

小麦粒重相关基因的遗传定位和分子标记辅助育种进展

张福彦¹, 范家霖¹, 陈晓杰¹, 陈 锋², 齐红志³, 王嘉欢¹, 程仲杰¹, 杨保安¹, 张建伟¹

(¹ 河南省科学院同位素研究所有限责任公司 / 河南省核农学重点实验室, 郑州 450015; ² 河南农业大学农学院 /

河南省粮食作物协同创新中心, 郑州 450002; ³ 河南农业科学院农业经济与信息研究所, 郑州 450002)

摘要: 粒重是小麦产量构成的三要素之一。该性状是受多基因控制的复杂数量性状, 基因型和环境对其均有显著影响, 但基因型是最主要的决定因素。控制粒重及其构成要素的基因广泛分布在小麦 3 个基因组的各条染色体上, 且已有多个可直接用于小麦粒重辅助选择的分子标记被开发。目前, 国内外学者围绕粒重形成的遗传特征、基因定位、分子机理以及影响粒重高低的外界因素等进行了大量研究, 并取得了一些重要的研究成果。本文综述了小麦粒重的构成因素及其影响因素, 阐述了近年来粒重形成相关基因的遗传定位、克隆及其等位变异的挖掘, 又系统总结了小麦粒重形成相关基因功能标记的开发及其分子标记辅助育种利用情况, 同时展望了小麦粒重的下一步研究前景。

关键词: 普通小麦; 粒重; 遗传定位; 基因克隆; 功能标记

Genetic Localization and Marker Assisted Breeding of Grain Weight-Related Genes in Common Wheat

ZHANG Fu-yan¹, FAN Jia-lin¹, CHEN Xiao-jie¹, CHEN Feng², QI Hong-zhi³,

WANG Jia-huan¹, CHENG Zhong-Jie¹, YANG Bao-an¹, ZHANG Jian-wei¹

(¹ Isotope Institute Co., Ltd, Henan Academy of Sciences/Henan Key Laboratory of Nuclear Agricultural Sciences,

Zhengzhou 450015; ² Agronomy College, Henan Agricultural University/Collaborative Innovation Center of

Food Crops in Henan Province, Zhengzhou 450002; ³ Agricultural Economy and Information

Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002)

Abstract: Grain weight, as one of the three components, directly associates to the wheat yield production. Grain weight is recognized as a complex quantitative trait which is largely controlled by multiple functional genes/loci and which is also affected by genotype-environment interaction. The genes controlling the grain weight and its components are found to be distributed on each chromosome of three wheat sub-genomes. Many molecular markers in wheat grain weight assisted selection have become applicable. The advances on the genetic characteristics, gene location, molecular mechanism and external factors affecting the grain weight formation have made with the contributions of national and international scholars. In this paper, the composing factors and influencing factors of wheat grain weight have been reviewed. The genetic localization, molecular cloning and allelic variation mining of the underlying genes are described, and the development of gene-based functional markers as well as the application in marker assisted breeding are summarized, as well as the future research

收稿日期: 2019-11-07 修回日期: 2019-12-18 网络出版日期: 2020-02-14

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191107002>

第一作者研究方向为小麦遗传育种, E-mail: zhangfuyan704@163.com

通信作者: 杨保安, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: yangcom@163.com

张建伟, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: zjw10308@163.com

基金项目: 河南省小麦产业技术体系建设专项资金资助项目 (Z2010-01-04); 河南省科技攻关计划项目 (182102110057, 202102110028); 河南省科学院基本科研业务专项 (190604015)

Foundation project: Henan Wheat Industry Technical System Construction Special Fund Support Project (Z2010-01-04), Science and Technology Research Project of Henan province (182102110057, 202102110028), Basic Scientific Research Project of Henan Academy of Sciences (190604015)

prospects of wheat grain weight are proposed.

Key words: *Triticum aestivum* L.; grain weight; genetic location; gene clone; function marker

小麦是世界上最为广泛种植的禾本科植物之一,世界上约 40% 的人口以小麦为主要食粮,而我国是世界上最大的小麦生产国和消费国,约占世界小麦生产总量的 17% 和消费总量的 16%,其产量和质量对保障国家粮食安全和人民生活质量具有重要意义^[1]。我国小麦平均产量目前已达到了一个较高水平,但为了进一步满足人口增长带来的粮食需求,小麦总产量大幅度提高的任务仍迫在眉睫,然而在当前工业化、城镇化快速发展的背景下,小麦种植面积已不可能大幅度恢复性增加,因此,在当前条件下,提高小麦单产是确保小麦总产、保障国家粮食安全的根本出路。从近几年通过国家审定和小麦主产区省份审定的小麦品种的主要特性来看,高产、抗病、优质、广适仍是当前我国小麦育种中最为重要的目标性状^[1]。

小麦产量由单位面积穗数、穗粒数以及千粒重三因素构成,其中穗粒数的增加是建立在单位面积穗数减少的基础上,而千粒重的增加则是相对独立的,且受遗传特性影响最大^[2]。因此,在稳定单位面积穗数和穗粒数的前提下,增加粒重对小麦产量的提高具有重要的作用。曹廷杰等^[3]认为河南省近 20 年来育成的半冬性小麦品种产量的提高主要原因是由于抽穗期提前促使灌浆时间延长,导致穗粒数和千粒重增加。宋健民等^[4]研究山东省 1999-2010 年育成的小麦品种的产量及其构成因素,发现产量平均每年提高 61.65 kg/hm²,但产量构成要素中只有粒重呈显著上升趋势。Wu 等^[5]研究表明,1945-2010 年以来我国不同的小麦主产区小麦产量平均每年增产幅度都在 0.33%~1.42% 之间,而粒重和单穗重的显著增加对产量的持续增长起到了举足轻重的作用。可见,粒重在我国不同小麦生态区均被不同程度的正向选择和提高,是现代小麦育种中遗传改进最为显著的产量性状,对我国小麦单产水平的提高做出了较大贡献。目前,国内外已定位了大量与小麦粒重相关的 QTLs (Quantitative Trait Loci),并对影响粒重的因素、粒重形成过程中的生理生化机制和遗传机理等方面已开展了大量的研究,并取得很大进展。本文对小麦粒重的影响因素、粒重的构成要素、小麦粒重形成相关基因的克隆和标记开发以及粒重标记辅助育种研究进展等进行系统综述,旨在为我国小麦高产实践育种提供参考和

帮助。

1 小麦粒重的影响因素

小麦粒重在其形成过程中受多种因素的影响,但主要受遗传因子、内源激素代谢、外界环境因素的影响。目前,国内外在围绕小麦粒重形成的光照、温度、水分、养分等外界环境因素以及包括生理生化机制、内源激素代谢途径、基因遗传机制等在内的遗传因素开展了大量研究,并取得很大研究进展。小麦粒重是由多个基因控制,存在多因一效和一因多效的现象,基因型是影响小麦粒重高低的决定性因素。Rasheed 等^[6]研究表明,在普通小麦中目前已知的有 *TaCwi-2A*、*TaSus-2B*、*TaCKX6-3D*、*TaGS-D1*、*TaCKX6a02* 和 *TaGw2-6A* 等控制粒长、粒宽或粒重的基因均具有正向遗传效应,且对小麦粒重高低具有极其重要的影响。内源激素通过影响同化物在强、弱势粒间的分配来控制小麦灌浆启动及灌浆速率间接调控粒重。杨卫兵等^[7]研究表明脱落酸 (ABA) 或赤霉素 (GA) 对粒重的调控存在粒位效应,喷施外源 ABA 或外源 GA 通过改变籽粒内源激素水平,调节灌浆起始时间和籽粒灌浆持续期,进而调控籽粒粒重的形成。李艳霞等^[8]研究认为小麦开花后籽粒灌浆过程中灌浆速率与籽粒内 GA 和吲哚乙酸 (IAA) 含量呈极显著或显著相关,小穗基部籽粒中较高的 GA 和 IAA 含量可加快蔗糖向淀粉转化,籽粒分化快,灌浆速率高,是小穗基部籽粒粒重的重要因素。另外,外界环境也是影响小麦粒重的重要因素之一。小麦开花后不同时期的高温、弱光、干旱以及双重胁迫对小麦籽粒增重进程均具有重要影响,研究发现在灌浆期高温、弱光、干旱胁迫下小麦千粒重明显降低,而灌浆中期温光双重胁迫处理对小麦千粒重的影响最为显著^[9-10]。成林等^[11]研究干热风对小麦籽粒灌浆速率及千粒重的影响,发现干热风导致小麦灌浆速率不同程度下降,而灌浆后期干热风对小麦千粒重具有显著影响,由于小麦具有自身修复能力,因而灌浆前期的干热风对千粒重影响不显著。可见,小麦在开花后自然环境的变化能影响籽粒内部干物质积累和灌浆期长短,进而影响粒重,而开花灌浆较早的品种所处的环境条件较为适宜,具有足够的灌浆时间,从而能够避免后期的极端气候^[12]。

2 小麦粒重的构成要素

小麦粒重是一个复合性状,由粒长、粒宽、粒形(籽粒长宽比)、粒厚和粒体积等基本要素构成^[13-14]。千粒重是小麦粒重的重要衡量指标。Gegas 等^[15]在研究小麦粒重各要素之间的关系时,发现粒长、粒宽与千粒重分别是相对独立的性状,分别由不同的主效 QTL 控制,小麦粒长与千粒重的相关性较小($r \leq 0.23$),而粒宽与千粒重的则呈高度正相关($r \geq 0.75$)。Zhang 等^[16]利用 EMS 突变体研究粒长、粒宽、千粒重等性状的关系时发现,千粒重与粒长($r=0.730$)、千粒重与粒宽($r=0.867$)以及粒长与粒宽($r=0.660$)均呈极显著正相关($P<0.01$)。Su 等^[17]利用构建的 RIL 群体研究发现千粒重与粒长($r=0.655$)以及千粒重与粒宽($r=0.656$)均呈极显著正相关($P<0.01$),而粒长和粒宽($r=0.348$)呈不显著的正相关性,推测认为粒长和粒宽可能是由单独的某个基因或 QTL 控制。虽然利用不同群体对小麦粒重各构成要素与千粒重的相关性研究结果存在较大差异,但小麦粒重各构成要素之间均呈正相关,且各构成要素之间无负相关,说明通过各构成要素的协同提高来增加小麦粒重的方法是可行的。因此,对小麦粒重的主要构成要素遗传机制和互作效应的深入研究,有利于利用遗传育种的方法有针对性地改良小麦粒重构成要素中的一个或几个,以达到提高小麦千粒重的目的。

3 小麦粒重形成相关基因的定位与克隆

3.1 小麦粒重的遗传定位

粒重是小麦产量构成三要素中遗传相对稳定的性状之一,主要受遗传因子影响,其遗传力高达 89%,且主要受加性效应的基因控制^[18]。目前,关于小麦粒重的 QTL 定位已进行大量的研究。Gupta 等^[19]对小麦粒长、粒宽和千粒重的 QTL 遗传定位的研究结果进行了系统总结,结果发现由于受亲本遗传背景差异、QTL 作图方法、标记类型及自然环境等因素的影响,在不同的作图群体中小麦千粒重的 QTL 定位结果存在较大差异,但大多数群体中仍可检测到对千粒重贡献较大的主效 QTL 的存在,同时小麦 A、B、D 基因组的 21 条染色体上均检测到与粒重及其构成要素相关的 QTLs。

近年来,关于小麦粒重的 QTL 遗传定位研究仍是国内外学者研究的热点之一。Cui 等^[20]利用覆盖小麦全基因组的高密度遗传图谱进行小麦粒

重的 QTL 定位研究,结果发现在 5B、6A 和 7B 染色体上分别存在控制小麦粒重的稳定主效 QTL 位点 *QTKw-5B.1*、*QTKw-6A.2* 和 *QTKw-7B.1*,分别能解释表型变异的 11.28%~16.06%、5.64%~18.69% 和 6.76%~21.16%。Li 等^[21]研究发现 9 个与千粒重和籽粒大小相关的加性 QTLs,将其定位在 1B、1D、3D、4B、5B 和 6A 染色体上,其中 *QTKw4B.1-7*、*QTKw5B.1-12*、*QTKw5B.1-17* 和 *QTKw6A.1-29* 与粒长、粒宽以及千粒重等性状密切相关。Zhang 等^[16]利用 EMS 突变体 M808 构建 F_2 和 $F_{2,3}$ 群体对小麦籽粒性状进行 QTL 定位研究,发现 12 个 QTLs 以 QTL 簇群的形式存在,这个 QTL 簇群与小麦粒重和籽粒大小的关系密切,且位于 *wmc25* 和 *barc168* 标记之间。Su 等^[17]在普通小麦 7AL 染色体上发现了 1 个控制千粒重和粒长的主效 QTL,并命名为 *TaTKW-7AL*,能解释千粒重表型变异的 19.7%。Zanke 等^[18]研究发现 *TaGW-6A* 基因能解释 3.4% 的千粒重表型的显著变异,同时利用全基因组关联分析发现小麦千粒重的高低是由多个微效基因(标记)共同控制的,且仅有 3 个 SNP 标记的贡献率(R^2)达到 6% 以上。王晖等^[22]对不同发育时期小麦粒重性状 QTL 进行动态分析,结果发现控制千粒重的 QTL 主要集中在 2A 染色体的 Xgwm448-Xgpw7399 标记区间,并认为这是一个控制千粒重 QTL 的富集区域。此外,控制小麦粒重的主效 QTL 或基因经常与其他性状紧密连锁,存在一因多效的现象。Liao 等^[23]研究发现位于小麦 2A、2B、2D 染色体上的 QTL 常与光周期基因紧密连锁,而位于 5A、5B、5D 染色体上的 QTL 常与小麦春化基因紧密连锁。依据上述多个研究结果可以看出,小麦粒重是一个受多基因控制的复杂数量性状,与其相关的大多数 QTL 位点的表型贡献率较小,重复性较差,且较为分散,远远不能满足分子标记辅助选择育种和粒重相关基因克隆的需要。因此,利用图位克隆、同源克隆等现代生物学技术挖掘小麦粒重形成相关基因,并开发相应的功能标记,以更好地服务于小麦分子标记辅助育种。

3.2 小麦粒重形成相关基因的克隆及其变异类型

小麦属于异源六倍体、基因组庞大、重复序列较多,给克隆和分离小麦基因带来很大困难,但是随着小麦全基因组序列信息的公布及现代分子克隆技术的快速发展,小麦粒重形成相关基因的克隆也取得较快发展。Su 等^[24]利用控制水稻粒宽和粒重的 *OsGW2* 基因序列,同源克隆得到小麦 *TaGW2*

基因,该基因编码区全长 1275 bp,编码 424 个氨基酸。同时,利用中国春的缺体-四体系将其定位于第 6 同源群上,并在 *TaGW2-6A* 基因的启动子区域发现了 2 个 SNP 位点,分别命名为 *Hap-6A-A* 和 *Hap-6A-G*,同时发现 *Hap-6A-A* 类型在小麦籽粒发育过程中发挥了更为积极的作用。但之后,Zhang 等^[25]研究发现 *TaGW2-6A* 基因在粒宽、粒长和千粒重方面呈下调表达,认为 *Hap-6A-G* 单体型是控制小麦粒重的优异等位基因。Yang 等^[26]对 *TaGW2* 基因进一步研究发现该基因含有 8 个外显子和 7 个内含子以及 1 个保守的功能结构域,并在兰考大粒中发现在 6A 染色体上 *TaGW2* 基因的 1 个等位变异,即在第 8 个外显子上 977 bp 处有 1 个单碱基 T 的插入,从而使该基因翻译提前终止。同时发现该突变导致小麦粒宽和千粒重显著增加,推测认为 *TaGW2* 基因对小麦粒重的发育起负向调控作用^[26]。Simmonds 等^[27]利用 TILLING 技术在普通小麦中发现 *TaGW2-A1* 基因的 1 个新突变类型,即在第 5 外显子处由 G 变 A 导致发生错误剪接,且发现 *GW2-A1* 突变体与野生型相比能显著增加千粒重(6.6%)、粒宽(2.8%)、粒长(2.1%)。Zhang 等^[28]利用同源克隆的方法从普通小麦 7DS 染色体上克隆得到 *TaGS-D1* 基因,其包含 4 个外显子和 3 个内含子,cDNA 全长 255 bp,编码 85 个氨基酸。在不同小麦品种中扩增 *TaGS-D1* 基因发现其含有 2 种等位变异,分别命名为 *TaGS-D1a* 和 *TaGS-D1b*,且在拥有不同等位变异类型品种的千粒重间存在显著性差异。Wang 等^[29]利用同源克隆技术从普通小麦中克隆了一个控制籽粒大小的 *TaGS5-A1* 基因,该基因由 10 个外显子和 9 个内含子组成,被定位在 3AS 染色体上,并发现了其至少存在 2 种等位变异,分别命名为 *TaGS5-A1a* 和 *TaGS5-A1b*。之后,在 *TaGS5-A1* 基因启动子上游顺式作用元件 *Sp1* 内发现单碱基 G 的插入,并将先前在 *TaGS5-A1* 基因第 6 个外显子内发现的 SNP(G/T)导致的等位变异类型和其启动子区域发现的 G 碱基插入与否而造成的等位变异类型相结合,把普通小麦又分为 *TaGS5-A1a-a*、*TaGS5-A1a-b*、*TaGS5-A1b-a* 和 *TaGS5-A1b-b* 4 种基因型,进一步研究发现,拥有 *TaGS5-A1a-b* 和 *TaGS5-A1b-b* 类型的小麦品种具有较宽的粒宽和更高的千粒重^[30]。Hanif 等^[31]和 Hu 等^[32]利用水稻中的 *TGW6* 基因序列进行同源克隆,其中 Hanif 等^[31]克隆得到位于普通小麦 3AL 染色体上的 *TaTGW6-A1* 基因,含有 987 bp 的开放阅读

框,并发现该基因在不同品种中存在着单核苷酸多态性,形成 2 个单倍型,分别命名为 *TaTGW6-A1a* 和 *TaTGW6-A1b*。而 Hu 等^[32]则克隆得到 *TaTGW6* 基因,该基因全长 1656 bp,仅包含 1 个外显子和 1 个含有 1035 bp 的开放阅读框,并将其定位在普通小麦 4AL 染色体上,且在 *TaTGW6* 位点发现 3 种等位变异类型,分别命名为 *TaTGW6-a*、*TaTGW6-b* 和 *TaTGW6-c*,进一步研究发现 *TaTGW6-b* 和 *TaTGW6-c* 变异类型的品种在粒径和粒重方面显著高于 *TaTGW6-a* 类型,但 *TaTGW6-b* 和 *TaTGW6-c* 变异类型在当前品种中分布概率较低。最近,Yan 等^[33]在矮抗 58 中克隆了控制粒重的基因,命名为 *TaGW8*,被定位于 7BS 染色体上,而 Yang 等^[34]利用水稻 *GL3* 基因序列同源克隆出控制小麦粒长和粒重的 *TaGL3-5A* 基因。通过对不同籽粒大小的小麦品种基因多态性分析,发现 *TaGW8-B1* 基因存在 2 种变异类型,即第 1 个内含子有一个 276 bp 的 InDel,有 276 bp InDel 命名为 *TaGW8-B1b*,没有的则为 *TaGW8-B1a*^[33]。*TaGL3-5A* 基因全长 10227 bp,由 21 个外显子和 20 个内含子组成,被定位在 5A 染色体上,根据其单核苷酸多态性发现其有 2 种等位变异,分别命名为 *TaGL3-5A-A* 和 *TaGL3-5A-G*^[34]。与此同时,小麦体内一些对粒重形成和发育至关重要酶类物质及其相应的基因也相继被定位和克隆。Jiang 等^[35]在普通小麦的 2A、2B 和 2D 染色体上发现了蔗糖合成酶基因,分别为 *TaSus2-2A*、*TaSus2-2B* 和 *TaSus2-2D*,且在 *TaSus2-2B* 基因上发现 3 个单核苷酸多态性,形成 2 个单倍型,分别命名为 *Hap-H* 和 *Hap-L*。之后,Volpicella 等^[36]在硬粒小麦中也克隆得到 *Sus2-2B* 基因,并对其功能进行研究。小麦体内的细胞壁结合转化酶在碳水化合物转运中发挥着重要作用。Ma 等^[37]在普通小麦的 2AL 染色体上克隆得到细胞壁转化酶 *TaCwi-A1* 基因,该基因全长 3676 bp,含有 7 个外显子和 6 个内含子以及 1 个含有 1767 bp 的开放阅读框,发现该基因的 2 种等位变异,分别命名为 *TaCwi-A1a* 和 *TaCwi-A1b*,进一步研究发现 *TaCwi-A1a* 变异类型与高千粒重的品种相关,而 *TaCwi-A1b* 类型则与低千粒重的品种相关。之后,Jiang 等^[38]在普通小麦 4A、5B 和 5D 染色体上克隆得到 *TaCWI* 基因,其中 *TaCWI-4A* 和 *TaCWI-5D* 基因也都发现了相应的单体型,分别为 *Hap-4A-C*、*Hap-4A-T* 和 *Hap-5D-G*、*Hap-5D-C*,进一步研究发现拥有 *Hap-4A-T* 和 *Hap-5D-C* 类型的品种千粒重显著

高于 *Hap-4A-C* 和 *Hap-5D-G* 类型的品种。细胞分裂素氧化酶在植物生长和发育过程中扮演极其重要的角色。在普通小麦中克隆得到细胞分裂素氧化酶 *TaCKX6-D1* 基因, 该基因隶属于 *TaCKX* 基因家族, 被定位在 3DS 染色体上^[39], 随后, Lu 等^[40]发现在 *TaCKX6a02* 位点发现 2 种等位变异类型, 分别命名为 *TaCKX6a02-D1a* 和 *TaCKX6a02-D1b*。细胞色素 P450 (CYP, Cytochromes P450,) 家族是最大的植物蛋白家族之一, 其中 CYP78A (cytochromes P450 78A) 家族的基因可应用于作物改良。Ma 等^[41]利用同源克隆的方法获得小麦 *TaCYP78A5* 基因, 并利用瞬时沉默和过表达技术揭示 *TaCYP78A5*

表达水平与小麦粒重呈正相关。之后, 司文洁等^[42]又根据不同品种小麦 *TaCYP78A5* 启动子区序列内 SNP 位点差异开发 *TaCYP78A5-2A* 启动子区功能标记 CAPS-5Ap, 并对其进行验证。此外, 小麦体内的果聚糖合成酶 (6-SFT-A2)、可溶性淀粉合成酶 (SSS)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (AGPP) 等是小麦粒重形成过程中的关键酶, 对小麦粒重的提高具有重要的调节作用^[43-44]。吕广德等^[45]对普通小麦粒重相关基因克隆的研究进展进行了详细的综述。截止目前, 已有多个小麦粒重形成相关基因及其变异类型在普通小麦中被发现克隆, 详细信息见表 1。

表 1 小麦中已发现的粒重形成相关基因及其变异类型

Table 1 The formation of grain weight related genes and their allelic variants identified in wheat

基因 / 位点 Gene/locus	等位变异 Allelic variation	NCBI 编号 NCBI No.	染色体位置 Chrom. locus	代表性品种 Represented cultivars	参考文献 Reference
<i>TaGW2-A1</i>	<i>Hap-6A-A</i>	—	6A	郑麦 9023	[24]
	<i>Hap-6A-G</i>	—	6A	济麦 20	[24]
<i>TaGS-D1</i>	<i>TaGS-D1a</i>	KF687956	7DS	淮麦 18	[28]
	<i>TaGS-D1b</i>	KF687957	7DS	周麦 16	[28]
<i>TaGS5-A1</i>	<i>TaGS5-A1a</i>	—	3AS	郑麦 004	[29]
	<i>TaGS5-A1b</i>	—	3AS	石 4185	[29]
<i>TaTGW6-A1</i>	<i>TaTGW6-A1a</i>	—	3AL	山农 20	[31]
	<i>TaTGW6-A1b</i>	—	3AL	兰考 906	[31]
<i>TaTGW6</i>	<i>TaTGW6-a</i>	KT582298	4AL	新麦 18	[32]
	<i>TaTGW6-b</i>	KT582298	4AL	川麦 42	[32]
	<i>TaTGW6-c</i>	KT582298	4AL	新麦 23	[32]
<i>TaGW8-B1</i>	<i>TaGW8-B1a</i>	MK388407	7BS	周麦 22	[33]
	<i>TaGW8-B1b</i>	MK388408	7BS	豫农 202	[33]
<i>TaGL3-5A</i>	<i>TaGL3-5A-A</i>	KY865329	5A	燕大 1817	[34]
	<i>TaGL3-5A-G</i>	KY865329	5A	北农 6 号	[34]
<i>TaSus2-B1</i>	<i>Hap-H</i>	LN869543	2BS	济南 17	[35-36]
	<i>Hap-L</i>	LN869543	2BS	扬麦 158	[35-36]
<i>TaCwi-A1</i>	<i>TaCwi-A1a</i>	—	2AL	藁城 8901	[37]
	<i>TaCwi-A1b</i>	—	2AL	冀麦 38	[37]
	<i>Hap-4A-C</i>	—	4AL	小堰 54	[38]
	<i>Hap-4A-T</i>	—	4AL	京 411	[38]
<i>TaCWI-D1</i>	<i>Hap-5D-G</i>	—	5DL	望水白	[38]
	<i>Hap-5D-C</i>	—	5DL	南大 2419	[38]
<i>TaCKX6-D1</i>	<i>TaCKX6a02-D1a</i>	JQ797673	3DS	陕 160	[39-40]
	<i>TaCKX6a02-D1b</i>	JQ797673	3DS	内乡 203	[39-40]
<i>TaCYP78A5</i>	<i>TaCYP78A5-2Ap-HapI</i>	KT266823	2A	小偃 6 号	[41-42]
	<i>TaCYP78A5-2Ap-HapII</i>	KT266823	2A	周麦 22	[41-42]

4 小麦粒重形成相关基因功能标记的开发

功能标记是根据功能基因内部引起表型性状变异的多态性序列而开发出的一种高效、准确的分子标记。目前,功能标记已在小麦品质性状、农艺性状、抗病性等方面进行较为广泛的应用,已成为小麦分子育种的重要组成部分^[46]。近年来,随着小麦粒重形成相关基因的克隆和分子标记开发技术的不断改进,其相应的功能性分子标记开发也取得了一定的发展。

Su 等^[24]根据普通小麦中 *TaGW2* 基因的启动子序列差异开发了共显性酶切扩增多态性序列 (CAPS, Cleaved amplified polymorphism sequences) 标记,能够鉴定出 *Hap-6A-A* 和 *Hap-6A-G* 类型,同时发现拥有 *Hap-6A-A* 变异类型的小麦品种在粒宽和粒重上均显著高于拥有 *Hap-6A-G* 类型。Zhang 等^[28]利用 *TaGS-D1* 基因在不同小麦品种中的序列多态性开发了共显性功能标记 GS7D,能够检测出 *TaGS-D1a* 和 *TaGS-D1b* 类型,即利用 GS7D 扩增出 562 bp 片段的品种(系)属于 *TaGS-D1a* 类型,表现为高粒重;而扩增出 522 bp 片段的品种(系)属于 *TaGS-D1b* 类型,表现为低粒重。Wang 等^[29]根据其克隆的 *TaGS5-A1* 基因序列的多态性差异而开发了 CAPS 标记,能够鉴定出 *TaGS5-A1a* 和 *TaGS5-A1b* 类型,发现拥有 *TaGS5-A1b* 变异类型的小麦品种具有较宽的粒宽和更高的千粒重。Hanif 等^[31]根据在普通小麦 3AL 染色体上的 *TaTGW6-A1* 基因序列的单核苷酸多态性开发了 dCAPS 标记,能够准确鉴定出 *TaTGW6-A1a* 和 *TaTGW6-A1b*,并发现 *TaTGW6-A1a* 类型品种的千粒重显著高于 *TaTGW6-A1b* 类型的品种,而 Hu 等^[32]在普通小麦 4AL 染色体上克隆了 *TaTGW6* 基因,且发现其有 3 种等位变异类型,并开发了 STS 共显性标记 TG23,能够鉴定出 *TaTGW6-a*、*TaTGW6-b* 和 *TaTGW6-c* 类型,且不同变异类型间的品种粒重存在显著差异。Yan 等^[33]在矮抗 58 中克隆了控制粒重的 *TaGW8* 基因,开发功能标记 *TaGW8-7B*,扩增出 1097 bp 条带为 *TaGW8-B1a*, 1373 bp 条带为 *TaGW8-B1b*,且发现不同等位变异对小麦粒重高低具有显著影响。

Jiang 等^[35]根据普通小麦 2B 染色体上蔗糖合成酶 *TaSus2-2B* 基因序列的多态性而开发了共显性标记 *TaSus2-2B_{tgw}*,能够鉴定出 *Hap-H* 和 *Hap-L* 类型,并发现 *Hap-H* 类型品种的千粒重显著高于

Hap-L 类型的品种。Ma 等^[37]根据普通小麦的 2AL 染色体上细胞壁转化酶 *TaCwi-A1* 基因序列差异开发了一对互补的显性功能标记 CWI21 和 CWI22,分别能够准确检测 *TaCwi-A1b* 和 *TaCwi-A1a* 类型,即利用 CWI21 扩增不出带型,而利用 CWI22 可扩增出 402 bp 片段的品种属于 *TaCwi-A1a* 类型,表现为高粒重;反之利用 CWI22 扩增不出带型,而利用 CWI21 可扩增出 404 bp 片段的品种属于 *TaCwi-A1b* 类型,表现为低粒重。Lu 等^[40]利用电子克隆在普通小麦 3DS 染色体上得到细胞分裂素氧化酶 *TaCKX6a02-D1* 基因位点上的序列差异开发共显性功能标记 TKX3D,能够检测出 *TaCKX6a02-D1a* 和 *TaCKX6a02-D1b* 变异类型,同时发现利用该标记能显著区分小麦的粒重、粒径,可满足小麦粒重大小辅助选择的需要。目前普通小麦中已开发了多个小麦粒重形成相关基因的功能标记,详见表 2。

5 小麦粒重标记在辅助育种中利用

国内学者直接利用上述小麦中已开发的粒重形成相关基因及其变异类型的功能性标记进行分子标记辅助育种研究,快速准确鉴定不同小麦品种中粒重形成相关基因及其变异类型的分布情况,为小麦高产育种过程中亲本选配提供依据,以加速培育出具有突破性的高粒重的小麦新品种。

寇程等^[47]利用普通小麦中 *TaGW2* 基因的启动子序列差异开发的 CAPS 标记对国内外 316 份小麦品种(系)的 *TaGW2-6A* 基因的不同变异类型进行检测发现 *Hap-6A-A* 变异类型与 *Hap-6A-G* 类型的粒长、粒宽和千粒重均有显著差异,可有效监测小麦遗传改良中 *TaGW2-6A* 基因优异等位变异及其单倍型的传递过程,进而提高传统育种的目标性和育种速度。相吉山等^[48]验证显性互补功能标记 CWI21 和 CWI22 的可靠性,认为 *TaCwi-A1* 的分子标记 CWI21、CWI22 能够较好地区分小麦千粒重的大小,可用于粒重的分子标记辅助选择。同时利用该标记对新疆小麦品种资源进行 *TaCwi-A1* 等位变异类型分子检测,发现新疆小麦品种资源中, *TaCwi-A1a* 变异类型有较高的分布频率,且引进品种(系) > 自育品种(系) > 地方品种,春小麦自育品种(系) > 冬小麦自育品种(系)。新疆小麦育种家对粒重相关基因进行了较好地人工选择,使 *TaCwi-A1a* 的比例不断提高。Lu 等^[40]利用在普通小麦 3DS 染色体上开发共显性功能标记 TKX3D 对不同小麦品种进行分子检测,发现利用该标记能显著区分小麦的

表 2 小麦中已开发的粒重形成相关基因的功能性分子标记

Table 2 Functional markers developed for identification of grain weight in wheat

标记类型 Mark type	标记 / 内切酶名称 Mark/Enzyme	变异类型 Variation types	扩增 / 酶切 片段 (bp) Targeted fragment	粒重 Grain weight	代表性品种 Represented cultivars	参考文献 Reference
CAPS	<i>TaqI</i>	<i>Hap-6A-A</i>	167	高	莱州 953	[24]
		<i>Hap-6A-G</i>	218	低	豫麦 34	[24]
STS	GS7D	<i>TaGS-D1a</i>	562	高	高优 503	[28]
		<i>TaGS-D1b</i>	522	低	豫麦 2 号	[28]
CAPS	<i>BbvI</i>	<i>TaGS5-A1a</i>	590/1537	低	中国春	[29]
		<i>TaGS5-A1b</i>	2127	高	偃展 4110	[29]
CAPS	<i>DpnII</i>	<i>TaTGW6-A1a</i>	338/217	高	周麦 22	[31]
		<i>TaTGW6-A1b</i>	555	低	内乡 188	[31]
STS	TG23	<i>TaTGW6-a</i>	319	低	新麦 18	[32]
		<i>TaTGW6-b</i>	325	中高	川麦 42	[32]
		<i>TaTGW6-c</i>	—	高	豫麦 8679	[32]
STS	TaGW8-7B	<i>TaGW8-B1a</i>	1097	高	豫丰 11	[33]
		<i>TaGW8-B1b</i>	1373	低	温麦 6 号	[33]
STS	TaSus2-2B _{tgw}	<i>Hap-H</i>	423	高	京 411	[35]
		<i>Hap-L</i>	381	低	小堰 54	[35]
STS	CWI22	<i>TaCwi-A1a</i>	402	高	周麦 13	[37]
	CWI21	<i>TaCwi-A1b</i>	404	低	偃展 1 号	[37]
STS	TKX3D	<i>TaCKX6a02-D1a</i>	415	高	百农 64	[40]
		<i>TaCKX6a02-D1b</i>	386	低	温麦 6 号	[40]
CAPS-5Ap	<i>HhaI</i>	<i>TaCYP78A5-2Ap-HapI</i>	170/140	低	小偃 6 号	[42]
		<i>TaCYP78A5-2Ap-HapII</i>	310	高	周麦 22	[42]

粒重、粒径,可满足小麦粒重大小辅助选择的需要。之后,刘永伟等^[49]利用 CWI22、CWI21 标记分别对黄淮麦区的小麦品种资源进行 *TaCwi-A1* 等位变异类型分子检测,发现黄淮麦区小麦资源中 *TaCwi-A1a* 的分布频率明显高于 *TaCwi-A1b*, *TaCwi-A1a* 基因型材料的千粒重、粒长和粒宽均显著高于 *TaCwi-A1b* 类型,进一步验证了 *TaCwi-A1a* 是粒重及其构成要素的优异等位变异。简大为等^[50]利用 GS7D、TaSus2-2B_{tgw}、CWI22、CWI21 等功能标记揭示新疆小麦改良品种与地方品种的遗传变异,发现高千粒重等位变异 *TaCwi-A1a*、*Hap-4A-T* (*Tacwi-4A*)、*Hap-5D-C* (*TaCWI-5D*)、*TaGS-D1a*、*TaGS5-A1b* 和 *TaTGW6-A1a* 在新疆改良品种中分布频率明显高于地方品种,而且大部分优异等位变异分布频率随着育种时期的推进呈现不连续性上升趋势。可见,小麦粒重功能标记在小麦分子标记辅助育种实践中具有广阔的应用前景。

6 小麦粒重遗传机制的进一步研究

虽然普通小麦中已克隆发现了多个与粒重形成相关的基因,但与拟南芥、玉米、水稻等二倍体作物相比其关于粒重形成的分子调控机制、激素代谢及信号传导途径等方面的研究仍不够深入,对小麦粒重形成的分子遗传机理仍不明朗。但是,近年来随着全基因组关联分析技术 (GWAS, Genome-wide association studies,)、高通量转录组测序技术和蛋白组测序技术等新兴技术的出现和快速发展,利用 GWAS、高通量转录组和蛋白组测序技术解析小麦粒重的分子遗传机制已成为国内外学者的研究热点之一。

GWAS 是一种基于以连锁不平衡来识别目标性状与分子标记或候选基因关系的技术,也是一种发掘优异等位基因的有效途径^[51],目前该技术已在水稻、玉米等作物的重要农艺性状和关键代

谢调控途径中进行广泛应用^[52-53]。随着小麦遗传连锁图谱信息的公布和完善, GWAS 技术在小麦重要农艺性状和主要品质性状的遗传和育种研究中也取得较快发展。Sun 等^[54]利用 Wheat 90K 的基因芯片对黄淮海麦区 163 个普通小麦品种的 13 个产量相关的性状进行 GWAS 分析, 发现 20689 个高通量 SNPs 标记共关联 1769 个显著性位点 ($P \leq 0.0005$), 能平均解释其表型变异的 20%。因此, GWAS 技术对研究小麦粒重、粒长、粒宽等各构成要素之间的相关关系, 挖掘粒重形成过程中的相关基因, 并对其进行功能分析等小麦粒重分子遗传机制方面都具有至关重要的作用^[55-56]。另外, 利用高通量转录组和蛋白组测序技术分析研究不同亲本之间、近等基因系和亲本之间以及突变体和野生型之间的 mRNA 转录本和蛋白丰度信息的显著差异, 发掘新的转录本和多肽蛋白, 结合生物信息学分析预测小麦粒重形成相关的候选基因, 并可对预测的候选基因进行差异表达分析^[57-58]。

鉴于粒重对小麦产量提升的重要性和其遗传特征的复杂性, 笔者认为应该灵活运用 GWAS 技术、高通量转录组和蛋白组测序技术以及现代生物信息学分析技术, 从小麦粒重形成和发育过程中的形态建成、灌浆、脱水等关键时期对其激素代谢、信号传导途径及分子调控机制等分别进行深入系统的研究, 系统阐明小麦粒重形成的分子遗传机制, 从而为我国乃至世界小麦产量持续提升提供一定的理论依据。

参考文献

- [1] 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
- [2] 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
- [3] Cui F, Ding A M, Li J, Zhao C H, Li X F, Feng D S, Wang X Q, Wang L, Gao J R, Wang H G. Wheat kernel dimensions: how do they contribute to kernel weight at an individual QTL level. Journal of Genetics, 2011, 90(3): 409-425
- [4] 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
- [5] 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
- [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
- [7] 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
- [8] 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
- [9] Rasheed A, Xia X C, Ogonnaya F, Mahmood T, Zhang Z W, Mujeeb-Kazi A, He Z H. Genome-wide association for grain morphology in synthetic hexaploid wheats using digital imaging analysis. BMC Plant Biology, 2014, 14(1): 128
- [10] 杨卫兵, 王振林, 尹燕桦, 李文阳, 李勇, 陈晓光, 王平, 陈二影, 郭俊祥, 蔡铁, 倪英丽. 外源 ABA 和 GA 对小麦籽粒内源激素含量及其灌浆进程的影响. 中国农业科学, 2011, 44(13): 2673-2682
- [11] Yang W B, Wang Z L, Yin Y P, Li W Y, Li Y, Chen X G, Wang P, Chen E Y, Guo J X, Cai T, Ni Y L. Effects of spraying exogenous ABA or GA on the endogenous hormones concentration and filling of wheat grains. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(13): 2673-2682
- [12] 李艳霞, 杨卫兵, 尹燕桦, 郑孟静, 陈金, 杨东清, 骆永丽, 庞党伟, 李勇, 王振林. 小麦小穗不同粒位粒重形成的生理特性差异. 作物学报, 2019, 45(11): 1715-1724
- [13] Li Y X, Yang W B, Yin Y P, Zheng M J, Chen J, Yang D Q, Luo Y L, Pang D W, Li Y, Wang Z L. Difference of physiological characteristics of grain weight at various kernel positions in wheat spikelets. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45(11): 1715-1724
- [14] 刘霞, 穆春华, 尹燕桦, 姜春明, 王振林. 花后高温、弱光及其双重胁迫对小麦籽粒内源激素含量与增重进程的影响. 作物学报, 2007, 33(4): 677-681
- [15] Liu X, Mu C H, Yin Y P, Jiang C M, Wang Z L. Effects of high temperature and shading stress after anthesis on endogenous hormone contents and filling process in wheat grain. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(4): 677-681
- [16] 杨晓娟, 居辉, 王治世, 郭安廷, 杨佑明. 花后高温和干旱对冬小麦光合、抗氧化特性及粒重的影响. 麦类作物学报, 2015, 35(7): 958-963
- [17] Yang X J, Ju H, Wang Z S, Guo A T, Yang Y M. Effect of high temperature and drought after anthesis on photosynthesis, antioxidant properties and grain weight in winter wheat. Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(7): 958-963
- [18] 成林, 张志红, 方文松. 干热风对冬小麦灌浆速率和千粒重的影响. 麦类作物学报, 2014, 34(2): 248-254
- [19] Cheng L, Zhang Z H, Fang W S. Effects of dry hot wind on grain filling speed and 1000-kernel weight of winter wheat. Journal of Triticeae Crops, 2014, 34(2): 248-254
- [20] Brdar M D, Kraljević-Balalić M M, Kobiljski B D. The parameters of grain filling and yield components in common wheat (*Triticum aestivum* L.) and durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). Central European Journal of Biology, 2008, 3(1): 75-82
- [21] 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
- [22] 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
- [15] Gegas V C, Nazari A, Griffiths S, Simmonds J, Fish L, Orford S, Sayers L, Doonan H J, Snape J W. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat. *The Plant Cell*, 2010, 22 (4): 1046-1056
- [16] Zhang G Z, Wang Y Y, Guo Y, Zhao Y, Kong F M, Li S S. Characterization and mapping of QTLs on chromosome 2D for grain size and yield traits using a mutant line induced by EMS in wheat. *The Crop Journal*, 2015, 3 (2): 135-144
- [17] Su Z Q, Jin S J, Lu Y, Zhang G R, Chao S M, Bai G H. Single nucleotide polymorphism tightly linked to a major QTL on chromosome 7A for both kernel length and kernel weight in wheat. *Molecular Breeding*, 2016, 36 (2): 1-11
- [18] Zanke C D, Ling J, Plieske J, Kollers S, Ebmeyer E, Korzun V, Argillier O, Stiewe G, Hinze M, Neumann F, Eichhorn A, Polley A, Jaenecke C, Ganai M W, Röder M S. Analysis of main effect QTL for thousand grain weight in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by genome-wide association mapping. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 644
- [19] Gupta P K, Rustgi S, Kumar N. Genetic and molecular basis of grain size and grain number and its relevance to grain productivity in higher plants. *Genome*, 2006, 49 (6): 565-571
- [20] Cui F, Zhao C H, Ding A M, Li J, Wang L, Li X F, Bao Y G, Li J M, Wang H G. Construction of an integrative linkage map and QTL mapping of grain yield-related traits using three related wheat RIL populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127 (3): 659-675
- [21] 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 (10): 1-15
- [22] 王晖, 兰进好, 田纪春. 不同发育时期小麦粒重性状 QTL 的动态分析. *植物遗传资源学报*, 2012, 13 (6): 1055-1060
Wang H, Lan J H, Tian J C. Dynamic QTL analysis of kernel weight in wheat at different developmental stages. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2012, 13 (6): 1055-1060
- [23] 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
- [24] 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 (1): 211-223
- [25] 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 (3): 347-357
- [26] Yang Z B, Bai Z Y, Li X L, Wang P, Wu Q X, Yang L, Li L Q, Li X J. SNP identification and allelic-specific PCR markers development for *TaGW2*, a gene linked to wheat kernel weight. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125 (5): 1057-1068
- [27] Simmonds J, Scott P, Brinton J C, Mestre T, Bush M, del Blanco A, Dubcovsky J, Uauy C. A splice acceptor site mutation in *TaGW2-A1* increases thousand grain weight in tetraploid and hexaploid wheat through wider and longer grains. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129 (6): 1099-1112
- [28] 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 (3): 1097-1107
- [29] Wang S S, Zhang X F, Chen F, Cui D Q. A single-nucleotide polymorphism of *TaGS5* gene revealed its association with kernel weight in Chinese bread wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1166
- [30] Wang S S, Yan X F, Wang Y Y, Liu H M, Cui D Q, Chen F. Haplotypes of the *TaGS5-A1* gene are its association with high thousand-kernel weight in Chinese bread wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 783
- [31] 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
- [32] Hu M J, Zhang H P, Cao J J, Zhu X P, Wang S X, Jiang H, Wu Z Y, Lu J, Chang C, Sun G L, Ma C X. Characterization of an IAA-glucose hydrolase gene *TaTGW6* associated with grain weight in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 2016, 36 (3): 1-11
- [33] Yan X F, Zhao L, Ren Y, Dong Z D, Cui D Q, Chen F. Genome-wide association study revealed that the *TaGW8* gene was associated with kernel size in Chinese bread wheat. *Scientific Reports*, 2019, 9: 2702
- [34] Yang J, Zhou Y J, Wu Q H, Chen Y X, Zhang P P, Zhang Y, Hu W G, Wang X C, Zhao H, Dong L L, Han J, Liu Z Y, Cao T J. Molecular characterization of a novel *TaGL3-5A* allele and its association with grain length in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132 (6): 1799-1814
- [35] Jiang Q Y, Hou J, Hao C Y, Wang L F, Ge H M, Dong Y S, Zhang X Y. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits. *Functional & Integrative Genomics*, 2011, 11 (1): 49-61
- [36] Volpicella M, Fanizza I, Leoni C, Gadaleta A, Nigro D, Gattulli B, Mangini G, Blanco A, Ceci L R. Identification and characterization of the sucrose synthase 2 gene (*Sus2*) in durum wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 266
- [37] 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
- [38] 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 (1): 131-143
- [39] Zhang L, Zhao Y L, Gao L F, Zhao G Y, Zhou R H, Zhang B S, Jia J Z. *TaCKX6-D1*, the ortholog of rice *OsCKX2*, is associated with grain weight in hexaploid wheat. *New Phytologist*, 2012, 195 (3): 574-584
- [40] Lu J, Chang C, Zhang H P, Wang S X, Sun G L, Xiao S H, Ma C X. Identification of a novel allele of *TaCKX6a02* associated with grain size, filling rate and weight of common wheat. *PLoS One*, 2015, 10 (12): e0144765

- [41] Ma M, Zhao H X, Li Z J, Hu S W, Song W N, Liu X L. *TaCYP78A5* regulates seed size in wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Experimental Botany*, 2015, 67(5): 1397-1410
- [42] 司文洁, 吴林楠, 郭利建, 周梦蝶, 刘香利, 马猛, 赵惠贤. 小麦粒重相关基因 *TaCYP78A5* 功能标记开发及验证. *作物学报*, 2019, 45(12): 1905-1911
- Si W J, Wu L N, Guo L J, Zhou M D, Liu X L, Ma M, Zhao H X. Development and validation of the functional marker of grain weight-related gene *TaCYP78A5* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(12): 1905-1911
- [43] Schaffer A A, Petreikov M. Sucrose-to-starch metabolism in tomato fruit undergoing transient starch accumulation. *Plant Physiology*, 1997, 113(3): 739-746
- [44] Yue A Q, Li A, Mao X G, Chang X P, Li R Z, Jing R L. Identification and development of a functional marker from *6-SFT-A2* associated with grain weight in wheat. *Molecular Breeding*, 2015, 35(2): 1-10
- [45] 吕广德, 孙宪印, 卞晓蕾, 王超, 王瑞霞, 孙盈盈, 牟秋焕, 米勇, 钱兆国, 吴科. 普通小麦粒重相关基因克隆的研究进展. *麦类作物学报*, 2017, 37(10): 1301-1308
- Lv G D, Sun X Y, Qi X L, Wang C, Wang R X, Sun Y Y, Mu Q H, Mi Y, Qian Z G, Wu K. Research progress of gene cloning related to grain weight in common wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(10): 1301-1308
- [46] Liu Y N, He Z H, Appels R, Xia X C. Functional markers in wheat: current status and future prospects. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125(1): 1-10
- [47] 寇程, 高欣, 李立群, 李扬, 王中华, 李学军. 小麦粒重基因 *TaGW2-6A* 等位变异的组成分析及育种选择. *作物学报*, 2015, 41(11): 1640-1647
- Kou C, Gao X, Li L Q, Li Y, Wang Z H, Li X J. Composition and selection of *TaGW2-6A* alleles for wheat kernel weight. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(11): 1640-1647
- [48] 相吉山, 穆培源, 桑伟, 聂迎彬, 徐红军, 庄丽, 崔凤娟, 韩新年, 邹波. 小麦粒重基因 *TaCwi-A1* 功能标记 CWI22、CWI21 的验证及应用. *中国农业科学*, 2014, 47(13): 2671-2679
- Xiang J S, Mu P Y, Sang W, Nie Y B, Xu H J, Zhuang L, Cui F J, Han X N, Zou B. Validation and application of function markers CWI22 and CWI21 of *TaCwi-A1* gene related to wheat kernel weight. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(13): 2671-2679
- [49] 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* 等位变异在黄淮海区小麦品种(系)中的分布及功能分析. *华北农学报*, 2017, 32(2): 131-137
- 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. Functional analysis and distribution of allelic variations of *TaCwi-A1* gene related to kernel weight in Yellow and Huai River Valleys facultative wheat zone. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 2017, 32(2): 131-137
- [50] 简大为, 周阳, 刘宏伟, 杨丽, 买春艳, 于立强, 韩新年, 张宏军, 李洪杰. 利用功能标记揭示新疆小麦改良品种与地方品种的遗传变异. *作物学报*, 2018, 44(5): 657-671
- Jian D W, Zhou Y, Liu H W, Yang L, Mai C Y, Yu L Q, Han X N, Zhang H J, Li H J. Functional markers reveal genetic variations in wheat improved cultivars and landraces from Xinjiang. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(5): 657-671
- [51] Gupta P K, Rustgi S, Kulwal P L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: present status and future prospects. *Plant Molecular Biology*, 2005, 57(4): 461-485
- [52] Huang X H, Wei X H, Sang T, Zhao Q, Feng Q, Zhao Y, Li C Y, Zhu C R, Lu T T, Zhang Z W, Li M, Fan D L, Guo Y L, Wang A H, Wang L, Deng L W, Li W J, Lu Y Q, Weng Q J, Liu K Y, Huang T, Zhou T Y, Jing Y F, Li W, Lin Z, Buckler E S, Qian Q, Zhang Q F, Li J Y, Han B. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nature Genetics*, 2010, 42(11): 961-967
- [53] Li Q, Yang X H, Xu S T, Cai Y, Zhang D L, Han Y J, Li L, Zhang Z X, Gao S B, Li J S, Yan J B. Genome-wide association studies identified three independent polymorphisms associated with α -tocopherol content in maize kernels. *PLoS One*, 2012, 7(5): e36807
- [54] Sun C W, Zhang F Y, Yan X F, Zhang X F, Dong Z D, Cui D Q, Chen F. Genome-wide association study for 13 agronomic traits reveals distribution of superior alleles in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(8): 953-969
- [55] Sukumaran S, Dreisigacker S, Lopes M, Chavez P, Reynolds M P. Genome-wide association study for grain yield and related traits in an elite spring wheat population grown in temperate irrigated environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(2): 353-363
- [56] Lin M, Zhang D D, Liu S B, Zhang G R, Yu J M, Fritz A K, Bai G H. Genome-wide association analysis on pre-harvest sprouting resistance and grain color in US winter wheat. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 794
- [57] Wang Z, Gerstein M, Snyder M. RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(1): 57-63
- [58] Niederhuth C E, Patharkar O R, Walker J C. Transcriptional profiling of the Arabidopsis abscission mutant *hae hsl2* by RNA-Seq. *BMC Genomics*, 2013, 14(1): 37