

小麦品种扬麦 13 粒重 QTL 定位

胡文静^{1,2,3}, 裔新⁴, 高德荣^{1,2}, 朱冬梅^{1,2}, 陆成彬^{1,2}, 程顺和^{1,2}, 张勇^{1,2}

(¹ 江苏里下河地区农业科学研究所 / 农业部长江中下游小麦生物学与遗传育种重点实验室, 扬州 225007;

² 扬州大学农学院 / 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心 / 植物功能基因组学教育部重点实验室, 扬州 225009;

³ 河南农业大学 / 河南粮食作物协同创新中心, 郑州 450002; ⁴ 淮阴师范学院 /

江苏省环洪泽湖生态农业生物技术重点实验室, 淮安 223300)

摘要: 粒重是决定小麦产量的关键要素,也是产量育种的重要目标。本研究以 CIMMYT 引进种质人工合成小麦衍生系 C615 为母本,扬麦 13(简称 YM13)为父本,构建重组自交系(RIL, recombinant inbred lines)群体。利用小麦 90K SNP 芯片并且结合 4 个环境下亲本和群体的千粒重表型结果,定位粒重 QTL。共检测到 2 个与粒重相关的 QTL,分别位于 1BL 和 6AL 上, *QTGW.yaas-1BL* 仅能在 1 个环境下检测到,遗传位置在 1BL 的 12.90 cM,表型贡献率为 3.07%,加性效应为 0.78,增效基因来源于 C615。 *QTGW.yaas-6AL* 在 4 个环境中均能检测到,遗传位置在 6AL 的 112.70~116.00 cM 区间,表型贡献率为 7.63%~10.55%,加性效应为 1.46~1.51,增效基因来源于扬麦 13。利用已报道的粒重基因相应 KASP(Kompetitive allele-specific PCR)标记检测亲本, C615 和扬麦 13 共同携带 6 个粒重相关基因的增加粒重的等位变异,另有 3 个粒重基因的等位变异在亲本间呈现差异,群体定位中未检测到与这 3 个差异基因位点一致的 QTL。本研究挖掘到的新的粒重位点可为进一步揭示扬麦 13 粒重的遗传基础和培育高产小麦新品种奠定基础。

关键词: 小麦; 90K SNP; 粒重; QTL; KASP 标记; 标记辅助育种

Genetic Mapping of the Quantitative Trait Locus Contributes to the Grain Weight in Cultivar Yangmai13

HU Wen-jing^{1,2,3}, YI Xin⁴, GAO De-rong^{1,2}, ZHU Dong-mei^{1,2}, LU Cheng-bin^{1,2},
CHENG Shun-he^{1,2}, ZHANG Yong^{1,2}

(¹ Jiangsu Lixiahe Institute of Agriculture Sciences / Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Improvement for Low & Middle Yangtze Valley, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yangzhou 225007; ² College of Agriculture Yangzhou University / Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops / Key Laboratory of Plant Functional Genomics of the Ministry of Education, Yangzhou 225009; ³ Henan Agricultural University / Collaborative Innovation Center of Henan Grain Crops, Zhengzhou 450002; ⁴ Huaiyin Normal University / Jiangsu Key Laboratory for Eco-agriculture Biotechnology around Hongze Lake, Huaian 223300)

Abstract: Grain weight (GW) is one of key factors contributing the wheat yield. In wheat, breeding for higher GW becomes an important target. In this study, a population of 198 RILs crossed by C615 and Yangmai13 (YM13) was constructed, followed by genotyping with 90K SNP array and quantifying thousand grain weight at four environmental conditions. By using the genome-wide association scanning (GWAS), *QTGW.yaas-1BL* derived from C615 was detected in one environment at 12.90 cM on 1BL, which accounted for 3.07% of the

收稿日期: 2020-11-08 修回日期: 2021-01-04 网络出版日期: 2021-02-07

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20201108001>

第一作者研究方向为小麦分子遗传, E-mail: huren2008@126.com

通信作者: 张勇, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: zy@wheat.org.cn

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0100801); 江苏省自然科学基金项目(BK20171279); 国家自然科学基金(32071999); 扬州市现代农业项目(YZ2020033)

Foundation projects: National Key Research and Development Program of China(2017YFD0100801), The Natural Science Foundation of Jiangsu Province(BK20171279), National Natural Science Foundation of China(32071999), Yangzhou Agricultural Research System(YZ2020033)

phenotypic variances and 0.78 of the additive effect. The second locus *QTGW.yaas-6AL* derived from Yangmai13 was verified at four environments between 112.70-116.00 cM on 6AL, accounting for 7.63%-10.55% of the phenotypic variances and 1.46-1.51 of the additive effect. Genotyping with functional KASP (Kompetitive allele-specific PCR) markers associating with the grain weight revealed six higher grain weight alleles commonly detected in C615 and YM13, and three alleles that are polymorphic between parents. Collectively, the new grain weight QTL identified will lay the foundation for the genetic studies of grain weight in YM13 and in breeding for high-yielding wheat cultivars.

Key words: wheat; 90K SNP; grain weight; QTL; KASP markers; marker-assisted selection

小麦是世界上分布最广、种植面积最大和商品率最高的粮食作物,全世界约有 1/3 以上的人口以小麦为主粮。小麦是我国的主要粮食作物,其总产量约占粮食总产量的 1/4,提高小麦单产和总产,是保障国家粮食安全的重要途径。小麦产量由单位面积穗数、穗粒数以及粒重三因素构成,其中单位面积穗数和穗粒数具有相互制约的关系,粒重则作为相对独立的性状,遗传率较高。因此,提高粒重对小麦单产的提高具有重要的作用^[1]。中国学者研究也发现,粒重在我国不同小麦生态区均被不同程度的正向选择^[2-4],对我国小麦单产水平的提高做出了较大贡献。粒重主要受基因型控制,国内外已定位了大量与小麦粒重相关的数量性状位点(QTL, quantitative trait loci),但在不同的作图群体中定位结果存在较大差异^[5],主要分布在 2A、4D、5B、6B、7B 和 7D 染色体上^[6-8]。其中, *TaCwi*、*TaGW2*、*TaSus2*、*TaCKX6*、*TaSAP1*、*TaGS1a*、*TaGS-D1*、*TaGASR7-A1*、*TaGS5-3A* 和 *6-SFT-A2* 等相关基因已被克隆^[9]。Wang 等^[10]利用巢式关联群体和自然群体发掘并且验证了 3 个新的粒重位点: *qTGW-1B.1*、*qTGW-1B.2* 和 *qTGW-1A.1*,这 3 个 QTL 的优异等位变异的发现和利用将有助于开展小麦产量相关性状的分子标记辅助育种。此外,已有研究表明控制小麦粒重的主效 QTL 或基因经常存在一因多效的现象, Liao 等^[11]研究发现定位在小麦 2A、2B、2D 染色体上的粒重 QTL 会经常与光周期基因紧密连锁,而位于 5A、5B、5D 染色体上的粒重 QTL 会经常与小麦春化基因紧密连锁。Khalid 等^[12]利用 87 个与育种显著相关的功能基因的 124 个 KASP 标记对人工合成小麦的衍生品系进行分析,发现春化基因、光周期基因和矮秆基因对小麦株高、粒重和产量等性状均具有交叉效应,聚合多个相关基因能提高粒重,携有最多有利等位变异的种质往往具有最大的育种价值。

扬麦 13 是江苏里下河地区农业科学研究所

选育的优质弱筋小麦品种,系谱组合是扬 88-84// Maris Dove/ 扬麦 3 号,大穗大粒,分蘖力中等,成穗率高,每 667 m² 有效穗数达 28 万~30 万,每穗结实粒数达 40~42 粒,灌浆速度快,熟相好。2005-2010 年连续被农业部列为全国主导品种,是长江中下游弱筋小麦优势产业带建设核心品种之一,也是中国种植面积最大的弱筋小麦品种之一。C615 是引自国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)的人工合成小麦衍生系,系谱为 SABUF/3/BCN//CETA/AE.SQUARROSA(895),其中 CETA 为硬粒小麦(AABB),AE.SQUARROSA(895)为粗山羊草(DD),SABUF 是上海 3 号的衍生系,BCN 为国外普通小麦,经过多年性状考察发现,扬麦 13 的千粒重显著高于 C615。本试验以 C615/扬麦 13 构建的 198 份 RIL(F₇)群体为材料,利用 90K SNP 芯片构建高密度遗传图谱,挖掘粒重相关 QTL,为解析扬麦 13 粒重的遗传基础和进行小麦产量的分子标记辅助育种提供材料和方法。

1 材料与方法

1.1 供试材料

以扬麦 13 为父本, C615 为母本进行杂交,通过单粒传法得到包含 198 份家系的 RIL 群体(F₇)。将亲本、RIL 群体于 2014-2015 年和 2015-2016 年分别种植于江苏里下河地区农业科学研究所万福试验基地(江苏扬州,简称为 15YZ、16YZ,下同),其中 2015-2016 年增加种植于长江大学试验基地(湖北荆州, 16JZ)、河南农业大学郑州试验基地(16ZZ),试验当年扬州、荆州的小麦播期设为 10 月 25 日,郑州的设为 10 月 10 日,试验采用随机区组设计,3 行区,2 次重复,每行 40 粒,行长 1.33 m,行距 0.23 m。田间施肥及管理参照当地大田栽培生产,及时防治病虫害,成熟时各株系按小区人工收获,收获晒干后在室内调查 RIL 群体及亲本的千粒重。

1.2 千粒重测定

参照 GB5519-88 粮食和油料千粒重的测定方法(自然水分千粒重法),数取 500 粒小麦籽粒,每个样品重复 2 次,换算成千粒重,取平均值。2 次试验结果允许误差不超过 6%;若超出允许误差则重新测定。

1.3 表型数据统计

采用 SPSS 22.0 和 Excel 2019 对表型数据进行处理和统计分析。

1.4 基因型分析

取供试亲本和群体幼苗,采用 CTAB 法^[13]提取基因组 DNA,利用 Illumina SNP Genotyping 技术测试平台(北京博奥生物有限公司)微珠芯片技术(Bead Array)进行 90K SNP 标记检测,将 13 个包括 *TaGW2-6A* 和 *Rht-D1*^[14]等控制小麦重要性状基因的相应 KASP 标记也整合入多态性标记中。

1.5 遗传图谱的构建和 QTL 定位

参考朱冬梅等^[15]利用 IciMapping v4.1 软件(<http://www.isbreeding.net>)过滤和去冗余基因型数据。利用 JoinMap v4.0 构建和校正遗传图谱^[16],

与已有的小麦 90K 整合图谱^[17]比对,以确定每条染色体的长臂和短臂,利用 MapChart 2.3 (<https://www.wur.nl/en/show/Mapchart.htm>)绘制遗传图谱。利用 IciMapping v4.1 的完备区间作图法(ICIM, inclusive composite interval mapping)检测与千粒重显著相关的 QTL, LOD 阈值设为 2.5^[18]。将一条染色体上检测到的峰值所在遗传位置相距小于 10 cM 的位点视为同一个。QTL 的命名方法参考胡文静等^[19]。为了与前人结果比较,将连锁标记或者基因序列与中国春参考基因组序列的 EnsemblPlants 数据库(<http://plants.ensembl.org/>)进行比对。

2 结果与分析

2.1 亲本及 RIL 群体的千粒重表现

由表 1 和图 1 可以看出,在 4 个环境的试验下, C615 的千粒重是 40.32~42.88 g,扬麦 13 的千粒重是 44.91~46.34 g,群体的千粒重是 33.20~50.60 g。千粒重性状在群体里出现超亲分离,呈正态分布,群体的偏度和峰度绝对值均 <1,可用于 QTL 定位研究^[20]。

表 1 亲本及 RIL 家系的千粒重统计分析

Table 1 Statistic analysis of parents and RILs for thousand grain weight

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parent		群体 Population					
		C615	扬麦 13 YM13	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean	标准误 SE	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
千粒重(g)	15YZ	41.40B	45.75A	34.05	50.54	40.98	0.21	0.50	0.81
Thousand grain weight	16YZ	40.32B	44.91A	33.20	49.50	40.96	0.20	0.36	0.57
	16JZ	42.88B	45.12A	34.05	50.19	40.96	0.21	0.38	0.65
	16ZZ	41.16B	46.34A	35.20	50.60	41.20	0.20	0.50	0.69

数据后不同字母表示亲本间千粒重差异有统计学意义($P<0.01$)

Values followed by different letters are significant by different in thousand grain weight among parents ($P<0.01$)

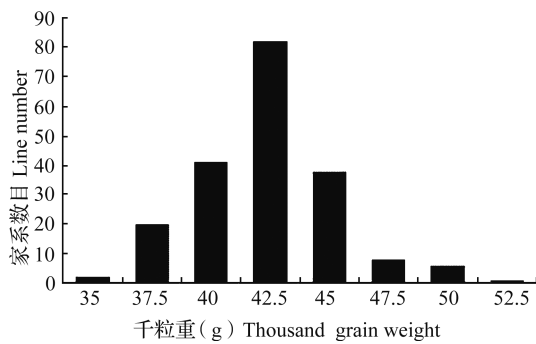


图 1 扬麦 13/C615 RIL 群体平均千粒重频次分布

Fig.1 Frequency distributions of RIL lines with different thousand grain weight

2.2 遗传连锁图谱

利用 90K SNP 芯片数据和 13 个控制小麦重要

性状基因的相应 KASP 标记,过滤和筛选得到 1263 个多态性 SNP 标记,经过去冗余分析后,得到 839 个高质量可上图标记,占多态性标记的 66.43%,构建了覆盖小麦 21 条染色体,长度为 4853.76 cM,标记间平均图距为 5.79 cM 的遗传图谱,分布于小麦 A、B 和 D 染色体组的标记数分别为 419 个、284 个和 136 个,连锁长度分别为 2041.41 cM、1381.57 cM 和 1430.78 cM,标记间平均图距分别为 5.26 cM、9.09 cM 和 15.05 cM。其中 1A 染色体标记数目最多为 88 个,6B 染色体标记数目最少为 3 个;2A 染色体图距最长为 365.15 cM,4D 染色体图距最短为 82.60 cM;标记间平均图距最短的是 2B 染色体为 2.44 cM,最长的是 6B 染色体为 32.08 cM。

2.3 粒重基因和矮秆基因在亲本中的分布

利用已报道的粒重基因相应 KASP 标记检测亲本,结果显示,C615 和扬麦 13 均携带粒重基因 *TaSus1-7A*、*TaSus1-7B*、*TaGS-D1*、*TaGS5-A1*、*TaGW2-6A* 和 *TaGW2-6B* 这 6 个基因的优异等位变异,均不携带粒重基因 *TaCKX-D1*、*TaGASR7-A1* 和 *TaTGW6-4A* 这 3 个基因的优异等位变异。另有 3 个粒重基因 *TaCwi-A1*、

TaSus2-2A 和 *TaSus2-2B* 在亲本间有多态性^[14](表 2),但在本研究的群体定位中未检测到与这 3 个差异基因位点一致的 QTL。在分析控制株高的基因时,一般将降低株高的效应视为矮秆作用,这种基因型是优异等位变异,*Rht-B1* 和 *Rht-D1* 相应的 KASP 标记检测结果表明,扬麦 13 携带 *Rht-D1* 降低株高的优异等位变异,C615 不携带这 2 个矮秆基因的优异等位变异(表 3)。

表 2 亲本中携带与小麦粒重相关的部分基因的分布情况

Table 2 The genes associated with wheat grain weight in parents

品种 Cultivars	粒重基因 Genes associated with wheat grain weight											
	<i>TaCwi-A1</i>	<i>TaCKX-D1</i>	<i>TaGASR7-A1</i>	<i>TaSus1-7A</i>	<i>TaSus1-7B</i>	<i>TaSus2-2A</i>	<i>TaSus2-2B</i>	<i>TaGS-D1</i>	<i>TaGS5-A1</i>	<i>TaGW2-6A</i>	<i>TaGW2-6B</i>	<i>TaTGW6-4A</i>
C615	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	-
扬麦 13	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-
YM13												

+ 和 - 分别代表携带提高粒重和不携带提高粒重的等位基因

+ and - represent carrying and not carrying alleles associated with higher grain weight, respectively

表 3 亲本中携带与小麦矮秆相关的 2 个基因分布情况

Table 3 Two genes associated with wheat plant height in parents

品种 Cultivars	矮秆基因 Genes associated with wheat plant height	
	<i>Rht-B1</i>	<i>Rht-D1</i>
C615	-	-
扬麦 13	-	+
YM13		

+ 和 - 分别代表携带降低株高和不携带降低株高的等位基因

+ and - represent carrying and not carrying alleles associated with lower plant height, respectively

2.4 粒重 QTL 定位

应用完备区间作图法(ICIM)共检测到 2 个控

制粒重的 QTL,分布于 1BL 和 6AL 上。*QTGW.yaas-1BL* 仅能在 16YZ 的环境下检测到,遗传位置在 1BL 上 12.90 cM,物理位置在 641.63~646.17 Mb 区间,位于标记 *Excalibur_c63885_115* 和 *BS00070285_51* 之间,LOD 值为 2.88,表型贡献率为 3.07%,加性效应为 0.78,增效基因来源于 C615。*QTGW.yaas-6AL* 在 4 个环境中均能检测到,遗传位置在 6AL 的 112.70~116.00 cM 区间,物理位置在 600.28~612.33 Mb 区间,位于标记 *Tdurum_contig51566_561* 和 *wsnp_Ex_c2161_4059735* 之间,LOD 值为 3.52~4.76,表型贡献率为 7.63%~10.55%,加性效应为 1.46~1.51,增效基因来源于扬麦 13(表 4、图 2)。

表 4 C615/扬麦 13 RIL 群体中在不同环境下定位到的粒重 QTL

Table 4 QTL for thousand grain weight mapped in the C615/YM13 RIL population in different environments

位点 QTL	环境 Environment	遗传位置 (cM) Genetic position	物理位置 (Mb) Physical position	标记区间 Marker interval	LOD	表型 贡献率 (%) PVE	加性 效应 Add
<i>QTGW.yaas-1B</i>	16YZ	12.90	641.63~646.17	<i>Excalibur_c63885_115~BS00070285_51</i>	2.88	3.07	0.78 ^a
<i>QTGW.yaas-6A</i>	15YZ	115.60	600.28~612.33	<i>Tdurum_contig51566_561~wsnp_Ex_c2161_4059735</i>	3.76	7.63	1.51 ^b
	16YZ	112.70		<i>Tdurum_contig51566_561~wsnp_Ex_c2161_4059735</i>	4.76	10.55	1.46 ^b
	16JZ	115.20		<i>Tdurum_contig51566_561~wsnp_Ex_c2161_4059735</i>	3.52	7.64	1.47 ^b
	16ZZ	116.00		<i>Tdurum_contig51566_561~wsnp_Ex_c2161_4059735</i>	3.62	7.93	1.47 ^b

^a: 说明提高粒重的等位变异来源于 C615; ^b: 说明提高粒重的等位变异来源于扬麦 13

^a: The allelic variation associated with higher grain weight was derived from C615, ^b: The allelic variation associated with higher grain weight was derived from YM13

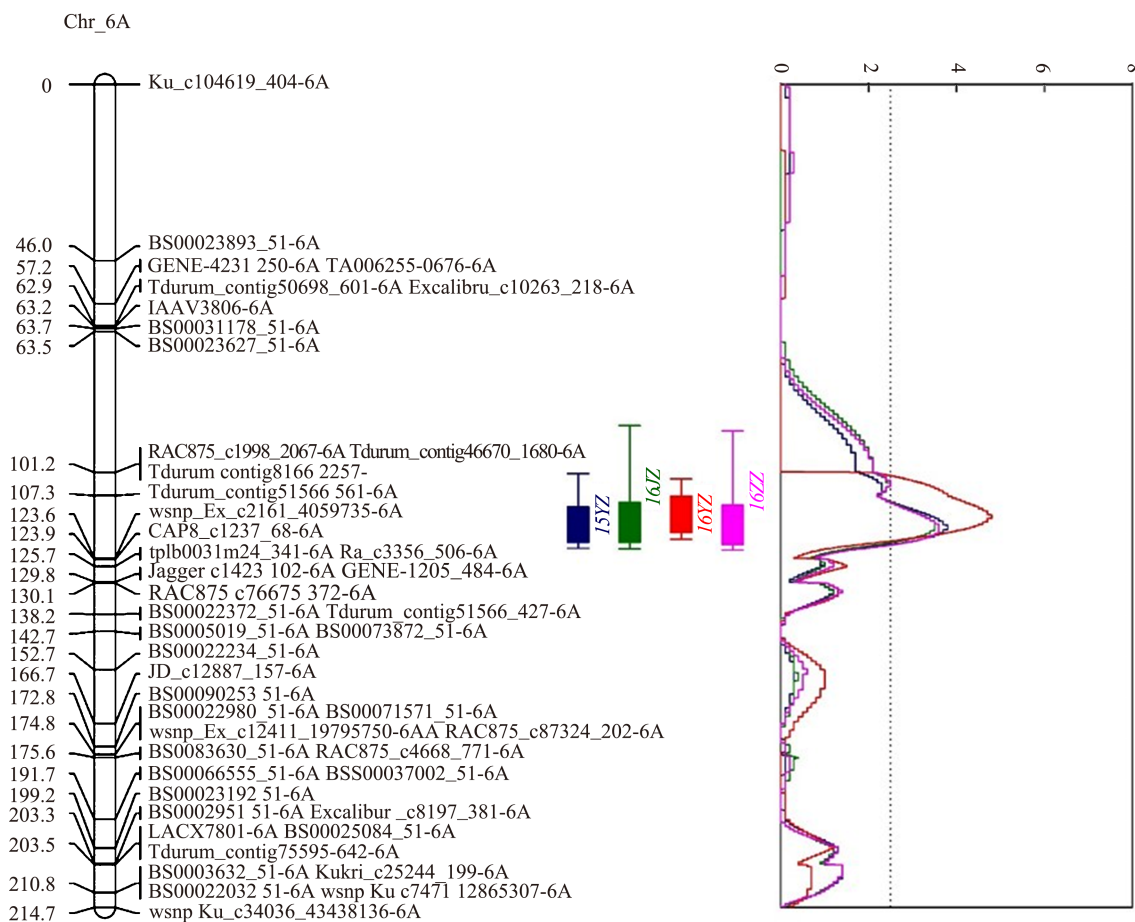


图2 *QTGW.yaas-6AL* 位点在染色体上的位置

Fig.2 Genetic position of *QTGW.yaas-6AL* on chromosome 6A

3 讨论

Su 等^[21]利用同源克隆和小麦缺四体定位到 6A 上的粒重基因 *TaGW2* (237.73~237.76 Mb), 并开发了可供育种使用的 CAPS 标记 *Hap-6A-P1/P2*, 不同学者相继对 *TaGW2-6A* 在国内外小麦品种中的分布、其等位变异的分子检测、细胞分裂调控中的表达及功能等进行了相关研究^[22-25]。本试验在 4 个环境下均定位到的粒重位点 *QTGW.yaas-6AL*, 物理位置为 600.28~612.33 Mb, 表型贡献率为 7.63%~10.55%, 重复性高, 经过比对发现其与 *TaGW2-6A* 不在同一物理位置 (https://plants.ensembl.org/Triticum_aestivum/Info/Index), 与 Cao 等^[26]发掘的 *QTKw-6A.2* 位于同一物理区间 (606.59 Mb), 经分析发现与胡文静等^[27]利用四交 RIL 群体定位到的与小麦籽粒平均和最高灌浆速率相关的位点 *QGFR_{Mean (Max)}-yaas-6AL* 位置相近 (614.5~615.0 Mb), 籽粒灌浆速率高低是造成小麦品种间粒重差异的主要原因^[9], 课题组设计了该位点紧密连锁的分子标记, 利用该标记检测本试验的

C615/ 扬麦 13 的 RIL 群体, 结合粒重表型进行方差分析, 发现与该位点的灌浆速度快基因型一致的家系与灌浆速度慢基因型一致的家系之间的粒重表型具有显著差异 ($F=10.83$, $P<0.01$), 前者显著高于后者, 推测这一区间同时控制小麦籽粒灌浆速率及粒重。下一步将针对本试验得到的 *QTGW.yaas-6AL* 位点进一步构建次级分离大群体, 放大其对表型的效应, 进而精细定位, 开发可供育种使用的紧密连锁分子标记。本研究定位到的另一粒重位点 *QTGW.yaas-1BL* 仅能在 1 个环境下检测到, 表型贡献率 3.07%, 属于不稳定的微效位点, 一般在后续精细定位及克隆中不予考虑。

多年表型测定结果显示扬麦 13 和 C615 的千粒重均高于 40 g, 利用已报道的粒重基因对应的 KASP 标记检测 C615 和扬麦 13, 发现 C615 携带 7 个粒重基因优异等位变异, 扬麦 13 携带 8 个粒重基因优异等位变异, 并且两者有 9 个粒重基因的等位变异类型一致。C615 的系谱组合中 SABUF 是上海 3 号的衍生系, 而上海 3 号的亲本之一是扬麦 1 号, 扬麦 13 的系谱组合中有扬麦 3 号, 是从扬麦 1

号的天然变异后代中经多次单株选择育成,因此可以推测 C615 与扬麦 13 具有相似的背景来源,这解释了本试验构建的遗传连锁图谱多态性较低(去冗余后上图标记 839 个),定位出粒重位点较少,同时也说明定位结果的准确性和可靠性高。本研究利用 KASP 标记在亲本之间检测到粒重基因 *TaCwi-1*、*TaSus2-2A* 和 *TaSus2-2B* 存在多态性,但未检测到与这 3 个基因的位点一致的粒重 QTL,推测原因一方面可能是遗传背景的影响,这 3 个粒重基因的位点在本研究所用的群体中未表现出与粒重相关的效应,或者被其他位点的效应所掩盖;另一方面可能是因为这些位点在本研究所处的生态条件下效应较低,不同生态条件下被选择的优异等位变异不尽相同^[21-22, 24]。

4 结论

本研究基于 90K SNP 芯片构建高密度遗传图谱,在扬麦 13 中定位到 1 个稳定的控制小麦粒重的位点 *QTGW.yaas-6AL*,表型贡献率达到 7.63%~10.55%,可进一步构建次级分离群体对该位点进行精细定位,结合近等基因系的转录组测序(RNA-Seq)等挖掘候选基因,为小麦产量相关性状的分子标记辅助育种提供材料和方法。

参考文献

- [1] 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
- [2] 曹廷杰,赵虹,王西成,崔党群,詹克慧. 河南省半冬性小麦品种主要农艺性状的演变规律. 麦类作物学报, 2010, 30(3): 439-442
Cao T J, Zhao H, Wang X C, Cui D Q, Zhan K H. Evolution of main agronomic traits for semi winter wheat varieties in Henan province. Journal of Triticeae Crops, 2010, 30(3): 439-442
- [3] 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
- [4] Wu W, Li C J, Ma B L, Shah F, Liu Y, Liao Y C. Genetic progress in wheat yield and associated traits in China since 1945 and future prospects. Euphytica, 2014, 196(2): 155-168
- [5] Wang Y Q, Hao C Y, Zheng J, Ge H M, Zhou Y, Ma Z Q, Zhang X Y. A haplotype block associated with thousand kernel weight on chromosome 5DS in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Integrative Plant Biology, 2015, 57: 662-672
- [6] Huang X Q, Coster H M, Ganai W, Der M S R. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106: 1379-1389
- [7] Elouafi I, Nachit M M. A genetic linkage map of the Durum × Triticum dicoccoides backcross population based on SSRs and AFLP markers, and QTL analysis for milling traits. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108: 401-413
- [8] Quarrie S A, Steed A, Calestani C, Semikhodskii A, Lebreton C, Chinoy C, Steele N, Pljevljakusi D, Waterman E, Weyen J, Schondelmaier J, Habash D Z, Farmer P, Saker L, Clarkson D T, Abugalieva A, Yessimbekova M, Turuspekoy Y, Abugalieva S, Tuberosa R. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 110: 865
- [9] 苗永杰,阎俊,赵德辉,田宇兵,阎俊良,夏先春,张勇,何中虎. 黄淮麦区小麦主栽品种粒重与籽粒灌浆特性的关系. 作物学报, 2018, 44(2): 260-267
Miao Y J, Yan J, Zhao D H, Tian Y B, Yan J L, Xia X C, Zhang Y, He Z H. Relationship between grain filling parameters and grain weight in leading wheat cultivars in the Yellow and Huai rivers valley. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(2): 260-267
- [10] Wang X Q, Dong L H, Hu J M, Pang Y L, Hu L Q, Xiao G L, Ma X, Kong X Y, Jia J Z, Wang H W, Kong L R. Dissecting genetic loci affecting grain morphological traits to improve grain weight via nested association mapping. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(11): 3115-3128
- [11] Liao X Z, Wang J, Zhou R H, Ren Z L, Jia J Z. Mining favorable alleles of QTLs conferring thousand-grain weight from synthetic wheat. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(11): 1877-1884
- [12] Khalid M, Afzal F, Gul A, Amir R, Subhani A, Ahmed Z, Mahmood Z, Xia X, Rasheed A, He Z. Molecular characterization of 87 functional genes in wheat diversity panel and their association with phenotypes under well-watered and water-limited conditions. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 717
- [13] Stacey J, Isaac P G. Isolation of DNA from plants. Methods in Molecular Biology, 1994, 28: 9-15
- [14] 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: 1843-1860
- [15] 朱冬梅,胡文静,别同德,陆成彬,赵仁慧,高德荣. 利用四交 RIL 群体定位小麦籽粒脱水速率 QTL. 麦类作物学报, 2020, 40(1): 49-54
Zhu D M, Hu W J, Bie T D, Lu C B, Zhao R H, Gao D R. QTL mapping for kernel dehydration rate after physiological maturity using four-way RIL population of wheat. Journal of Triticeae

- Crops, 2020, 40(1): 49-54
- [16] Piet S. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: JOINMAP. Plant Journal, 1993, 3: 739-744
- [17] Wang S, Wong D, Forrest K, Allen A, Chao S, Huang B E, Maccaferri M, Salvi S, Milner S G, Cattivelli L, Mastrangelo A M, Whan A, Stephen S, Barker G, Wieseke R, Plieske J, Lillemo M, Mather D, Appels R, Dolferus R, Brown-Guedira G, Korol A, Akhunova A R, Feuillet C, Salse J, Morgante M, Pozniak C, Luo M C, Dvorak J, Morell M, Dubcovsky J, Ganai M, Tuberosa R, Lawley C, Mikoulitch I, Cavanagh C, Edwards K J, Hayden M, Akhunov E. Characterization of polyploidy wheat genomic diversity using the high density 90,000 SNP array. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12: 787-796
- [18] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法. 作物学报, 2009, 35(2): 239-245
- Wang J K. Inclusive composite interval mapping of quantitative trait genes. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(2): 239-245
- [19] 胡文静, 张勇, 陆成彬, 王凤菊, 刘金栋, 蒋正宁, 王金平, 朱展望, 徐小婷, 郝元峰, 何中虎, 高德荣. 小麦品种扬麦 16 赤霉病抗扩展 QTL 定位及分析. 作物学报, 2020, 46(2): 157-165
- Hu W J, Zhang Y, Lu C B, Wang F J, Liu J D, Jiang Z N, Wang J P, Zhu Z W, Xu X T, Hao Y F, He Z H, Gao D R. Mapping and genetic analysis of QTLs for *Fusarium* head blight resistance to disease spread in Yangmai 16. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(2): 157-165
- [20] 李慧慧, 张鲁燕, 王建康. 数量性状基因定位研究中若干常见问题的分析与解答. 作物学报, 2010, 36(6): 918-931
- Li H H, Zhang L Y, Wang J K. Analysis and answers to frequently asked questions in quantitative trait locus mapping. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(6): 918-931
- [21] 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
- [22] 韩利明, 杨芳萍, 夏先春, 阎俊, 张勇, 曲延英, 王忠伟, 何中虎. 株高、粒重及抗病相关基因在不同国家小麦品种的分布. 麦类作物学报, 2011, 31(5): 824-831
- Han L M, Yang F P, Xia X C, Yan J, Zhang Y, Qu Y Y, Wang Z W, He Z H. Distribution of genes related to plant height, kernel weight and disease resistance among wheat cultivars from major countries. Journal of Triticeae Crops, 2011, 31(5): 824-831
- [23] Zhang X Y, Chen J S, Shi C L, Chen J N, Zheng F F, Tian J C. Function of *TaGW2-6A* and its effect on grain weight in wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica, 2013, 192: 347-357
- [24] 寇程, 李学军, 高欣, 吕千, 杜登峰, 程显, 李扬, 李立群. 小麦粒重基因 *TaGW2-6A* 等位变异的高通量分子检测. 麦类作物学报, 2015, 35(11): 1467-1475
- Kou C, Li X J, Gao X, Lyu Q, Du D F, Cheng X, Li Y, Li L Q. High-throughput molecular detection of allelic variation in *TaGW2-6A* gene of wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(11): 1467-1475
- [25] Sestili F, Pagliarello R, Zega A, Saletti R, Pucci A, Botticella E, Masci S, Tundo S, Moscetti I, Foti S, Lafiandra D. Enhancing grain size in durum wheat using RNAi to knockdown *GW2* genes. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(2): 419-429
- [26] Cao S H, Xu D A, Hanif M, Xia X C, He Z H. Genetic architecture underpinning yield component traits in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(6): 1811-1823
- [27] 胡文静, 朱冬梅, 别同德, 陆成彬, 高德荣. 扬麦 16 籽粒灌浆速率相关性状的 QTL 定位 (小麦 15K SNP 芯片法). 麦类作物学报, 2020, 40(8): 915-920
- Hu W J, Zhu D M, Bie T D, Lu C B, Gao D R. Detection of QTLs for Grain-Filling rate related traits of Yangmai 16 based on 15K SNP array. Journal of Triticeae Crops, 2020, 40(8): 915-920