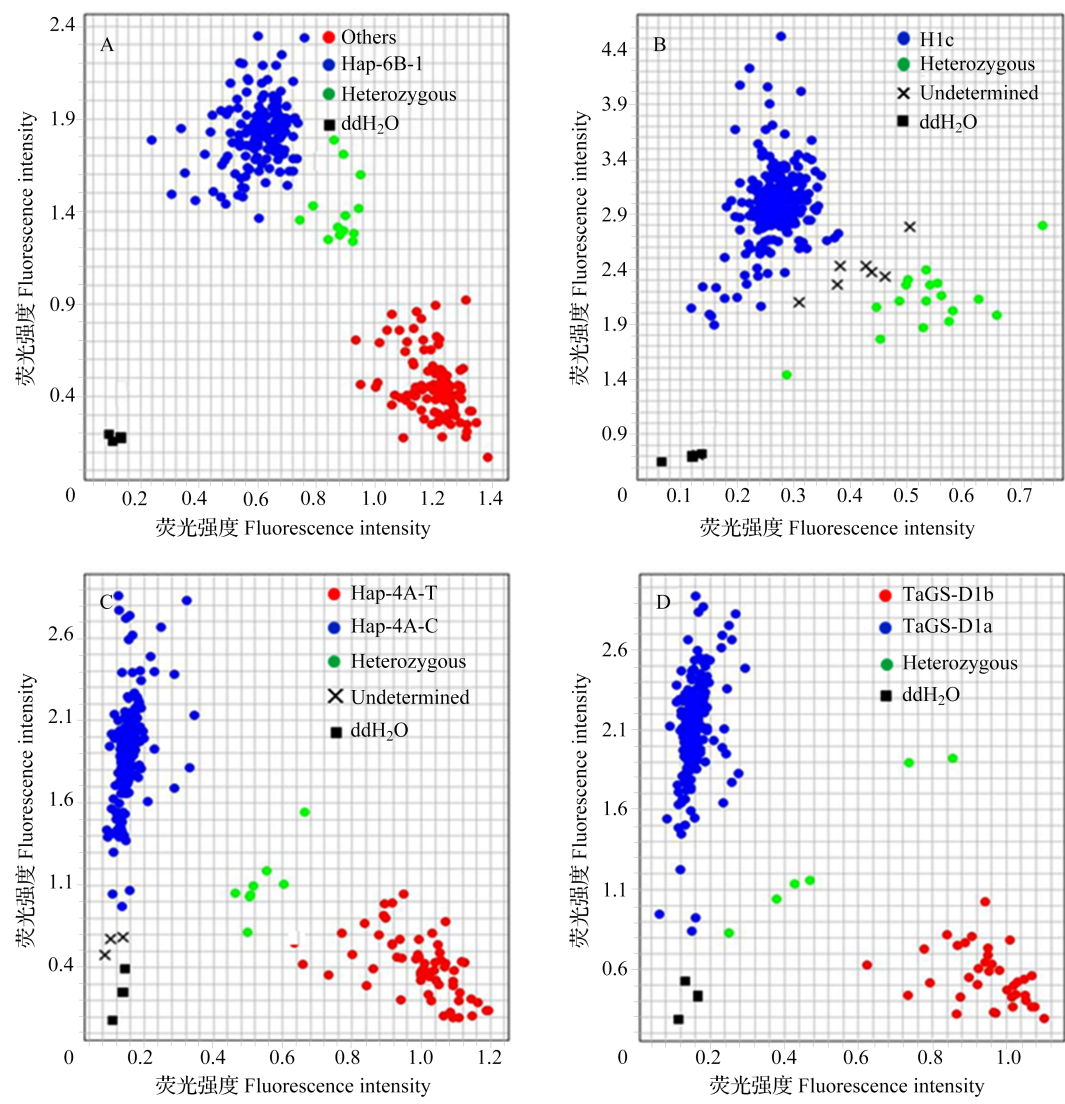
由于 KASP 引物的特异性, 在参试的 209 份材料中, *TaGW2-6B* 标记引物有效检测 197 份材料, *TaGASR* 标记引物有效检测 203 份材料, *TaGS-D1* 标记引物有效检测 200 份材料, *TaCWI-4A-1523* 标记引物有效检测 195 份材料。

基因分型显示 (图 1、图 2), 在参试材料中, 4 个粒重相关基因均存在 2 种单倍型: *TaGW2-6B* 的 2 种单倍型为 Hap-6B-1 和 Others, 其中 123 份材料为优异单倍型 Hap-6B-1, 占参试材料的 62.44%; *TaGASR* 的 2 种单倍型为 H1c 和 H1c/H1g, 其中 189 份材料为优异单倍型 H1c, 占参试材料的 93.10%; *TaCWI-4A* 的 2 种单倍型为 Hap-4A-C 和 Hap-4A-T, 其中 149 份材料为优异单倍型 Hap-4A-C, 占参试材料的 76.41%; *TaGS-D1* 的 2 种单倍型为 TaGS-D1a 和 TaGS-D1b, 其中 173 份材料为优异单倍型 TaGS-D1a, 占参试材料的 86.50%。可见, 4 个

粒重相关基因的优异单倍型在宁夏小麦种质资源中均占主导地位。进一步分析可知, 同时携带 4 个基因 / 标记优异单倍型的材料有 84 份, 占参试材料的 40.19%; 同时携带 3 个优异单倍型的材料有 61 份, 占参试材料的 29.19%; 同时携带 2 个优异单倍型的材料有 54 份, 占参试材料的 25.84%, 仅携带 1 个和不携带优异单倍型的材料共 10 份, 占参试材料的 4.78%。

## 2.3 粒重相关基因不同单倍型籽粒性状差异分析

比较分析表明, 4 个粒重相关基因不同单倍型影响籽粒性状的程度不尽相同 (表 5)。其中, *TaGW2-6B* 基因对千粒重、粒宽、粒厚有显著影响, 表型贡献率分别为 2.77%、6.31% 和 6.21%。其单倍型 Hap-6B-1 材料的平均千粒重为 44.04 g, 较 Others 单倍型材料高 1.63 g (3.84%), 差异达显著水平 ( $P=0.019$ ); 单倍型 Hap-6B-1 材料的平均粒宽为 3.44 mm, 较 Others 单倍型材料宽 0.08 mm (2.38%), 差异达极显著水平 ( $P=0.000$ ); 单倍型



A~D 分别表示 *TaGW2-6B*、*TaGASR*、*TaCWI-4A-1523* 和 *TaGS-D1* 标记检测结果  
A~D are shows of *TaGW2-6B*, *TaGASR*, *TaCWI-4A-1523* and *TaGS-D1* marker text results, respectively

图 1 参试材料籽粒性状相关基因 KASP 标记分型图

Fig.1 Genotyping diagram of KASP markers related to grain traits in test materials

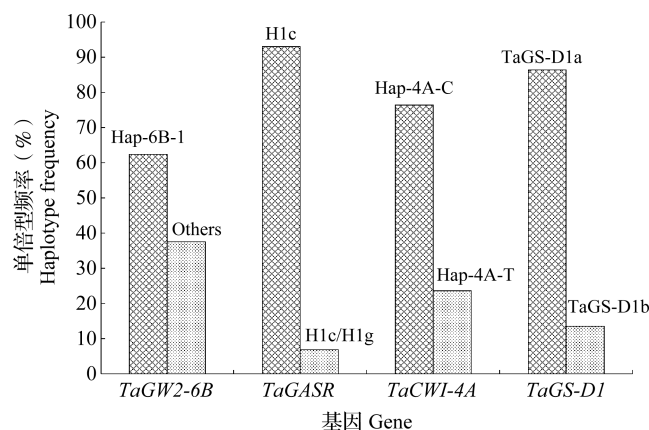


图 2 4 个粒重基因不同单倍型分布频率

Fig.2 The distribution frequencies of different haplotype of 4 grain weight-related gene markers

表 5 4 个粒重相关基因对千粒重、粒长、粒宽和粒厚的贡献率及相关性

Table 5 Contribution rate and correlation of 4 grain weight-related genes to TKW、KL、KW and KT

基因 Gene	单倍型 Haplotype	材料数 Material quantity	千粒重 TKW			粒长 KL			粒宽 KW			粒厚 KT		
			均值 (g) Mean	相关系数 Correlation coefficients	贡献 率 (%) PVE	均值 (mm) Mean	相关系数 Correlation coefficients	贡献 率 (%) PVE	均值 (mm) Mean	相关系数 Correlation coefficients	贡献 率 (%) PVE	均值 (mm) Mean	相关系数 Correlation coefficients	贡献 率 (%) PVE
<i>TaGW2-6B</i>	Hap-6B-1	123	44.04a	0.166*	2.77	6.65AB	0.027	0.07	3.44A	0.025**	6.31	3.23A	0.249**	6.21
	Others	74	42.41b			6.63AB			3.36B			3.16B		
<i>TaGASR</i>	H1c	189	43.68A	0.185**	3.44	6.67A	0.277**	7.68	3.42a	0.140*	1.97	3.20abAB	0.098	0.95
	H1c/H1g	14	40.39B			6.32B			3.33b			3.16abAB		
<i>TaCWL-4A</i>	Hap-4A-C	149	43.86a	0.150*	2.27	6.64AB	0.040	0.16	3.43a	0.174*	3.02	3.21a	0.181*	3.29
	Hap-4A-T	46	42.22b			6.67AB			3.36b			3.16b		
<i>TaGS-D1</i>	TaGS-D1a	173	43.58abAB	0.059	0.34	6.64AB	0.113	1.27	3.42abAB	0.117	1.38	3.21abAB	1.000	1.01
	TaGS-D1b	27	42.78abAB			6.67AB			3.37abAB			3.17abAB		

\*表示 0.05 水平上显著相关; \*\*表示 0.01 水平上显著相关

\* means the significance of correlation at 0.05 level, \*\* means the significance of correlation at 0.01 level, PVE: Phenotypic variance explained

Hap-6B-1 材料的平均粒厚为 3.23 mm, 较 Others 单倍型材料厚 0.07 mm (2.22%), 差异达极显著水平 ( $P=0.000$ )。相关性分析表明, *TaGW2-6B* 与千粒重显著相关, 与粒宽和粒厚极显著相关, 而与粒长的相关性不显著。

*TaGASR* 对千粒重、粒长和粒宽影响显著, 表型贡献率分别为 3.44%、7.68% 和 1.97%。其单倍型 H1c 材料的平均千粒重为 43.68 g, 较杂合型 H1c/H1g 材料高 3.29 g (8.15%), 差异达极显著水平 ( $P=0.008$ ); 单倍型 H1c 材料的平均粒长为 6.67 mm, 较杂合型 H1c/H1g 材料长 0.35 mm (5.54%), 差异达极显著水平 ( $P=0.000$ ); 单倍型 H1c 材料的平均粒宽为 3.42 mm, 较杂合型 H1c/H1g 材料宽 0.09 mm (2.70%), 差异达显著水平 ( $P=0.046$ )。相关性分析表明, *TaGASR* 与千粒重和粒长极显著相关, 与粒宽显著相关, 而与粒厚的相关性不显著。

*TaCWL-4A* 对千粒重、粒宽和粒厚影响显著, 表型贡献率分别为 2.27%、3.02% 和 3.29%。单倍型 Hap-4A-C 材料的平均千粒重为 43.86 g, 较 Hap-4A-T 单倍型材料高 1.64 g (3.88%), 差异达显著水平 ( $P=0.035$ ); 单倍型 Hap-4A-C 材料的平均粒宽为 3.43 mm, 较 Hap-4A-T 单倍型材料的 3.36 mm 宽 0.07 mm (2.08%), 差异达显著水平 ( $P=0.015$ ); 单倍型 Hap-4A-C 材料的平均粒厚为 3.21 mm, 较

Hap-4A-T 单倍型材料厚 0.05 mm (1.58%), 差异达显著水平 ( $P=0.011$ )。相关性分析表明, *TaCWL-4A* 与千粒重、粒宽和粒厚显著相关, 而与粒长的相关性不显著。

*TaGS-D1* 对千粒重、粒长、粒宽和粒厚的影响均不显著, 表型贡献率分别为 0.34%、1.27%、1.38% 和 1.01%。2 种单倍型 TaGS-D1a 和 TaGS-D1b 材料的平均千粒重、粒长、粒宽和粒厚值差异均不显著, 但千粒重、粒宽和粒厚表现出 TaGS-D1a 大于 TaGS-D1b 的趋势。

可见, 4 个参试基因中, *TaGW2-6B*、*TaGASR* 和 *TaCWL-4A* 3 个基因均显著或极显著影响籽粒的千粒重和粒宽。同时, *TaGW2-6B* 和 *TaCWL-4A* 对粒厚分别有极显著和显著影响, *TaGASR* 对粒长有极显著影响。而 *TaGS-D1* 对籽粒性状影响不显著。

## 2.4 4 个粒重相关基因互作效应分析

由于携带 1 个和不携带优异单倍型的材料份数少, 故未做统计分析。对携带 2、3 和 4 个优异单倍型的材料统计分析 (表 6), 结果表明, 4 个粒重相关基因不同优异单倍型的各种组合中, 携带 4 个和 3 个优异单倍型组合的材料千粒重差异达到显著水平, 粒宽和粒厚差异达到极显著水平, 粒长差异不显著; 携带 4 个和 2 个优异单倍型组合的材料千粒重和粒厚差异达到显著水平, 粒宽差异达



表 6 携带不同数量优异单倍型材料籽粒表型比较  
Table 6 Comparison of grain phenotypes of materials with different elite haplotype

优异单倍型数量 Number of elite haplotype	材料数量 No. of varieties tested	千粒重 (g) TKW	粒长 (mm) KL	粒宽 (mm) KW	粒厚 (mm) KT
2	54	43.00 ± 4.30b	6.69 ± 0.31a	3.38 ± 0.14bB	3.17 ± 0.11bAB
3	61	42.87 ± 5.00b	6.62 ± 0.34a	3.38 ± 0.16bB	3.13 ± 0.37bB
4	84	44.64 ± 4.22a	6.62 ± 0.36a	3.47 ± 0.14aA	3.25 ± 0.11aA

表中数据为平均值 ± 标准差,下同  
The data in the table are mean ± SD, the same as below

到极显著水平,粒长差异不显著;携带 2 个和 3 个优异单倍型材料之间千粒重、粒长、粒宽和粒厚差异均不显著。

对参试材料携带优异单倍型组合类型统计发现(表 7),除表中所示 7 种单倍型组合外,其他组合材料数较少,故不予统计。可以看出,Hap-6B-1+H1c+Hap-4A-C+TaGS-D1a 组合对千粒重、粒宽和粒厚有显著的正向调控作用,而对粒长调控作用不显著;Hap-4A-C+TaGS-D1a 组合对粒长有显著的正向调控作用;Hap-6B-1+Hap-4A-C+TaGS-

D1a 组合对千粒重、粒长和粒宽有显著的负向调控作用;H1c+Hap-4A-C+TaGS-D1a 组合对粒厚有显著的负向调控作用;H1c+TaGS-D1a 组合对粒宽有显著的负向调控作用。其他组合对粒型调控作用不显著。从不同单倍型组合材料份数可知,携带 4 个优异单倍型组合 Hap-6B-1+H1c+Hap-4A-C+TaGS-D1a 的材料有 84 份,远高于其他单倍型组合的材料数,表明我国小麦育种家在育种过程中已经对粒型相关基因的优异单倍型进行了聚合。

表 7 携带不同优异单倍型组合籽粒表型比较  
Table 7 Comparison of grain phenotypes of different elite haplotype combination

优异单倍型组合 Elite haplotype combination	材料数 No. of varieties tested	千粒重 (g) TKW	粒长 (mm) KL	粒宽 (mm) KW	粒厚 (mm) KT
I+II+III+IV	84	44.64 ± 4.22a	6.62 ± 0.36ab	3.47 ± 0.14a	3.25 ± 0.11aA
II+III+IV	27	43.30 ± 5.62ab	6.60 ± 0.31ab	3.39 ± 0.20b	3.08 ± 0.54bB
I+III+IV	16	41.58 ± 4.11b	6.51 ± 0.34b	3.37 ± 0.12b	3.16 ± 0.09abAB
I+II+III	18	43.17 ± 5.21ab	6.70 ± 0.36ab	3.37 ± 0.14b	3.17 ± 0.13abAB
III+IV	27	43.15 ± 3.00ab	6.73 ± 0.28a	3.38 ± 0.10b	3.17 ± 0.07abAB
II+IV	8	40.73 ± 7.79b	6.61 ± 0.43ab	3.32 ± 0.21b	3.13 ± 0.18abAB
II+III	11	43.69 ± 3.29ab	6.72 ± 0.19ab	3.38 ± 0.16ab	3.16 ± 0.12abAB

I、II、III 和 IV 分别代表基因 *TaGW2-6B*、*TaGASR*、*TaCWI-4A*、*TaGS-D1* 的优异单倍型 Hap-6B-1、H1c、Hap-4A-C 和 TaGS-D1a  
I, II, III and IV represent the elite haplotype Hap-6B-1, H1c, Hap-4A-C and TaGS-D1a of genes *TaGW2-6B*, *TaGASR*, *TaCWI-4A* and *TaGS-D1*, respectively

2.5 高粒重种质资源筛选

在 209 份参试材料中,千粒重高于 50.0 g 的材料有 14 份(表 8)。其中 9 份材料同时含有基因 *TaGW2-6B*、*TaGASR*、*TaCWI-4A* 和 *TaGS-D1* 的优异单倍型 Hap-6B-1、H1c、Hap-4A-C 和 TaGS-D1a,在

这 9 份高千粒重材料中,宁夏材料有 3 份,分别是春山 2 号、春山 3 号和 84 加;山东材料有 2 份,分别是烟农 19 和 875067-2;北京材料有 2 份,分别是 CA0333 和 CA0864;河南和陕西材料各有 1 份,分别是豫农 95339 和长武 50-1-1。

表 8 千粒重大于 50 g 且含有 4 个基因优异单倍型的高粒重资源筛选  
Table 8 High grain weight resource screening with TKW greater than 50 g and containing 4 elite gene haplotypes

序号 No.	品种(组合)名称 Name of variety (combination)	单倍型 Haplotype				千粒重 (g) TKW	粒长 (mm) KL	粒宽 (mm) KW	粒厚 (mm) KT
		<i>TaGW2-6B</i>	<i>TaGASR</i>	<i>CWL-4A-1523</i>	<i>TaGS-D1</i>				
1	冬育 3 号	Others	Un	Hap-4A-C	TaGS-D1a	56.25	6.92	3.71	3.40
2	豫农 95339	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	55.50	7.45	3.55	3.24
3	875067-1	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	He	52.60	7.39	3.51	3.14
4	烟农 19	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	52.45	7.49	3.59	3.27
5	长武 50-1-1	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	51.40	7.10	3.53	3.29
6	春山 2 号	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	51.30	6.94	3.74	3.44
7	宁春 20 号	Hap-6B-1	He	Hap-4A-C	TaGS-D1b	51.08	6.63	3.77	3.55
8	CA0864	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	50.80	6.51	3.60	3.30
9	西农 828	Others	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	50.55	7.19	3.54	3.33
10	84 加	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	50.35	7.12	3.74	3.44
11	CA0333	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	50.20	7.07	3.57	3.37
12	875067-2	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	50.16	7.13	3.51	3.24
13	春山 3 号	Hap-6B-1	H1c	Hap-4A-C	TaGS-D1a	50.15	6.88	3.69	3.40
14	875067/S4055-6	Others	H1c	Un	TaGS-D1a	50.05	7.57	3.54	3.19

Un: 未检测出结果; He: 杂合型类型  
Un: Undetermined varieties, He: Heterozygous varieties

3 讨论

小麦产量的高低对国家粮食安全具有十分重要的影响,虽然我国小麦平均产量已达到较高水平,但从口粮消费需求和近些年通过国家及小麦主产区审定小麦品种主要特性来看,高产仍是当前我国小麦育种最为重要的目标性状之一<sup>[30]</sup>。实践证明,增加粒重是小麦高产育种的重要途径,国内不同地区小麦千粒重随着育种进展都有不同程度的增加,对产量的提高和品种的更新换代起到重要作用。但是,由于气候、土壤、生产条件和栽培措施等因素的影响,粒重在生产上往往表现出一定的波动性<sup>[31-33]</sup>。宁夏属温带大陆性干旱、半干旱气候区,小麦生长后期易受到干热风的影响,导致籽粒未饱先熟,粒重年际间差异较大,通过表型对粒重的鉴定需要多年试验才能得出较可靠的结果。功能标记是育种应用的理想标记<sup>[34]</sup>,利用其可高效地对目标性状进行选择,提高育种效率,是表型选择的有益补充。但大多数分子标记只在特定的环境和遗传背景下有效,造成其应用与小麦育种结合不够紧密<sup>[35-36]</sup>。同时,粒

重受多基因调控。因此,对已开发的分子标记在不同环境中的适用性和有效性还需通过表型进一步检验,以筛选出适合本生态区的能有效应用于资源鉴定和辅助育种的分子标记。

研究表明,宁夏小麦种质资源籽粒表型性状差异较大。其中,千粒重、粒长、粒宽和粒厚的最大值与最小值分别相差 26.52 g、1.75 mm、0.96 mm 和 0.81 mm。冬、春小麦籽粒性状的比较表明,冬小麦的平均千粒重和平均粒长高于春小麦,而平均粒宽和粒厚分别小于春小麦,这从粒重角度解释了冬小麦较春小麦产量高的原因。从不同地理来源看,除粒长外,参试材料的千粒重、粒宽和粒厚均表现为:宁夏材料>中国其他地区材料>国外材料,尤其粒宽极显著大于国外材料。说明包括宁夏在内的中国小麦在高产育种过程中对粒重的正向选择和提高效果明显;同时也说明通过表现型的合理选择,可以实现优良基因的累加聚合。宁夏材料中高千粒重(>50 g)资源仅有 6 份,尤其审定品种仅有宁春 20 号 1 份,这是可能宁夏小麦育种走“中间型”道路的结果。

基因背景分析表明,宁夏小麦种质资源粒重基因优异单倍型频率较高(图1、图2)。*TaGW2-6B*、*TaGASR*、*TaGS-D1* 和 *TaCWI-4A* 的优异单倍型 Hap-6B-1、H1c、Hap-4A-C 和 *TaGS-D1a* 分别占参试材料的 62.44%、93.10%、76.41% 和 86.50%。说明尽管宁夏在小麦育种中并没有对粒重基因进行有针对性地选择,但通过对表型性状的选择,与高粒重紧密相关基因的优异单倍型在选育过程中得到选择和保留,频率明显提高,丰富了优异变异位点类型。从 4 个基因优异单倍型组合分析,主要有 7 种不同的优异单倍型组合(表 7)。不同基因优异单倍型的组合效应表明,4 个粒重基因加性效应明显,携带 Hap-6B-1+H1c+Hap-4A-C+*TaGS-D1a* 基因组合材料的千粒重、粒宽、粒厚分别高于其他类型基因组合;同时基因间互作效应较强。例如 Hap-4A-C+*TaGS-D1a* 组合粒长显著增加,而 Hap-6B-1+Hap-4A-C+*TaGS-D1a* 的粒长显著降低。因此,在育种过程中应加强粒重基因的聚合,但同时也要注意分析基因间的拮抗效应,将具有正向效应的基因聚合到一起,促进育种目标的实现。

试验选用的 4 个分子标记中, *TaGW2-6B* 两种单倍型的千粒重 ( $F=5.554, P=0.019$ ) 差异达显著水平,粒宽 ( $F=13.144, P=0.000$ ) 和粒厚 ( $F=12.906, P=0.000$ ) 差异达极显著水平。*TaGASR* 两种单倍型的千粒重 ( $F=7.160, P=0.008$ ) 和粒长 ( $F=16.726, P=0.000$ ) 差异达到极显著水平,粒宽 ( $F=4.032, P=0.046$ ) 差异达到显著水平。*TaCWI-4A* 两种单倍型的千粒重 ( $F=4.488, P=0.035$ )、粒宽 ( $F=6.008, P=0.015$ ) 和粒厚 ( $F=6.569, P=0.011$ ) 差异达到显著水平。*TaGS-D1* 两种单倍型的千粒重、粒长、粒宽和粒厚差异均不显著。因此,在宁夏引黄灌区生态条件下, *TaGW2-6B*、*TaGASR* 和 *TaCWI-4A* 对粒重具有多效性影响,是有效的分子标记,可用于粒重性状选择。

本研究表明, *TaGW2-6B* 与千粒重显著相关,与粒宽极显著相关,与 Su 等<sup>[18]</sup>的研究结果基本一致; *TaGASR* 与千粒重和粒长极显著相关,与粒宽显著相关,与 Dong 等<sup>[26]</sup>的研究结果一致; *TaCWI-4A* 粒重指标千粒重、粒宽和粒厚显著相关,与刘永伟等<sup>[35]</sup>对黄淮麦区小麦籽粒的研究结果一致,而与仝靖洋等<sup>[37]</sup>研究认为 *TaCWI-4A* 等位变异对粒长和粒宽无显著影响的结果不一致。*TaGS-D1* 基因与千粒重、粒长、粒宽和粒厚相关性均不显著,与 Zhang 等<sup>[24]</sup>研究结果 *TaGS-D1* 可分别解释粒重和粒宽

16.3% 和 7.7% 的表型变异不尽一致。造成本研究与已有研究结果差异的可能原因,一是标记对品种具有特异性,由于供试材料不一致引起研究结果有差异;二是环境因素如温度、湿度以及灌浆后期干热风等影响籽粒表型性状的表达;三是田间管理水平如肥水条件、防病、虫、草等不一致引起籽粒发育、成熟度、饱满度不同。因此,以上 3 个方面因素的影响导致单个粒重基因变异对于粒重、粒长、粒宽和粒厚中某一项的效应被其他与籽粒表型有关的基因所掩盖<sup>[38]</sup>。这个结果也说明了对多个粒重基因等位变异综合效应研究的必要性。

结果表明,籽粒性状表型值高的材料携带基因优异单倍型频率不一定高,例如种质烟农 19 号 / NXBC 126 的千粒重、粒长、粒宽和粒厚的值分别为 48.40 g、6.66 mm、3.53 mm 和 3.38 mm,分别位于所有参试材料的第 26 位、21 位、45 位和 14 位,但只携带 2 个参试基因的优异单倍型;种质大青芒的千粒重、粒长、粒宽和粒厚的值分别为 47.55 g、7.33 mm、3.58 mm 和 3.37 mm,分别位于所有参试材料的第 37 位、6 位、24 位和 17 位,但不携带参试基因的优异单倍型。同样,优异单倍型频率高的材料表型值却不一定高。例如宁春 3 号携带 4 个参试基因的优异单倍型,属于高粒重类型材料,但其千粒重、粒长、粒宽和粒厚值分别为 30.58 g、6.10 mm、3.06 mm 和 2.95 mm,分别位于参试材料的第 208 位、199 位、203 位和 201 位;白毛火麦携带 3 个参试基因的优异单倍型,属于高粒重类型材料,但其千粒重、粒长、粒宽和粒厚值分别为 32.20 g、6.50 mm、3.03 mm 和 2.95 mm,分别位于参试材料的第 204 位、129 位、206 位和 203 位。说明影响籽粒性状表达的因素比较复杂,即小麦的籽粒性状受多基因控制,而且基因间存在互作作用,以上材料籽粒表型的表达可能受其他基因的影响较大。同时,环境因素是重要的影响因素。因此,在不同区域利用分子标记对籽粒性状鉴定时,首先对分子标记进行有效性检验是非常必要的。

以千粒重大于 50.0 g,并且同时携带 4 个参试基因的优异单倍型为选择条件,筛选出豫农 95339、烟农 19、春山 2 号、CA0864 等 9 份(表 8)高千粒重种质资源。

#### 参考文献

- [1] 李振声. 我国小麦育种的发展历程. 中国农村科技, 2010 (Z1): 26-28  
Li Z S. Development of wheat breeding in China. China Rural Science and Technology, 2010 (Z1): 26-28



- [2] 何中虎, 夏先春, 陈新民, 庄巧生. 中国小麦育种进展与展望. 作物学报, 2011, 37(2): 202-215  
He Z H, Xia X C, Chen X M, Zhuang Q S. Progress of wheat breeding in China and the future perspective. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(2): 202-215
- [3] He Z H, Rajaram S, Xin Z Y, Huang G Z. A history of wheat breeding in China. Mexico: CIMMYT, 2001: 6-8
- [4] 苏振起. 小麦粒重基因 *TaGW2* 的克隆、标记的开发及功能验证. 北京: 中国农业科学院, 2010  
Su Z Q. Identification and development of a functional marker of *TaGW2* associated with grain weight in wheat (*Triticum aestivum* L.). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010
- [5] 张学勇, 童依平, 游光霞, 郝晨阳, 盖红梅, 王兰芬, 李滨, 董玉琛, 李振声. 选择牵连效应分析: 发掘重要基因的新思路. 中国农业科学, 2006, 39(8): 1526-1535  
Zhang X Y, Tong Y P, You G X, Hao C Y, Ge H M, Wang L F, Li B, Dong Y C, Li Z S. Hitchhiking effect mapping: A new approach for discovering agronomic important genes. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(8): 1526-1535
- [6] 宋健民, 戴双, 李豪圣, 程敦公, 刘爱峰, 曹新有, 刘建军, 赵振东. 山东省近年来审定小麦品种农艺和品质性状演变分析. 中国农业科学, 2013, 46(6): 1114-1126  
Song J M, Dai S, Li H S, Cheng D G, Liu A F, Cao X Y, Liu J J, Zhao Z D. Evolution of agronomic and quality traits of wheat cultivars released in Shandong province recently. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(6): 1114-1126
- [7] 曹廷杰. 河南省近二十年来小麦育成品种主要农艺性状遗传演变规律. 郑州: 河南农业大学, 2009  
Cao T J. Evolution of main agronomic traits for wheat improved varieties in Henan province in the past twenty years. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2009
- [8] 李红霞, 方亮, 魏亦勤, 裴敏, 张双喜, 刘旺清, 王平. 宁夏五十年来春小麦主栽品种农艺性状和品质性状演变. 种子, 2007, 26(3): 63-66  
Li H X, Fang L, Wei Y Q, Qiu M, Zhang S X, Liu W Q, Wang P. Development of agronomic traits and quality traits in main cultivars of spring wheat from Ningxia in the past 50 years. Seed, 2007, 26(3): 63-66
- [9] 张福彦, 范家霖, 陈晓杰, 陈锋, 齐红志, 王嘉欢, 程仲杰, 杨保安, 张建伟. 小麦粒重相关基因的遗传定位和分子标记辅助育种进展. 植物遗传资源学报, 2020, 21(3): 507-516  
Zhang F Y, Fan J L, Chen X J, Chen F, Qi H Z, Wang J H, Cheng Z J, Yang B A, Zhang J W. Genetic localization and marker assisted breeding of grain weight-related genes in common wheat. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(3): 507-516
- [10] Campbell K G, Bergman C J, Gualberto D G, Anderson J A, Giroux M J, Hareland G, Fulcher R G, Sorrells M E, Finney P L. Quantitative trait loci associated with kernel traits in a soft/hard wheat cross. Crop Science, 1999, 39(6): 1184-1195
- [11] Dholakia B B, Ammiraju J S S, Singh H, Lagu M D, Röder M S, Rao V S, Dhaliwal H S, Ranjekar P K, Gupta V S, Weber W E. Molecular marker analysis of kernel size and shape in bread wheat. Plant Breeding, 2003, 122(5): 392-395
- [12] Bednarek J, Boulaflous A, Girousse C, Ravel C, Tassy C, Barret P, Bouzidi M F, Mouzeyar S. Down-regulation of the *TaGW2* gene by RNA interference results in decreased grain size and weight in wheat. Journal of Experimental Botany, 2012, 63: 5945-5955
- [13] Giura A, Saulescu N N. Chromosomal location of genes controlling grain size in a large grained selection of wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica, 1996, 89(1): 77-80
- [14] Li Q F, Zhang Y, Liu T T, Wang F F, Liu K, Chen J S, Tian J C. Genetic analysis of kernel weight and kernel size in wheat (*Triticum aestivum* L.) using unconditional and conditional QTL mapping. Molecular Breeding, 2015, 35: 2-15
- [14] 胡文静, 裔新, 高德荣, 朱冬梅, 陆成彬, 程顺和, 张勇. 小麦品种扬麦 13 粒重 QTL 定位. 植物遗传资源学报, 2021, 22(3): 782-788  
Hu W J, Yi X, Gao D R, Zhu D M, Lu C B, Cheng S H, Zhang Y. Genetic mapping of the quantitative trait locus contributes to the grain weight in cultivar Yangmai13. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(3): 782-788
- [16] Hanif M, Gao F M, Liu J D, Wen W E, Zhang Y J, Rasheed A, Xia X C, He Z H, Cao S H. *TaTGW6-A1*, an ortholog of rice *TGW6*, is associated with grain weight and yield in bread wheat. Molecular Breeding, 2016, 36(1): 1-8
- [17] 张业伦, 孟雅宁, 吕亮杰, 梁丹, 罗巧玲, 兰素缺, 张凯, 何飞飞, 兰彩霞, 李杏普. 春小麦千粒重相关性状的 QTL 定位及其耐热性分析. 植物遗传资源学报, 2021, 22(1): 83-94  
Zhang Y L, Meng Y N, Lv L J, Liang D, Luo Q L, Lan S Q, Zhang K, He F F, Lan C X, Li X P. QTL mapping for the traits related to thousand-kernel weight and analysis for its heat tolerance in spring wheat. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(1): 83-94
- [18] Su Z Q, Hao C Y, Wang L F, Dong Y C, Zhang X Y. Identification and development of a functional marker of *TaGW2* associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122: 211-223
- [19] Qin L, Hao C Y, Hou J, Wang Y Q, Li T, Wang L F, Ma Z Q, Zhang X Y. Homoeologous haplotypes, expression, genetic effects and geographic distribution of the wheat yield gene *TaGW2*. BMC Plant Biology, 2014, 14: 107
- [20] Qin L, Zhao J J, Li T, Hou J, Zhang X Y, Hao C Y. *TaGW2*, a good reflection of wheat polyploidization and evolution. Frontiers Plant Science, 2017, 8: 318
- [21] Cho J I, Lee S K, Ko S, Kim H K, Jun S H, Lee Y H, Bhoo S H, Lee K W, An G, Hahn T R, Jeon J S. Molecular cloning and expression analysis of the cell-wall invertase gene family in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Cell Reports, 2005, 24: 225-236
- [22] Ma D Y, Yan J, He Z H, Wu L, Xia X C. Characterization of a cell wall invertase gene *TaCwi-A1* on common wheat chromosome 2A and development of functional markers. Molecular Breeding, 2012, 29(1): 43-52
- [23] Jiang Y M, Jiang Q Y, Hao C Y, Hou J, Wang L F, Zhang H N, Zhang S N, Chen X H, Zhang X Y. A yield-associated gene *TaCWI*, in wheat: Its function, selection and evolution in global breeding revealed by haplotype analysis. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128: 131-143
- [24] Zhang Y J, Liu J D, Xia X C, He Z H. *TaGS-D1*, an ortholog of rice *OsGS3*, is associated with grain weight and grain length in common wheat. Molecular Breeding, 2014, 34: 1097-1107
- [25] Huang X H, Zhao Y, Wei X H, Li C Y, Wang A H, Zhao Q, Li W J, Guo Y L, Deng L W, Zhu C R, Fan D L, Lu Y Q, Weng Q J, Liu K Y, Zhou T Y, Si L Z, Dong G J, Huang T, Lu T T, Feng

- Q, Qian Q, Li J Y, Han B. Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm. *Nature Genetics*, 2012, 44 ( 1 ): 32-39
- [ 26 ] Dong L L, Wang F M, Liu T, Dong Z Y, Li A L, Jing R L, Mao L, Li Y W, Liu X, Zhang K P, Wang D W. Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions. *Molecular Breeding*, 2014, 34: 937-947
- [ 27 ] Xu Y, Crouch J H. Marker assisted selection in plant breeding: From publications to practice. *Crop Science*, 2008, 48 ( 2 ): 391-407
- [ 28 ] Wang M, Na D C, Ji H T, Zhang D Y. A simple and quick method of extracting genomic DNA from wheat leaves. *Agricultural Science & Technology*, 2009, 10 ( 5 ): 34-35
- [ 29 ] Rasheed A, Wen W E, Gao F M, Zhai S N, Jin H, Liu J D, Guo Q, Zhang Y J, Dreisigacker S, Xia X C, He Z H. Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129 ( 10 ): 1843-1860
- [ 30 ] 刘志勇,王道文,张爱民,梁翰文,吕慧颖,邓向东,葛毅强,魏珣,杨维才. 小麦育种行业创新现状与发展趋势. *植物遗传资源学报*, 2018, 19 ( 3 ): 430-434  
Liu Z Y, Wang D W, Zhang A M, Liang H W, Lv H Y, Deng X D, Ge Y Q, Wei X, Yang W C. Current status and perspective of wheat genomics, genetics, and breeding. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19 ( 3 ): 430-434
- [ 31 ] Hanft J M, Jones R J, Stumme A B. Dry matter accumulation and carbohydrate concentration patterns of field-grown and in vitro cultured maize kernels from the tip and middle ear positions. *Crop Science*, 1986, 26: 568-572
- [ 32 ] Miralles D J, Slafer G A. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Research*, 1995, 43: 55-66
- [ 33 ] 贺明荣,王振林,张杰昌. 小麦开花后光合物质在不同穗位间的分配及其与穗粒重的关系. *作物学报*, 2000, 26 ( 2 ): 190-194  
He M R, Wang Z L, Zhang J C. Distribution of photo as simulate to different parts of wheat era after anthesis and its relation to kernel weight per era. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26 ( 2 ): 190-194
- [ 34 ] Bagge M, Xia X C, Lübberstedt T. Functional markers in wheat. *Current Opinion Plant Biology*, 2007, 10: 211-216
- [ 35 ] 刘永伟,周硕,王雪征,孙果忠,朱金永,韩秋芬,李春杰,赵和,王海波. 粒重基因 *TaCWI-A1* 等位变异在黄淮麦区小麦品种 ( 系 ) 中的分布及功能分析. *华北农学报*, 2017, 32 ( 2 ): 137  
Liu Y W, Zhou S, Wang X Z, Sun G Z, Zhu J Y, Han Q F, Li C J, Zhao H, Wang H B. Distribution and functional analysis of the *TaCWI-A1* allelic variation in grains of wheat in Huanghuai wheat region. *Acta Agriculture Boreali-Sinica*, 2017, 32 ( 2 ): 137
- [ 36 ] 张维军,赵俊杰,何进尚,王小亮,亢玲,袁汉民,陈东升. 宁夏小麦种质资源穗发芽抗性鉴定及相关分子标记的有效性评价. *麦类作物学报*, 2019, 39 ( 5 ): 532-539  
Zhang W J, Zhao J J, He J S, Wang X L, Kang L, Yuan H M, Chen D S. Identification and validation of five molecular markers for pre-harvest sprouting tolerance in Ningxia wheat varieties ( Lines ). *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39 ( 5 ): 532-539
- [ 37 ] 全靖洋,李少鹏,刘胜杰,张琳雪,梁园园,张哲,聂小军,李学军,王中华,高欣. 麦粒重基因等位变异的高通量分子检测及组合分析. *麦类作物学报*, 2018, 38 ( 11 ): 1300-1308  
Tong J Y, Li S P, Liu S J, Zhang L X, Liang Y Y, Zhang Z, Nie X J, Li X J, Wang Z H, Gao X. High-throughput molecular detection and analysis of allelic variation combinations related to grain weight genes of wheat ( *Triticum aestivum* L. ). *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38 ( 11 ): 1300-1308
- [ 38 ] Hao C Y, Dong Y C, Wang L F, You G X, Zhang H N, Ge H M, Jia J Z, Zhang X Y. Genetic diversity and construction of core collection in Chinese wheat genetic resources. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53 ( 10 ): 1518